

На правах рукописи



ХОБРАКОВА Лариса Цыренжаповна

**ЖУЖЕЛИЦЫ (COLEOPTERA, CARABIDAE)
ЮГА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ
(эколого-фаунистические, географические и исторические аспекты)**

Специальность 1.5.15. Экология (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Иркутск

2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук».

Научный консультант: **Доржиев Цыдыпжап Заятуевич**,
доктор биологических наук, профессор
ФГБОУ ВО «Бурятский государственный университет
имени Доржи Банзарова», профессор кафедры зоологии и
экологии

**Официальные
оппоненты:** **Гонгальский Константин Брониславович**,
доктор биологических наук, доцент
ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им.
А.Н. Северцова Российской академии наук», исполняю-
щий обязанности заведующего лабораторией изучения
экологических функций почв, ведущий научный сотруд-
ник

Замотайлов Александр Сергеевич,
доктор биологических наук, профессор
ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный уни-
верситет имени И.Т. Трубилина», заведующий кафедрой
фитопатологии, энтомологии и защиты растений, про-
фессор кафедры

Зиновьев Евгений Витальевич,
доктор биологических наук
ФГБУН «Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук»,
старший научный сотрудник лаборатории филогенетики
и биохронологии

Ведущая организация: Институт биологии Федерального исследовательского
центра Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук

Защита диссертации состоится «04» февраля 2022 г. в 14.00 часов на заседании дис-
сертационного совета Д 24.2.306.03 при ФГБОУ ВО «Иркутский государственный уни-
верситет» по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, д. 5, ауд. 219.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВО
«Иркутский государственный университет» по адресу: 664074, г. Иркутск, ул. Лермон-
това, 124, и на сайте Иркутского государственного университета по адресу:
<https://isu.ru/ru/science/boards/dissert/dissert.html?id=192>

Отзывы просим направлять учёному секретарю диссертационного совета по адресу:
664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1, биолого-почвенный факультет ИГУ. Тел./факс:
(3952) 24-18-55; e-mail: dissovet07@gmail.com.

Автореферат разослан «__» ноября 2021 г.

Учёный секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент



А.А. Приставка

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изучение биологического разнообразия наземных животных, путей их формирования и адаптаций в переходных зонах Палеарктики является одной из актуальных проблем фаунистики, экологии и биогеографии. В условиях переходных территорий, расположенных между основными природными зонами формируются гетерогенные, сложно устроенные биогеоценозы с высоким уровнем биоразнообразия (Бобров, Неронов, 1993; Неронов, 2001 и др.). К такой переходной зоне Палеарктики относится юг Восточной Сибири и Северная Монголия (Емельянов, 1974; Иметхенов, 1997).

Фауна и флора этого региона многими исследователями охарактеризована как смешанная и переходная (Семёнов-Тян-Шанский, 1936; Попов, 1955; Пешкова, 1985; Емельянов, 1974; Сергеев, 1986; Иметхенов, 1997; Доржиев, 1997; Бурятия: растительный мир, 1997; Намзалов, 1998; Шиленков, 1999, 2000; Елаев, 2005; Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014; Хобракова, 2020 и др.). Уникальность биоты юга Восточной Сибири и Северной Монголии определяется расположением территории на перекрёстке широтно-долготных рубежей, в центральной части которого расположен бассейн оз. Байкал, с преобладанием горно-котловинного рельефа и особенностями формирования ландшафтов в эпохи плиоцена, плейстоцена и голоцена. Через эту территорию проходит широкая переходная зона между сибирскими лесами и монгольскими степями. Представленная здесь природная зональность сильно нарушена из-за обширных горных массивов, которые формируют Байкальский рубеж между аридными и гумидными областями Палеарктики (Емельянов, 1974; Иметхенов, 1993). Кроме того, регион исследования расположен на стыке крупных областей (подобластей) Палеарктики (Емельянов, 1974; Крыжановский, 2002 и др.).

Особый интерес вызывают исследования переходных зон в горных условиях Палеарктики, где в наибольшей степени выражены процессы формирования биоты в обстановке неоднократных глобальных климатических изменений и динамики границ природных зон.

Исследование проведено на модельной группе жесткокрылых насекомых – семействе жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Данное семейство отличается большим таксономическим разнообразием, широким распространением во всех наземных биоценозах, чёткой приуроченностью видов к определённым условиям среды, относительно низкой их мобильностью и небольшими размерами (Гиляров, 1965; Шарова, 1981; Крыжановский, 1983 и др.).

В настоящее время по жуужелицам юга Восточной Сибири и Северной Монголии накоплен достаточно большой материал благодаря исследованиям нескольких поколений энтомологов. Несмотря на многочисленные и разнообразные исследования по жуужелицам указанного региона до сих пор отсутствует целостное представление о структуре их разнообразия, закономерностях пространственной организации и возможных путях формирования фауны.

Настоящая работа представляет собой комплексное исследование жуужелиц в одном из обширных и специфических регионов Азии.

Цель исследования. Выявление основных закономерностей формирования структуры фауны и сообществ жуужелиц и особенностей их пространственного

распределения в горных условиях переходной зоны тайга – степь на юге Восточной Сибири и Северной Монголии.

Задачи исследования.

1. Провести таксономический, экологический и ареалогический анализ фауны жужелиц на юге Восточной Сибири и Северной Монголии.

2. Выявить особенности структуры сообществ жужелиц в различных районах переходной зоны тайга-степь и специфику эколого-биологических механизмов освоения ими экотонных территорий на примере модельного вида *Poecilus fortipes* (Chaudoir 1850).

3. Провести фаунистическое районирование юга Восточной Сибири и Северной Монголии и выделить границы между фаунистическими выделами.

4. Установить основные закономерности широтно-долготного и высотнопоясного распределения жужелиц на Байкальском фаунистическом рубеже и влияния на них условий сложного горно-котловинного рельефа переходной зоны.

5. Выявить центры повышенного таксономического разнообразия жужелиц, проанализировать фаунистические связи между ними и на основе этого реконструировать вероятные пути формирования фауны жужелиц в переходной зоне в контексте ландшафтно-климатических изменений на юге Восточной Сибири и Северной Монголии.

6. Определить наиболее значимые местообитания с редкими видами жужелиц в переходной зоне, разработать стратегии охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения жуков в регионе исследования.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Значительное биологическое разнообразие жужелиц и региональная специфика их сообществ, эндемизм, реликтовость, большое количество периферийных популяций, разнообразие родовых и подродовых таксонов на юге Восточной Сибири и Северной Монголии является особенностью фауны жужелиц в условиях горно-котловинного рельефа переходной зоны.

2. Комплекс эколого-биологических адаптаций и переход к двухгодичности жизненных циклов у эврибионтных лесостепных видов жужелиц обеспечивает освоение ими специфических условий среды в переходной зоне юга Восточной Сибири и Северной Монголии.

3. Смешанный и переходный характер фауны жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии определяется её положением на границе нескольких зоогеографических областей Палеарктики. Основные закономерности пространственной организации и дифференциации фауны жужелиц исходят из географического положения региона на перекрёстке широтно-долготных границ Байкальского рубежа.

4. Становление фауны жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии является результатом её поэтапного формирования, связанного с историческими изменениями экологических условий среды природных ландшафтов в переходной зоне и существованием различных рефугиумов в горных системах региона.

Научная новизна. Впервые проведена полная инвентаризация карабидофауны юга Восточной Сибири и Северной Монголии на основе собственных материалов и литературных данных, охватывающих 190-летний период изучения фауны жужелиц. Выявлены особенности структуры сообществ жужелиц в мозаичных и не-

стабильных природно-климатических условиях переходной зоны. Разработана новая пространственно-типологическая классификация сообществ жуžелиц горных систем региона. На примере эврибионтного вида *Poecilus fortipes* раскрыты эколого-биологические механизмы освоения горной лесостепи. Предложена оригинальная схема фаунистического районирования с выделением границ разного ранга для территории юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Предлагается рассматривать переходную зону в качестве самостоятельной провинции, а Байкальский рубеж в статусе провинциальной границы. Выявлено, что смешанный переходный характер фауны жуžелиц связан с его положением на стыке крупных зоогеографических областей Палеарктики, которое отражается в зонально-провинциальной структуре фауны жуžелиц региона. Обоснована роль Байкальского широтно-долготного фаунистического рубежа в распространении наземных членистоногих. Установлено, что на Байкальском рубеже возрастает гетерогенность фауны жуžелиц и увеличивается число периферийных видов. Выявлены основные широтно-долготные и высотно-поясные закономерности пространственной организации жуžелиц на Байкальском рубеже. Доказано, что значительное таксономическое, экологическое и ареалогическое разнообразие фауны жуžелиц исследуемого региона является результатом длительного исторического процесса формирования биоты в условиях горно-котловинного рельефа на стыке тайги и степи. Проведена реконструкция вероятных путей формирования фауны жуžелиц на юге Восточной Сибири и Северной Монголии. Выявлены возможные миграционные пути взаимопроникновения видов в зоне контакта сибирской тайги и монгольской степи.

Теоретическая значимость. Теоретическое значение работы состоит в развитии представлений о роли переходных зон в формировании региональных фаун жуžелиц Палеарктики. Полученные результаты вносят существенный вклад в изучение фауны и экологии насекомых, познание закономерностей пространственной организации на фаунистических рубежах в условиях горно-котловинного рельефа. Использование региональных фаун жуžелиц в пределах речных и озёрных бассейнов, ограниченных горными водоразделами, является одним из подходов в выявлении переходных зон в условиях сложного горно-котловинного рельефа, что расширяет возможности фаунистического районирования и познание путей формирования фауны горных стран.

Практическая значимость и использование результатов работы. Результаты исследования могут использоваться для решения задач по сохранению биоразнообразия и подготовки рекомендаций по организации особо охраняемых территорий. В качестве научной основы могут служить территории с повышенным таксономическим разнообразием жуžелиц, играющие ключевую роль в поддержании благополучного состояния популяций редких видов жуков, а также разработанная схема фаунистического районирования юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Сведения по распространению и экологии редких видов жуžелиц использованы при подготовке Красной книги Республики Бурятия (2013). Сборы жуžелиц по региону исследования пополнили фондовую коллекцию насекомых в Институте общей и экспериментальной биологии СО РАН, что позволит в дальнейшем продолжать инвентаризацию региональных и локальных фаун жуков различных районов. Данные по видовому составу, численности и структуре сообществ жуžелиц могут быть использованы в целях индикации и прогнозирования при различных

видах трансформации ландшафтов. Результаты исследований используются при прохождении дисциплин зоологии беспозвоночных, экологии и зоогеографии на факультете биологии, географии и землепользования Бурятского госуниверситета.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на 36 российских и международных конференциях, конгрессах, совещаниях и съездах: «Экология и рациональное природопользование на рубеже веков» (Томск, 2000); IV карабидологическая конференция (Саранск, 2000); совещания по почвенной зоологии (Йошкар-Ола, XIII, 2002; Тюмень, XIV, 2005); съезды Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, XII, 2002; Краснодар, XIII, 2007; Новосибирск, XV, 2017); совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, VI, 2004; VII, 2006; VIII, 2010); «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2004, 2005); «Биосферные функции почвенного покрова» (Пушино, 2005); «Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии» (Улан-Удэ, 2006); «Трансграничье в изменяющемся мире: Россия – Китай – Монголия» (Чита, 2006); «Экология в современном мире: взгляд научной молодежи» (Улан-Удэ, 2007); «Синантропизация растений и животных» (Иркутск, 2007); «Экология 2007» (Архангельск, 2007); XIII европейский конгресс карабидологов (Благоевград, Болгария, 2007); «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2010); «Ховсголийн улсын тусгай хамгаалалтай газар нутгийн хамгаалал, судалгаа, мониторинг: оноо ба ирээдүй» (Улаанбаатар, Монголия, 2010); «Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии» (Улан-Батор, Монголия, 2010); «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2011); «Структура, функционирование и охрана природной среды» (Улан-Удэ, 2012); 13th International Conference on Salt Lake Research (Ulan-Ude, 2017); Asian Association for Quaternary Research (Jeju Island, South Korea, 2017); «Региональные проблемы экологии и охраны животного мира» (Улан-Удэ, 2019); «Международная конференция, посвящённая 50-летию совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции и совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ» (Москва, 2019); XXXI чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова (Владивосток, 2020).

Личный вклад автора в работу. Вклад автора состоял в формировании направления и разработки концепции исследования, постановке конкретных задач, сборе и определении материала, анализе и интерпретации результатов. Диссертационная работа представляет собой обобщение многолетних исследований автора и литературных данных по региону.

Связь работы с научно-исследовательскими темами и программами. Исследования проведены в рамках 5 базовых проектов лаборатории экологии и систематики животных ИОЭБ СО РАН: «Пространственно-временная организация сообществ наземных животных Байкальского региона» (6.2.1.4, 2004-2006 гг.); «Фауна Байкальского региона: генезис, структура и организация» (6.2.1.4, 2007-2009 гг.); «Пространственная организация животного населения Байкальского региона: механизмы формирования и поддержания» (VI.51.1.2, 2010-2012 гг.); «Анализ структуры популяций и сообществ животных Байкальского региона в контексте изменений климата и местообитаний» (VI.51.1.2, 2013-2016 гг.); «Реакции животного мира Байкальского региона на глобальные изменения климата» (АААА-А17-117011810035-6; ФАНО 0337-2016-0002, 2017-2020 гг.). Разные этапы работы выполнялись при поддержке ряда инициативных и коллективных грантов: РФФИ

(07-04-08360-з, 2007 г.; 08-05-98023, 2009 г.), РФФИ-Сибирь (08-04-98023-р_сибирь_а, 2008-2010 гг.; 12-04-98-088_р_сибирь_а, 2012-2014 гг.), РФФИ – Монголия (2020-2022 гг.); Президента РФ для ведущих научных школ и молодых российских ученых (НШ-2154.2003.4, 2003-2006 гг.; НШ-7393.2006.4, 2006-2009 гг.), СО РАН (16.14, 2009-2012 гг.; 23.11, 2009-2012 гг.; П.2, 2016-2017 гг.), МПР Республики Бурятия (2006-2009 гг.). Работа с отечественными и зарубежными коллекциями жужелиц была поддержана грантами: ЗИН РАН (Санкт-Петербург, РФФИ 07-04-90829-моб_ст, 2007-2008 гг.); ИСИЭЖ СО РАН (Новосибирск, РФФИ 10-04-90712-моб_ст, 2010 г.); музей естественной истории и музей биологического центра (Австрия, Вена, Линц, стипендия Президента РФ для участия в зарубежной научной стажировке для аспирантов, 2002 г.), ИОЭБ Монгольской академии наук (Монголия, Улан-Батор, 2012).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 76 работ, из них 2 коллективные монографии. Результаты исследования изложены в 37 статьях, из них 21 статья из списка ВАК, в том числе 7 статей в журналах, индексируемых WoS и Scopus, 17 статей из списка РИНЦ и сборников, 36 работ в тезисах и докладах конференций, а также очерки в Красной книге Республики Бурятия.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложения. Текст диссертации изложен на 509 страницах, включает 5 приложений, 27 таблиц и 36 рисунков. Список литературы содержит 644 наименования, из них 185 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ ЮГА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

Очерк по истории изучения жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии за 190-летний период позволил нам оценить степень изученности региона исследования (Кержнер, 1972; Емельянов, Кержнер, Козлов, 1977; Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014; Хобракова, 2020).

Глава 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Природные условия региона исследования. В диссертации приведены данные о природных условиях юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Территория исследования расположена на географическом перекрёстке широтных и долготных природно-климатических рубежей Палеарктики. В широтном отношении территория исследования охватывает три природные зоны – тайга, лесостепь, степь. Центральную часть региона занимает переходная лесостепная зона между сибирской тайгой и монгольской степью. В условиях юга Восточной Сибири и Северной Монголии сплошное распространение лесостепи, характерное для запада и востока Палеарктики, нарушается горно-котловинным рельефом. Лесостепь региона исследования представляет собой комплексы луговых, лугово-степных, степных участков и, в основном, светлохвойных лесов (лиственница, сосна) в отличие от широколиственных лесов с участками разнотравных степей Европы и Дальнего Востока. В долготном отношении регион исследования с запада ограничен Хангай-Саянским и с востока Хинган-Верхнеамурским природными рубежа-

ми, которые в свою очередь соединены между собой коротким Байкальским рубежом (Сергеев, 1986). На формирование региональных природных условий наибольшее влияние оказывают его географическое положение в области затухания взаимовлияний Тихого и Атлантического океанов, горно-котловинный рельеф, высотная поясность, экспозиционность склонов и многолетняя мерзлота.

2.2. Материалы исследований. Основой для изучения фауны жужелиц стали многолетние сборы автора в течение 24 лет с 1996 по 2020 гг.

Для изучения пространственной структуры фауны жужелиц просмотрено 937 географических точек по литературным и собственным данным (прил. 1). Географические точки сгруппированы в 48 региональных фаун жужелиц, ограниченные горными водоразделами в пределах речных и озёрных бассейнов (рис. 1).

