

Изменения сообществ жуков жужелиц и чернотелок (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae) в горных котловинах Тувы и Алтая за 60 лет: тренд или флуктуации?

В. Г. МОРДКОВИЧ¹, Р. Ю. ДУДКО¹, С. А. ХУДЯЕВ², И. И. ЛЮБЕЧАНСКИЙ^{1*}

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
*E-mail: lubech@gmail.com

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 8/2

Статья поступила 24.05.2022

После доработки 13.06.2022

Принята к печати 15.06.2022

АННОТАЦИЯ

Изучали сообщества напочвенных жесткокрылых (жужелиц и чернотелок) (Coleoptera: Carabidae et Tenebrionidae) горных котловин Алтая (Курайская и Чуйская) и Тувы (Улуг-Хемская и Убсу-Нурская, в последней исследованы засушливый западный и более гумидный восточный сектор). Сборы проводились в одних и тех же местообитаниях с интервалом примерно в 60 лет: в 1962–1963 и 2018–2020 гг. Проанализированы изменения климата за этот период. В целом климат характеризуемых степных котловин сохранил черты резко-континентального с отрицательными среднегодовыми температурами, дефицитом влаги и высокой частотой колебаний всех параметров. Во всех регионах наблюдается повышение среднегодовых температур, а в последние 10–20 лет – и годового количества осадков, наиболее сильно – в Улуг-Хемской котловине, создавая предпосылки к снижению аридности экологических условий. За 60 лет динамическая плотность жуков изученных таксонов изменилась в несколько раз, иногда более чем на порядок. При этом плотность представителей более ксерофильного семейства чернотелок упала, а более мезофильных жужелиц – возросла. При сравнении доли чернотелок в населении различных местообитаний в 1960-е годы с их долей в 2018–2020 гг. практически во всех случаях наблюдается резкое, в несколько раз, снижение их участия в сообществах. В котловинах Тувы становится больше видов жужелиц, имеющих более северное или более широкое (полизональное и/или транспалеарктическое) распространение. Такие виды встречаются как в регионах с гумидным, так и с аридным климатом. Эти изменения видовых композиций и сообществ герпетобионтных жуков могут отражать смягчение климатических условий из-за некоторого увеличения количества осадков в изученном регионе. Средние значения индексов видового разнообразия и выравнимости не отличаются в целом для состояний экосистем “прежде” и “теперь”. Также нет статистически значимых отличий и для общего видового богатства и общей численности. Зато заметны межгодовые различия для некоторых индексов разнообразия, рассчитанных для экосистем Алтая в 2018 и 2020 гг. Это может говорить о том, что различия между общими показателями разнообразия сообществ герпетобионтных жесткокрылых в сухие и влажные годы перекрывают многолетний тренд, вызванный изменениями климата, и популяции видов, обладающих различными жизненными стратегиями в сообществах, быстро отвечают на эти изменения без потери общей структурной сложности животного населения.

Ключевые слова: напочвенные жуки, структура сообщества, ареал, экологический преферендум, разнообразие, обилие, среднегодовая температура, годовое количество осадков, степи, Сибирь.

ВВЕДЕНИЕ

Повышение средней температуры тропосферы в последние десятилетия имеет глобальный характер [Будыко, 1980; AR5 Synthesis Report..., 2014]. Однако другие параметры климата и тем более биота меняются в разных регионах, как минимум, неодинаково, часто разнонаправленно.

Потепление наиболее однозначно проявляется в высоких и средних широтах Северного полушария. Таяние морских льдов и повышение испаряемости способствуют формированию мощных арктических циклонов и антициклонов, которые по обширным и плоским равнинам перемещают холод или влагу в глубь континентов далеко на юг. Идеальным примером такой территории служит Западно-Сибирская равнина. На ее севере повышение температуры, оттаивание мерзлоты, дробление речной сети, заозеривание, увеличение годовых сумм осадков при невысокой испаряемости ведут к заболачиванию лесов и лугов, гумидизации биоты тундрового и бореально-лесного геобиомов [Величко и др., 2007; Мордкович и др., 2014]. В средних широтах Западной Сибири повышение температуры и увлажнения сопровождается ростом испаряемости, осушением полугидроморфных и слабой аридизацией автоморфных местообитаний лесостепи. Южнее – на обширных мелкосопочных равнинах Центрального Казахстана, устанавливается климатический режим с лихорадочной сменой влажных и холодных воздушных масс Северного полушария и жаркого сухого воздуха из пустынь Средней Азии [Береснева, 2006]. Следствием оказывается рост среднегодовых температур с 1,5–3,3 °С, характерных для середины прошлого века, до 3,5–4,2 °С в последние десятилетия. Небольшое увеличение годовых сумм осадков перекрывается сильным ростом испаряемости из-за значительного потепления и сопровождается в степных широтах (48–50°) ростом аридности и дефицита влаги. Биота реагирует на такие перемены увеличением в сообществах количества видов, устойчивых к сухости [Мордкович и др., 2020].

Особое место в общей картине изменения климата и среды на материках занимают территории, максимально удаленные от океанических очагов климатогенеза. Одним из таких анклавов является Алтае-Саянская горная

страна, расположенная на предельно возможном (3–4 тыс. км) удалении от всех океанов и закрытая от вторжения океанических воздушных масс высокими горными хребтами. Поэтому местообитания межгорных котловин характеризуемого региона до начала XXI в. отличались стабильным семиаридным экологическим режимом, а биота – постоянством α - и β -разнообразия. Следовательно, их можно рассматривать в качестве точки отсчета изменений, происходящих в XXI в.

Жуки-жужелицы и чернотелки (Coleoptera: Carabidae et Tenebrionidae) давно признаны надежными маркерами состояния экосистем и зоодиагностики почв [Гиляров, 1965; Koivula, 2011]. Казалось бы, их реакция на многолетние климатические изменения должна быть хорошо изучена. Однако не всегда легко отделить трансформацию экосистем, вызванную изменением климата, от перемен, произошедших в результате локального антропогенного воздействия. Но в некоторых модельных экосистемах – на краях тающих ледников или близ верхней границы леса в горах – можно непосредственно наблюдать исчезновение микротермных и вселение теплолюбивых видов жужелиц в соответствующие местообитания, анализируя состояния “прежде и теперь”. Леса в этом плане более стабильны, состав сообществ жужелиц в открытых местообитаниях меняется сильнее [Brandmayr, Pizzolotto, 2016].

Хотя и имеется довольно много свидетельств о встрече относительно южных видов различных групп насекомых во все более северных локалитетах, что хорошо согласуется с наблюдаемым в последние десятилетия потеплением климата [Hickling et al., 2006; Thomas, 2010; I-Ching Chen et al., 2011], для жужелиц их немного [Беспалов и др., 2010; Aleksandrowicz, 2011; Drees et al., 2011; Островский, 2017; Дудко и др., 2018], а для чернотелок такие упоминания и вовсе встречаются единично [Сергеева, 2014]. Значительно реже сообщается об обнаружении северных видов в южных районах [Бухкало и др., 2010; Бухкало, Важенина, 2013]. Причиной этих новых находок может служить как непосредственное расширение ареала видов, так и увеличение их заметности: численность видов, обитавших в подходящих рефугиумах на краю ареала (“кружево ареала”), может возрастать

из-за благоприятного изменения климатических условий, что ведет к большей легкости регистрации особей на соседних территориях вне оптимальных для них местообитаний. Однако и то, и другое будет свидетельствовать об экспансии видов в новые местообитания вслед за изменением климатических условий.

В данной статье решаются две ключевые задачи: 1) выявить состав и структуру сообществ напочвенных жуков-жужелиц и чернотелок в начале глобального тренда потепления в пространственном градиенте аридных местообитаний континентальных котловин Тувы и Алтая в 1960-е годы; 2) выяснить, какие произошли изменения сообществ мезогерпетобия в том же наборе местообитаний в 2018–2020 гг. по сравнению с серединой прошлого века на фоне произошедших локальных климатических изменений.

МЕТОДОЛОГИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Тува и Юго-Восточный Алтай являются частью (220 тыс. км²) Алтае-Саянской горной страны, исполняющей роль экологического буфера между криогумидной Сибирью и аридной Центральной Азией [Геоэкология..., 1992]. Геоморфология этого региона сочетает многорядные хребты высотой 2500–4000 м и обширные межгорные котловины с днищами, расположенными на высотах от 500 до 1900 м над уровнем моря (н. ур. м.). Самые крупные котловины Тувы: Улуг-Хемская (Центрально-Тувинская) между хребтами Западного Саяна и Танну-Ола, и Убсу-Нурская, южнее Танну, тянутся с востока на запад желобами шириной десятки километров и длиной до 600 км. На Алтае самые крупные впадины – Чуйская (1700–1900 м н. ур. м.) и Курайская (1500 м н. ур. м.). Обрамляющие их хребты имеют высоты 3400–4000 м.

Уникальная особенность характеризуемого региона – географическое положение в геометрическом центре крупнейшего на планете материка. Следствие этого – максимально выраженная континентальность климата. Здесь формируется ядро обширного, чрезвычайно устойчивого барического центра – Сибирского антициклона. Мощные поднятия Алтая и Саян на северной границе характеризуемого региона тоже препятствуют поступлению атмосферных осадков с севера и северо-запада.

Большая часть этой влаги аккумулируется наветренными склонами гор. Во внутренние области региона прорывается всего 200–210 мм осадков в год, выпадая большей частью летом, одновременно с максимумом тепла. Сумма температур выше 10 °С составляет 1800–2100°, а вегетационный период продолжается 120–160 дней. Благодаря этому, вопреки контрастам климата и жесткому лимиту тепла и влаги, в Туве и Юго-Восточном Алтае формируется вполне комфортная среда обитания с широким диапазоном экологических условий и богатым выбором местообитаний степного типа.

Общими чертами всех степных формаций межгорных котловин являются: изреженность (проективное покрытие по разным оценкам не превышает 30–40 %) и низкая высота (от 3–5 до 10–15 см в зависимости от условий увлажнения) травостоя, незначительная надземная и более мощная подземная фитомасса. Преобладающим типом зональных почв для всех котловин являются каштановые почвы, которые из-за специфических условий формирования по сравнению с их равнинными аналогами предложено называть криоаридными. Светло-каштановые, каштановые, темно-каштановые и особенно бурые пустынно-степные почвы характеризуются непромывным водным режимом из-за дефицита влаги. При этом максимальное увлажнение почвы получают летом, а с осени до конца весны происходит сильное иссушение почвенных профилей. Зимой почвы промерзают до глубины 2–3 м на 8–9 месяцев, что сопровождается формированием сезонной мерзлоты в почвенном профиле. Характерные особенности всех почв региона: малая мощность почвенного профиля, слабая выраженность дернового горизонта, легкий гранулометрический состав (от песков до легких суглинков) с высоким содержанием почвенного скелета и незначительным количеством тонкодисперсных фракций, высокая микроагрегированность при отсутствии макроструктуры, отсутствие солонцеватости и засоления, наличие карбонатов в верхней части профиля (до 10–15 %), незначительные запасы гумуса фульватного типа [Носин, 1963; Почвы..., 1973; Волковинцер, 1978].

На горных склонах южной экспозиции, от подножия до высокогорий, располагаются фрагментами горно-склоновые криофитные степи на маломощных сильно щебнистых

грубогумусовых, перманентно омолаживающихся горно-каштановых почвах. Слабонаклонные подгорные равнины – бэли – заняты сухими разнотравно-злаковыми степями на каштановых песчаных, суглинистых или щебнистых почвах. На плоских днищах котловин размещены сухие злаково-разнотравно-карагановые степи на каштановых песчаных или суглинисто-щебнистых почвах, а также пустынные змеевко-эфедрово-нанوفитоновые степи на бурых пустынно-степных щебнистых маломощных почвах. Местами на дне котловин на месте разрушившихся останцев встречаются небольшие массивы перевеваемых барханно-грядовых песков с единичными экземплярами эоловой растительности [Носин, 1963; Королук, 2002; Намзалов, 2015].

Увлажнение почв горных стран зависит не только и не столько от атмосферных осадков, сколько от бокового стока: плоскостного, внутрипочвенного и грунтового. Горы, притягивая облака, конденсируют и накапливают воду, которая, скатываясь вниз по склонам, выпадает в котловинах, особенно на бэлях, ложбины стока, представляющие собой более увлажненные, а значит, периодически комфортные для биоты местообитания среди общей засушливости ландшафта.

Работы в рамках настоящего исследования проводились в пяти районах в четырех горных котловинах: Улуг-Хемской, Убсу-Нурской (в аридной западной и в более гумидной восточной части) в Туве и Курайской и Чуйской на Алтае. Местоположение и краткая характеристика исследованных биотопов приведены в табл. 1.

Климатические данные (среднегодовые и среднемесячные значения температур и количества атмосферных осадков) даны по интернет-ресурсам gr5.by (“Расписание погоды”, дата обращения – 26.04.2022) и thermograph.ru (“Термограф: архивные данные температуры воздуха и количества осадков”), усредненные за 10-летние периоды. Для метеоданных рассчитывался индекс сухости воздуха Мартона $Ja = P/(t + 10)$, где P – сумма осадков за год, см; t – среднегодовая температура, °C; более аридный год имеет меньшее значение индекса [Быков, 1983].

Учеты беспозвоночных проведены в июне–июле, которые в регионе исследования отличаются оптимальным сочетанием тепла

и влагообеспечения. Учеты в Туве проводились в 1962 г., на Алтае – в 1963 г. Материалы учетов вошли в диссертацию В. Г. Мордковича [1970], данные из горных котловин Алтая частично опубликованы [Мордкович, 1968]. Повторные учеты проводились на Алтае в середине июля 2018 г. и во второй половине июля 2020 г., а в Туве – в конце июля 2018 г. Беспозвоночных собирали на одних и тех же эталонных участках. Местообитания в каждом районе работ были организованы в катенную систему из трех позиций: горный склон – бэль (подгорная равнина) – днище котловины. В каждом местообитании ловушки расставляли в линию по 10 штук на расстоянии 3–4 м друг от друга и экспонировали по 5–10 суток подряд. Для каждой позиции каждой катены подсчитывали число видов жуужелиц и чернотелок и их динамическую плотность (число особей на 100 ловушко-суток): для каждого вида и общую.

Локальные сообщества позиций катен сравнивали между собой с помощью коэффициента Шимкевича–Симпсона. Затем фауны позиций катен были ординированы с помощью многомерного шкалирования в программе PAST 4.

Отмеченные в ходе исследования виды жуужелиц в соответствии с методикой, изложенной в нашей работе [Дудко, Любечанский, 2002] и дополнениях к ней [Дудко и др., 2018], были сгруппированы по широтной составляющей их ареалов: на бореальные, суббореальные гумидные, субаридные и полизональные, а по долготной – на западно-, центрально-, восточно- и транспалеарктические. Спектры ареалов видов жуужелиц для каждого местообитания позволяют оценить, насколько “северной” или “южной” (“западной” или “восточной”) является видовая композиция в том или ином биотопе. Для чернотелок такую систему построить пока затруднительно в силу меньшей изученности их распространения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние изменений климата на условия обитания мезогерпетобия в Алтае-Тувинском экологическом изоляте

Анализ ключевых климатических параметров Тувы и Юго-Восточного Алтая за последние 60–70 лет (т. е. за весь период наблюдения)

Краткая характеристика исследованных в 2018–2020 гг. местообитаний горных котловин Алтая и Тувы

