

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию ХОБРАКОВОЙ Ларисы Цыренжаповны на тему: «Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) юга Восточной Сибири и Северной Монголии (эколого-фаунистические, географические и исторические аспекты)» по специальности 1.5.15. Экология (биологические науки)

Одной из важных задач современной науки является изучение биологического разнообразия, оценка влияния на него усиливающегося антропогенного воздействия. Одной из наиболее подходящих групп для этих можно назвать представителей семейства Carabidae, считающихся одним из наиболее многочисленных компонентов наземной биоты, представляя до 40% от общей фауны насекомых. Изучение этой группы дает важную информацию, касающуюся не только состояния самой фауны Carabidae, но и позволит определить возможности использования в качестве модельной группы для целей индикации возможных трансформаций экосистем, связанных, в том числе и с антропогенным воздействием. Важность использования жужелиц в качестве такой индикаторной группы обуславливается высокой степенью их экологического и биотопического разнообразия, относительно низкой степенью мобильности (по сравнению с другими группами насекомых, такими как чешуекрылые, двукрылые или перепончатокрылые) и четкой зависимостью распространения от конкретных ландшафтно-климатических условий. Особое значение исследования фауны Carabidae могут играть в районах, которые можно обозначить в качестве переходных между основными природными зонами. Именно в них формируются сложноустроенные биогеоценозы с высоким уровнем биологического разнообразия. К таким регионам в полной мере относится юг Восточной Сибири и прилегающая к ней территория Северной Монголии.

Диссертация, представляемая Хобраковой Ларисой Цыренжаповной, является итогом многолетних исследований фауны жужелиц региона, проведенных с 1996 по 2020 годы, для изучения пространственной структуры фауны жужелиц просмотрено 937 географических точек по литературным, коллекционным и собственным данным, сгруппированных в 48 региональных фаун жужелиц с территории Восточного Саяна, Прибайкалья, Забайкалья, Монголии. Объем материала исследования составил более 70 тыс. экземпляров имаго жужелиц, относящихся к 197 видам. Приведен солидный список литературы, содержащий 644 источника (185 на иностранных языках), из которых 450 относятся непосредственно к изучению фауны жужелиц региона.

Целью работы обозначено выявление основных закономерностей формирования структуры фауны и сообществ жужелиц и особенностей их пространственного распределения в горных условиях переходной зоны тайги и степей на юге Восточной Сибири и Северной Монголии.

Задачами работы являются проведение таксономического, экологического и ареалогического анализа фауны жужелиц региона, выявление особенностей структуры сообществ Carabidae в различных районах переходной зоны тайга–степь и специфики эколого–биологических механизмов освоения ими экотонных территорий на примере модельного вида *Poecilus fortipes*; проведение фаунистического районирования юга Восточной Сибири и Северной Монголии и выделение границ между фаунистическими выделами; установление основных закономерностей широтно–долготного и высотно–поясного распределения жужелиц на Байкальском фаунистическом рубеже и влияния на них условий сложного горно–котловинного рельефа переходной зоны; выявление центров повышенного таксономического разнообразия жужелиц, анализ фаунистических связей между ними и на основе этого реконструирование вероятных путей формирования фауны жужелиц в переходной зоне в контексте ландшафтно–климатических изменений на юге Восточной Сибири и Северной Монголии; определение наиболее значимых местообитаний с редкими видами жужелиц и разработка стратегии их охраны.

Научная новизна. Работа Хобраковой Л.Ц. является первым обобщающим исследованием фауны жужелиц юга Восточной Сибири и Северной Монголии, позволяющим существенным образом расширить имеющиеся представления о составе и формировании фауны Carabidae этой части Северной Евразии, а также специфики их экологических требований и реакции отдельных видов на изменяющиеся условия среды. Кроме того, именно в этой работе данная территория впервые обозначается в качестве самостоятельной провинции зоогеографического распределения жужелиц, а Байкальский рубеж - в статусе провинциальной границы, где наблюдается изменение степени гетерогенности их фауны. Представляемая диссертация может рассматриваться в качестве итогового исследования фауны жужелиц изучаемого региона, делая его одним из наиболее хорошо изученных на территории России и прилегающих районов Монголии.

Сама диссертация хорошо структурирована, состоит из 7 глав, выводов, списка литературы и 5 Приложений. Следует, правда, обратить внимание на то, что во вторую главу включены сразу три раздела, которые обычно располагаются в разных главах - физико–географическое положение региона (раздел 2.1), описание полученного материала (2.2), а также методики (2.3). При этом описание методов сбора обычно предшествует характеристике материала. Тем не менее, принимая во внимание большой объем диссертационной работы, можно согласиться с такой особенностью ее структуры, что позволяет сократить число глав работы до приемлемого уровня.