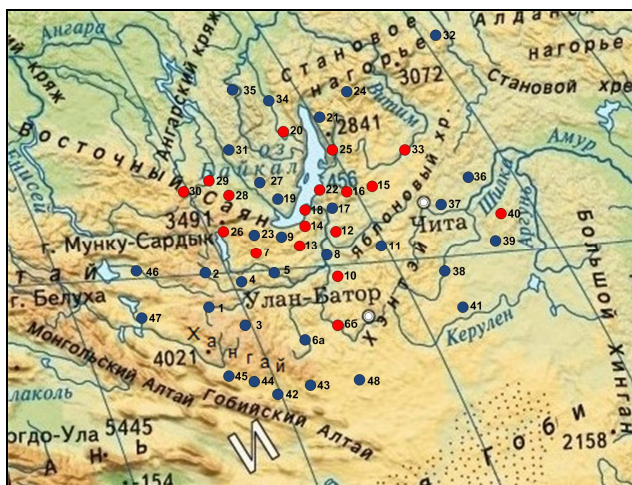


Рис. 1. Регион исследования – юг Восточной Сибири и Северная Монголия

Примечание. Районы сборов других коллекторов обозначены фиолетовыми кружками, районы собственных сборов – красными кружками (Хобракова и др., 2014; см. диссертацию). Районы даны по основе геоморфологического районирования (Предбайкалье и Забайкалье, 1965). **Лено-Ангарское плато:** 31 – Кудя; 35 – Верхняя Лена; **Лено-Катангское плато:** 34 – Киренга; **Иркутская впадина:** 27 – Иркутское водохранилище; **Лено-Алданское плато:** 32 – Чара; **Восточно-Саянское нагорье:** 26 – Иркутг, 28 – Китой, 29 – Белая, 30 – Ока; **Прихубсугульское нагорье:** 5 – Эгтийн; **Прибайкальские среднегорья и высокогорья:** 16 – Итанца, 17 – низовье Селенги, 18 – дельта Селенги, 19 – Западное Прибайкалье, 20 – Северо-Западное Прибайкалье; 21 – Северо-Восточное Прибайкалье, 22 – Восточное Прибайкалье, 23 – Юго-Западное Прибайкалье; 25 – Баргузин; **Становое нагорье:** 24 – Верхняя Ангара; **Витимское плоскогорье:** 33 – Витим; **Орхон-Селенгинское среднегорье:** 2 – Дэлгэр-Мурэн, 4 – верховье Селенги, 6в – низовье Орхона; **Селенгинское среднегорье:** 8 – среднее течение Селенги, 7 – Джида, 9 – Темник, 11 – Хилок, 13 – Оронгой, 12 – Куйтунка, 14 – Иволга, 15 – Уда; **Хэнгэй-Чикойское нагорье:** 6б – Туул - Орхон; **Чикой-Ингодинское среднегорье:** 10 – Чикой; 37 – Ингода; **Пришилкинское среднегорье:** 36 – Шилка, 40 – Газимур; **Онон-Аргунский горный и равнинный район:** 38 – Онон, 39 – Торейские озера; **Хангайское нагорье:** 1 – Идэр, 3 – Хануй, 6а – верховье Орхона; **Котловина Больших озёр:** 46 – Тес, 47 – Завхан; **Долина Озёр:** 42 – Таац, 43 – Онги, 44 –

Туйн, 45 – Байдраг; **Равнины Гобийского пенеplена**: 48 – озёра Хара-Нур; **Равнины Восточной Монголии**: 41 – Керулен.

Изучено и проанализировано 450 литературных источников по фауне жужелиц региона. Просмотрены и изучены коллекции жужелиц ИОЭБ СО РАН (Улан-Удэ, РФ), ИГУ (Иркутск, РФ), МПГУ (Москва, РФ), ЗИН РАН (Санкт-Петербург, РФ), ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск, РФ), Венского музея естественной истории (Вена, Австрия), Биологического центра Верхнеавстрийского музея (Линц, Австрия), ИОЭБ Монгольской академии наук (Улан-Батор, Монголия).

Изучена структура сообществ, сезонная динамика активности и жизненные циклы жужелиц на стационарах Восточного Саяна, Витимского плоскогорья, Западного Хэнтэй и Селенгинского среднегорья с контрастными природно-климатическими условиями (табл. 1).

Таблица 1. Климатические условия районов исследования

	Восточный Саян		Витимское плоскогорье	Западный Хэнтэй	Селенгинское среднегорье
Высота над ур. м., м	1500–1700	1300–1400	900–950	700–800	600–650
Средняя темп. янв., °С	–20–22	–22–24	–24–26	–24–26	–22–27
Средняя темп. июля, °С	12–10	14–16	16–18	16–18	18–20
Абсолютная max темп., °С	28	31	35	38	40
Абсолютная min темп., °С	–54	–55	–57	–44	–53
Среднее кол-во осадков, мм	400–500	350–400	300–350	350–400	200–250
Суммарная солнечная радиация, ккал/см ²	>110	110	106	110	106
Сумма среднесуточной температуры выше 10 °С	600	841	1400	1500	1800
Вегетационный период (сроки и длительность)	30V–10IX 100 дней	23V–10IX 110 дней	12V–15IX 126 дней	15V–12IX 120 дней	2V–26IX 147 дней

Примечание. Климатические данные приведены по следующим метеостанциям: Восточный Саян (Орлик), Витимское плоскогорье (Сосново-Озёрское), Западный Хэнтэй (Ероо), Селенгинское среднегорье (Иволгинск).

За 10 лет стационарных исследований методом почвенных ловушек изучены сообщества жужелиц 104 биотопов и отработано более 187 тыс. ловушко-суток (табл. 2). Объём материала исследования составил более 70 тыс. экземпляров имаго и около 500 личинок жужелиц, относящихся к 197 видам.

Таблица 2. Общий объём материала

Стационары	Сроки сбора жуков	Кол-во биотопов	Кол-во экз.	Кол-во лов.-сут.
Восточный Саян	V – IX 2000-2001, 2005 гг.	50	28320	86220
Витимское плоскогорье	V – IX 2004 г., 2005-2007 гг.	18	13496	36200
Западный Хэнтэй	VI – VIII 2014-2015 гг.	14	1973	15120
Селенгинское среднегорье	V – IX 2009 г.	22	26321	50139
Итого	10 лет	104	70110	187679

2.3. Методы исследований. Таксономическая система жуков-жужелиц дана по каталогу жужелиц России и сопредельных стран (Kryzhanovskij et al., 1995; Макаров и др., 2003–2018) с изменениями номенклатуры Carabidae по каталогу жесткокрылых Палеарктики (Löbl, Löbl, 2017).

Сбор материала проводился стандартными энтомологическими методами (почвенные ловушки, почвенные пробы, ручной сбор, сбор эксгаустером).

Для характеристики высотно-поясного распределения жужелиц использована высотно-ландшафтная приуроченность вида по литературным данным, полевым наблюдениям и сборам.

Жизненные формы жужелиц приведены по системе И.Х. Шаровой с выделением трофических и ярусных групп (Шарова, 1981).

Хорологический анализ жужелиц проведен на основе широтной и долготной составляющей ареалов (Городков, 1984; Сергеев, 1986; Дудко, 1998).

Для анализа структуры сообществ жужелиц использованы показатели как видовой состав, структура доминирования, численность, индексы разнообразия, выравнивания, доминирования, уловистость жуков, спектры биотопических групп и жизненных форм.

Структура доминирования видов в сообществах жужелиц приведена по следующей шкале: супердоминанты > 25% от общего обилия видов, доминанты > 10%, субдоминанты > 5%, редкие > 2% и единичные. Классификация сообществ жужелиц построена на основе кластерного анализа с учётом доли каждого вида в биотопе (индекс Чекановского-Сьеренсена).

Для оценки степени развития половых гонад у имаго самок и самцов выделены ювенильный (t), иматурный (i), генеративный (m) и постгенеративный (s) возраста (Wallin, 1987). У генеративных самок подсчитывалось количество яиц. Индекс соотношения полов приведен по Шустеку (Šustek, 1984). Для особей обоих полов жужелиц проведены линейные замеры тела. Расшифровка жизненных циклов жужелиц основана на половозрастной структуре самок и самцов, сезонной активности генеративных самок, напочвенной активности личинок, сроков отрождения молодого поколения и зимующих стадий жуков.

При анализе фаунистических связей между региональными фаунами жужелиц использован метод несимметричных отношений в виде ориентированных графов или графов включения (Андреев, 1980; Сёмкин, 2009). Ориентированные графы построены при пороге $\delta > 70\%$, где связи описываются как наиболее сильные, при $\delta > 50\%$ – средние, при $\delta < 50\%$ – слабые.

Проанализировано изменение структуры региональных фаун жужелиц по видовому, высотно-поясному, ареалогическому составу и жизненным формам для выявления особенностей пространственного распределения жужелиц на юге Восточной Сибири и Северной Монголии.

Реконструкция путей формирования фауны жужелиц при отсутствии палеонтологических находок устанавливается по косвенным свидетельствам – данным исторической геологии, палеогеографии, палеоклимату, изучению современных ареалов насекомых, их дизъюнкций, эндемизма и реликтовости (Дубатов, 2004).

Статистическая обработка данных, вычисление индексов разнообразия, построение дендрограмм, ординация сообществ жужелиц проведена с использованием программ Statistica 2013, Biodiv 5.1, BioDiversity 1997-2020. Географические координаты биотопов и высоты местности получены в программе SasPlaneta. Ос-

нова карт использована по сайтам <https://www.google.com/maps/> и File:Russia edcp relief location map.jpg.

Глава 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И АРЕАЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ

Впервые приводится характеристика фауны жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии на основе литературных и собственных данных. Анализ эколого-таксономической и ареалогической структуры фауны жужелиц выявляет общее представление о современной карабидофауне региона.

3.1. Таксономическая структура. Фауна жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии характерна для переходной зоны Палеарктики, которая распространена на стыке взаимовлияний двух природных регионов — таёжной Сибири и безлесной аридной Центральной Азии.

Фауна жужелиц региона отличается высоким таксономическим разнообразием: 577 видов, 608 подвидов из 76 родов, что составляет 1% от общей фауны мира, 5% от фауны Палеарктики и 24% от фауны России (Lorenz, 2005; Bouchard et al., 2011; <http://insectoid.info>; Löbl, Löbl, 2017; Макаров и др. по <https://www.zin.ru>). Большинство родов жужелиц региона имеет голарктическое распространение (71%), меньше палеарктическое (22%) и реже тропическое или всесветное (7%). Основу фауны жужелиц региона составляет 5 родов – *Amara*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Harpalus* и *Carabus*, на которые приходится 320 видов, 55,3% видового обилия всей фауны (ВО).

Род *Amara* отличается наибольшим разнообразием в фауне жужелиц региона (89 видов, 15,4% ВО). Доминирование представителей этого рода характерно для лесостепи. Это травоядные жуки со смешанным питанием, что во многом определяет их распространение в большинстве регионов Северной Азии. Его подродовая структура отличается разнообразием (12 подродов), большинство видов представлено подродами *Amara s.str.* (30 видов), *Curtonotus* (19), *Bradytus* (11), *Celia* (9), *Amathitis* (6) и *Xenocelia* (5). Подрода *Curtonotus* и *Bradytus* можно считать специфичными для фауны жужелиц региона (Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014).

Род *Bembidion* широко представлен на территории исследования (83 вида, 14,3% ВО), падальщики и хищники, большинство которых живут около воды вдоль равнинных и горных озёр, рек и ручьев от горных степей до высокогорий. Для него отмечено значительное число подродов (25). Характерной чертой фауны региона является разнообразие подродов *Plataphus* (12), *Peryphus* (12), *Asioperypus* (6), *Bracteon* (6), *Emphanes* (5), *Semicampa* (5).

Род *Pterostichus* отличается своим разнообразием (56 видов, 9,7% ВО). Хищники, в основном, связаны с лесами. Подродовая структура рода *Pterostichus* отличается разнообразием (14 подродов). Спецификой фауны жужелиц региона является разнообразие двух подродов *Cryobius* (16 видов) и *Petrophilus* (9 видов), характерные для горно-таёжных регионов Восточной Сибири.

Род *Harpalus* также обильно представлен в регионе из подродов *Pseudoophonus* и *Harpalus s. str.*, на долю последнего приходится подавляющее большинство видов (56 видов, 9,7% ВО). Это в основном, растительноядные жуки, чаще всего зерноядные. Характерная особенность рода *Harpalus* – связь с открытыми, относи-

тельно сухими биотопами (Катаев, 2011), поэтому в регионах с преобладанием лесов доля видов *Harpalus* незначительна.

Род *Carabus* представлен 36 видами (6,2% ВО). Все виды рода являются хищниками, встречаются в горных лесах, меньше в тундрах, а также на полях, лугах, болотах и в степи. Подродовая структура *Carabus* в регионе многочисленная (18 подродов), среди них доминируют подрода *Morphocarabus* (7 видов) и *Diocarabus* (6 видов), которые являются характерными для фауны жужелиц региона. Подрод *Morphocarabus* отличается многочисленными подвидами в горах Прибайкалья и Забайкалья.

3.2. Высотно-поясные группы. Фауна жужелиц на юге Восточной Сибири и Северной Монголии характеризуется разнообразием высотно-поясных групп (6 групп). Это связано с тем, что широтная зональность в регионе резко нарушена горно-котловинным рельефом с хорошо прослеживающейся вертикальной поясностью. Спектр высотно-поясных групп показал, что фауна жужелиц региона сформировалась в пределах трёх природных зон – тайги, лесостепи и степи. В регионе доминируют лесные виды жужелиц (224 вида, 38,8 % ВО). Степные виды находятся на 2-й позиции (127 видов, 22,0 % ВО). Лесостепные виды занимают 3-е место (106 видов, 18,3 % ВО). Тундрово-таёжные виды характерны для высокогорного и таёжного пояса гор (65 видов, 11,3 % ВО). Альпийские виды типичны для горных систем региона (28 видов, 4,9 % ВО). Пустынно-степные жужелицы в регионе характерны для аридных ландшафтов (27 видов, 4,7 % ВО).

3.3. Жизненные формы. В фауне жужелиц региона нами выявлено 19 вариантов жизненных форм. Соотношение зоофагов и миксофитофагов представлено 405 видами (70,2%) (71%) и 172 видами (29,8%). Среди зоофагов доминируют стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные (134 вида, 23,2%) и стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные (62 вида, 10,8%), а среди миксофитофагов – геохортобионты гарпалоидные, характерные для открытых безлесных пространств (151 вид, 26,2%).

3.4. Ареалогическая структура. Фауна жужелиц региона исследования гетерогенна, в её ареалогической структуре отмечается разнообразие групп по сочетанию широтной и долготной составляющей (20 групп), что связано с его расположением на границе нескольких природных зон – тайги, лесостепи и степи. По широтной составляющей ареалов доминируют бореальные, суббореальные гумидные и суббореальные субаридные виды (табл. 3).

Таблица 3. Ареалогический состав жужелиц

	МР	ТГ	ТП	ЗП	ЦП	ВП	ВПН	ГЭ	СЭ	Итого
МР	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1 (0,2%)
П	–	7	21	14	–	–	–	–	–	42 (7,3%)
Б	–	44	31	29	17	38	20	–	–	179 (31%)
СГ	–	1	15	49	1	90	–	–	–	156 (27%)
СС	–	–	9	33	82	20	–	–	–	144 (24,9%)
ГЭ	–	–	–	–	–	–	–	50	–	50 (8,7%)
СЭ	–	–	–	–	–	–	–	–	5	5 (0,9%)
Итого	1 (0,2%)	52 (9%)	76 (13,2%)	125 (21,6%)	100 (17,3%)	148 (25,6%)	20 (3,5%)	50 (8,7%)	5 (0,9%)	577

Примечание. Распределение видов по широтной составляющей ареалов: МР – мультирегиональные, П – полизональные, Б – бореальные, СГ – суббореальные гумидные, СС – суббореальные субаридные. Распределение видов по долготной составляющей

ареалов: ТГ – трансголарктические, ТП – транспалеарктические, ЗП – западнопалеарктические, ЦП – центральнопалеарктические, ВП – восточнопалеарктические, ВПН – восточнопалеарктическо-неарктические. ГЭ – горные эндемики, СЭ – степные эндемики.

Бореальные виды обильно представлены в регионе (179 видов, 31% ВО). Они включают аркто-бореальные виды, распространённые на севере до тундровой зоны, и борео-монтанные, встречающиеся на юге в горных регионах далеко за пределами таёжной зоны (*Nebria*, *Notiophilus*, *Diacheila*, *Blethisa*, *Elaphrus*, *Loricera*, *Dyschiriodes*, *Miscodera*, *Patrobus*, *Pterostichus*, *Agonum*, *Platynus*, *Amara*, *Dicheirotrichus*, *Harpalus*). Среди бореальных видов доминируют трансголарктические, восточнопалеарктические и транспалеарктические виды.

Суббореальные гумидные виды также многочисленная группа (156 видов, 27% ВО). Северная граница суббореальных гумидных видов проходит в лесостепи и в южной части таёжной зоны. В Южной Сибири они часто распространены только в узкой лесостепной зоне, а на западе и востоке их ареал расширяется и охватывает зоны мелколиственных и широколиственных лесов. Особенно они многочисленны в Прибайкалье. Большинство видов жужилиц относится к восточнопалеарктической группе.