№	Координаты	Краткое описание, высота н. ур. м.
Алтай, Курайская (К) котловина, 10–15 июля 2018 г.; К20 – те же позиции, 21 июля – 1 августа 2020 г.		
КБ18, КБ20	50°15' 21,2" с. ш. 87° 57' 50,2" в. д.	Ковыльная настоящая степь на подгорной равнине с полынью, ястребинкой, тимьяном. Проективное покрытие (ПП) 60–70 %. $H = 1626$ м
КД18, КД20	50° 14' 57,8" с. ш. 87° 57' 17,3" в. д.	Нижняя терраса поймы р. Курайка, низкотравный злаковый луг с куртинами полыни. $H = 1606$ м
Алтай, Чуйская (Ч) котловина, 10–15 июля 2018 г.		
ЧС18	49° 55' 34,9" с. ш. 89° 3' 6,2" в. д.	Пустыня в нижней части склона. $H = 1929$ м
ЧБ18	49°55' 8,7" с. ш. 89°03' 8,1" в. д.	Пустыня на подгорной равнине. $H = 1904$ м
ЧД18	49°54' 51,5" с. ш. 89°03' 11,6" в. д.	Солончаковый луг в долине пересыхающего ручья. $H = 1883$ м
Алтай, Чуйская (Ч) котловина, 21 июля – 1 августа 2020 г.		
ЧС20	50 04' 24,9" с. ш. 88 32'39,1" в. д.	Склон южной экспозиции, нижняя часть. Полынная каменистая пустыня с эфедрой и злаками. $H = 2050$ м
ЧБ20	50 04' 05,6" с. ш. 88 32' 13,0" в. д.	Эдафическая пустыня на подгорной равнине. ПП 30–40 %. Полынь, астрагал, эфедр, мелкие зонтичные, мелкодерновинные злаки, крестоцветные на рыхлой щебнисто-суглинистой почве. $H = 1985$ м
ЧД20	50 03'56,9" с. ш. 88 31'56,3" в. д.	Солонец с чием, лебедой, мелкодерновинными злаками, полынью. ПП 80 %. 5 ловушек. $H = 1975$ м
Тува, Убсу-Нурская котловина, западная часть (УЗ), к юго-западу от р. Ирбитэй. Макрокотена с южного макросклона хр. Танну-Ола к оз. Убсу-Нур, 22–29 июля 2018 г.		
УЗС18	50° 45' 44,4" с. ш. 93° 2' 21,1" в. д.	Верхняя часть подгорной равнины, дно ложбины стока. В растительном покрове крупнодерновинные злаки, подушковидные растения, карагана. Почва гравийно-песчаная, легкая. ПП 20–30 %. $H = 1143$ м
УЗБ18	50° 43' 0,9" с. ш. 93° 3' 42,1" в. д.	Нанофитоновая пустыня, ПП – 10–20 %. Отдельные дернинки мелкодерновинных злаков (5–8 см). Голая щебнистая почва. $H = 840$ м
УЗД18	50° 40' 15,3" с. ш. 93° 3' 36,2" в. д.	Колосняковый луг с разнотравьем на солонце. ПП до 20 %. $H = 785$ м
Тува, Убсу-Нурская котловина, восточная часть (УВ). Юго-восточный берег оз. Торе-Холь. Песчаная степь на дюнах, 24–29 июля 2018 г.		
УВБ18	50° 2' 45,9" с. ш. 95° 7' 20,4" в. д.	Песчаная степь с караганой Бунге на расчлененной подгорной равнине. $H = 1248$ м
УВД18	50° 3' 11,6" с. ш. 95° 7' 23,6" в. д.	Заболоченный кочкарный луг перед береговым валом озера. Сильный выпас. ПП 70 %. Осоки, одуванчик, тысячелистник, манжетка. $H = 1147$ м
Тува, Улуг-Хемская (Х) котловина, оз. Хадын, 21–30 июля 2018 г.		
ХС18	51° 18' 39,7" с. ш. 94° 29' 23,6" в. д.	Ковыльная степь с полынью и караганой на вершине увала. ПП 50 %. $H = 755$ м
ХБ18	51° 18' 46,4" с. ш. 94° 29' 30,5" в. д.	Полынный участок с овсяницей, ковылем, астрой, лапчаткой. ПП 30 %. $H = 742$ м
ХД18	51° 18' 54,8 с. ш. 94° 29' 52,4" в. д.	Край тростникового займища в 50 м от уреза воды; переход в солонец с солодкой. ПП 70–80 %. $H = 712$ м

П р и м е ч а н и е. С – горный склон, Б – бэзль (подгорная равнина), Д – днище котловины.

на метеостанциях в этих районах) показал, что традиционная репутация региона как мало зависимого от глобальных климатических трен-

дов и их экологических последствий изрядно изменилась. Выяснилось, что в межгорных котловинах при сохранении огромной амплитуды

и частоты колебаний среднегодовая температура воздуха в последние десятилетия повысилась на 2,5–3 °С. Наиболее интенсивный подъем наблюдался в Улуг-Хемской котловине (метеостанция Кызыл), причем с переходом среднегодовой температуры из отрицательных значений в околонулевые. При этом крутой подъем, характерный для 1970–1980-х годов, с 1990-х годов сменился колебаниями температурной кривой около новых, более высоких значений (табл. 2).

Параллельно с общим для региона трендом потепления существенно меняется и атмосферное увлажнение. Однако тенденции изменения годового количества осадков отличаются в разных котловинах. Наиболее отчетливо годовая сумма осадков растет в Улуг-Хемской котловине Тувы (40 мм с 1970-х по 2010-е годы). В Чуйской котловине Алтая годовая сумма осадков за последние 20 лет выросла на 10–15 мм, а в Убсу-Нурской котловине Тувы несколько снизилась с 1970-х годов, но за последнее десятилетие повысилась на 20 мм.

Индекс аридности Мартона демонстрирует сходную с годовым количеством осадков динамику: нарастание аридности в Кызыле и Эрзине с 1970-х до 1990-х годов и выход на плато (и даже некоторое ее снижение) в 2000–

2010 годах. Картина в Чуйской котловине Алтая (Кош-Агач) несколько отличается: в 1980-е годы аридность существенно ослабла из-за необычно низких температур и увеличения количества осадков примерно на 20 % (см. табл. 2).

Известно, что население герпетобионтов отличается в одних и тех же местообитаниях во влажные и сухие годы. Анализируя табл. 2, можно заключить, что если во всех исследованных регионах в 1961–1963 гг. температуры в целом соответствовали многолетнему тренду, то 2017–2020 гг. в Чуйской котловине Алтая и 2017–2018 гг. в обследованных районах Тувы были более теплыми, чем в среднем за 2010-е годы. Что касается годового количества осадков, то 2018 г. в Улуг-Хемской котловине был “влажным”, а в Убсу-Нурской – “умеренно сухим”. В Чуйской котловине Алтая есть возможность сравнить реакцию сообществ герпетобионтов на “сухой” (2018) и “влажный” (2020) год.

Фауна и население мезогерпетобия характеризуемого региона и их реакция на изменения климата и местообитаний

Население жужелиц и чернотелок горных котловин Тувы и Алтая для каждой геомор-

Т а б л и ц а 2

Показатели температуры и осадков, средние за десятилетие и отдельно за годы, предшествующие и соответствующие исследованиям сообществ герпетобионтных жесткокрылых

Декада, десятилетие, год	Среднегодовая температура, °С			Годовое количество осадков, мм			Индекс аридности Мартона*		
	Кош-Агач	Эрзин	Кызыл	Кош-Агач	Эрзин	Кызыл	Кош-Агач	Эрзин	Кызыл
1940-е годы	–6,2	н.д.**	–4,3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1950-е годы	–6,2	–5,5	–4	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1960-е годы	–6,1	–5	–3,6	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1970-е годы	–4,5	–4,4	–2,5	111,3	215,7	206,8	20,3	38,2	27,6
1980-е годы	–5,2	–4,2	–2,2	130,6	197,8	203	27,1	34,2	26
1990-е годы	–3,3	–2,7	–0,9	110,8	194,6	223,6	16,7	26,5	24,5
2000-е годы	–4	–2,5	–0,8	116,7	170,3	214,7	19,3	22,7	23,4
2010-е годы	–3,7	–2,6	–0,7	122,5	190,7	244,4	19,4	25,7	26,1
1961	–6,8	–6,1	–3,8	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1962	–4,2	–6,1	–3,8	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1963	–6,3	–4,5	–3,7	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
2017	–3,1	–1,3	+0,3	105,9	125	306	15,3	14,4	29,7
2018	–3,5	–2,6	–0,5	99,4	189,4	304	15,3	25,6	32
2019	–3,5	–2,5	–0,4	190	189	304	29,2	25,2	31,7
2020	–3,3	–1,8	+0,6	214	220	342	31,9	26,8	32,3

* Более аридный год имеет меньшее значение индекса.