В главе 1 рассматривается история изучения фауны жужелиц региона. Она разбита на пять периодов. Первый период (середина XIX века) начинается со сборов ботаника А. А. Бунге и обработанных Ф. Фальдерманном, которым было приведено 64 вида жесткокрылых. Здесь же

детально описаны исследования В. Мочульского, положившего начало систематическому изучению карабидофауны региона.

Второй период охватывает конец XIX – начало XX века. Детально описаны работы всех исследователей, описывавших видовой состав жужелиц региона, таких как Г.И. Радде, Г.Н. Потанин и др. Правда, в начале главы автором говорится, что «С этим периодом связаны имена таких известных исследователей, как Г.И. Радде, Г.Н. Потанин, П.К. Козлов, Д.А. и Е.Н. Клеменц», хотя из текста видно, что с регионом связаны исследования и других ученых (А.Ф. Моравиц, А.Л. Чекановский П.С. Михно и др.). Чтобы снять подобные замечания, автору в начале раздела было бы уместно добавить в данном предложении окончание «и другие», хотя это лишь редакторская правка, не влияющая на общий смысл раздела.

Третий период – с 20-х до 60-х годов XX века, когда проводилось активное изучение фауны насекомых региона специалистами Академии наук СССР и монгольскими учёными из Комитета наук МНР. Наиболее продуктивными в отношении сборов энтомофауны оказались 1920–е гг., именно в это время проводились наиболее масштабные экспедиционные исследования П.К. Козлова и А.Н. Кириченко.

Четвертый период – 1961-1990 гг., который совпадает с созданием Академии наук Монгольской Народной Республики в 1961 г. с одной стороны и основанием лабораторий и кафедр по энтомологии в научных исследовательских институтах Академии наук СССР и высших учебных заведениях в Иркутске, Улан-Удэ, Чите и деятельностью отделений Всесоюзного энтомологического общества. С этим временем связано проведение совместных советско-монгольских экспедиций и выпуск многотомной серии «Насекомые МНР».

И, наконец, пятый период, который охватывает последнее время, здесь Л.Ц. Хобракова детально описывает работы коллег по исследованиям региона.

В главе приводятся два рисунка, показывающие маршруты З. Касаба по Монголии (рисунок 1) и советско-монгольского энтомофаунистического отряда в 1975-1976 годах (рисунок 2).

Несомненно, что фауна жужелиц региона изучена очень хорошо, а соискатель прекрасно владеет материалом. Знание работ предшественников и коллег позволяет глубже понять собственный материал и сделать хорошую работу, основанную не только на сборе собственных данных, но и на результатах работы других специалистов. Кроме того, последние впоследствии были использованы автором при характеристике фауны жужелиц региона.

В качестве замечания можно сказать, что описание слишком детальное, может быть, даже несколько излишне, оно занимает много места. Конечно, это может быть оправдано, поскольку животный мир региона исследован очень подробно и без такого перечисления работа выглядела бы не так профессионально. Однако, на мой взгляд, при чтении создается впечатление перегруженности информацией, в которой очень трудно сориентироваться,

несмотря на структурированность данной главы. Особенно это относится к окончанию данной главы, где приводится большинство ссылок.

На мой взгляд, можно было бы описать это в более компактном виде. Кроме того, насколько оправдано включение карт экспедиционных исследований? За обилием ссылок часто теряется смысл некоторых предложений. Например, на странице 62 написано следующее: «Бессточный бассейн Северной Гоби. Обзор литературы по фауне жужелиц выявил (Jedlička, 1957 и далее 33 ссылки)». Это несколько странно звучит.

Надо сказать, что в автореферате диссертации этот раздел занимает один небольшой абзац, отсылая заинтересованных читателей к тексту самой работы, что само по себе является совершенно верным.

Глава 2. Приводится описание района исследований и методов сбора материала. По сути, здесь рассмотрено физико-географическое положение региона, собранный материал и методы его анализа.

Раздел 2.1 главы 2 - Природные условия региона исследования. В нем приводится детальное описание основных районов (природных территорий). Выделено 18 природных территорий, для которых приводится более детальная характеристика. На мой взгляд, в отличие от первой главы, подробность описания здесь представляется оправданной, поскольку дает возможность понять характер условий, реально оказывающих воздействие на региональные комплексы Carabidae.