Суббореальные субаридные виды в регионе занимают третью позицию (144 вида, 24,9% ВО). Они распространены в степной и полупустынных зонах, некоторые охватывают и лесостепную зону. Доминируют центральнопалеарктические виды из родов *Harpalus*, *Amara*, *Bembidion*, *Cymindis*, *Pogonus*. К субаридной группе относятся небольшие или даже монотипические роды, которые и не вносят большой вклад в видовое разнообразие, но «усиливают» своеобразие аридных регионов, например, представители родов *Reflexisphodrus*, *Neophygas*, *Microderes*, *Masoreus*, *Corsyra*, *Lionedya*.

Полизоная группа широко распространена в бореальном и суббореальном поясах (42 вида, 7,3% ВО). Среди них многочисленны транспалеарктические виды с очень широким диапазоном толерантности к климатическим условиям.

Мультирегиональная группа включает только *Perigona nigriceps* (0,2% ВО), его распространение выходит далеко за пределы Голарктики – в Индо-Малайскую (= Ориентальную) и Афротропическую (= Эфиопскую) области.

Горные эндемики выделены в отдельную группу, их распространение почти не зависит от широтных и долготных климатических градиентов. Для региона характерно присутствие большого количества горных эндемиков (50 видов, 8,7% ВО), указывающих на автохтонный характер формирования фауны. Это относительно немного по сравнению с Алтаем и Кузнецким Алатау, где доля эндемичных видов составляет 15% ВО (Дудко, Любечанский, 2002; Дудко, Маталин, Федоренко, 2010). В основном, горные эндемики представлены видами и подвидами из родов *Nebria*, *Carabus*, *Trechus*, *Bembidion*, *Pterostichus* и др. Степных эндемиков немного, в основном, они распространены в Северной Гоби из родов *Cicindela*, *Calosoma*, *Pogonus*, *Pseudotaphoxenus*, *Cymindis* (5 видов, 2% ВО).

В целом фауна жужилиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии характерна для экотонной зоны между тайгой и степью. Эти особенности отражаются в структуре карабидофауны. Более половины видового обилия фауны жужилиц региона приходится на рода *Amara*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Harpalus* и *Carabus*. В

фауне жужелиц доминируют лесные, степные и лесостепные виды. Среди жизненных форм жужелиц преобладают хищники, обитающие в почве и подстилке залежных территорий и растительные виды со смешанным питанием, характерные для открытых пространств. В фауне жужелиц преобладают виды с бореальным и суббореальным распространением, а также для неё характерен выраженный эндемизм, разнообразие и специфичность подродовой структуры присущий для горных территорий юга Восточной Сибири и Северной Монголии.

Глава 4. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЖУЖЕЛИЦ

Выявлены особенности видового состава, разработана классификация сообществ жужелиц, изучена их экологическая структура на стыке тайги и степи в Восточном Саяне, Западном Хэнтэе, Селенгинском среднегорье и Витимском плоскогорье, которые различаются контрастными природно-климатическими условиями (табл. 3). Выявлены эколого-биологические особенности освоения лесостепи в высотном градиенте на примере эврибионтного восточносибирского вида *Poecilus fortipes* Chaudoir, 1850.

4.1. Особенности региональных сообществ жужелиц. Выделены четыре группы сообществ жужелиц методом соответствия, характерные для лесостепи, тайги, степи и интразональных местообитаний в стационарных исследованиях (рис. 2).

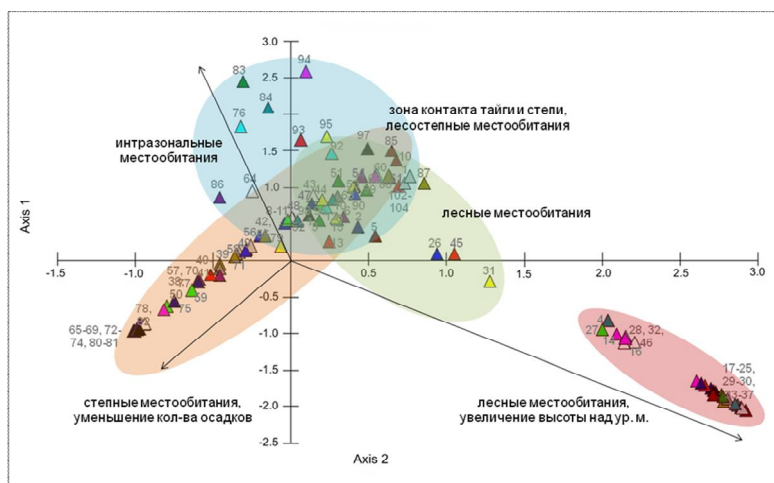


Рис. 2. Ординация сообществ жужелиц Восточного Саяна, Западного Хэнтэя, Селенгинского среднегорья и Витимского плоскогорья (*Correspondence Analysis*)

Примечание. Биотопы: Восточный Саян (1–50), Западный Хэнтэй (51–64), Селенгинское среднегорье (65–86), Витимское плоскогорье (87–104). Подробное описание биотопов приводится в прил. 3.

Сообщества жужелиц лиственных лесов Восточного Саяна выделяются отдельно, для которых характерен бедный видовой состав с доминированием представителей родов *Carabus* и *Pterostichus*, низкие показатели уловистости и индек-

сов разнообразия, с преобладанием зоофагов эпигеобионтов ходящих и стратобионтов зарывающихся подстильно-почвенных, упрощением и стабильностью экологической структуры сообществ. В долготном отношении лесные сообщества Восточного Саяна отличаются преобладанием тундрово-таёжных и лесных видов сибирского и южносибирского распространения, в то время как лесные сообщества жужелиц Западного Хэнтэя, Селенгинского среднегорья и Витимского плоскогорья сформированы лесными видами сибирского и восточносибирского распространения.

Степные сообщества жужелиц по сравнению с лесными сообществами характеризуются более богатым видовым составом с преобладанием видов родов *Poecilus*, *Harpalus*, *Cymindis*, высокими показателями уловистости и индексов разнообразия, с доминированием миксофитофагов геохортобионтов гарпалоидных, стратобионтов зарывающихся подстильно-почвенных и стратобионтов-скважников подстильно-трещинных, упрощением и стабильностью экологической структуры сообществ. В долготном отношении степные сообщества жужелиц Восточного Саяна отличаются тем, что в экологической структуре участвуют степные и лугово-степные виды центрально-азиатского и южносибирского распространения, а сообщества жужелиц Западного Хэнтэя, Селенгинского среднегорья и Витимского плоскогорья – степными и лугово-степными видами монгольского и центрально-азиатского распространения. Степные сообщества жужелиц Восточного Саяна сохранились в виде реликтовых сообществ в котловинных степях в бассейне р. Ока.

Сообщества жужелиц интразональных ландшафтов отмечены на песчано-галечниковых берегах рек и озёр, лугах, болотах, в урехах, лесополосах Селенгинского среднегорья, Восточного Саяна, Западного Хэнтэя и Витимского плоскогорья.

Наиболее разнообразные сообщества жужелиц характерны для лесостепных ландшафтов. Сообщества жужелиц, формируемые на стыке тайги и степи, отличаются высоким видовым разнообразием, равным доминированием зоофагов и миксофитофагов, усложнением и нестабильностью экологической структуры в отличие от таёжных и степных сообществ жужелиц. Основу лесостепных сообществ жужелиц составляют виды из биотопических групп сопредельных таёжной и степной зоны из родов *Carabus*, *Poecilus*, *Pterostichus*, *Harpalus*, *Cymindis*. Характерной особенностью лесостепных сообществ является присутствие представителей рода *Amara*. Выраженное разнообразие лесостепных сообществ жужелиц является следствием обширности распространения лесостепной зоны на широтно-долготном Байкальском рубеже в условиях горно-котловинного рельефа, например, сообщества жужелиц экспозиционной горной лесостепи Восточного Саяна, аридной лесостепи Селенгинского среднегорья и криоаридной лесостепи Витимского плоскогорья. Во всех региональных лесостепных сообществах жужелиц *Poecilus fortipes* входит в структуру доминирования.

4.2. Сообщества жужелиц Восточного Саяна. Установлено, что наиболее оригинальные и разнообразные сообщества жужелиц формируются на южных склонах Восточного Саяна в горной экспозиционной лесостепи или убурах (Хобракова, 2003, 2006; Хобракова, Шарова, 2004). Здесь выделяются сообщества жужелиц верхнего и нижнего лесостепного пояса (табл. 4).

Сообщества жужелиц убуrows верхнего (1500–1800 м) и нижнего (1250–1400 м) поясов формируются в комплексах лиственничных, лиственнично-осиновых, лиственнично-берёзовых лесов и луговых и настоящих степях. В этих сообществах жужелиц выявлено высокое разнообразие жужелиц (до 25–30 видов), в трофической структуре отмечено равное соотношение зоофагов и миксофитофагов. В сообществах жужелиц верхнего лесостепного пояса отмечено представительство рода *Amara*, преобладание *Poecilus fortipes* в качестве супердоминанта (>50% ВО), доминирование лугово-степных видов, в ярусной структуре доминируют стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные и геохортобионты гарпалоидные. В сообществах жужелиц нижнего лесостепного пояса доминируют представители родов *Poecilus*, *Harpalus* и *Cymindis*, преобладают степные, лесные и лугово-степные виды, в ярусной структуре преобладают стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные, геохортобионты гарпалоидные, эпигеобионты ходящие и стратобионты-скважинки подстильно-трещинные. Анализ экологической структуры сообществ жужелиц Восточного Саяна и их численных показателей на основе индексов Шеннона, Пиелу, Симпсона выявил, что к нестабильным сообществам жужелиц относятся сообщества жужелиц убуrows, которые приурочены к небольшим по площади биотопам в горах и антропогенно изменённым ландшафтам в долинах рек. Здесь видовой состав жужелиц сложен пластичными видами из прилегающих степных и лесных биотопов. Для этих сообществ выявлены низкие индексы разнообразия и выравненности, высокие индексы доминирования отдельных видов до уровня супердоминантов и исчезновение субдоминантов.

Таблица 4. Классификация сообществ жужелиц Восточного Саяна

Тип I: Сообщества жужелиц убуrows или верхнего лесостепного пояса (комплексов лиственнично-осиновых лесов и луговых степей)	
Вариант 1	<i>Poecilus fortipes</i> (76%) в луговых степях с участием ив и курильского чая на низкой пойме р. Ока, 1300 м.
Вариант 2	<i>Poecilus fortipes</i> (53%) + <i>Amara fodinae</i> (23%) + <i>Harpalus aequicollis</i> (11%) в горных луговых степях в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 3	<i>Poecilus fortipes</i> (31%) + <i>Amara tumida</i> (26%) в осиновых лесах в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 4	<i>Amara fodinae</i> (30%) + <i>Harpalus aequicollis</i> (21%) + <i>Poecilus fortipes</i> (19%) + <i>A. tumida</i> (13%) в лиственнично-осиновых лесах в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 5	<i>Poecilus fortipes</i> (32%) + <i>Pterostichus dilutipes</i> (26%) в лиственнично-берёзовых лесах в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 6	<i>Amara depressangula</i> (70%) + <i>Poecilus fortipes</i> (10%) на лугах ячменных, сенокосных участках в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ, неподалеку от ее впадения в р. Ока, 1400 м.
Тип II: Сообщества жужелиц горной тайги (лиственничных лесов)	
Вариант 1	<i>Carabus loschnikovi</i> (49%) + <i>Pterostichus dilutipes</i> (14%) + <i>Pt. montanus</i> (13%) в лиственничных мохово-лишайниковых склоновых лесах на склонах южной экспозиции в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 2	<i>Carabus loschnikovi</i> (69%) + <i>Pterostichus dilutipes</i> (14%) в лиственничных кустарниковых склоновых лесах на склонах восточной экспозиции в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 3	<i>Carabus loschnikovi</i> (42%) + <i>Pterostichus montanus</i> (20%) + <i>C. odoratus</i> (14%) + <i>Pt. subaeneus</i> (10%) в лиственничных склоновых лесах на склонах северной экспозиции в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 4	<i>Pterostichus dilutipes</i> (32%) + <i>Carabus loschnikovi</i> (30%) + <i>Pt. montanus</i> (11%) в смешанных лиственнично-берёзово-тополёвых долинных лесах в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 5	<i>Pterostichus dilutipes</i> (17%) + <i>Carabus henningi</i> (12%) + <i>Bembidion infuscatum</i> (12%) в лиственничных пойменных лесах в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Тип III: Сообщества жужелиц убуrows нижнего лесостепного пояса (комплексов склоново-долинных лиственничных лесов, луговых и настоящих степей)	
Вариант 1	<i>Carabus loschnikovi</i> (48%) + <i>C. spasskianus</i> (13%) + <i>C. canaliculatus</i> (12%) + <i>Poecilus fortipes</i>

	(10%) в лиственничных остепнённых лесах в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.
Вариант 2	<i>Harpalus amariformis</i> (23%) + <i>Poecilus fortipes</i> (22%) + <i>Cymindis binotata</i> (21%) + <i>H. erosus</i> (12%) в горных каменистых степях в долине р. Ока.
Вариант 3	<i>Harpalus rufiscapus</i> (16%) + <i>Pterostichus gibbicollis</i> (16%) + <i>Poecilus fortipes</i> (14%) на хвощево-разнотравно-злаково-осоковых лугах, 1348 м, на склонах северной экспозиции в местности Монголжон в долине р. Ока.
Вариант 4	<i>Poecilus fortipes</i> (53%) + <i>Carabus canaliculatus</i> (24%) в лиственничных разреженных лесах на склонах северной экспозиции в местности Монголжон в долине р. Ока.
Вариант 5	<i>Poecilus fortipes</i> (74%) + <i>Bembidion infuscatum</i> (11%) на пойменных лугах в местности Ухэрик в долине р. Ока.
Вариант 6	<i>Poecilus fortipes</i> (53%) + <i>Cymindis binotata</i> (20%) + <i>Harpalus lumbaris</i> (14%) в полынно-лапчатково-мятликовых степях на террасах р. Ока в местности Ухэрик.
Вариант 7	<i>Carabus loschnikovi</i> (52%) + <i>Pterostichus montanus</i> (13%) + <i>C. canaliculatus</i> (13%) в склоновых лиственничных редкотравных лесах на склонах северной экспозиции в местности Монголжон в долине р. Ока.

4.3. Сообщества жуелиц Витимского плоскогорья. Лесостепные сообщества жуелиц формируются на стыке лиственнично-берёзовых колков и луговой степи (980 м) в условиях Витимского плоскогорья на многолетней мерзлоте (Хобракова, 2008; Моролдоев, 2009; Моролдоев, Хобракова, 2010а,б, 2011). В классификации сообществ жуелиц отдельно выделяются лесостепные сообщества (табл. 5).

Таблица 5. Классификация сообществ жуелиц Витимского плоскогорья

Тип I: Сообщества жуелиц лиственнично-берёзовых лесов	
Вариант 1	<i>Carabus canaliculatus</i> (24%) + <i>Pterostichus dauricus</i> (21%) в непрерывных лиственничных и лиственнично-берёзовых лесах на высокой пойме и надпойменной террасе р. Индола.
Вариант 2	<i>Carabus canaliculatus</i> (18%) + <i>C. granulatus</i> (13%) + <i>C. hummeli</i> (13%) + <i>Pterostichus interruptus</i> (12%) + <i>C. arcensis</i> (11%) на закустаренных увлажнённых лугах.
Вариант 3	<i>Pterostichus dauricus</i> (35%) + <i>Carabus hummeli</i> (15%) + <i>C. canaliculatus</i> (14%) + <i>Pt. eximius</i> (13%) в пойменных лиственничных лесах.
Вариант 4	<i>Carabus canaliculatus</i> (30%) + <i>Amara hyperborea</i> (19%) в берёзово-лиственничных и берёзовых пойменных лесах.
Вариант 5	<i>Carabus canaliculatus</i> (35%) + <i>C. hummeli</i> (19%) + <i>Amara hyperborea</i> (22%) в лиственничных склоновых лесах.
Тип II: Сообщества жуелиц лиственнично-берёзовых колков	
Вариант 1	<i>Poecilus fortipes</i> (58%) + <i>Carabus canaliculatus</i> (15%) в берёзовых разнотравно-злаковых колках и остепнённых закустаренных лугах.
Вариант 2	<i>Poecilus fortipes</i> (31%) + <i>P. major</i> (17%) + <i>Harpalus aequicollis</i> (11%) в луговой степи.
Вариант 3	<i>Cymindis collaris</i> (31%) + <i>Carabus latreillei</i> (21%) + <i>C. canaliculatus</i> (16%) + <i>Poecilus fortipes</i> (14%) в лиственничных колках.
Вариант 4	<i>Poecilus fortipes</i> (42%) + <i>Carabus canaliculatus</i> (23%) в берёзовых лесах и берёзовой гари.
Вариант 5	<i>Poecilus fortipes</i> (62%) + <i>Carabus kruberi</i> (12%) в луговой степи.
Тип III: Сообщества жуелиц закустаренных лугов	
Вариант 1	<i>Poecilus fortipes</i> (21%) + <i>Carabus arcensis</i> (13%) + <i>Pterostichus eschscholtzii</i> (13%) + <i>Elaphrus sibiricus</i> (13%) в вняках и на заболоченных лугах.
Вариант 2	<i>Carabus granulatus</i> (47%) в пойменных вняках.
Вариант 3	<i>Carabus maeander</i> (23%) + <i>Bembidion scorulinum</i> (13%) + <i>B. obliquum</i> (11%) на песчаных берегах оз. Большое Еравное.