** н. д. – нет данных.

фологической позиции приведено в табл. 3 (А – в 1962–1963 гг., Б – в 2018–2020 гг.) Для каждого вида жуужелиц в таблицах приведен тип его ареала: отдельно широтная и долготная его компонента.

Динамическая плотность отдельных видов чернотелок в 1960-е годы достигала 400 особей на 100 ловушко-суток (л.-с.) в Туве и 1300 особей на 100 л.-с. на Алтае, в 2018–2020 гг.

не превышала 200 особей на 100 л.-с. в Туве и 137 на Алтае.

Динамическая плотность отдельных видов жуужелиц в Туве в 1962 г. не превышала 65 особей на 100 л.-с. (общая – 447). В 2018 г. численность вида-доминанта (*Poecilus gebleri*) составила 1650 особей на 100 л.-с., а общая численность жуужелиц – 3385 особей на 100 л.-с. Численность отдельных видов

Т а б л и ц а 3

Население жуужелиц и чернотелок степных местообитаний межгорных котловин Тувы (А) и Юго-Восточного Алтая (Б), экз/100 л.-с.

А																			
Ш	Д	Вид	УЗС	УЗБ	УЗД	УВС*	УВБ	УВД	ХС	ХБ	ХД	УЗС18	УЗБ18	УЗД18	УВБ18	УВД18	ХС18	ХБ18	ХД18
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
CARABIDAE																			
СТ	ЗП	<i>Amara spreta</i> Dej.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ПЗ	ТП	<i>Bembidion properans</i> (Steph.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
СТ	ЗП	<i>Calosoma denticolle</i> Gebl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0
СА	ВП	<i>Carabus kruberi</i> F.-W.	8	0	0	28	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
СА	ЦП	<i>Carabus vladimirskyi</i> Dej. et Bois.	0	0	0	0	0	0	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
СА	ЦП	<i>Cicindela coerulea nitida</i> Licht.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
СА	ЦП	<i>Corsyra fusula</i> F.-W.	0	8	0	0	0	0	0	4	4	0	0	14	0	0	0	2	0
СА	ВП	<i>Curtonotus fodinae</i> Mnnh.	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	4	4	31	42	20
СА	ВП	<i>Curtonotus harpaloides</i> Dej.	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
СА	ЦП	<i>Curtonotus irkuteanus</i> (Jedl.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	20	2
СА	ЦП	<i>Cymindis binotata</i> F.-W.	0	8	0	0	8	0	0	1	0	9	9	9	0	0	2	9	20
СА	ЦП	<i>Cymindis faldermanni</i> Gistel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
СА	ЦП	<i>Cymindis rivularis</i> Motsch.	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
СА	ВП	<i>Harpalus amariformis</i> Motsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	7	7	13
СА	ЗП	<i>Harpalus amplicollis</i> Men.	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	2	7	0
СА	ЗП	<i>Harpalus anxius</i> (Duft.)	8	0	0	0	7	0	0	4	8	0	0	0	0	0	2	0	0
СА	ВП	<i>Harpalus brevicornis</i> Germ.	0	6	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	2	0
ПЗ	ТП	<i>Harpalus calceatus</i> (Duft.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
СТ	ТП	<i>Harpalus froelishii</i> Strum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	16	20	0	0	0
СА	ЗП	<i>Harpalus hirtipes</i> (Panz.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	8	0	2	0
СА	ЦП	<i>Harpalus macronotus</i> Tschitsch.	0	0	0	0	0	0	2	8	0	29	0	0	0	0	9	16	11
СА	ЦП	<i>Harpalus optabilis</i> Dej.	4	0	0	0	0	0	0	4	6	3	0	48	48	31	9	7	
СА	ЦП	<i>Harpalus pusillus</i> (Motsch.)	4	0	0	0	4	0	1	4	0	0	0	0	0	0	2	2	9
СА	ЦП	<i>Harpalus salinus</i> Dej.	5	36	4	0	8	0	0	4	8	437	160	31	44	72	0	20	9
СТ	ВП	<i>Licinus setosus</i> (J. R. Sahlb.)	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
СА	ЗП	<i>Masoreus wetterhallii</i> (Gyll.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0
СА	ЦП	<i>Microlestes schroederi</i> Hold.	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
СА	ЦП	<i>Poecilus gebleri</i> (Dej.)	0	52	0	0	0	0	1	2	0	643	271	12	0	0	369	147	209
СА	ЦП	<i>Poecilus hanharicus</i> (Tschitsch.)	1	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
СА	ЦП	<i>Pseudotaphoxenus dauricus</i> F.-W.	12	12	0	8	8	8	0	0	4	31	14	0	0	8	51	93	27
СА	ЦП	<i>Poecilus major</i> (Motsch.)	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
СА	ЦП	<i>Pseudotaphoxenus originalis</i> Schauf.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	9	43	0	0	0	0	0
СА	ЦП	<i>Reflexiphodrus reflexipennis</i> Sem.	0	12	16	0	0	0	0	0	0	9	11	40	0	0	0	0	0
СТ	ЗП	<i>Syntomus truncatellus</i> (L.)	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
		TENEBRIONIDAE																	
		<i>Anatolica amoena</i> (Fald.)	0	0	0	0	172	300	0	2	12	0	0	0	20	12	0	0	0
		<i>Anatolica dashidorzhi</i> Kasz.	4	4	34	0	0	0	0	0	0	14	17	37	0	0	0	0	0
		<i>Anatolica hammarstroemi</i> Popp.	8	20	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Anatolica paradoxa</i> Rtt.	4	107	4	0	8	0	0	0	0	9	114	0	0	0	0	0	0
		<i>Anatolica strigosa</i> (Germ.)	4	1	0	3	64	0	3	16	14	17	43	0	0	0	2	49	24
		<i>Bioramix picipes</i> (Gebl.)	2	1	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Blaps femoralis</i> F.-W.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	17	40	0	0	0	0	0
		<i>Blaps miliaria</i> F.-W.	7	30	16	4	8	12	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2
		<i>Blaps reflexa</i> Gebl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	42	64	82
		<i>Blaps rugosa</i> Gebl.	1	1	0	0	8	0	4	2	12	9	6	0	0	0	31	71	36
		<i>Blaps variolosa</i> Fald.	32	1	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	4	2
		<i>Crypticus quisquilius</i> (L.)	4	0	0	5	1	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Crypticus rufipes</i> Gebl.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0
		<i>Epitrichia knori</i> Kasz.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Melanesthes faldermanni</i> (Muls. & Ray)	0	1	0	0	16	0	0	0	0	3	0	0	4	4	0	0	0
		<i>Melanesthes jenseni</i> Schust.	0	0	0	0	4	20	0	12	12	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Melaxumia angulosa</i> (Gebl.)	24	0	0	4	0	0	0	0	0	57	3	0	0	0	0	0	0
		<i>Microdera jurganovae</i> Skop.	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	117	0	0	0	0	0
		<i>Penthius altaicus</i> (Gebl.)	10	14	0	16	0	0	0	0	0	0	0	89	0	0	0	0	0
		<i>Platyscelis brevis</i> Baudi	4	5	4	1	24	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Scythys sulciceps</i> (Gebl.)	14	1	0	0	0	0	0	0	1	3	14	0	0	0	7	31	4
		<i>Scythys tenuis</i> Farm.	0	0	58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Scythosoma pygmaea</i> (Gebl.)	1	0	0	0	184	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
		Видов:	25	19	10	12	16	6	10	14	12	22	19	12	7	9	18	23	17
		Динамическая плотность	171	320	198	80	525	349	61	76	82	1327	589	544	152	180	605	604	504