В связи с этим хотелось бы знать – откуда взят термин «природные территории»? То есть, хотелось бы иметь определение этого термина, откуда он взят, поскольку при физико-географическом районировании чаще применяются иные термины, например, области и подобласти (Чибилев, Чибилев, 2012) Тем не менее, такой термин тоже имеет право на существование. Не совсем понятно, на каких принципах основывается схема районирования – зональных (природные зоны, подзоны), орографических или ландшафтных в системе имеющегося физико-географического районирования местности.

Тем не менее, в тексте даются детальные характеристики каждой из таких территорий, а после прочтения этой главы становится ясна физико-географическая характеристика изучаемого региона. На рисунке 3 следующего раздела приводится схема точек сбора (рисунок 3), однако районы (хотя бы самые крупные природные территории) на нем не выделены. Поэтому их описание воспринимается достаточно тяжело без указания соответствующих границ.

Очень важно, что в настоящем разделе детально даны климатические характеристики каждого из стационаров. Эти данные крайне важны как при анализе приведенного здесь материала, так и при последующем анализе влияния температурных параметров на распространение насекомых. В частности, если в будущем будет проведен анализ распространения насекомых на территории Северной Евразии с точки зрения Метода Общего Климатического Диапазона, используемого, в том числе и при анализе

распространения насекомых в четвертичном периоде, то подобного рода данные будут крайне важны для этих целей.

Раздел 2.2. Дается описание мест сбора материала и его количество, в том числе и общее число собранного материала, составляющего более 70 тыс. экземпляров имаго жужелиц, относящихся к 197 видам. Здесь же приводится детальная характеристика климатических условий и описание полученного материала с четырех стационаров: Восточный Саян, Окинское плато, бассейн р. Ехэ–Хэрэгтэ, Западный Хэнтэй, Селенгинское среднегорье, бассейн р. Иволга и Витимское плоскогорье, бассейн р. Индола.

Здесь же помещена карта мест сбора материала, проведенного как самим автором (красные кружки), так и известного по литературным источникам (фиолетовые кружки). Всего дается 48 точек, при том, что точки б подразделяются на ба, бб и бв. На карте отсутствует точка бв (Низовья Орхона). В подписи к таблице перечисление точек дается с севера на юг, что соответствует их положению в составе геоморфологических районов.

Однако карта и подписи к ней воспринимаются достаточно тяжело, возможно, что надо было иначе пронумеровать точки сбора при продвижении с севера на юг. В качестве пожелания можно сказать, что при подготовке работы к монографии по материалам диссертации такая карта должна быть сделана более удобной для восприятия с указанием границ основных природных территорий за счет устранения лишней информации, мешающей восприятию.

Раздел 2.3. – методическая часть. Она изложена достаточно компактно, при этом дает полное представление о методике сбора и обработки материала, приводятся ссылки на литературные источники, использованные для того или иного типа анализа. В качестве замечания следует сказать, что при характеристике высотно–поясного распределения жужелиц подобные ссылки отсутствуют полностью. При этом в тексте работы указывается на Приложение 4, где эти ссылки могли бы быть приведены, хотя на самом деле эта информация дается в Приложении 5.

Однако в таблице 27 Приложения 5 таких ссылок нет, при том, что было бы важно знать, на какие литературные источники опирается автор при выделении соответствующих высотно-поясных групп жужелиц.

Глава 3 посвящена анализу таксономической, экологической и ареалогической структуры фауны жужелиц. В разделе 3.1. детально анализируется структура фауны Carabidae на родовом уровне. Показано, что в фауне региона представлено 76 родов, из которых по количеству видов наиболее массовыми являются *Amara* (89 видов или 15% от общего видового разнообразия), *Bembidion* (соответственно 83 и 14%), *Pterostichus* (56 или 10%) и *Harpalus* (56 или 10%), представленные данные очень наглядно показаны на рисунке 4. Для каждого из рассматриваемых родов описана структура более низкого, подродового уровня с указанием числа входящих в них видов. Чтение данного раздела позволяет получить исчерпывающее представление о характере таксономического состава фауны Carabidae.

В разделе 3.2. рассматривается распределение высотно–поясных групп жуужелиц. Он очень короткий и основная информация приводится в таблице 27 Приложения 5. Указано, что в карабидофауне региона доминируют лесные, степные, лесостепные и тундрово–таёжные виды.

При этом ни в основном тексте работы (как в разделе 2.3, так и в разделе 3.2), ни в Приложении не указаны литературные источники, на основании которых выделяются эти группы.

Раздел 3.3. – анализ жизненных форм жуужелиц, который дается на основе широко используемой и отлично себя зарекомендовавшей классификации Инессы Христиановны Шаровой (1981). Таблица 4 дает полное представление о характере распределения жизненных форм Carabidae, она достаточно информативна.