Особенности сообществ жуелиц берёзовых и лиственничных колков характеризуются обеднённостью видового состава по сравнению с сообществами жуелиц непрерывных лесов и степей, а также значительной долей участия степных элементов по разнообразию и численному обилию. В лиственничном колке с остепнённым травянистым покровом доминирует степной подстилочно-трещинный вид *Cymindis collaris*. В берёзовом колке с хорошо развитым травостоем и повы-

шенной влажностью преобладает лугово-степной стратобионт подстильно-почвенный вид *Poecilus fortipes*. Анализ структуры сообществ жуужелиц и их численных показателей выявил, что в криоаридных условиях Витимского плоскогорья формируются нестабильные сообщества жуужелиц лиственнично-берёзовых колков.

4.4. Сообщества жуужелиц Западного Хэнтэя. В гумидных условиях Западного Хэнтэя формируются лугово-лесные сообщества жуужелиц. Они распространены на мезофильных лугах с участием ив, ерников, пойменных лугов, лиственнично-елово-берёзово-тополевых и берёзовых лесах в долине р. Ероо (Хобракова и др., 2018). В предложенной классификации сообществ жуужелиц Западного Хэнтэя эта группа сообществ жуужелиц выделяется отдельно (табл. 6).

Таблица 6. Классификация сообществ жуужелиц Западного Хэнтэя

Тип I: Лугово-лесные сообщества жуужелиц	
Вариант 1	<i>Pterostichus eximius</i> (18%) + <i>Poecilus fortipes</i> (12%) на пойменных лугах с участием кустарников ив и ерников в пойме р. Ероо (HM1 + HM4 + S).
Вариант 2	<i>Poecilus fortipes</i> (22%) + <i>P. gebleri</i> (19%) + <i>Carabus canaliculatus</i> (14%) на пойменных лугах и лиственнично-елово-берёзово-тополевых урехах (MDS5 + F + HM2 + HM3).
Вариант 3	<i>Carabus canaliculatus</i> (53%) в берёзовых лесах после пожаров (BF).
Тип II: Горные степные сообщества жуужелиц	
Вариант 1	<i>Poecilus fortipes</i> (43%) + <i>P. gebleri</i> (22%) в горных степях с зарослями таволги на южных склонах (MDS1 + MDS2 + MDS3 + MDS4 + VM).
Тип III: Прибрежные речные сообщества жуужелиц	
Вариант 1	<i>Nebria rufescens</i> (19%) + <i>Amara microdera</i> (10%) на песчано-галечниковых отмелях р. Ероо (R).

Для этих сообществ характерно наибольшее разнообразие жуужелиц (до 30 видов). В равной степени представлены лесные и степные виды, меньше всего представлены лугово-степные и луговые виды. Среди трофических групп преобладают зоофаги. Среди ярусных групп доминируют стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные, эпигеобионты ходящие и геохортобионты гарпалоидные. Здесь доминируют *Pterostichus eximius*, *Poecilus fortipes*, *P. gebleri* и *Carabus canaliculatus*. Здесь отмечены два редких вида жуужелиц – степной *Carabus vladimirskyi* и неморальный *C. smaragdinus smaragdinus*, последний впервые приводится для территории Монголии. На основе структуры сообществ жуужелиц и их численных показателей лугово-лесные сообщества относятся к стабильным сообществам.

4.5. Сообщества жуужелиц Селенгинского среднегорья. В субаридных условиях Селенгинского среднегорья формируются оригинальные сообщества жуужелиц на стыке сосновых остепнённых лесов, ильмовников и настоящих степей (табл. 7) (Хобракова, 2012, 2019, 2020).

Таблица 7. Классификация сообществ жуужелиц Селенгинского среднегорья

Тип I: Сообщества жуужелиц степей	
Вариант 1	<i>Poecilus gebleri</i> (43%) + <i>Cymindis binotata</i> (13%) + <i>Harpalus calceatus</i> (11%) в ильмовых степях на плакоре и транзитной позиции склонов.
Вариант 2	<i>Poecilus gebleri</i> (33%) + <i>Harpalus pallidipennis</i> (13%) + <i>Cymindis binotata</i> (10%) + <i>H. lumbaris</i> (10%) в настоящей степи на плакоре.
Вариант 3	<i>Poecilus gebleri</i> (20%) + <i>Corsyra fusula</i> (15%) + <i>Harpalus pallidipennis</i> (15%) + <i>Cymindis binotata</i> (10%) + <i>H. viridanus</i> (10%) на залежи после распахки.
Вариант 4	<i>Harpalus pallidipennis</i> (29%) + <i>H. lumbaris</i> (23%) + <i>Poecilus gebleri</i> (12%) + <i>Cymindis binotata</i> (11%) в настоящих степях транзитной позиции склонов в Тапхарской и Иволгинской котлови-

	нах.
Вариант 5	<i>Amara fodinae</i> (28%) + <i>Poecilus gebleri</i> (20%) + <i>Harpalus brevicornis</i> (15%) в степи (ТНИБ) вокруг оз. Ганджиева в Иволгинской котловине.
Вариант 6	<i>Harpalus viridanus</i> (38%) + <i>Poecilus gebleri</i> (14%) + <i>H. amputatus</i> (13%) в луговой степи на днище Иволгинской котловины.
Вариант 7	<i>Poecilus gebleri</i> (29%) + <i>Amara fodinae</i> (18%) в сазовой степи на днище Иволгинской котловины.
Вариант 8	<i>Poecilus gebleri</i> (24%) + <i>Harpalus lumbaris</i> (23%) + <i>H. viridanus</i> (10%) в полевой степи на днище Тапхарской котловины.
Тип II: Сообщества жуужелиц сосновых остепнённых лесов	
Вариант 1	<i>Poecilus gebleri</i> (25%) + <i>P. fortipes</i> (19%) + <i>Harpalus heyrovskiyi</i> (18%) в сосняках на южном склоне Хамар-Дабана и северном склоне Ганзуриинского хребта.
Вариант 2	<i>Carabus canaliculatus</i> (13%) + <i>Harpalus heyrovskiyi</i> (13%) + <i>H. vittatus</i> (10%) в зарослях шиповника на северном склоне Ганзуриинского хребта.
Вариант 3	<i>Cymindis binotata</i> (22%) + <i>Pseudotaphoxenus dauricus</i> (17%) + <i>Poecilus gebleri</i> (16%) + <i>Harpalus lumbaris</i> (15%) в горной степи с участием спиреи средней в Иволгинской котловине.
Вариант 4	<i>Poecilus versicolor</i> (61%) + <i>P. gebleri</i> (17%) в берёзой лесополосе вдоль оросительного канала.
Тип III: Сообщества жуужелиц лугов и болот	
Вариант 1	<i>Carabus maeander</i> (19%) + <i>Pterostichus niger planipennis</i> (19%) + <i>Chlaenius tristis</i> (15%) + <i>Poecilus versicolor</i> (10%) на заболоченных засоленных лугах в пойме р. Иволга и Мухинского болота.
Вариант 2	<i>Carabus granulatus</i> (50%) + <i>Pterostichus niger planipennis</i> (17%) + <i>Poecilus versicolor</i> (13%) на лугах Мухинского болота.
Тип IV: Сообщества жуужелиц в пойменных лесах	
Вариант 1	<i>Pterostichus adstrictus</i> (42%) + <i>Carabus canaliculatus</i> (11%) в урехах и ельниках Иволгинской котловины.

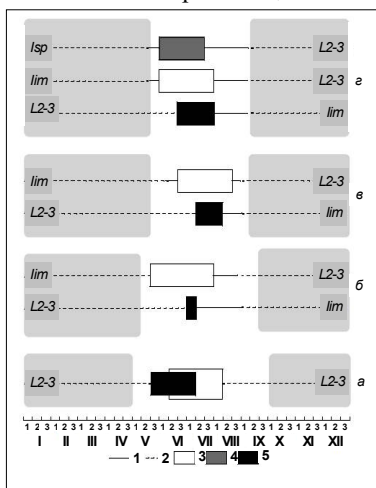
В сообществах жуужелиц сосновых остепнённых лесов и ильмовников преобладают виды родов *Carabus*, *Poecilus*, *Harpalus*, *Cymindis*, *Pseudotaphoxenus*, в биотопической структуре доминируют степные, лугово-степные, пустынно-степные и лесные виды, соотношение зоофагов и миксофитофагов примерное в равных долях, среди ярусных групп доминируют стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные, геохортобионты гарпалоидные и стратобионты-скважники подстильно-трещинные. Анализ структуры сообществ жуужелиц и численных показателей показал, что стабильные сообщества жуужелиц формируются в биотопах, которые занимают большие площади распространения – ильмовники, сосновые остепнённые леса.

4.6. Экологические механизмы освоения переходной зоны на примере лесостепного вида *Poecilus fortipes* (Chaudoir 1850). Этот вид широко распространён в лесостепных и антропогенно измененных ландшафтах на юге Сибири и Дальнего Востока. На его примере нами выявлены пути освоения лесостепных пространств Селенгинского среднегорья, Витимского плоскогорья и Восточного Саяна. Этот вид в отличие от других лесостепных видов имеет высокую численность, с представлением всех стадий развития, а в структуре доминирования занимает позиции от субдоминанта, доминанта до супердоминанта. Освоению этим видом горных лесостепных пространств Восточного Саяна способствует перестройка его жизненного цикла – с однолетнего с летним размножением на Селенгинском среднегорье, Витимском плоскогорье, в нижнем поясе Восточного Саяна на облигатно-двухгодичный с раннелетним размножением в верхнем поясе Восточного Саяна (Хобракова, Маталин, 2013). При этом переход к двухгодичности развития наблюдается при увеличении абсолютной высоты с 600–650 до 900–950 м, что соответствует снижению суммы эффективных температур до 1400° С и сокращению вегетационного периода со 147 дней в низкогорье до 100 дней в вы-

сокогорье, что, вероятно, уже недостаточной для реализации одногодичного варианта жизненного цикла (рис. 3).

Освоение *P. fortipes* горной лесостепи, детально рассмотренного нами в условиях Восточного Саяна, связано с изменениями его популяционных характеристик в высотном градиенте. В морфометрическом отношении показано, что с увеличением высоты прослеживается уменьшение линейных размеров особей обоих полов, особенно, из среднегорий и нижней границы высокогорий Восточного Саяна. При изменении абсолютной высоты с 600–650 м до 1300–1500 м длина тела самок и самцов *P. fortipes* уменьшается в среднем на 0,6 и 0,9 см, тогда как при переходе от 1300–1400 м к 1500–1700 м – на 1,1 и 1,9 см, соответственно.

Рис. 3. Схема реализации жизненного цикла *P. fortipes* в высотном градиенте



Примечание. Стационары: а – Селенгинское среднегорье (600–650 м), б – Витимское плоскогорье (900–950 м), в – нижний пояс лесостепи Восточного Саяна (1300–1400 м), г – верхний пояс лесостепи Восточного Саяна (1500–1700 м), *lim* – иматурные имаго, *Isp* – постгенеративные имаго (пращурных генераций), *L2,3* – личинки второго и третьего возрастов, 1 – данные учетов почвенными ловушками, 2 – предполагаемые сроки активности, 3 – репродуктивный период впервые размножающихся особей, 4 – репродуктивный период особей прашурных генераций, 5 – период отрождения жуков из зимовавших личинок.

С увеличением высоты соотношение полов *P. fortipes* в Восточном Саяне (1500–1700 м) оказалось сдвинуто в сторону самок, которые в 1,5 раза превзошли по численности самцов, в то время как в условиях Селенгинского среднегорья (600–650 м) соотношение полов *P. fortipes* составило 1 : 1.

Продолжительность репродуктивного периода *P. fortipes* составляет 6–7 декад, однако сроки начала яйцекладки в высотном градиенте закономерно меняются. В условиях Селенгинского среднегорья самки приступают к откладке яиц спустя две декады после начала напочвенной активности, на Витимском плоскогорье и в нижнем поясе лесостепи Восточного Саяна – спустя декаду, а в убурах Восточного Саяна – одновременно с началом напочвенной активности вида. Характерной чертой популяций *P. fortipes* из Селенгинского среднегорья, Витимского плоскогорья и нижнего пояса лесостепи Восточного Саяна является не только относительно низкая уловистость, но и отсутствие повторно размножающихся особей прашурных генераций. Это может стать причиной резких межгодовых колебаний численности, а также повышает риск спонтанного вымирания локальных популяций.

Закономерно изменяется в высотном градиенте и репродуктивный потенциал популяций. С увеличением абсолютной высоты максимальное число яиц у одной самки возрастает с 26–28 в популяции из Селенгинского среднегорья до 40–43 в популяциях из лесостепи Восточного Саяна.

Сроки отрождения имаго из зимовавших личинок в верхнем поясе лесостепи Восточного Саяна были наиболее продолжительными – начавшись в конце июня, они продолжались до начала сентября. В то время как на Селенгинском среднегорье, Витимском плоскогорье и в нижнем поясе лесостепи Восточного Саяна были короче.

Глава 5. ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ЮГА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

В нашей работе впервые проведено районирование юга Восточной Сибири и Северной Монголии с выделением зонально-провинциальной структуры региона и рубежей провинциального ранга. Впервые отмечены границы Байкальского рубежа, отмечены сгущения границ разного ранга с приближением к Байкальскому рубежу. Предложенная схема фаунистического районирования юга Восточной Сибири и Северной Монголии объясняет смешанный переходный характер фауны жужелиц положением региона на стыке нескольких провинций и областей Палеарктики.

5.1. Фаунистическое районирование. Биogeографическое районирование переходной зоны задача непростая и трудная. Это связано с особенностями географического положения региона в центре Палеарктики, расположенного на своеобразном перекрёстке широтно-долготных рубежей, где сходятся границы нескольких крупных физико-географических районов. Природно-климатическая зональность, отлично выраженная на равнинных территориях, здесь резко нарушается обширными горными массивами с хорошо прослеживающейся вертикальной поясностью. На сложность районирования горных территорий указано на схеме общего зоогеографического районирования Палеарктики, в т.ч. бассейна оз. Байкал и сопредельных к нему территорий (Емельянов, 1974; Емельянов, Фролов, 2010). Эти регионы относятся к переходной области с двойными обозначениями.

Многие исследователи отмечали особенности положения Байкальского региона в Палеарктике, выделяли и подчеркивали его особый биogeографический характер как смешанная фауна (Семёнов-Тян-Шанский, 1936); Байкальская Сибирь (Попов, 1955; Пешкова, 1985); переходная область (Емельянов, 1974); переходная зона (Иметхенов, 1997); пограничная зона между бореальными ландшафтами Сибири и степями Центральной Азии (Доржиев, 1997); экотонное или буферное положение на границе Центральной и Северной Азии (Бурятия: растительный мир, 1997; Намзалов, 1998); зона контакта тайги и степи на юге Восточной Сибири (Елаев, 2005); фитогеографический феномен бассейна р. Селенги (Намзалов, 2004); Селенгинское среднегорье как новая экотонная провинция (Елаев и др., 2013).

В зоогеографическом районировании выделяют два основных подхода – фауно-генетический и ландшафтно-зональный (зонально-климатический) (Чернов, 1975; Лопатин, 1989). Для территории юга Восточной Сибири и Северной Монголии нами впервые разработана схема районирования на примере жуков жужелиц. В основе этого районирования использован бассейновый подход, при котором выделяются региональные фауны жужелиц в пределах речных бассейнов, ограниченных горными водоразделами. Такой подход обусловлен сложным горно-котловинным рельефом территории исследования, мелкими размерами жужелиц от

нескольких мм до нескольких см, относительно низкой мобильностью жуков, чёткой приуроченностью их к определённым экологическим условиям среды и особенностями биологии развития жужелиц, которые тесно связаны с растениями и почвой.

Для унификации названий выделов областей, подобластей, провинций приняты названия в схемах зоогеографического и ботанико-географического районирования Байкальской Сибири и Монголии (Емельянов, 1974; Пешкова, 1985; Крыжановский, 2002; Чепинога, 2009; Камелин, 2010). Оригинальные названия округов приведены по крупным горным водоразделам, названия районов – по речным и озёрным бассейнам.

Сравнение таксономического сходства жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии позволило нам выявить три крупные фауны в ранге провинций (рис. 4). Регион исследования находится на стыке трёх провинций – Саянско-Байкальско-Становой с преобладанием таёжных видов жужелиц, Монгольско-Даурско-Маньчжурской с доминированием лесостепных и степных видов и Северо-Гобийской с превалированием степных и пустынно-степных видов. Фауна жужелиц переходной лесостепной зоны выделена в ранге Монгольско-Даурско-Маньчжурской провинции.