Б

III	Д	Вид	КС*	КБ	КД	ЧД	КБ18	КД18	ЧС18	ЧБ18*	ЧД18*	КД20	КБ20	ЧД20	ЧБ20*	ЧС20*
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
		CARABIDAE														
ПЗ	ТП	<i>Agonum gracilipes</i> (Duft.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
Б	ТП	<i>Amara infusca</i> (Putz.)	0	0	0	0	4	0	0	0	0	5	0	0	0	0
CA	ЦП	<i>Amara rupicola</i> Zimm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0
CA	ЦП	<i>Amara silfverbergi</i> Hieke	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
CF	ЗП	<i>Amara spreta</i> Dej.	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Б	БП	<i>Bembidion infuscatum</i> Dej.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
CA	БП	<i>Carabus kruberi</i> F.-W.	32	28	0	0	0	0	0	0	0	3	4	0	0	0
CA	ЦП	<i>Carabus sibiricus</i> F.-W.	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CA	ЦП	<i>Corsyra fusula</i> F.-W.	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0
CA	БП	<i>Curtonotus dauricus</i> (Motsch.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
CA	БП	<i>Curtonotus fodinae</i> Mnnh.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	5	0	0
CA	БП	<i>Curtonotus harpaloides</i> Dej.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	2	0	0
CA	ЦП	<i>Curtonotus irkuteanus</i> (Jedl.)	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0
Б	БП	<i>Curtonotus tumidus</i> (A. Mor.)	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CA	ЦП	<i>Cymindis binotata</i> F.-W.	0	0	6	0	10	18	408	204	4	6	10	27	7	6
CA	ЦП	<i>Cymindis faldermanni</i> Gistel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0
CA	ЗП	<i>Cymindis lateralis</i> F.-W.	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CA	ЦП	<i>Cymindis pilosissima</i> Rtt.	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	4	3
CA	ЦП	<i>Cymindis rostowtzi</i> Sem.	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Б	ТП	<i>Cymindis vaporariorum</i> (L.)	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CA	ЦП	<i>Harpalus acupalpoides</i> Rtt.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
CA	ЗП	<i>Harpalus anxius</i> (Duft.)	8	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CA	БП	<i>Harpalus brevicornis</i> Germ.	0	0	7	4	2	0	0	0	0	3	0	3	0	0
CA	ТП	<i>Harpalus fuscipalpis</i> Strum.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	0	0
CA	ЦП	<i>Harpalus optabilis</i> Dej.	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0
CA	ЦП	<i>Harpalus pusillus</i> (Motsch.)	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
CA	ЦП	<i>Harpalus salinus</i> Dej.	0	0	0	0	0	0	8	4	2	0	0	1	5	3
CA	ЦП	<i>Harpalus viridanus</i> (Motsch.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	7	0	0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
CA	ЗП	<i>Masoreus wetterhallii</i> (Gyll.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
CA	ТП	<i>Neophygas microcephalus</i> (Fald.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
CA	ЦП	<i>Ophonus hystrix</i> Rtt.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
CA	ЦП	<i>Pseudotaphoxenus dauricus</i> F.-W.	8	0	0	4	0	0	8	4	4	0	0	2	1	19
CA	ЦП	<i>Syntomus</i> sp. pr. <i>mongolicus</i> (Motsch.)	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CA	ЗП	<i>Syntomus parallelus</i> (Ball.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
СТ	ЗП	<i>Syntomus truncatellus</i> (L.)	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TENEBRIONIDAE																
		<i>Anatolica dashidorzhi</i> Kasz.	0	0	0	0	0	0	80	16	40	0	0	1	1	0
		<i>Anatolica denticulata</i> Gebl.	0	0	0	148	0	0	20	0	10	0	0	1	0	0
		<i>Anatolica strigosa</i> (Germ.)	0	0	20	48	20	0	0	0	0	2	0	0	0	0
		<i>Bioramix picipes</i> (Geb.)	36	11	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Blaps miliaria</i> F.-W.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Blaps reflexa</i> Geb.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
		<i>Blaps rugosa</i> Geb.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Blaps variolosa</i> Fald.	0	0	0	0	0	0	4	0	2	0	0	0	0	0
		<i>Crypticus quisquilius</i> (L.)	16	44	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0
		<i>Melaxumia angulosa</i> (Geb.)	24	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Oodescelis polita</i> (Strum)	4	20	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0
		<i>Opatrum sabulosum</i> (L.)	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Pedinus femoralis</i> (L.)	4	4	0	0	2	2	0	0	0	0	9	0	0	0
		<i>Penthicus altaicus</i> (Geb.)	0	0	1	32	0	0	8	0	4	0	0	1	0	0
		<i>Platyscelis brevis</i> Baudi	0	0	0	1	0	0	4	0	2	0	0	0	0	0
		<i>Scythis sulciceps</i> (Geb.)	0	0	4	1332	0	0	16	8	4	0	0	1	25	1
		Видов:	15	12	5	10	9	2	10	6	9	17	7	19	8	6
		Динамическая плотность	163	133	38	1598	48	20	560	238	72	57	26	73	52	29

П р и м е ч а н и е. Обозначения локалитетов даны как в табл. 1. Эквивалентные позиции катен в тех же географических локалитетах, исследованные в 1962–1963 гг., даны без цифровых индексов. Ш – жужулицы, тип ареала по широтной составляющей: Б – бореальный, СТ – суббореальный гумидный, СА – субаридный, ПЗ – полизональный; Д – по долготной составляющей: ЗП – западнопалеарктический, ЦП – центральнопалеарктический, ВП – восточнопалеарктический, ТП – транспалеарктический. * – нет данных для сравнений между 1962–1963 и 2018–2020 гг.

жужулиц в 1963 г. на Алтае достигала 28 особей на 100 л.-с. (общая – 90), в 2018 г. – 644 особей (*Cymindis binotata*), а общая – 690 на 100 л.-с. В 2020 г. – лишь 57, с общей численностью 229 особей на 100 л.-с.

Соотношение динамической плотности жужулиц и чернотелок. Соответствуя беспрецедентно “неровному” климату, в составе фауны и населения мезогерпетобия встречаются виды широчайшего зоогеографического и экологического диапазона, способные сочетаться в неожиданные комбинации. Надежным маркером изменения среды обитания и адекватного ответа животного населения служит отношение динамической плотности чернотелок как более ксеротолерантного семейства к динамической плотности всех учтенных герпетобионтов (в данном случае жужулиц и чернотелок – индекс Ten) в конкретных сообществах [Marcuzzi, 1960; Мордкович и др., 2020]. Чем больше это отношение, тем больше в сообществах чернотелок и тем меньше – жужулиц.

С потеплением климата в начале XXI в. и увеличением годовой суммы осадков в со-

ставе населения мезогерпетобия характеризуемого региона произошли существенные изменения. При сравнении долей чернотелок в населении в 1960-е годы с их долей в 2018–2020 гг. практически во всех случаях наблюдается резкое, в несколько раз, снижение их участия в сообществах (рис. 1). Это результат как уменьшения динамической плотности чернотелок, так и возрастания таковой у жужулиц. Следовательно, и этот показатель указывает на гумидизацию населения герпетобионтов как в Туве, так и на Алтае.