Это же относится и к разделу 3.4, где приводится ареалогическая структура фауны жуужелиц. Принципы выделения групп ареалов жуужелиц представлены в разделе 2.3. настоящей работы, поэтому каких-либо вопросов к тому, на каких принципах это основывается, у меня не возникает. В качестве заключения этой главы указывается, что в составе фауны Carabidae региона преобладают виды с бореальным и суббореальным распространением, для неё характерен выраженный эндемизм, разнообразие и специфичность подродовой структуры, что присуще для горных территорий юга Восточной Сибири и Северной Монголии.

В главе 4 рассматриваются региональные особенности структуры сообществ жуужелиц на стыке тайги и степи в Восточном Саяне, Западном Хэнтэе, Селенгинском среднегорье и Витимском плоскогорье.

В разделе 4.1. дается описание четырех сообществ жуужелиц лесостепи, тайги, степи и интразональных местообитаний в условиях стационарных исследований Восточного Саяна, Западного Хэнтэя, Селенгинского среднегорья и Витимского плоскогорья (рис. 6). Для визуализации полученных данных дается ординация сообществ Carabidae методом соответствия на рисунке 6, хотя ни в тексте, ни в подписи к рисунку не указано, с помощью какого конкретно метода она построена, за исключением ссылки на *Correspondence Analysis*.

При этом на самом рисунке очень четко видно, что все локальные фауны жуужелиц выстраиваются в четыре четко обособленные группы. Именно этот метод позволил весьма показательно продемонстрировать различия между всеми перечисленными сообществами жуужелиц, связанными с четырьмя типами ландшафтов – степными, интразональными, лесостепными и лесными (лиственничными лесами Восточного Саяна), видны зоны перекрывания отдельных локальных фаун первых трех групп. По сути, здесь выделяются именно ландшафтно-биотопические группы жуужелиц.

Жаль только, что не указано – с помощью какого математического аппарата проведена столь сложная и очень важная для последующего понимания работа.

В последующих разделах главы 4 (4.2-4.5) приводится описание региональных сообществ Carabidae: Восточного Саяна, Витимского

плоскогорья, Западного Хэнтэя и Селенгинского среднегорья. Для каждого из перечисленных регионов приводится пространственно–типологическая структура сообществ жуужелиц по видовому составу и обилию, выделяются основные их типы, для каждого из которых приводится список наиболее массовых видов жуужелиц с указанием обилия в процентах, а также редких видов. Кроме того, по каждому из перечисленных регионов приводятся данные по численному составу Carabidae с использованием методов статистического анализа, а именно индексов Шеннона (H'), Пиелу (E), Симпсона (C), а также дается анализ изменений экологической структуры сообществ жуужелиц.

Раздел 4.6. посвящен анализу экологических механизмов освоения переходной зоны на примере лесостепной жуужелицы *Poecilus fortipes*. Выбор его в качестве модельного вида представляется весьма обоснованным, если принимать во внимание данные, изложенные в предыдущих разделах главы 4. Он входит в число доминантов и субдоминантов в лугово-лесных и горно-степных ландшафтах Западного Хэнтэя, лиственнично-березовых лесах и колках Витимского плоскогорья, а также комплексов лиственнично–осиновых лесов и луговых степей Восточного Саяна (бассейна рек Ехэ–Хэрэгтэ – Ока). В горно-степных ландшафтах Селенгинского среднегорья вид не входит в число доминантов.

Использование статистических данных показало, что наиболее резкое уменьшение линейных размеров вида наблюдается при сравнении особей в высотном градиенте, то есть – при продвижении вверх от среднегорий до нижней границы высокогорий. При этом автор указывает на то, что «аналогичные закономерности изменения размеров тела у Carabidae были отмечены и в широтном градиенте», однако в этом направлении исследования пока не проводились. Было бы интересно посмотреть в будущем на то, зависит ли длина тела в разных частях ареала данного вида.

Что касается особенностей высотного изменения индекса соотношения полов (I_{sp}) в высотном градиенте оказалось не столь однозначным. Если в условиях Селенгинского среднегорья соотношение полов в модельной популяции *P. fortipes* составило 1:1, то с увеличением абсолютной высоты в популяциях плавно нарастает доля самцов, которые на Витимском плоскогорье (900–950 м) численно превосходили самок в 1,2 раза. Однако в верхнем поясе лесостепи Восточного Саяна (1500–1700 м) соотношение полов в модельной популяции *P. fortipes* оказалось сдвинуто в сторону самок, которые в 1,5 раза превосходили по численности самцов, что в целом укладывается в пределы биологической нормы. Также продемонстрировано снижение репродуктивного потенциала *Poecilus fortipes* в высотном градиенте (табл. 11). Продолжительность репродуктивного периода практически не зависит от абсолютной высоты, однако сроки начал яйцекладки в высотном градиенте закономерно меняются, то есть с увеличением высоты сокращается разрыв между началом почвенной активности вида и откладкой яиц.