Выделенные нами границы провинций проходят по крупным горным водоразделам, ограничивающие распространение насекомых (рис. 5). Саянско-Байкальско-Становую провинцию ограничивают Хангай-Саянский, Ангаро-Ленский, Становой и Байкальский рубежи. Монгольско-Даурско-Маньчжурская провинция находится в пределах Хангай-Саянского, Байкальского, Хинган-Верхнеамурского и Хангай-Хэнтэйского рубежей. Северо-Гобийская провинция ограничена Хангай-Саянским, Хангай-Хэнтэйским, Хинган-Верхнеамурским и Алтай-Монголо-Гобийским рубежами. В распространении жужелиц в регионе исследования особое значение имеет Байкальский рубеж, который является границей не только между провинциями, но и границей западного гумидного и восточного аридного секторов Палеарктики (Емельянов, 1974).

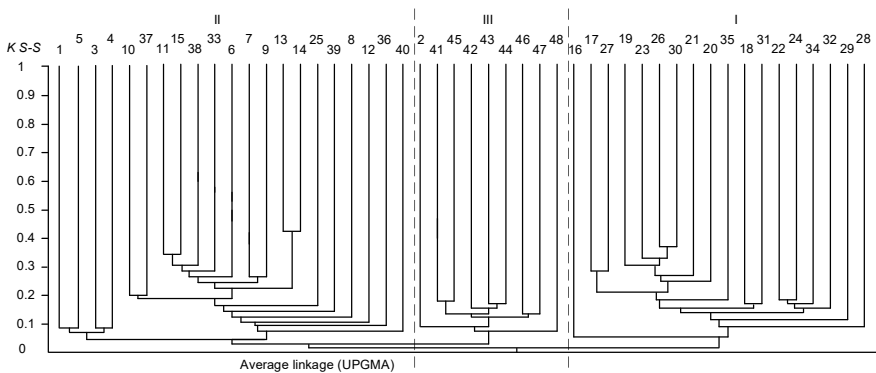


Рис. 4. Таксономическое сходство региональных фаун жужелиц (коэффициент Сокала – Снита)

Примечание. 1 – Идэр, 2 – Дэлгэр-Мурэн, 3 – Хануй, 4 – верховье Селенги, 5 – Эгийц, 6 – Орхон, 7 – Джида, 8 – среднее течение Селенги, 9 – Темник, 10 – Чикой, 11 – Хилок, 12 – Куйтунка, 13

– Оронгой, 14 – Иволга, 15 – Уда, 16 – Иганца, 17 – низовье Селенги, 18 – дельта Селенги, 19 – Западное Прибайкалье, 20 – Северо-Западное Прибайкалье, 21 – Северо-Восточное Прибайкалье, 22 – Восточное Прибайкалье, 23 – Юго-Западное Прибайкалье, 24 – Верхняя Ангара, 25 – Баргузин; 26 – Иркутг, 27 – Иркутское водохранилище, 28 – Китой, 29 – Белая, 30 – Ока, 31 – Кудя, 32 – Чара, 33 – Витим, 34 – Киренга, 35 – Верхняя Лена; 36 – Шилка, 37 – Ингода, 38 – Онон, 39 – Торейские озера, 40 – Газимур, 41 – Керулен; 42 – Таац, 43 – Онги, 44 – Туйн, 45 – Байдраг, 46 – Тес, 47 – Завхан, 48 – озёра Хара-Нур.

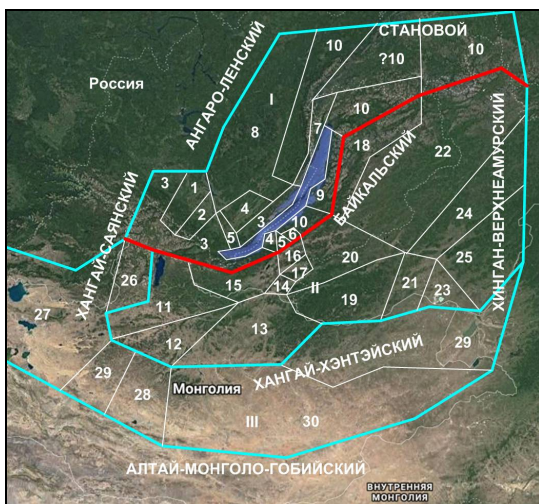


Рис. 5. Схема фаунистического районирования юга Восточной Сибири и Северной Монголии на примере жуков жужелиц

Примечание. Провинции: I – Саянско-Байкальско-Становая (1–10 округа), II– Монгольско-Даурско-Маньчжурская (11–25 округа), III– Северо-Гобийская (26–30 округа). Границы провинций: Хангай-Саянский, Байкальский, Хинган-Верхнеамурский, Ангаро-Ленский, Становой, Хангай-Хэнтэйский, Алтай-Монголо-Гобийский. Границы округов (1–30, названия в тексте диссертации).

5.2. Зонально-провинциальная структура региона. В предложенной нами схеме фаунистического районирования отражается разнообразие зонально-провинциальной структуры региона, которое включает 3 области, 3 провинции, 30 округов и 48 районов. Более подробно схема районирования рассматривается в диссертации.

А. Евросибирская таёжная (бореальная) область. Восточносибирская подобласть. I. Саянско-Байкальско-Становая провинция. 10 округов (Бельский, Китойский, Восточносаянско-Южнобайкальский, Прибайкальский лесной, Прибайкальский степной, Улан-Бургаский, Восточно-Байкальский, Западно-Байкальский, Западно-Баргузинский, Северобайкальско-Становой). Саянско-Байкальско-Становая провинция включает фауну жужелиц Байкальской котловины, гор Предбайкалья и Прибайкалья. Территория этой провинции расположена в западной части сектора, где велико влияние западного переноса Атлантики и повышенного содержания осадков от 400 до 1400 мм. Фауна этой провинции включает 468 видов из 63 родов.

Преобладают рода *Amara* (77 видов, 16,5 %), *Bembidion* (74 вида, 15,8 %), *Pterostichus* (53 вида, 11,3 %), *Harpalus* (50 видов, 10,7 %), *Carabus* (32 вида, 6,8 %). Территорией этой провинции ограничено распространение на юг таких родов как *Pelophila*, *Eotrechodes*, *Masuzoa*, *Laemostenus*, *Anisodactylus*, *Stenolophus*, *Perigona*, *Callistus*, *Mastax*.

Б. Скифская степная область. Восточноскифская подобласть. II. Монгольско-Даурско-Маньчжурская провинция. 15 округов (Южно-Большесаянский, Северо-Хангайский, Восточнохангайско-Западнохэнтэйский, Средне-правобережно-селенгинский, Джидинско-Хамардабанский, Южно-Хамардабанский, Куйтунский, Баргузинско-Икатский, Северо-Хэнтэйский, Уланбургаско-Яблоновый, Онон-Даурский, Витимский, Юго-Восточно-Даурский, Северо-Борщовочный, Южно-Борщовочно-Газимурский). Монгольско-Даурско-Маньчжурская провинция расположена в восточной части сектора, где влияние воздушных масс Атлантики ослабеваает, количество осадков резко сокращается до 200-300 мм. Только во второй половине лета прорываются муссоны со стороны Пацифики, принося большое количество осадков. Именно для этой провинции характерно разнообразие лесостепных ландшафтов (сосновая, лиственничная, берёзовая, ильмовая), где отмечено 443 вида из 65 родов. Здесь преобладают представители родов *Amara* (74 вида, 16,7 %), *Bembidion* (66 видов, 14,9 %), *Harpalus* (51 вид, 11,5 %), *Pterostichus* (38 видов, 8,6 %), *Carabus* (27 видов, 6,1 %). Этой провинцией ограничено распространение на север таких родов, как *Tachys*, *Anchomenus*, *Licinus*, *Masoreus*, *Lionedya*, *Demetrias*.

В. Сетийская (Сахаро-Гобийская) пустынная область. Центральноеазиатская подобласть. III. Северо-Гобийская провинция. 5 округов (Улан-Тайгинский, Тувинско-монгольский или Котловина Больших озёр, Южно-Хангайский или Долина Озёр, Южнохангайско-Южнохэнтэйский, Северо-Гобийский). Северо-Гобийская провинция ограничена Саянско-Хангайским, Ленско-Хинганским и Алтайско-Монгольско-Гобийским рубежами. Количество осадков редко превышает 100-200 мм. Здесь, в основном, распространены степные, пустынно-степные ландшафты с участием караганников. Для этой провинции выявлено 193 вида из 35 родов. Здесь преобладают представители родов *Harpalus* (31 вид, 16,1 %), *Bembidion* (30 видов, 15,5 %), *Amara* (26 видов, 13,5 %), *Cymindis* (13 подвидов, 6,7 %) и *Carabus* (11 видов, 5,7 %). Территорией этой провинции ограничено распространение на север только рода *Taphoxenus*.

Глава 6. ЭКОТОННЫЙ ЭФФЕКТ В СТРУКТУРЕ РЕГИОНАЛЬНЫХ ФАУН ЖУЖЕЛИЦ НА БАЙКАЛЬСКОМ РУБЕЖЕ

Значение Байкальского рубежа обсуждалось в работе В.Г. Шиленкова (2000) на примере ареалов жуужелиц. Нами предлагается другой подход, в основе которого анализируются изменения структуры региональных фаун жуужелиц по таксономическому составу, высотно-поясному распределению, жизненными формам, по широтной и долготной составляющей ареалов (Хобракова, 2020). В обоих случаях показано, что горные массивы являются крупными преградами в распространении этих насекомых. В нашей работе показано, что Байкальский рубеж является крупным широтно-долготным фаунистическим рубежом. В этом разделе показаны ши-

отно-долготные и высотно-поясные особенности пространственного распределения жужелиц на Байкальском рубеже.

6.1. Структура региональных фаун жужелиц по таксономическому составу. На юге Восточной Сибири и Северной Монголии по результатам наших исследований выделено несколько областей таксономического разнообразия жужелиц (рис. 6).

Самая крупная область охватывает территорию от Станового нагорья на севере до Хангая и Хэнтэя на юге, от Восточного Саяна на западе и до Забайкалья на востоке, где в региональных фаунах насчитывается более 100 видов жужелиц. За пределами этой области разнообразие жуков резко снижается, особенно, на юге в условиях недостатка влаги в Котловине Больших озёр, Долине Озёр, Хара-Нур, на равнинах Восточной Монголии (до 30-70 видов) и на севере Ангаро-Ленского и Лено-Катангского плато в условиях многолетней мерзлоты (до 50-80 видов).

Наиболее богатая область таксономического разнообразия жужелиц отмечается на всем протяжении Байкальского рубежа. Особенно, в южной части этого рубежа в горных районах Восточного Саяна – бассейны рек Иркутта (310 видов), Оки (232 вида) и Юго-Западного Прибайкалья (264 вида). Более бедная фауна жужелиц отмечается в северной части рубежа: Витимское плато – бассейн р. Витим (198 видов) и Северо-Восточное Прибайкалье (171 вид). Байкальский рубеж в своей южной части представляет территорию взаимообогащения фауны жужелиц, что связано с существованием рефугиумов, в которых сохранились эндемики и реликты, а в северной части рубеж является пределом для распространения видов, ограниченных высокогорными районами с мощными центрами оледенения.

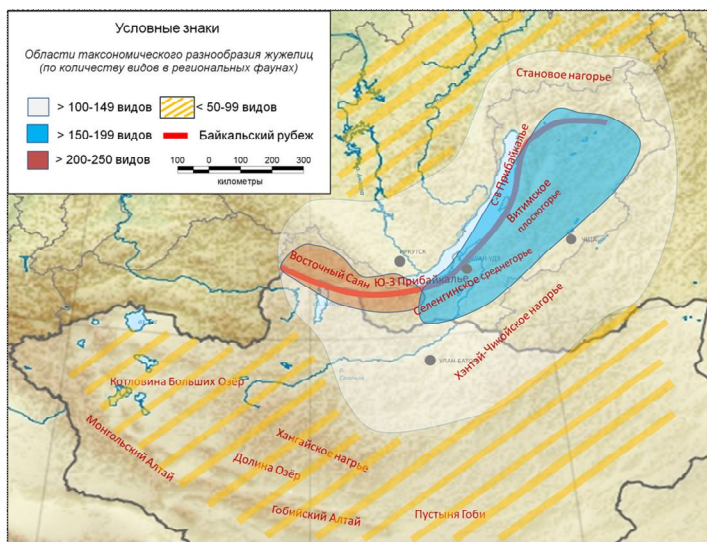


Рис. 6. Изменение таксономического состава жужелиц в региональных фаунах юга Восточной Сибири и Северной Монголии

6.2. Структура региональных фаун жуужелиц по высотно-поясному распределению. Байкальский рубеж влияет на распространение лесных и степных видов в переходной зоне (рис. 7). Анализ структуры региональных фаун жуужелиц показал, что сплошное зональное распространение лесных и степных видов в переходной зоне и на Байкальском рубеже сменяется на прерывистое и островное распространение. С севера на юг уменьшается количество лесных видов жуужелиц и увеличивается количество степных видов.

Лесные виды жуужелиц (>38 %) распространены по горным хребтам Сибири от Восточного Саяна до Хангая, Забайкалья и Хэнтэя. Наибольшее разнообразие лесных видов жуужелиц отмечено на северо-западном макросклоне Хамар-Дабана. В условиях повышенной влажности и высокого снежного покрова в черневых пихтово-осиновых лесах сохранились неморальные лесные виды жуужелиц, характерные для Дальнего Востока России (*Notiophilus impressifrons*, *Carabus smaragdinus*, *Epaiphium nigricornis*, *Bembidion consummatum*, *Agonum sculptipes*, *Amara amplipennis*, *Apristus striatus*) (Панкратов, 2011). С продвижением на юг лесные виды вытесняются в горы. На Хангае они сохранились в высокогорье во фрагментарных лесных колках как лесные реликты (*Carabus aeruginosus*, *C. massagetus*, *Pterostichus magus*, *Amara daurica*, *Cymindis vaporariorum*).

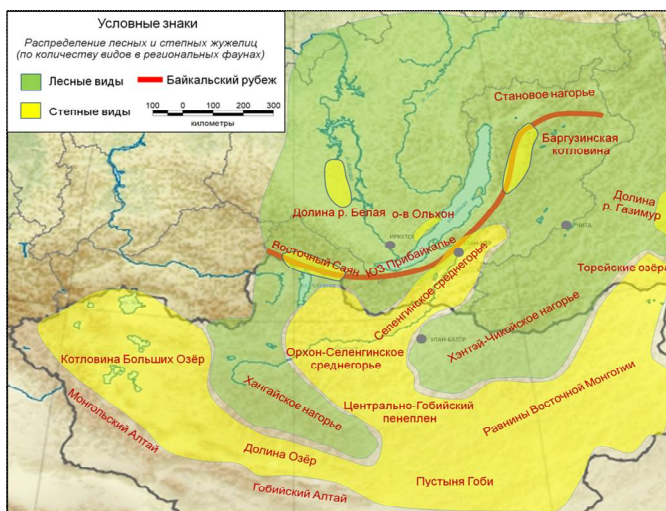


Рис. 7. Пространственное распределение лесных и степных видов жуужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии

Сплошное распространение степных видов жуужелиц прерывается горными хребтами Хангая и Хэнтэя, которое становится островным. Наибольшая концентрация степных видов (>40%) отмечена в Котловине Больших озер (бассейны рек Завхан и Тес); на Селенгинском среднегорье до бассейна р. Иволга и Забайкальском среднегорье (Торейские озера, р. Газимур). Большинство степных видов находятся на северном пределе своих ареалов, где формируются их крупные анклавы в островных степях аридного сектора. В гумидном секторе степные виды жуужелиц

обитают изолировано в островных степях Восточного Саяна (Ока), Прибайкалья (о-в Ольхон), Приангарья и Забайкалья. Высокая концентрация степных видов отмечена в локалитете Белая, которая приурочена к островным степям Приангарья (Белая). Степные виды при продвижении на север занимают долины крупных рек и поднимаются в горную тайгу по южным склонам гор, где сохранились как степные реликты (Хобракова, 2017).

Альпийские и тундрово-таёжные виды приурочены к горным системам Восточного Саяна, Прибайкалья, Байкало-Станового и Станового нагорий, Забайкалья, Хангая, Хэнтэя. Доля этих видов сокращается с севера на юг.

Пустынно-степные виды жужелиц распространены, в основном, в аридном секторе. Их наибольшая концентрация приурочена к Котловине Больших озёр, Долине Озёр, Северной Гоби, равнинам Восточной Монголии. Доля пустынно-степных видов сокращается с юга на север, ближе к Байкальскому рубежу эти виды часто представляют собой реликтовые популяции на берегах солёных озёр и выходах термальных источников.

6.3. Структура региональных фаун жужелиц по жизненным формам. Разнообразие жизненных форм жужелиц (18 вариантов) увеличивается на Байкальском рубеже, что связано с выраженной мозаичностью ландшафтов и биотопов. Упрощение спектров жизненных форм жужелиц отмечается на севере и юге от Байкальского рубежа. В условиях Северной Гоби в спектре жизненных форм насчитывается до 14 вариантов, а в верховье р. Лена – 13. Доля хищников зоофагов увеличивается с юга на север: в бассейне Северной Гоби – 67,9 % ВО, в бассейне верховья р. Лена – 70,8 %. Доля растительноядных жужелиц миксофитофагов, наоборот, сокращается: бассейн Северной Гоби – 32,1 %, бассейн оз. Байкал – 31,1 %, бассейн верховья р. Лена – 29,2 %.