В сообществе днища Убсу-Нурской котловины значение индекса “рухнуло” в 2018 г. по сравнению с 1960-ми годами с 0,95 до 0,09 за счет увеличения динамической плотности жужулиц и падения ее у чернотелок. Количество видов также изменилось: число видов жужулиц увеличилось с 2 до 7, а разнообразие чернотелок сократилось с 4 до 2. Еще выразительней это падение выглядит в Чуйской котловине: индекс Ten изменился с 0,98 до 0,06; число видов чернотелок не изменилось (6), а число видов жужулиц увеличилось

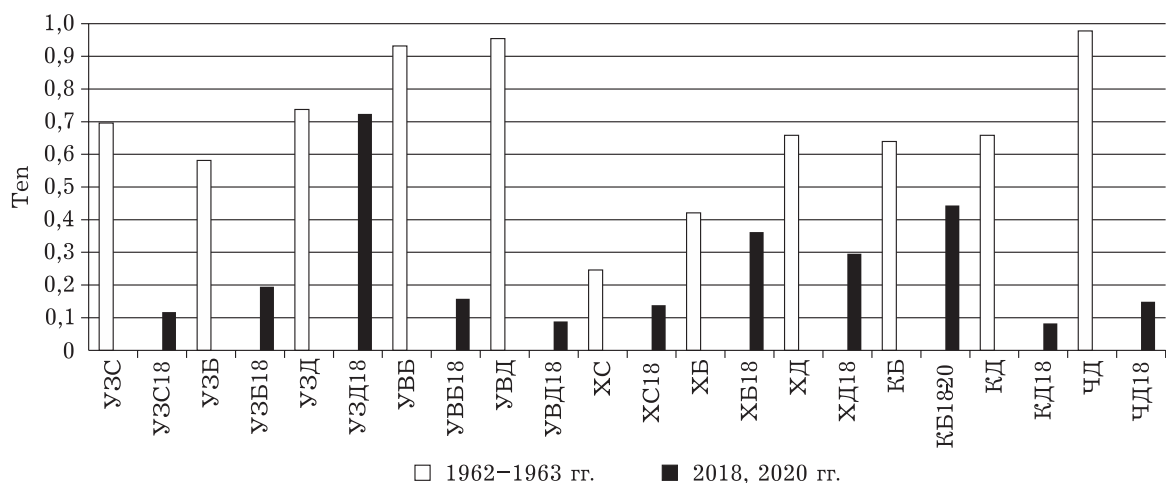


Рис. 1. Отношение динамической плотности жуков-жужелиц и чернотелок (индекс Ten) в горных котловинах Тувы и Алтая в 1962–1963 и 2018–2020 гг.

Усл. обоз. см. в табл. 1

с 4 до 13. Эти сообщества, прежде почти целиком состоявшие из чернотелок, стали включать теперь практически исключительно жужелиц.

Причиной изменения биоты в данном случае послужили, по-видимому, большая наполняемость водой оз. Убсу-Нур в 2018 г. по сравнению с 1962 г. (собственные наблюдения) и появление временных водоемов в Чуйской степи, что стало возможным из-за увеличения количества осадков.

Анализ видовых композиций напочвенных жесткокрылых в биотопах горных котловин Южной Сибири: “прежде” и “теперь”

Жужелицы. В целом, во всех исследованных биотопах гор юга Сибири в 1962–1963 гг. было зарегистрировано 28 видов жужелиц. Самыми разнообразными родами были *Harpalus* (7 видов), *Cymindis* (5 видов), *Carabus* и *Curtonotus* (по 3 вида). В 2018–2020 гг. в указанных местах (хотя и в большем числе биотопов) зарегистрировано 40 видов, при этом среднее количество видов на биотоп не увеличивается. Наиболее разнообразные роды: *Harpalus* (14 видов), *Curtonotus* (4), *Amara* и *Cymindis* (по 3 вида). Доля видов в фауне существенно увеличилась для родов *Harpalus* и *Amara* и уменьшилась для *Carabus* и *Cymindis* (рис. 2). Таким образом, в фауне выросла доля видов-фитофагов, а доля хищных видов сократилась.

В Туве за это время при малом изменении богатства фауны жужелиц (с 23 до 25 видов) число видов в роде *Harpalus* увеличилось с 7 до 11. В числе видов в прочих родах изменения незначительны. На Алтае число зарегистрированных видов жужелиц существенно выросло (с 15 до 27 видов; вероятно, из-за большего числа обследованных биотопов), в том числе в роде *Harpalus* – от 4 до 8 видов, *Amara* – от 1 до 3 видов, *Curtonotus* – от 1 до 4 видов (см. рис. 2, а). Кроме того, в 2018–2020 гг. в фауне горных котловин Алтая зарегистрировано несколько видов-фитофагов из других родов подсемейства Harpalinae: *Neophygas microcephalus*, *Ophonus hystrix*. Таким образом, на Алтае также произошло существенное увеличение числа видов жужелиц-фитофагов в фауне горных котловин. Число хищных видов изменилось мало (*Carabus* – с 2 до 1, *Cymindis* – с 4 до 3, но вместо них были зарегистрированы другие хищные виды жужелиц: мезофильные *Agonum gracilipes*, *Bembidion infuscatum* и ксерофильный *Masoreus wetterhallii*).

Обращает на себя внимание появление широко распространенных и многочисленных видов жужелиц, характерных для антропогенно нарушенных территорий, но прежде не отмеченных на исследованных катенах в Туве: *Bembidion properans*, *Harpalus calceatus*.

Чернотелки. В целом, в горных котловинах юга Сибири видовое богатство жуков-чернотелок слегка понизилось: в 1960–е годы от-

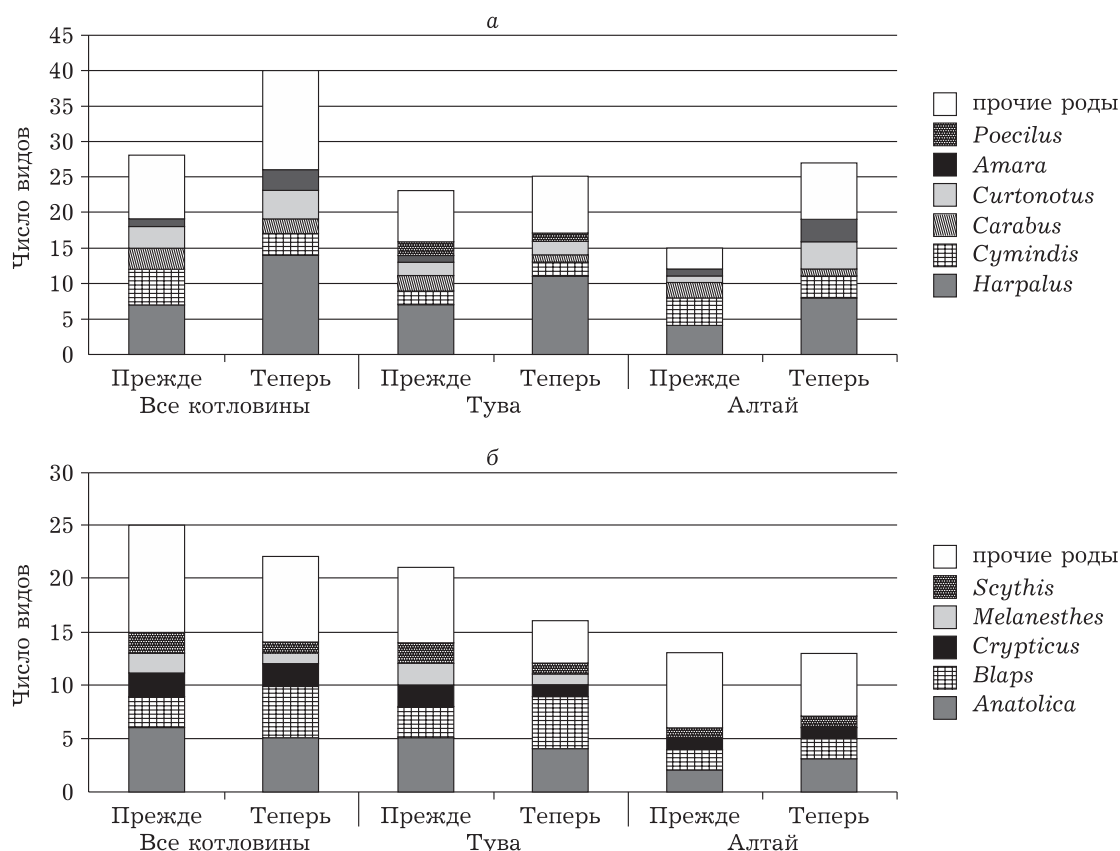


Рис. 2. Изменения соотношения крупных родов жуужелиц (а) и чернотелок (б) в фаунах горных котловин Алтая и Тувы

мечено 25 видов, в 2018–2020 гг. – 22 вида. Эти изменения связаны главным образом с сокращением количества видов в Туве, исчезло 6 видов: *Anatolica hammarstroemi*, *Bioramix picipes*, *Epitrichia knori*, *Melanesthes jenseni*, *Scythis tenuis*, *Scythosoma pygmaea*, а появились *Blaps femoralis* и *B. reflexa*. Хотя исчезли как мезофильные, так и ксерофильные виды, можно говорить об ослаблении ксерофильности фауны чернотелок. На Алтае число видов чернотелок не изменилось (по 13 видов). Фауна стала иметь несколько более аридный облик за счет исчезновения мезофильного *Opatrum sabulosum* и появления ксерофильного *Hypsosoma sulciceps*. Изменение представленности разных родов чернотелок показано на рис. 2, б.