Освоению горных лесостепных пространств этим видом способствует целый ряд механизмов, таких как перестройка его жизненного цикла – с одногодичного с летним размножением (Селенгинское и Витимское плоскогорья, нижний пояс Восточного Саяна) на облигатно–двухгодичный с раннелетним размножением в верхнем поясе Восточного Саяна.

Важно, что глава завершается небольшим резюме, которое обобщает изложенные выше данные по региональным комплексам жуужелиц.

Вопрос вызывает рисунок 14 б на странице 165 (демографический спектр популяции *P. fortipes* (только для самок) на Селенгинском среднегорье). Здесь обозначено четыре позиции: 1 – ювенильные особи (1), имматурные (2), генеративные (3) и постгенеративные (4). При этом указывается, что результирующие кривые приведены для ювенильных и генеративных особей. А почему на графике не подписаны две кривые? Возможно, что одна из них (прерывистая линия) дана для ювенильных, а вторая (сплошная) – для генеративных особей, хотя из подрисовочных подписей не это совсем понятно.

Кроме того, фраза «Особенности изменения жизненного цикла вида по ареалу обитания» звучит биологически неверно, поскольку термин «ареал обитания» является тавтологией и в научной литературе не используется в принципе.

В целом же в главе 4 содержится очень большой объем информации, важный для понимания специфики особенностей фауны Carabidae перечисленных регионов. Было бы очень хорошо, если бы эти данные были впоследствии опубликованы, то есть, введены в широкий научный оборот.

В главе 5 приводится схема районирования территории юга Восточной Сибири и Северной Монголии на примере жуужелиц. В разделе 5.1. приводятся основные понятия и принципы. В работе использована схема общего биогеографического районирования Палеарктики, опубликованная в работах А. Ф. Емельянова (1974; Емельянов, Фролов, 2010). Автором указывается, что существуют два основных принципа зоогеографического районирования – фауно–генетического и ландшафтно–зонального (зонально–климатического) (Чернов, 1975; Лопатин, 1989). Хотя, вводя в оборот зоологических исследований термин «бассейновый подход» для районирования региональной фауны Восточной Сибири и Северной Монголии, автор и не указывает, к какому из перечисленных выше принципов данный термин относится, совершенно ясно, что это именно ландшафтно–зональный (зонально–климатический). Использование именно такого принципа районирования полностью соответствует специальности данной работы, поскольку за основу берется именно экологическая составляющая в распространении видов Carabidae.

В разделе 5.2. приводится зонально–провинциальная структура региона и соответствие ей региональных фаун жуужелиц. Здесь даются дендрограммы таксономического сходства региональных фаун жуужелиц, рассчитанные по коэффициентам Чекановского–Сьеренсена (KCz–S, рисунок 20) и Сокала–Снита (KS–S, рисунок 21). В качестве основы для районирования была

принята дендрограмма с использованием коэффициента Сокала–Снита, включающая, в том числе и малочисленные региональные фауны (1, 5, 3, 4, 40, 16). Можно полностью согласиться с выбором именно этого коэффициента для целей районирования. Выделенные на основе анализа региональных фаун провинции хорошо соотносятся с физико-географическим районированием и, на мой взгляд, полностью отражают специфику фаун жужелиц региона. Далее в этом разделе приводится детальное описание региональных фаун жужелиц в соответствии с зоогеографическим районированием Палеарктики, определяемым в работах А. Ф. Емельянова (1974; Емельянов, Фролов, 2010).

Здесь можно поспорить лишь с использованием термина «региональная» фауна для анализируемых выборок жужелиц, поскольку они в большей степени соответствуют уровням локальных фаун. В настоящее время существует схема размерности фаун, принимаемая как в зоологии в целом (Смирнов, 2006), так и в энтомологии в частности (Макаров, Маталин, 2008). Так, С. В. Дедюхиным (2011) под локальной фауной понимается фауна участка территории региона, ограниченного радиусом около 10 км, что как раз и соответствует большинству представляемых в работе выборок.