На Байкальском рубеже, в бассейне оз. Байкал, отмечается увеличение числа видов, обитающих на поверхности почвы, в подстилке и толще почвы, что связано с разнообразием ландшафтно-биотопических условий. К северу от него в бассейне верховья р. Лена разнообразие видов по ярусам обитания сокращается, а к югу в Северной Гоби эти показатели снижаются еще сильнее. Спецификой распространения жизненных форм на севере с уменьшением теплообеспеченности и развитием многолетней мерзлоты является увеличение числа видов, обитающих на поверхности почвы и в подстилке, а на юге с уменьшением количества осадков увеличивается число видов, обитающих в скважинах и трещинах толщи почвы.

6.4. Структура региональных фаун жужелиц по широтной составляющей ареалов. Широтная зональность на юге Восточной Сибири и Северной Монголии резко нарушается горными массивами Восточного Саяна, Прибайкалья и Забайкалья. Выделена переходная зона на стыке тайги и степи на основе изменения долей бореальных, суббореальных аридных и суббореальных гумидных видов жужелиц (рис. 8).

Граница распространения бореальных видов жужелиц с долей >35% в фаунах жужелиц совпадает с суммой активных температур для таёжной зоны, выше +10°C составляет 600-1200° (Экологический атлас бассейна озера Байкал, 2015). Для таёжной зоны характерно 232 таксона жужелиц. Доминируют представители родов *Bembidion*, *Amara*, *Pterostichus*, *Harpalus*, *Carabus*, *Agonum*, *Nebria*. В таёжной зоне распространены представители родов *Pelophilus*, *Eotrechodes*, *Masuzoa*, *Platidiolus*,

Stereocerus, *Laemostenus*, *Olisthopus*, *Stenolophus*, *Perigona*, *Licinus*. Бореальные виды жулици преобладают в гумидном секторе на севере Лено-Ангарского плато (Верхняя Лена, Киренга), севере Байкальской котловины (Северо-Западное, Северо-Восточное, Восточное Прибайкалье), Станового нагорья (Чара), Восточного Саяна (Китой). Доля бореальных видов с севера на юг сокращается с 63% на Лено-Ангарском плато (бассейн р. Киренга) до 7% в бассейне Хара-Нур. В этих региональных фаунах отмечено низкое таксономическое разнообразие жулици (от 50 до 80 видов). Бореальные виды также преобладают в аридном секторе – в бассейнах рек Витим, Шилка, Ингода.

Распространение суббореальных субаридных видов в фаунах жулици с долей >30% соответствует сумме активных температур выше +10°C в диапазоне 1600–1800°, характерных для степной зоны (Экологический атлас бассейна озера Байкал, 2015). В степной зоне разнообразие жулици представлено 156 таксонами жулици. В степной зоне распространены представители родов *Bembidion*, *Harpalus*, *Amara*, *Dyschirius*, *Carabus*, *Cymindis*, *Cephalota*, *Pogonistes*, *Taphoxenus*, *Reflexisphodrus*, *Neophygas*, *Microderes*, *Masoreus*. Суббореальные субаридные виды жулици преобладают в аридном секторе – Котловина Больших Озёр, Долина Озёр, Хара-Нур, Орхон-Селенгинское и Селенгинское среднегорье, на север до Баргузинской котловины, равнины Восточной Монголии. Доля суббореальных субаридных видов с юга на север сокращается с 77% в бассейне Хара-Нур до 1% в Восточном Саяне (бассейн р. Китой). Таксономическое разнообразие жулици в региональных фаунах снижается до 30–70 видов. Суббореальные субаридные виды жулици также распространены в гумидном секторе – в бассейне р. Белая (34%).



Рис. 8. Изменение ареалогических групп по широтной составляющей в региональных фаунах жулици юга Восточной Сибири и Северной Монголии

Распространение суббореальных субгумидных видов с долей больше 21% соответствует сумме активных температур выше +10°C в широком диапазоне 1000–

1700°, характерных для лесостепной зоны (Экологический атлас бассейна озера Байкал, 2015). Таксономическое богатство жужелиц лесостепной зоны составляет 103 таксона. Многочисленно представлены рода *Bembidion*, *Amara*, *Harpalus*, *Pterostichus*, *Carabus*, *Agonum*, *Dyschirius*, *Nebria*, *Poecilus*, *Cymindis*. Большинство суббореальных гумидных видов распространено в обширной переходной лесостепной зоне между сибирской тайгой и монгольской степью в 31 локалитете Ангаро-Ленского плато, Восточного Саяна, Прибайкалья, Орхон-Селенгинского, Селенгинского и Забайкальского среднегорий, Витимского плоскогорья. Байкальский рубеж ассиметрично делит лесостепную зону на гумидный и аридный сектора.

На особенности пространственного распределения жужелиц в регионе оказывает влияние ассиметричное направление Байкальского рубежа с юго-запада на северо-восток. Такое положение рубежа влияет на смещение зональных границ тайги, лесостепи и степи, что позволяет степным видам вдоль рубежа проникать далеко на север Прибайкалья (Баргузин), а лесным видам на юг до юго-запада Хангая (верховья Селенги – Идэр, Хануй). Горно-котловинный рельеф, высотная поясность, мозаичность ландшафтов и биотопов влияет на таксономическое разнообразие жужелиц в региональных фаунах переходной лесостепной зоны (>100 видов). Региональные фауны жужелиц лесостепи гумидного сектора отличаются высоким таксономическим богатством, наибольшим количеством эндемичных и реликтовых таксонов. Особенно выделяются фауна жужелиц бассейнов Иркуты, Оки, Юго-Западного Прибайкалья. В аридном секторе лесостепи, приуроченной к горным системам Хангая, Хэнтэя и Забайкалья, выделяются фауны жужелиц бассейнов рек Орхона, Онона и Уды.

6.5. Структура региональных фаун жужелиц по долготной составляющей ареалов. В регионе исследования проходит крупный долготный Байкальский рубеж в виде горных систем от Восточного Саяна, Прибайкалья до Забайкалья, а также положением региона на трансконтинентальном долготном рубеже влияний Тихого и Атлантического океанов. Последний фактор влияет на формирование основных типов климата от умеренно континентального в Предбайкалье, резко континентального в Забайкалье до ультра континентального в Северном Забайкалье. Особо выделяется климат вокруг оз. Байкал, где формируется пояс пониженной континентальности. На географические особенности дифференциации биоты большое влияние оказывают секторальные закономерности, чем зональные. Горное обрамление Байкальского рубежа является серьезной преградой в распространении видов в связи с изменением природной среды обитания с гумидного на аридный. Значение Байкальского фаунистического рубежа ранее обсуждалось на примере ареалов жуков жужелиц в работе В.Г. Шиленкова (2000). Ему удалось выявить сгущения границ ареалов на основе метода синперат, которые связаны теми или иными природными рубежами. Нами использовался другой подход на основе изменения структуры региональных фаун жужелиц, который также подтвердил значимость Байкальского фаунистического рубежа для западнопалеарктических, восточнопалеарктических, центральнопалеарктических и трансголарктических видов жужелиц (рис. 9). Среди них четверть – треть видов жужелиц находятся на периферии своих ареалов.

Для западнопалеарктических видов Байкальский рубеж является восточной границей их распространения. Наибольшая их концентрация (>12% в локалитете) отмечена в гумидном секторе Предбайкалья и Прибайкалья, где выпадает наи-

большее количество осадков, приносимых с Атлантики (400-1400 мм). Их распространение в регионе идет по долинам крупных рек. Наибольшая доля западнопалеарктических видов сконцентрирована в бассейнах р. Белая (32%), Иркутского водохранилища (23%), верховья р. Лена (21%), низовья Селенги (20%), а также Киренга, Кудя, дельта р. Селенга, Иркут, Китой, Тес, Завхан и Байкальская котловина (15-19%). Западнопалеарктические виды реже представлены в аридном секторе (Северная Гоби, Селенгинское среднегорье).

Для восточнопалеарктических видов Байкальский рубеж является западной границей их распространения. Наибольшая концентрация этих видов (>32%) отмечена в аридном секторе по горным системам Хангая, Забайкалья, где выпадает 500-700 мм осадков. Доля восточнопалеарктических видов во всех региональных фаунах жужелиц высока, особенно, в бассейне р. Газимур (61%). С продвижением видов на запад их доля значительно сокращается, но все равно остается достаточно значимой (Прибайкалье, Восточный Саян).

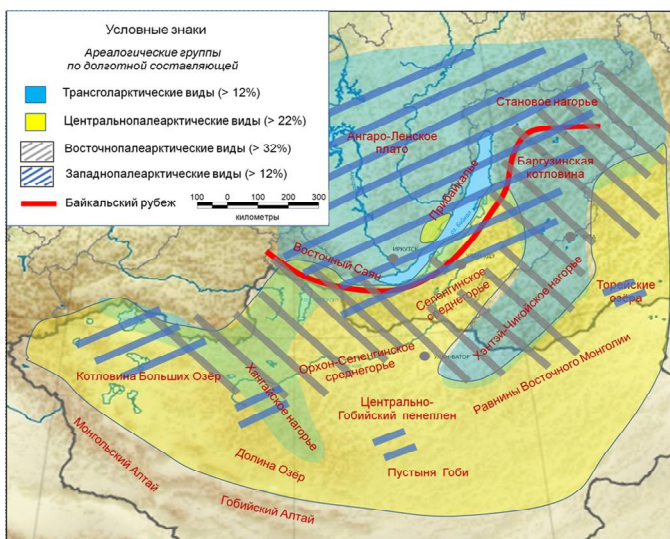


Рис. 9. Изменение ареалогических групп по долготной составляющей в региональных фаунах жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии

Для центральнопалеарктических видов (> 22%) Байкальский рубеж является северной границей их распространения. Большинство видов этой группы распространены по котловинам крупных рек, где выпадает наименьшее количество осадков (150-300 мм). Центральнопалеарктические виды наиболее обильны в Северной Гоби, где выпадает наименьшее количество осадков (150-300 мм). С продвижением на север их доля значительно сокращается. Байкальский рубеж для них является северной границей. Центральнопалеарктические виды, распространенные в гумидном секторе чаще всего являются реликтами в рефугиумах бассейнов рек Ока, Белая и на о-ве Ольхон.

Для трансголарктических видов жужелиц (> 12%) Байкальский рубеж является южной границей их распространения. Доля трансголарктических видов с севера на

юг сокращается. В аридном секторе они находятся на пределе своего южного распространения, здесь они также представлены в виде реликтовых популяций в горных системах Хангая и Хэнтэя.

6.6. Особенности высотно-поясного распределения. Байкальский рубеж расположен в зоне затухающего влияния Атлантики, Арктики, Пацифики и Гоби, основных генераторов климата. Байкальский рубеж делит регион на два сектора – западный гумидный и восточный аридный. В гумидном секторе горные системы получают больше увлажнения со стороны Атлантики и Арктики. Здесь формируются гумидные варианты высотной поясности, так в горах Восточного Саяна, Хамар-Дабана – система поясности альпийского типа, Баргузинского хребта – гольцового типа. В аридном секторе, в горных системах, обращенных к Пацифике и Гоби, формируются аридные варианты высотной поясности распределения жуужелиц с увеличением доли степных и пустынно-степных элементов.

В зависимости от природных режимов, высоты горных массивов, климатических условий, мерзлоты и экспозиционности склонов формируются разные типы высотной поясности. Наиболее гумидная система высотной поясности формируется на Хамар-Дабане в южной части Байкальской котловины (осадки до 1400 мм) с преобладанием таёжного пояса, нижняя граница которого подступает к берегам Байкала и развитием пояса черневой тайги. В них распространены лесные и таёжные виды жуужелиц родов *Pterostichus* и *Carabus*, характерные для Сибири (Панкратов, 2011). Жуужелицы степного пояса малочисленны. Наиболее аридная система высотной поясности выражена на юго-западном макросклоне Хангая. В условиях дефицита влаги (100-200 мм) формируется Хангайский ультра аридный вариант высотной поясности с развитием пояса пустынных степей и практически отсутствием лесного пояса. Здесь доминируют степные и пустынно-степные виды жуужелицы родов *Harpalus* и *Cymindis*.

Выявлены ряд нарушений вертикальной поясности распределения жуужелиц под влиянием климатических инверсий и экспозиционности склонов. Степные жуужелицы в горах Восточного Саяна поднимаются в горную тайгу по склонам южных экспозиций, формируя лесостепные комплексы в особых ландшафтах убурах (Хобракова, 2017). В них обитают южносибирские виды, которые сформировали автохтонную степную фауну жуужелиц Восточного Саяна (*Carabus spasskianus*, *C. massagetus*, *Pterostichus mirus*, *Amara katajewi*, *A. tumida tunkinensis* и др.). На севере Байкальской котловины в условиях влажного холодного климата формируется крио-гумидный вариант высотной поясности с развитием ложноподгольцового пояса на байкальских террасах (500 м). На побережье оз. Байкала обитают типичные представители высокогорий или сниженные альпийцы (*Pterostichus montanus*, *Pt. brevicornis*, *Bembidion fellmanni* и др.). Также холодные условия западного макросклона Баргузинского хребта привели к повышенной концентрации разнообразия и численности жуужелиц (до 33% от всей фауны хребта) вокруг многочисленных термальных источников (Ананина, 2004).

Таким образом, Байкальский рубеж представляет собой значимую широтно-долготную границу, в пределах которого формируется экотонный эффект в структуре региональных фаун жуужелиц, что выражается в увеличении таксономического, экологического и ареалогического разнообразия жуужелиц, а также видов, находящихся на периферии своих ареалов.

Глава 7. ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ ЮГА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

Выделены центры повышенного таксономического разнообразия на юге Восточной Сибири и Северной Монголии на основе фаунистических связей между региональными фаунами жужелиц. Предложены вероятные пути формирования карабидофауны в регионе. Рассмотрены основные этапы фауногенеза в регионе.

7.1. Центры повышенного таксономического разнообразия жужелиц. Для юга Восточной Сибири и Северной Монголии выявлены районы с высоким разнообразием жужелиц в виде 19 центров повышенного таксономического разнообразия, которые в основном сконцентрированы в переходной зоне (рис. 10). Анализ фаунистических связей между 48 региональными фаунами жужелиц на уровне сходства $\geq 70\%$ позволил нам выявить две группы центров разнообразия.

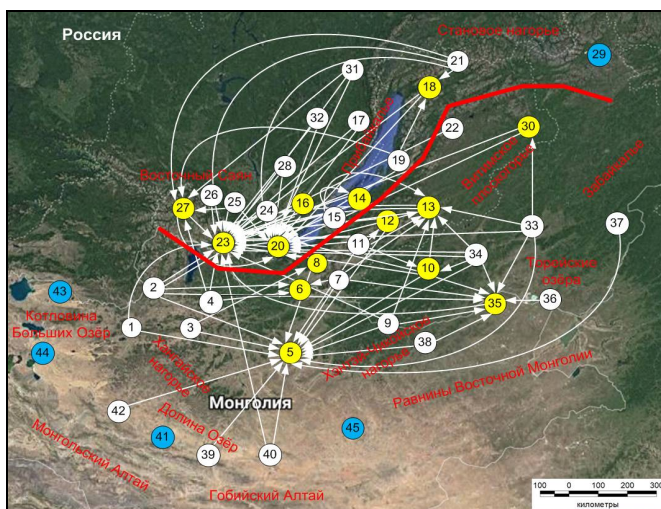


Рис. 10. Ориентированный граф таксономического сходства между региональными фаунами жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии

Примечание. Жёлтыми кружками обозначены региональные фауны жужелиц, имеющими фаунистические связи с другими фаунами на уровне более 70% таксономического сходства, синими кружками – изолированные региональные фауны или у которых фаунистические связи с другими фаунами меньше 70%. 1 – Идэр, 2 – Дэлгэр-Мурэн, 3 – Хануй, 4 – Эгийн, 5 – Орхон, 6 – Джида, 7 – среднее течение Селенги, 8 – Темник, 9 – Чикой, 10 – Хилок, 11 – Оронгой, 12 – Иволга, 13 – Уда, 14 – низовье Селенги, 15 – дельта Селенги, 16 – Западное Прибайкалье, 17 – Северо-Западное Прибайкалье, 18 – Северо-Восточное Прибайкалье, 19 – Восточное Прибайкалье, 20 – Юго-Западное Прибайкалье, 21 – Верхняя Ангара, 22 – Баргузин, 23 – Иркут, 24 – Иркутское водохранилище, 25 – Китою, 26 – Белая, 27 – Ока, 28 – Куда, 29 – Чара, 30 – Витим, 31 – Киренга, 32 – Верхняя Лена, 33 – Шилка, 34 – Ингода, 35 – Онон, 36 – Торейские озера, 37 – Газимур, 38 – Керулен, 39 – Таац, 40 – Онги, 41 – Туйн, 42 – Байдраг, 43 – Тес, 44 – Завхан, 45 – озёра Хара-Нур. Из анализа удалены данные по региональным фаунам жужелиц бассейнов рек Куйтунка, Итанца и верховье Селенги, т.к. они на 100% входили в состав других региональных фаун жужелиц переходной зоны.