При ординации видовых композиций каждой позиции катены с помощью многомерного шкалирования заметно, что и “прежде”, и “теперь” фауны герпетобионтов разных географических районов существенно отличаются друг от друга (рис. 3), у жуужелиц сильнее,

чем у чернотелок, из-за общего меньшего видового богатства последних. Изменения фаун со временем в основном имеют сходный характер – облака точек сдвигаются преимущественно вниз и вправо, дисперсия точек же обычно не претерпевает существенных изменений.

Изменения ареалогического состава сообществ жуужелиц, населяющих котловины

Рассматривая регион в целом, мы отмечаем следующие изменения ареалогического состава жуужелиц. По широтной составляющей ареалов в котловинах юга Сибири преобладают субаридные виды: и в 1960-е годы, и ныне их более 80 %. Доля суббореальных гумидных видов в 2018–2020 гг. уменьшилась, зато появились полизональные виды. Анализируя позиции катены отдельно, можно видеть, что доля субаридных видов уменьшилась на днищах и белях, возросла на склонах; бореальные

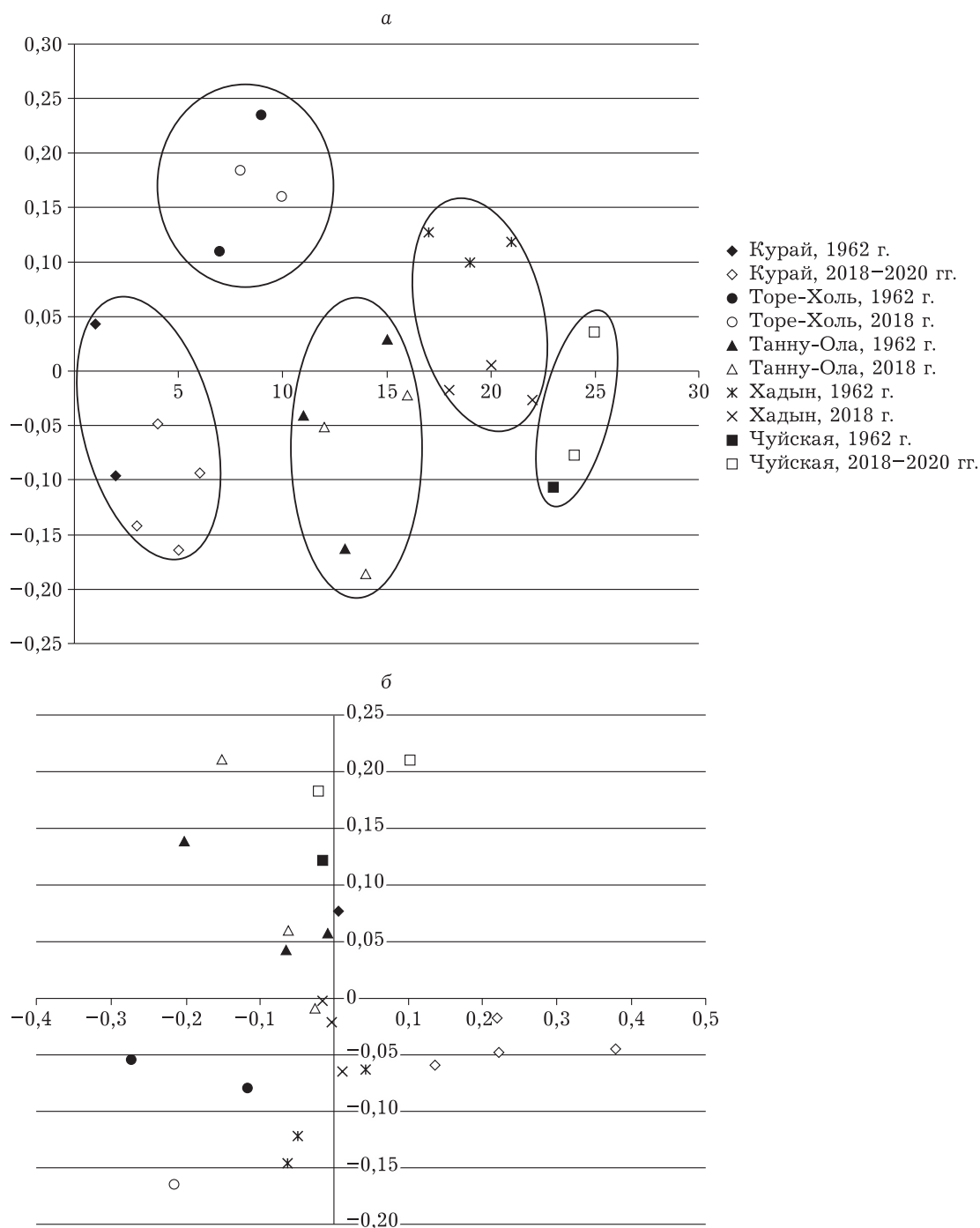


Рис. 3. Ординационная схема расположения видовых композиций жуужелиц (а) и чернотелок (б) изученных позиций катен в Туве и на Алтае в 1962–1963 и 2018–2020 гг. (индекс Шимкевича–Симпсона, многомерное шкалирование)

виды появились на днищах и бэлях, исчезли на склонах; полизональные виды появились на днищах и склонах, на бэлях они не отмечены. Можно предположить, что в целом в регионе за 60 лет произошла некоторая гумидизация днищ и бэлей и аридизация склонов (рис. 4).

По долготной составляющей ареалов можно отметить, что доля центральнопалеарктических видов уменьшилась за счет появления или увеличения доли транспалеарктических, т. е. произошло уменьшение специфичности фауны котловин. Доля центральнопалеаркти-