Сведения, приведенные в главе 5 настоящей работы, являются основой для следующей, **шестой главы**. В ней обосновывается выделение Байкальского рубежа, причем на принципиально новом уровне, нежели то, что было описано в работах В. Г. Шиленкова (2000). Оно базируется на специфике таксономического состава, высотно–поясного распределения, соотношения жизненных форм, а также широтной и долготной составляющей ареалов.

Анализ таксономического состава выявил увеличение таксономического разнообразия жужелиц в региональных фаунах по мере приближения к Байкальскому рубежу, что показано на рисунке 23.

Различия показаны и в распределении высотно–поясных групп жужелиц. Так, альпийские и тундрово–таёжные виды приурочены к горным системам Восточного Саяна, Прибайкалья, Байкало–Станового и Станового нагорий, Забайкалья, Хангая, Хэнтэя, тогда как пустынно–степные виды жужелиц распространены, в основном, в аридном секторе. Доля пустынно–степных видов ожидаемо сокращается с юга на север, причем ближе к Байкальскому рубежу эти виды часто представляют собой реликтовые популяции на берегах солёных озёр и выходах термальных источников. Наиболее наглядно это показано на рисунке 24.

При этом таблицу 13 было бы лучше оформить в виде диаграммы, чтобы нагляднее видеть все перечисленные различия.

Что касается жизненных форм жужелиц, то различия (если исходить из анализа таблицы 14) между четырьмя регионами не столь значительны и показывают примерно схожую структуру, с небольшим увеличением доли миксофитофагов в Северной Гоби.

Гораздо более четкие различия продемонстрированы на примере соотношения ареалогических групп по широтной составляющей в

региональных фаунах, а также долготных групп. Из рисунка 25 четко видно, что фауны к югу от Байкала (Байкальского рубежа) характеризуются большим числом именно субаридных видов, тогда как к северу от него большинство жужелиц отнесено к бореальной группе. Рисунок 26 демонстрирует различия по соотношению долготных групп жужелиц – к югу от Байкальского рубежа выше содержание восточно- и транспалеарктических видов жужелиц. Можно сказать, что такой анализ, визуализированный в рисунках 25 и 26, четко обосновывает выделение Байкальского рубежа в качестве зоогеографической границы.

Что касается разнообразия высотных комплексов жужелиц, то оно увеличивается с приближением к Байкальскому рубежу, что показано на рисунке 27. Кроме того, здесь дается характеристика аридных и гумидных вариантов высотной поясности с указанием наиболее значимых видов, формирующих ее региональные варианты.

На мой взгляд, обоснование выделения Байкальского рубежа в качестве зоогеографической границы автором дано весьма убедительно. Это позволит использовать этот термин и в дальнейших исследованиях по распространению жужелиц региона, а также применять его и при характеристике распространения других групп животных, в том числе насекомых.

В главе 7 рассматриваются вероятные пути формирования фауны Carabidae юга Восточной Сибири и Северной Монголии.

Кроме того, на основании анализа исторического развития фаун Carabidae выделен целый комплекс видов, которые нуждаются в охране в качестве плейстоценовых реликтов.

Вопросы исторического развития фауны жужелиц решались двумя путями.

Первый – анализ таксономического разнообразия фауны и оценка межрегиональных фаунистических связей. На основании этого выделено 2 группы центров разнообразия. Первая – 14 центров повышенного таксономического разнообразия, которые имеют от 2 до 30 входящих фаунистических связей: Восточный Саян, Прибайкалье, Хангай и Хэнтэй. Вторая группа – Становое нагорье (Чара), Котловина Больших озёр, Долина Озёр и Северная Гоби.

Выделение этих групп основано на анализе степени сходства-различия между региональными фаунами, наличии эндемичных и реликтовых видов. Автор делает заключение о том, что «выявленные центры повышенного таксономического разнообразия, с одной стороны, связаны с автохтонными процессами видо-, подвидо- и формообразования в горных регионах Восточного Саяна, Прибайкалья, Забайкалья, Хангая и Хэнтэя. С другой – фаунистические связи между фаунами жужелиц косвенно указывают на миграционные коридоры обмена и расселения видов между Центральной Азией и Восточной Сибирью в разные исторические периоды наступления сибирских лесов в периоды потеплений и господства монгольских степей в периоды похолоданий.»

Второй путь связан с наложением на сопоставление современного состояния фауны жужелиц изучаемой территории с данными по палеогеографии региона, известными по литературным данным.