В первую группу входят 14 центров повышенного таксономического разнообразия, которые имеют от 2 до 30 входящих фаунистических связей: Восточный Саян (Иркут, Ока), Прибайкалье (Западное, Юго-Западное, Северо-Восточное Прибайкалье, низовье Селенги), Забайкалье (Уда, Онон, Джида, Хилок, Витим, Темник, Иволга), Хангай и Хэнтэй (Орхон). Ко второй группе относятся 5 обособленных центров разнообразия: Становое нагорье (Чара), Котловина Больших озёр (Тес, Завхан), Долина Озёр (Туйн) и равнины Гобийского пенеппена (оз. Хара-Нур).

Выявленные центры повышенного таксономического разнообразия связаны с автохтонными процессами видо-, подвидо- и формообразования в горных регионах Восточного Саяна, Прибайкалья, Забайкалья, Хангая и Хэнтэя.

В результате длительной ледниковой изоляции горных систем Восточного Саяна, Хамар-Дабана, севера Байкальской котловины, Станового нагорья, Хангая и Хэнтэя возникло несколько локальных центров образования эндемичных таксонов. Характерны эндемики с широким распространением, чаще всего, алтае-саянские (*Leistus frater*, *Carabus spasskianus*, *C. slovtzovi*, *C. massagetus*, *Trechus montanus*, *Bembidion coelestinum*, *Platidiolus rufus*, *Pterostichus dubiosus*, *Pt. lucidus*, *Pt. subaeneus*, *Dicheirotrichus latimanus*, *Nebria altaica*, *N. fulgida*, *Notiophilus jakowlewii*). Но большинство горных эндемиков распространены более локально: Восточный Саян, Хамар-Дабан (*Nebria sajanica*, *Trechus mongolorum*), Восточный Саян (*Trechus almonius*, *T. minaicus*, ряд видов *Pterostichus* из подрода *Cryobius*, *Pt. turanensis*), Тункинские гольцы (*Pterostichus tunkinensis*, *Pt. kavanaughii*), Баргузинский хребет (*Pterostichus bargusinicus*, *Pt. davshensis*), Хамар-Дабан (*Masuzoa baicalensis*, *Pterostichus septentrionis*), Хангай, Хэнтэй (*Poecilus mongoliensis*), Хангай (*Trechus hangaicus*, *Pterostichus archangaicus*, *Pt. homalonotus*, *Pt. sahlbergi*, *Amara necinifima*), Западный Хэнтэй (*Notiophilus kaszabi*, *Bembidion pseudoinfuscatum*, *Poecilus songinus*, *Pterostichus aimaki*, *Apristus aimaki*). Среди жужелиц имеется единственный эндемик *Nebria baicalica*, связанный с каменистыми берегами оз. Байкал (Шиленков, 1999).

В горах Прибайкалья наблюдается процесс молодого видообразования, явно постплейстоценового возраста (Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014). Отдельные горные хребты содержат ряд близкородственных эндемиков, частично перечисленных выше, или викарирующие подвиды. Например, полиморфный вид *Carabus odoratus* в Баргузинском хребте образует подвид *C. odoratus bargusinicus*, в Хамар-Дабане дает три формы, отличающихся морфологически и экологически и рассматриваемые как подвиды, в том числе номинативный подвид в высокогорьях, в Восточном Саяне живет подвид *C. odoratus melleus*.

Центры повышенного таксономического разнообразия жужелиц представляют собой участки, в которых сохранились не только эндемики, но и реликты разных возрастов в бассейнах Оки, Иркуты, южной части оз. Байкал, Орхона, Онона и Уды, долины которых не подвергались оледенениям во время плейстоценовых похолоданий и, вероятно, служили для них рефугиумами.

В высокогорьях Алтае-Саянской горной системы, Прибайкалья, Станового нагорья, Хангая и Хэнтэя хорошо представлены гляциальные реликты (Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014). Они имеют широкое, часто голарктическое, распространение в зональных тундрах и лесотундрах. В горах региона исследования они

представлены изолированными популяциями (*Carabus truncaticollis*, *Diacheila polita*, *Nebria frigida*, *N. nivalis*, *Elaphrus lapponicus*, *Bembidion bipunctatum*, *Bembidion dauricum*, *Amara glacialis*, *A. alpina*, *A. torrida*, *Elaphrus lapponicus*, *Pterostichus vermiculosus*).

Распространение некоторых степных видов выходят за пределы степной зоны Палеарктики, что является следствием исторических причин. За Байкальским рубежом заметное скопление монгольских степных видов прослеживается в Тункинской долине, небольших котловинах Окинского плато, Лено-Ангарского плато и на о-ве Ольхон (жужелицы рода *Harpalus*). Вдоль Байкальского рубежа, в его северной части, степные виды встречаются в Баргузинской котловине – *Carabus glyptopterus*, *Lionedya mongolica* (Имехенова, Хобракова, 1997).

В степных условиях в сочетании с котловинным засолением встречаются галофильные виды жужелиц на берегах солёных озёр с древнесредиземноморским распространением, ареалы которых в настоящее время разорваны в связи с современным распространением солонцов и солончаков (Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014). Наибольшая концентрация галофильных видов отмечается в бассейнах рек Онон (Торейские озёра), Джиды (Белые озёра), на севере вплоть до Баргузина (Алгинские озёра). Галофильные реликты представлены следующими видами: *Lophyridia littoralis*, *Cephalota chiloleuca*, *Cylindera obliquefasciata*, *Dyschiriodes salinus*, *D. fossifrons*, *Bembidion minimum*, *B. axillare*, *Pogonus iridipennis*, *P. luridipennis*, *P. meridionalis*, *Dicheirotichus abdominalis*, *Amara silfverbergi*, *A. stulta*, *A. helva*.

Неморальные реликты, характерные гумидным областям Палеарктики, в Южной Сибири известны только из нескольких регионов, в том числе в Прибайкалье и Забайкалье за счет орографии и пониженной континентальности климата в Байкальской котловине (Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014). Здесь отмечены неморальные виды, которые распространены на Дальнем Востоке (*Notiophilus impressifrons*, *N. semistriatus*, *Carabus smaragdinus*, *Pristosia nitidula*, *Metacolpodes buchannani*, *Eotrechodes larissae*, *Agonum subtruncatum*, *Ag. sculptipes* и др.).

Термофильные реликты сохранились в местах выхода горячих минеральных источников Восточного Саяна и Прибайкалья, вокруг которых сохранились теплолюбивые виды *Bembidion scopulinum*, *Dyschirius baicalensis*, *Paratachys micros*, *Oodes helopioides* (Хобракова, Шиленков, Дудко, 2014). Например, *Perigona nigriceps*, распространённый в тропиках и субтропиках Индо-Малайской области, сохранился возле термальных источников в низовье Селенги (Ильинка).

Участки повышенного таксономического разнообразия жужелиц, в основном, расположены в переходной зоне на трансграничной территории России и Монголии, что выделяет юг Восточной Сибири и Северной Монголии как крупнейший центр разнообразия жужелиц в Палеарктике. Наибольшей угрозой существования редких видов жужелиц является разрушение среды их обитания, особенно, степных и лесостепных ландшафтов, где проводится наиболее интенсивное хозяйственное освоение земель.

В настоящее время в региональные Красные книги Иркутской области (2010), Забайкальского края (2012), Республики Бурятия (2013) внесены 8 видов жужелиц *Cicindela sachalinensis* A. Morawitz, 1862, *Carabus glyptopterus* Fischer von Waldheim, 1828, *C. smaragdinus* Fischer von Waldheim, 1823, *C. dorogostaiskii* Shilenkov, 1983, *Reflexiphodrus formosus* (Semenov, 1895), *Pristosia nitidula* A. Morawitz, 1862, *Panagaeus cruxmajor* Linnaeus, 1758, *Lionedya mongolica* (Motschulsky, 1844). В

Красной книге Монголии (1997, 2013) не зарегистрирован ни один вид жужелиц, вероятно, в силу меньшей разработанности в выявлении редких видов беспозвоночных. Насекомые в утилитарном плане не могут сравниться с позвоночными животными, хотя в регионе исследования от четверти до трети видов жужелиц находятся на периферии своих ареалов, что делает невозможным и бессмысленным их включение в списки региональных Красных книг. Возможно, в будущем необходимо уделить внимание исследованиям беспозвоночных животных, в том числе и жужелиц, в центрах повышенного таксономического разнообразия на региональном и локальном уровне. Это может стать основой изучения биоразнообразия в горно-котловинных условиях, мониторинга, охраны природных экосистем и создания сети ООПТ.

7.2. Возможные миграционные пути взаимопроникновения видов в зоне контакта тайги и степи. На основе анализа фаунистических связей между региональными фаунами жужелиц нами реконструированы возможные миграционные пути расселения видов из центров повышенного таксономического разнообразия в регионе. Фаунистические связи между региональными фаунами жужелиц косвенно указывают на миграционные коридоры обмена и расселения видов между Восточной Сибирью и Центральной Азией в разные исторические периоды наступления сибирских лесов в периоды потеплений и господства монгольских степей в периоды похолоданий.

Выделяются несколько изолированных фаун жужелиц в регионе исследования: на западе в Котловине Больших озёр (Тес, Завхан), на юге в Долине Озёр (Туйн) и Северной Гоби, которые ограничены горными хребтами Алтая, Монгольского Алтая, Хангая, Танну-Ола, на севере – в бассейне р. Чара в пределах Байкальско-Станового нагорья (рис. 10). Но большинство фаун жужелиц локализовано в переходной зоне, которые имеют между собой многочисленные фаунистические связи.

В юго-западном направлении многие региональные фауны жужелиц изолированы и имеют слабые связи с другими районами. Возможно, по направлению Долина Озёр – Шаргинская котловина – Котловина Больших озёр между хребтами Хангая и Гобийского Алтая проходил миграционный коридор, который появился по мере сокращения обширных водных бассейнов Северной Гоби в постледниковый период, и в настоящее время остатки озёрных систем сохранились в Котловине Больших Озёр, Долине Озёр и т.д.

Орхон-Селенгинский меридиональный миграционный коридор проходит через переходную лесостепную зону и способствует взаимопроникновению представителей фауны жужелиц монгольских степей и сибирских лесов. В свою очередь Селенгинский коридор разветвляется на ряд миграционных путей. Первый путь связывает фауну жужелиц Хангая и Орхон-Селенгинского среднегорья (Орхон) с фаунами жужелиц Восточного Саяна (Иркут, Ока, Белая), Прибайкалья (юг Байкальской котловины, о. Ольхон) и Лено-Ангарского плато. Возможные каналы расселения видов на север проходили через Хубсугульскую, Мондинскую и Тункинскую котловины. Второй путь проходил по долинам рек Орхон – Селенга до дельты Селенги, далее в котловину оз. Байкал до Верхней Ангары. Третий путь – через долину р. Уда, системы Еравно-Харгинских озёр, Витима и через Икатский хребет в долину р. Баргузин.

Прослеживается ещё один крупный юго-восточный Орхон-Керулен-Ононский миграционный коридор. Фауна жужелиц бассейна Орхона имеет сильные связи с

региональными фаунами жужелиц Хэнтэя, Хэнтэй-Чикойского нагорья (Керулен, Ингода), Витимского плоскогорья (Витима, Уды), Селенгинского среднегорья (Селенга), а также Торейских озёр и бассейна р. Газимур.

7.3. Основные этапы фауногенеза в регионе. Ранние находки Carabidae на территории Монголии и Забайкалья известные из нижнемеловых отложений относятся к вымершим таксонам из подсемейства Protorabinae Ponomarenko, 1977, трибы Conjunctionini Ponomarenko, 1977 и группы «Carabites» (Пономаренко, 1977, 1980, 1986, 1989; Кирейчук, Пономаренко, 2009-2018; Wang, Zhang, 2011). В середине палеогена сформировались рецентные трибы и роды жужелиц, а в неогене существовали почти все ныне живущие крупные группы (Крыжановский, 1983, 2002; Кирейчук, Пономаренко, 2009-2018).

Становление биоты в регионе стало результатом плиоценовых, плейстоценовых и голоценовых изменений климата и ландшафтов (Вангенгейм, 1977; Малышев, Пешкова, 1984; Белова, 1985; Базаров, 1986; Иметхенов, 1997; Калмыков, 1999; Намзалов, 1999; Карасев, 2002; Хензыхенова, 2003; Елаев, 2005; Плешанов, Тахтеев, 2008; Плюснин и др., 2009; Безрукова, 2012 и др.).

Плиоцен стал кардинальным периодом перестройки всей биоты в регионе, связанный с прогрессирующим похолоданием климата, аридизацией, тектонической активностью в Байкальской рифтовой зоне, началом формирования Байкальского фаунистического рубежа, исчезновения неморальных лесов в Сибири, смещения к югу границ ареалов индо-малайских и центрально-азиатских представителей фауны. В плейстоцене происходило дальнейшее похолодание и аридизация климата, формирование перигляциальных ландшафтов, центров горного эндемизма и гляциальных реликтов, фаунистических округов и их границ. Голоценовый период – время становления современной фауны в условиях гумидизации климата, образования подвидов и форм, формирования фаунистических районов и их границ.

Современная фауна жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии сформировалась в результате непрерывного наступления и отступления залесённых и открытых пространств в течение плиоцен – плейстоцен – голоценового периодов в горно-котловинных условиях переходной зоны. Вероятно, свидетельством этих процессов является большое количество центров повышенного таксономического разнообразия жужелиц в переходной зоне, в которых сохранились реликты и эндемики разных возрастов. Смешанный характер фауны жужелиц связан с тем, что именно через переходную зону проходили основные миграционные коридоры обмена видами.

ВЫВОДЫ

1. Современная структура фауны жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии определяется экотонным эффектом географического положения региона. Таксономический состав её насчитывает 577 видов из 76 родов, что составляет 1% от общей фауны мира и 5% от фауны Палеарктики. Основу фауны жужелиц региона составляют рода *Amara*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Harpalus* и *Carabus*.

2. В зоне контакта таёжных и степных ландшафтов увеличивается таксономическая, экологическая и фауногенетическая гетерогенность в структуре сообществ жужелиц, формируя при этом своеобразные в пространственно-типологическом отношении сообщества жужелиц. Лесостепные сообщества жужелиц отличаются нестабильностью экологической структуры в зоне контакта тайги и степи, лесные

и степные виды жуков находятся здесь в пессимальных экологических условиях, что отражается в резком колебании их численности, низких индексах разнообразия, выравненности и явном доминировании отдельных видов.

3. Эврибионтность лесостепного вида *Poecilus fortipes* связано с перестройкой его жизненного цикла – с одногодичного с летним размножением в низкогорье на облигатно-двухгодичный с раннелетним размножением в высокогорье. С увеличением абсолютной высоты и сокращением теплого периода в горной лесостепи прослеживается уменьшение линейных размеров особей обоих полов, увеличение числа генеративных самок, смещение сроков репродуктивного периода на более ранние сроки, увеличение репродуктивного потенциала популяций, удлинение сроков отрождения имаго из зимовавших личинок.

4. Фауна жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии отличается высокой гетерогенностью по своему происхождению, которая связана с её географическим положением на стыке крупных биогеографических регионов Палеарктики. Зонально-провинциальная структура региона отличается разнообразием, которое включает 3 области, 3 провинции, 30 округов и 48 районов. В области Байкальского рубежа отмечается сгущение широтно-долготных границ.

5. Байкальский рубеж выступает как значительная широтно-долготная граница распространения видов в переходной зоне тайга – степь на юге Восточной Сибири и Северной Монголии. Асимметричное направление этого рубежа влияет на смещение зональных границ, что позволяет степным видам проникать далеко на север, а лесным видам на юг. В долготном направлении этот рубеж является пределом в распространении палеарктических и голарктических видов. В целом, для многих видов наземных животных Байкальский рубеж является экологической преградой, обусловленной относительно резкой сменой условий среды.

6. В поясно-зональной структуре фауны жужелиц с приближением к Байкальскому рубежу увеличивается доля альпийских, тундрово-таёжных и лесных видов и сокращается доля степных и пустынно-степных видов. Гумидные варианты высотно-поясного распределения жужелиц формируются в горах Восточного Саяна, Хамар-Дабана, Баргузинского хребта с преобладанием лесных видов, аридные варианты – в горах Хангая с доминированием степных и пустынно-степных видов. На Байкальском рубеже в поясно-зональной структуре фауны жужелиц формируются нехарактерные фаунистические комплексы, связанные с климатическими инверсиями, экспозиционностью склонов и развитием многолетней мерзлоты.

7. Становление фауны жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии является результатом автохтонных и миграционных процессов в обстановке неоднократных глобальных климатических изменений и динамики границ природных зон. Большинство выявленных центров повышенного таксономического разнообразия, в которых сохранились реликты и эндемики разных возрастов, выявлены в переходной зоне. Основные миграционные коридоры обмена видами проходят через переходную зону, связывая между собой фауны жужелиц тайги и степи.