Необходимость такого подхода обусловлена, во-первых, очень хорошей степенью изученности современных фаун региона и высоким таксономическим и экологическим разнообразием Carabidae, позволяющим в каждой из региональных (скорее локальных) фаун выделить необходимое число таксонов, которые с высокой долей вероятности могут рассматриваться в качестве эндемиков и реликтов прошлых эпох. С другой стороны, в распоряжении автора нет каких-либо палеонтологических данных по насекомым из четвертичных отложений, которые дали бы возможность непосредственно проследить хоть какие-то изменения в составе фаун региона, которые не носили бы спекулятивный (в хорошем смысле этого слова) характер. При этом приводятся сведения по фоссильным находкам жужелиц из меловых отложений

Несмотря на отсутствие данных по динамике насекомых в плейстоцене и голоцене, автору удалось наметить основные пути формирования современных фаун жужелиц, показать специфику комплексов Carabidae изучаемого региона, обосновать выделение рефугиумов четвертичных фаун.

Тем не менее, очень жаль, что автор не в полной мере воспользовался результатами исследований динамики фаун насекомых в четвертичном периоде, воссозданных на палеонтологическом материале из других регионов. В настоящее время такого рода работы активно проводятся на территории Западно-Сибирской равнины, причем было бы очень хорошо воспользоваться в первую очередь теми данными, которые касаются южной ее части – Новосибирской области и Алтайского края. Результаты этих исследований очень хорошо опубликованы в российских и зарубежных журналах и вполне доступны.

При этом в работе указывается, что отдельные виды в плейстоцене были широко распространены в перигляциальных ландшафтах Сибири до широты 60–61° с.ш. Об этом свидетельствуют находки дауро–монгольских степных видов жужелиц, как *Poecilus ravus*, *P. major*, *P. hanhaicus*, *Cymindis binotata*, обнаруженные в позднеплейстоценовых отложениях на севере Западной Сибири (Zinovyev, 2007), а также плейстоценовые остатки *Harpalus pusillus*, найденные на р. Алазея и на о–ве Айон (Катаев, 1990а).

Тем не менее, в работе практически нет ссылок на результаты палеоэнтомологических исследований, проведенных коллективом авторов под руководством А.А. Легалова (Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск) на юге Западной Сибири и С.А. Кузьминой (Палеонтологический институт РАН, г. Москва) в Колымской низменности и на Чукотке.

Кроме того, из описания геологической истории региона упускается фактор влияния так называемой перигляциальной зоны (или гиперзоны) на становление современного таксономического и экологического разнообразия. Согласно многочисленным палеонтологическим данным (Величко, 1973,

Смирнов, 1999; 2001; 2006; Смирнов, Киселева, Вотяков, 2012 и др.), именно она определяла специфику распространения животных и растений в течение длительного времени – начиная от окончания казанцевского межледниковья до начала голоцена. В условиях широкого распространения гиперзональных ландшафтов многие виды животных имели гораздо более широкие ареалы по сравнению с современными, хотя это и признается автором при описании находок видов из четвертичных отложений Западной и севера Восточной Сибири. Другие виды, связанные с лесами, значительно сокращали области своего распространения, сохраняясь в рефугиумах лесной растительности (Алтай, например). Именно палеонтологические данные позволили установить факт широкого распространения отдельных видов жу жужелиц, ныне локализованных на исследуемой автором территории (например, *Poecilus ravus*, *P. major*), которые в прошлом имели гораздо более широкие ареалы, доходя до современного Южного Предуралья (местонахождение Горнова в окрестностях г. Уфы, исследованное новосибирскими коллегами, в частности Р. Ю. Дудко). Более того, некоторые виды, например *Poecilus major* в сарганское время достигали территории современной Беларуси (Назаров, 1984). Вполне возможно, что и в периоды межледниковий отдельные виды жу жужелиц с современным дальневосточным распространением могли проникать в Европу. Это, в частности, было показано В. И. Назаровым (1986) на примере дальневосточного трубка *Phymatopoderus latipennis*. Привлечение именно палеонтологических сведений по динамике распространения отдельных видов позволило бы сделать еще более обоснованные заключения о значении юга Восточной Сибири и севера Монголии как одного из рефугиумов позднеплейстоценовых фаун.

Можно надеяться, что в дальнейшей работе Лариса Цыренжаповна Хобракова воспользуется такой возможностью и будет привлекать именно палеоэнтомологические данные для изучения истории становления фаун Carabidae исследуемой территории. В качестве пожелания хочется сказать, что в будущем по данной тематике было бы хорошо видеть серию публикаций с участием Ларисы Цыренжаповны, посвященных сравнению плейстоценовой истории фаун насекомых Урала, Зауралья и Западной Сибири с тем, что есть в исследуемом регионе, поскольку связь напрашивается сама собой. Более того, эти вопросы можно отразить и в монографии по результатам представленной работы.