8. Территория юга Восточной Сибири и Северной Монголии представляет собой крупнейший рефугиум разнообразия жужелиц в Палеарктике. В регионе значительную долю составляют виды, находящиеся на периферии своих ареалов, а также виды, включенные в региональные Красные книги. При разработке мер по

охране наземных животных необходимо учитывать особенности условий обитания, распространения и экологии видов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии

1. Хобракова, Л.Ц. Экология жуков-жужелиц Восточного Саяна / Л.Ц. Хобракова, И.Х. Шарова. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра, 2004. – 158 с.

2. Хобракова, Л.Ц. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Бурятии / Л.Ц. Хобракова, В.Г. Шиленков, Р.Ю. Дудко. – Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2014. – 380 с.

Статьи в журналах, рекомендованные ВАК

3. Хобракова, Л.Ц. Типы жизненных циклов жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в горах Восточного Саяна / Л.Ц. Хобракова, И.Х. Шарова // Вестник Бурятского государственного университета. Биология. – Улан-Удэ, 2004. – Сер. 2. – Вып. 6. – С. 166–175.

4. Шарова, И.Х. Особенности жизненных циклов жужелиц *Pterostichus montanus* Motschulsky, 1844 и *Carabus loschnikovi* Fischer-Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) в условиях горно-таёжного пояса Восточного Саяна / И.Х. Шарова, Л.Ц. Хобракова // Известия АН. Серия биологическая. Зоология. – 2005. – № 1. – С. 36–46. Версии: Sharova, I.Kh. Features of life cycles of *Pterostichus montanus* and *Carabus loschnikovi* (Carabidae) in conditions of the mountain taiga belt in the Eastern Sayan / I.Kh. Sharova, L.Ts. Khobrakova // Biology Bulletin. – 2005. – Vol. 32. – No. 1. – P. 27–37. (WoS).

5. Хобракова, Л.Ц. Жизненные циклы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) горной тайги и лесостепи Восточного Саяна / Л.Ц. Хобракова, И.Х. Шарова // Известия АН. Серия биологическая. Зоология. – 2005. – № 6. – С. 688–693. Версии: Khobrakova, L.Ts. Life cycles of ground beetles (Carabidae) from the mountain taiga and mountain forest-steppe in the Eastern Sayan / L.Ts. Khobrakova, I.Kh. Sharova // Biology Bulletin. – 2005. – Vol. 32. – No. 6. – P. 571–575. (WoS).

6. Хобракова, Л.Ц. Использование жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как биоиндикаторов сообществ почвообитающих насекомых Восточного Саяна / Л.Ц. Хобракова // Вестник Бурятского государственного университета. Биология. – Улан-Удэ: изд-во Бурятского государственного университета, 2006. – Серия 2. – Вып. 8. – С. 275–285.

7. Хобракова, Л.Ц. Сообщества жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесостепи на юге Витимского плоскогорья / Л.Ц. Хобракова // Энтомологическое обозрение. – 2008. – Т. 87. – Вып. 2. – С. 313–324. Версии: Khobrakova, L.Ts. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) assemblages in the forest-steppe of the southern Vitim plateau / L.Ts. Khobrakova // Entomological Review. – 2008. – Vol. 88. – No. 4. – P. 396–405. (Scopus).

8. Хобракова, Л.Ц. Популяционная структура *Curtonotus fodinae* (Mannerheim, 1825) (Coleoptera, Carabidae) в горных степях Восточного Саяна / Л.Ц. Хобракова // Вестник БГСХА. – 2009. – Вып. 4. – No. 17. – С. 82–92.

9. Хобракова, Л.Ц. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Центрально-Саянского нагорья (Восточный Саян) / Л.Ц. Хобракова, Р.Ю. Дудко // Евразийский энтомологический журнал. – 2010. – Вып. 1. – Т. 9. – С. 33–47.

10. Моролдоев, И.В. Сезонная динамика возрастной структуры массовых видов жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесостепи Витимского плоскогорья / И.В. Моролдоев, Л.Ц. Хобракова // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2010. – Вып. 3. – No. 93. – С. 27–31.

11. Моролдоев, И.В. Обзор сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) юга Витимского плоскогорья / И.В. Моролдоев, Л.Ц. Хобракова // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2010. – Вып. 4. – С. 45–50.

12. Хобракова, Л.Ц. Численность, биомасса и сезонная динамика беспозвоночных животных чиевой степи Западного Забайкалья / Л.Ц. Хобракова, И.Н. Лаврентьева, С.Н. Данилов, В.И. Убугунова, Л.Л. Убугунов // Вестник БГСХА. Растениеводство, селекция и семеноводство. – 2010. – Т. 2. – No. 19. – С. 112–122.

13. Убугунова, В.И. Экосистемы Мухинского низинного лугово-болотного урочища (Иволгинская котловина) / В.И. Убугунова, Ю.А. Рупышев, Л.Ц. Хобракова, В.Л.

- Убугунов, Б.Ц. Балданов, И.Н. Лаврентьева // Вестник БГСХА. – 2011. – Т. 1. – No. 22. – С. 51–59.
14. Моролдоев, И.В. Сообщества и популяции жужелиц (Coleoptera, Carabidae) фрагментированных лесов Витимского плоскогорья / И.В. Моролдоев, Л.Ц. Хобракова // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2011. – No. 11 (85). – С. 53–58.
15. Хобракова, Л.Ц. Локальная фауна и сообщества жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Талгарской котловине (Западное Забайкалье) / Л.Ц. Хобракова // Вестник БГУ. Биология, география. – 2012. – No. 4. – С. 166–170.
16. Хобракова, Л.Ц. Высотная изменчивость жизненного цикла *Poecilus fortipes* (Coleoptera, Carabidae) в Восточной Сибири / Л.Ц. Хобракова, А.В. Маталин // Зоологический журнал. – 2013. – №10. – С. 1231–1245. Khobrakova, L.Ts. Altitudinal variation of the life cycle of *Poecilus fortipes* (Coleoptera, Carabidae) in Eastern Siberia / L.Ts. Khobrakova, A.V. Matalin // Entomological Review. – 2014. – Vol. 94. – № 1. – P. 58–72. (WoS).
17. Доржиева, О.Д. Мезофауна парков и пригородов г. Улан-Удэ / О.Д. Доржиева, Л.Ц. Хобракова // Вестник БГУ. – 2014. – No. 4(1). – С. 74–77.
18. Хобракова, Л.Ц. Беспозвоночные животные чиевой степи на солонцах Забайкалья: пространственно-временная структура / Л.Ц. Хобракова, И.Н. Лаврентьева, С.Н. Данилов, Л.Л. Убугунов, В.И. Убугунова, С.В. Зайцева // Сибирский экологический журнал. – 2015. – №1. – С. 89–101. Версии: Khobrakova, L.Ts. Invertebrates of the Chee-grass Steppe in Solonetzic Soils of Transbaikalia: Spacetime Structure / L.Ts. Khobrakova, I.N. Lavrent'eva, S.N. Danilov, L.L. Ubugunov, V.I. Ubugunova, S.V. Zaitseva // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. – No. 1. – P. 72–82. (WoS).
19. Хобракова, Л.Ц. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) горных степей Восточного Саяна / Л.Ц. Хобракова // Евразийский энтомологический журнал. – 2017. – Т. 16. – Вып. 6. – С. 501–512.
20. Хобракова, Л.Ц. Сообщества жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в долине р. Ероо (Западный Хэнгэй, Северная Монголия) / Л.Ц. Хобракова, Т. Батмунх, Г. Чулуунбаатар // Евразийский энтомологический журнал. – 2018. – Т. 17. – Вып. 4. – С. 304–316.
21. Khobrakova, L.T. Contribution to the fauna of the darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Burvatia (Transbaikalia) / L.T. Khobrakova. S.G. Rudykh, B.A. Korotyayev // Entomological review. – 2019. – Vol. 99. – No. 7. – P. 1005–1010. (Scopus).
22. Хобракова, Л.Ц. Сообщества жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в бассейне р. Иволга (Западное Забайкалье) / Л.Ц. Хобракова // Евразийский энтомологический журнал. – 2020. – Vol. 19. – No. 1. – 1–17.
23. Khobrakova, L.Ts. Life cycle of ground beetle *Chlaenius tristis reticulatus* Motschulsky, 1844 (Coleoptera, Carabidae) in the conditions of Western Transbaikalia / L.Ts. Khobrakova, S.G. Rudykh, Ts. Ulzii, Ch. Gantigmaa // Far Eastern Entomologist. – 2020. – 418(4): 19–24. (Scopus).
- Статьи в прочих рецензируемых журналах**
24. Имихенова, Т.К. К фауне насекомых заповедника «Джержинский» (Северное Прибайкалье) / Т.К. Имихенова, Л.Ц. Хобракова // Состояние и проблемы охраны природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья. Труды государственного заповедника «Джержинский». – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. – 1997. – С. 71–79.
25. Шиленков, В.Г. К фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Окинского района Бурятии / В.Г. Шиленков, А.В. Анищенко, Л.Ц. Хобракова // Биоразнообразие Байкальского региона. Труды биолого-почвенного факультета Иркутского госуниверситета. – Иркутск, 1999. – Вып. – 1. С. 3–14.
26. Хобракова, Л.Ц. Об особенностях фауны и распределения жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в горах Восточного Саяна / Л.Ц. Хобракова // Байкальский экологический вестник. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. – 2003. – Вып. 3. – С. 68–80.

27. Хобракова, Л.Ц. К фауне и экологии жуков-жужелиц окрестностей г. Улан-Удэ / Л.Ц. Хобракова, Т.К. Имихенова, Е.В. Филиппов, А.В. Филиппов // Байкальский экологический вестник. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. – 2003. – Вып. 3. – С. 80–87.
28. Хобракова, Л.Ц. Сезонная динамика активности и жизненные циклы жужелиц подрода *Petrophilus* Chaudoir Восточного Саяна (Coleoptera, Carabidae, Pterostichini) / Л.Ц. Хобракова // Вестник Бурятского госуниверситета. Химия, Биология, География. – Улан-Удэ: изд-во Бурятского госуниверситета. – 2007. – Вып. 3. – С. 279–288.
29. Хобракова, Л.Ц. Половозрастная структура и жизненный цикл *Curtonotustumidus* (A. Morawitz, 1862) (Coleoptera, Carabidae) в горной лесостепи / Л.Ц. Хобракова // Биологические науки Казахстана. – 2009. – Вып. 3-4. – С. 46–55.
30. Хобракова, Л.Ц. Жужелица драгоценнокрылая *Carabus glyptopterus* Fischer von Waldheim, 1828 / Л.Ц. Хобракова. – Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Животные. Насекомые. – Издание третье, переработанное и дополненное. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. – С. 61.
31. Хобракова, Л.Ц. Жужелица изумрудная *Carabus smaragdinus* Fischer von Waldheim, 1823 / Л.Ц. Хобракова. – Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Животные. Насекомые. – Издание третье, переработанное и дополненное. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. – С. 62.
32. Хобракова, Л.Ц. Жужелица большой крестоносец *Panagaeus cruxmajor* (Linnaeus, 1758) / Л.Ц. Хобракова. – Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Животные. Насекомые. – Издание третье, переработанное и дополненное. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. – С. 63.
33. Хобракова, Л.Ц. Жужелица нитидула *Pristosia nitidula* (A. Morawitz, 1862) / Л.Ц. Хобракова. – Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Животные. Насекомые. – Издание третье, переработанное и дополненное. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. – С. 66.
34. Хобракова, Л.Ц. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Мухинских болот (Западное Забайкалье) / Л.Ц. Хобракова // Природа Внутренней Азии. – 2017. – №1(2). – С. 43–53.
35. Хобракова, Л.Ц. К фауне жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западного Хэнтэя (Монголия) / Л.Ц. Хобракова, Т. Батмунх, Г. Чулуунбаатар // Природа Внутренней Азии. – 2017. – №2 (3). – С. 72–90.
36. Хобракова, Л.Ц. Беспозвоночные песчаных массивов в Баргузинской котловине (Западное Забайкалье) / Л.Ц. Хобракова, В.Л. Убугунов, С.Г. Рудых // Природа Внутренней Азии. – 2017. – №3 (4). – С. 90–100.
37. Хобракова, Л.Ц. Бассейновый подход изучения пространственной организации жуков жужелиц (на примере бассейна реки Иволга – бассейн озера Байкал) / Л.Ц. Хобракова // Природа Внутренней Азии. – 2019. – 4(13). – 52–73.
38. Хобракова, Л.Ц. Географическая структура фауны жужелиц (Coleoptera: Carabidae) на Байкальском фаунистическом рубеже / Л.Ц. Хобракова // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова, 2020. – Вып. XXXI. – С. 141–149.
39. Хобракова, Л.Ц. История Бурятского отделения Весесоюзного и Русского энтомологического общества / Л.Ц. Хобракова // Труды Русского энтомологического общества. – С.-Петербург, 2020. – Т. 91. – С. 5–19.
40. Хобракова, Л.Ц. Видовой состав и локальные фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Иволгинской котловины (Западное Забайкалье) / Л.Ц. Хобракова // Труды Русского энтомологического общества. – С.-Петербург, 2020. Т. 91: 108–128.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую и искреннюю благодарность руководителю московской школы карабидологов, д.б.н., профессору Инессе Христиановне Шаровой (Московский педагогический госуниверситет, Москва) за внимание, интерес к моей работе, научное становление и формирование как специалиста в годы аспирантуры и докторантуры под её руководством.

Особая благодарность научному консультанту, д.б.н., профессору Цыдыпжапу Заятуевичу Доржиеву (Бурятский госуниверситет, Улан-Удэ) за консультации, обсуждение полученных результатов, мотивацию и моральную поддержку в процессе выполнения работы.

Огромная признательность наставникам и коллегам за ценные советы, консультации и определение видов в сложных случаях д.б.н. К.В. Макарову, д.б.н. А.В. Маталину, А.Е. Бринёву (МПУ, Москва), к.б.н. В.Г. Шиленкову (ИГУ, Иркутск), д.б.н. Д.Н. Федоренко (ИПЭЭ РАН, Москва), д.б.н. Г.С. Медведеву, д.б.н. Б.М. Катаеву, д.б.н. А.Ф. Емельянову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), к.б.н. И.А. Белоусову, к.б.н. И.И. Кабаку, к.б.н. А.Г. Ковалю (ВИЗР, Санкт-Петербург), д.б.н. А.А. Легалову, к.б.н. Р.Ю. Дудко, к.б.н. Л.В. Петражицкой, к.б.н. И.В. Моролдоеву (ИСИЭЖ СО РАН, Новосибирск), д.б.н. С.Ю. Стороженко, д.б.н. А.С. Лелей, к.б.н. Ю.Н. Сундукову (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток), д.б.н. Б.Ю. Филиппову (Социоцентр, Москва), к.б.н. О.В. Корсуну (ЗаБГУ, Чита), к.б.н. Т.Л. Ананиной (Баргузинский заповедник, Давша), Т.К. Имехеновой – первому учителю по энтомологии, д.г.н. А.Б. Иметхенову, д.б.н. Б.Б. Намзалову, д.г.н. Т.Т. Тайсаеву, д.б.н. Э.Н. Елаеву, к.б.н. О.Д. Доржиевой, к.б.н. Р.Ю. Абашееву, к.б.н. А.Б. Гулгеновой, Б. Тамир, к.б.н. Т.Г. Басхаевой, к.г.н. С.Д. Шираповой (БГУ, Улан-Удэ), к.б.н. А.А. Воинкову (БГСХА, Улан-Удэ), PhD М. Яху (Музей естественной истории, Вена, Австрия), PhD Ф. Гузляйтнеру, Ш. Вайглу (Биологический центр Верхнеавстрийского музея, Линц, Австрия), PhD Ч. Гантигме (ИОЭБ МАН, Улан-Батор).

Благодарю директора ИОЭБ СО РАН, д.б.н. Л.Л. Убугунова и своих коллег из лаборатории экологии и систематики животных – заведующую, к.б.н. Н.Г. Борисову, к.б.н. С.Н. Данилова, к.б.н. С.Г. Рудых, к.б.н. С.Ю. Гордеева, к.б.н. Т.В. Гордееву, к.б.н. А.И. Старкова, к.б.н. Б.Б. Бадмаева, а также коллег по институту д.б.н. В.И. Убугунову, д.б.н. Н.Б. Бадмаева, д.б.н. О.А. Аненхонова, д.б.н. И.А. Кутырева, к.б.н. В.Л. Убугунова, к.б.н. И.Н. Лаврентьеву, к.б.н. Ю.А. Рупышева, к.б.н. И.Р. Сэкулич (ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ), к.б.н. Ф.И. Хензыхенову (ГИН СО РАН, Улан-Удэ), д.г.н. А.Н. Бешенцева, к.г.н. Жамьянова Д.Ц.-Д., к.г.н. В.С. Батомункуева (БИП СО РАН, Улан-Удэ) за помощь и консультации на разных этапах работы.

Особая признательность к.г.н. Б.Д. Шарастепанову и О.Х. Хулуевой за поддержку и организация экспедиций в труднодоступные районы Восточного Саяна (Бурятия, Орлик), студентам и магистрантам Бурятского госуниверситета за участие в полевых работах на территории Бурятии и Монголии.

Выражаю благодарность моим родителям, супругу Ц.Д. Гармаеву, родным и близким за помощь, терпение и веру в мой многолетний труд.