На мой взгляд, данную главу лучше всего было бы структурировать иначе и список реликтовых видов поместить в конце данного раздела как логичное завершение представленной работы.

Заключением диссертационной работы являются **выводы**. В целом они соответствуют заявленным целям и полно отражают суть данного исследования. Существуют лишь небольшие замечания по формулировкам некоторых из них.

Так, в выводе 1 было бы уместно в нескольких словах сказать о степени таксономического разнообразия региональной фауны. Видно, что эта степень

достаточно высока, просто дополнительная фраза могла бы в большей степени обозначить это.

В выводе 4 в предложении «Зонально-провинциальная структура отличается разнообразием...» было бы целесообразно после слова «структура» добавить «фауны жужелиц», чтобы это было более понятно.

В последнем выводе фразу «При разработке мер по охране наземных животных необходимо учитывать особенности условий обитания, распространения и экологии видов» можно было бы с успехом опустить без ущерба для смысла данного вывода, поскольку любые работы по выработке мер охраны и так подразумевают учет подобных данных.

В целом же выводы соответствуют поставленным задачам и отражают суть представленного исследования.

В Приложении приведены исходные данные, на которых основано настоящее исследование.

Приложение 1. Географические пункты находок жужелиц на юге Восточной Сибири и Монголии. Конечно, здесь было бы хорошо иметь координаты точек сбора, однако это могло бы еще более утяжелить эту часть. Тем не менее, остается надеяться, что автор располагает такими данными и в будущем сможет привлечь их при последующей публикации материала.

Приложение 2. Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae) юга Восточной Сибири и Монголии. Насчитывает 577 видов, 608 подвидов из 76 родов. Можно надеяться на то, что в будущем этот список будет опубликован.

Приложение 3. Сообщества жужелиц Восточного Саяна, Западного Хэнтэя, Селенгинского среднегорья, Витимского плоскогорья. В этой части дается первичная информация, полученная в ходе статистической обработки материала.

Приложение 4. Распределение региональных фаун жужелиц на юге Восточной Сибири и Северной Монголии. К таблице 26 этого приложения ранее уже было высказано замечание по поводу отсутствия указаний на литературные источники, на основе которых проведена такая классификация. Кроме того, отсутствие на каждой новой странице шапки с нумерацией колонок делает просмотр материала менее удобным для анализа.

Приложение 5. Приводится экологическая и ареалогическая характеристика жужелиц Восточной Сибири и Северной Монголии.

Подводя итог, можно говорить о том, что Ларисой Цыренжаповной Хобраковой проведена колоссальная работа, заключающаяся в анализе огромного массива данных, полученных как лично ей, так и ее предшественниками и коллегами. Эту работу можно рассматривать в качестве научного достижения, позволяющего говорить о том, что данный регион является одним из наиболее изученных с точки зрения фауны и экологии жужелиц. Ее научная новизна, достоверность выводов, а также теоретическая и практическая значимость, четко сформулированные в соответствующих разделах диссертации и автореферата, не вызывают

сомнений. Автореферат полностью отражает основные положения диссертации.

Что касается приведенных замечаний, то они носят, скорее, редакторский и рекомендательный характер и не влияют на общий характер работы, поскольку при подготовке столь объемной работы неизбежны какие-либо упущения, которые, тем не менее, не столь значительны. Их можно рассматривать именно в качестве пожеланий для дальнейших исследований, в частности, необходим учет палеоэнтомологических данных при изучении истории формирования современных фаун Carabidae региона. Работа производит крайне благоприятное впечатление и является законченным научным исследованием. Более того, факты, изложенные в диссертации, могут быть использованы и при анализе других групп животных и при сопоставлении региональной фауны юга Восточной Сибири с другими территориями Северной Евразии. Таким образом, диссертационная работа «Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) юга Восточной Сибири и Северной Монголии (эколого-фаунистические, географические и исторические аспекты)» представляет собой научно-квалификационную работу, соответствующую требованиям «Положения о присуждении ученых степеней», а ее автор Лариса Цыренжаповна Хобракова заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.5.15. Экология (биологические науки).

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

Зиновьев Евгений
Витальевич

22.10.2021 г.

620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202
Тел.: +7 (343) 328 12 12
E-mail: zin62@mail.ru

Подпись Е.В. Зиновьева заверяю
Ученый секретарь ФГБУН ИГиРЖ УрО РАН,
к.б.н.

22.10.2021 г.



Татьяна Сергеевна Ослина