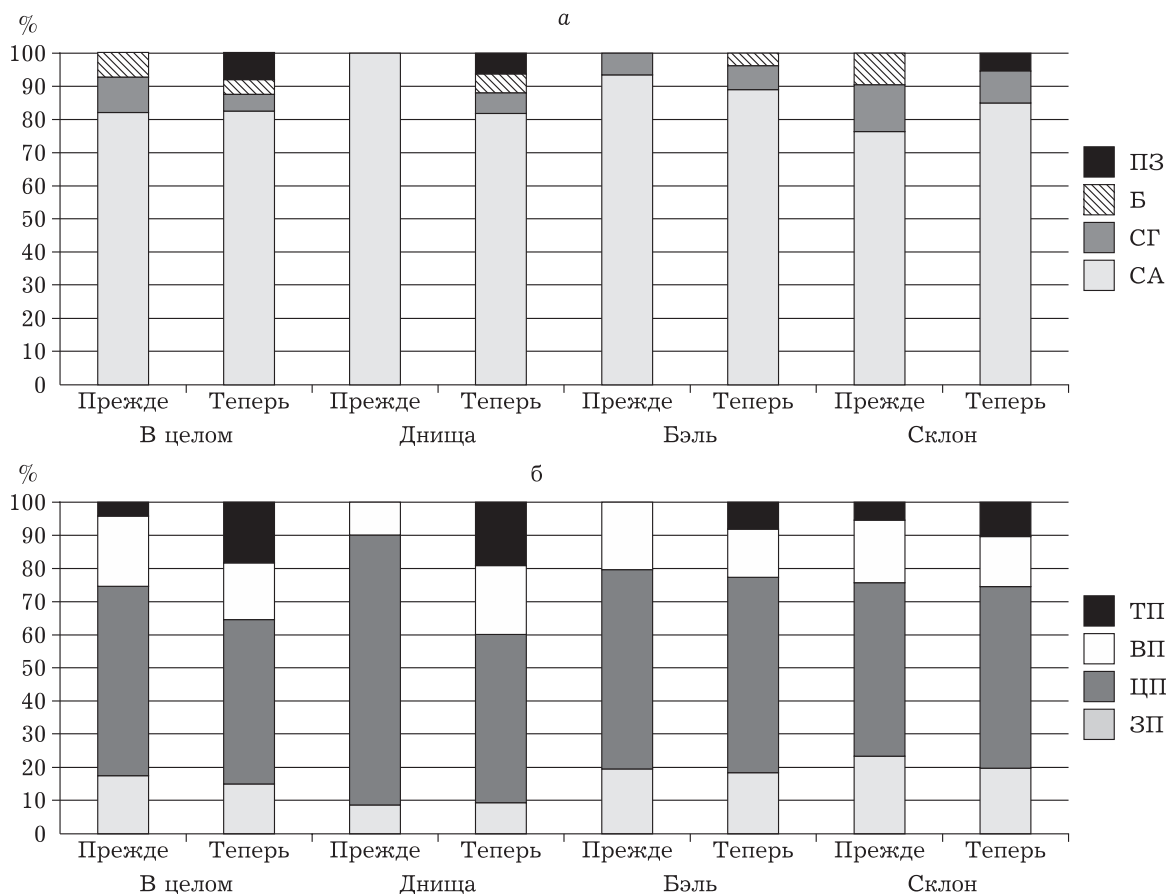


Рис. 4. Изменения доли видов жужелиц с разными типами ареала в горных котловинах Алтая и Тувы. Левые столбики в каждой паре – 1962–1963 гг., правые – 2018–2020 гг. Широтная составляющая ареала: ПЗ – полизональные, СА – субаридные, СГ – суббореальные гумидные, Б – бореальные виды. Долготная: ВП – восточно-, ЦП – центрально-, ЗП – западно-, ТП – транспалеарктические

ческих видов сильнее уменьшилась на днищах, в других местах мало изменилась. При этом слегка уменьшилась доля западнопалеарктических видов, заметнее всего на склонах (см. рис. 4), что также свидетельствует об их аридизации. Рассматривая регионы отдельно, можно видеть, что в фауне Алтая большинство появившихся видов жужелиц – субаридные (17) центральнопалеарктические (10). Также стало больше восточно- и транспалеарктических видов (по 4). Суббореальных гумидных стало на 2 меньше. В Туве соотношение видов с разными типами ареалов мало изменилось, однако появились один полизональный и три транспалеарктических вида, т. е. подтверждается вывод о том, что фауна становится менее специфичной.

Сравнивая между собой отдельные котловины, можно отметить, что наиболее сильные изменения за 60 лет произошли в Убсу-Нурской

котловине. По широтной составляющей ареалов в полупустынном западном секторе в ней появились относительно северные суббореальные гумидные виды. В восточном секторе (песчаная степь) наряду с ними встречаются и полизональные виды. По долготной составляющей ареала в западном секторе на склонах гор появились транспалеарктические виды, в восточном секторе в нижних частях катены – западнопалеарктические виды, при этом доля центральнопалеарктических видов сократилась. В Улуг-Хемской котловине на склонах и бэлях появились полизональные виды, а суббореальные гумидные, напротив, исчезли. На днищах изменения в ареалогическом составе были минимальны. По долготной составляющей изменения аналогичны убсу-нурским (рис. 5, б).

В горных котловинах Алтая изменения оказались минимальными. В Курайской сте-

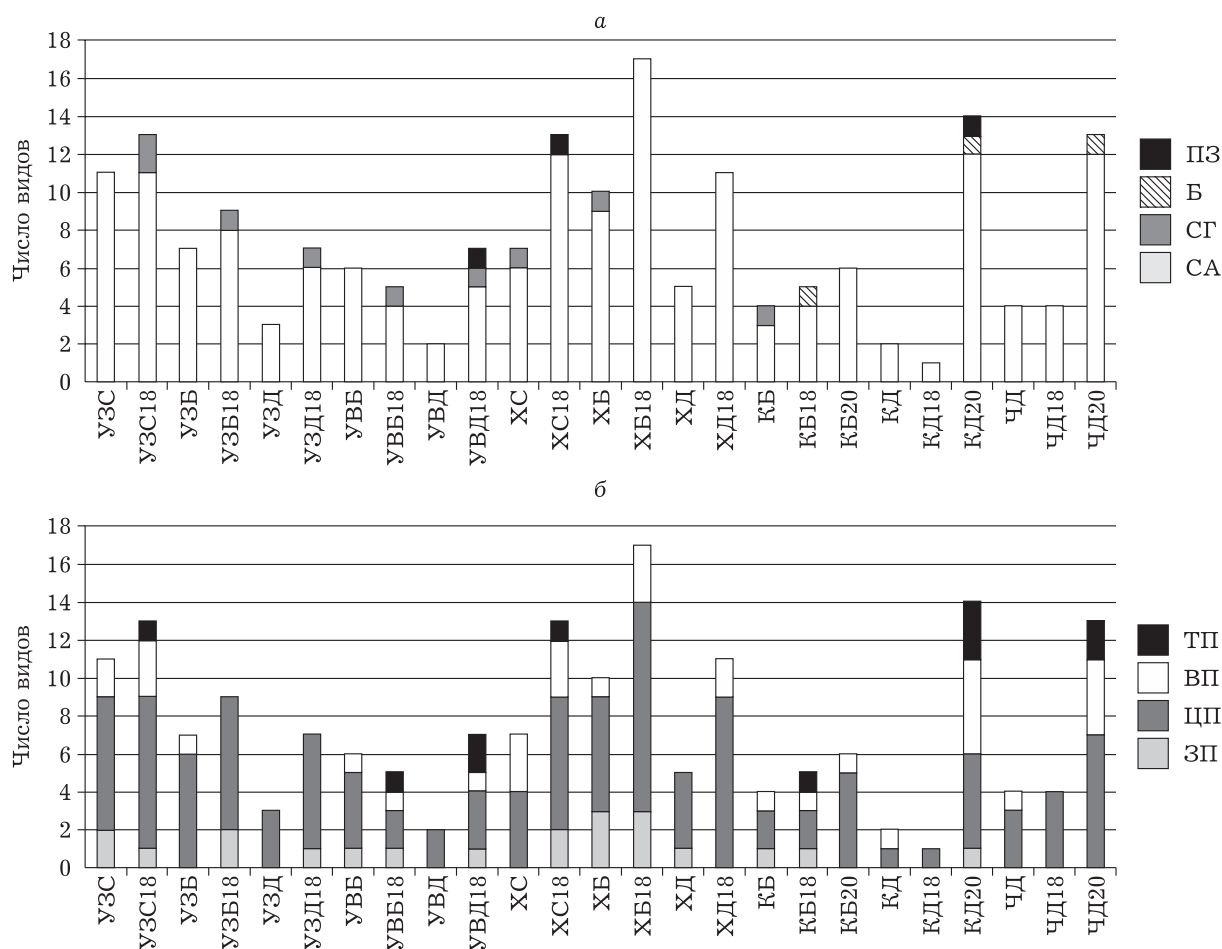


Рис. 5. Сравнение эквивалентных позиций катен горных котловин юга Сибири по ареалогическому составу жужелиц в 1962–1963 и 2018–2020 гг. а – Алтай, б – Тува

пи суббореальные виды исчезли, при этом бореальные – остались. В 2020 г. на днище котловины впервые отмечен полизональный вид. По долготной составляющей ареала отмечено появление транспалеарктических видов. В Чуйской степи на днищах котловин также отмечаются бореальные и полизональные виды (рис. 5, а).

ОБСУЖДЕНИЕ

В целом, климат степных котловин характеризуемого региона к настоящему времени сохранил черты резко-континентального, с отрицательными среднегодовыми температурами, острым дефицитом влаги и высокой частотой колебаний всех параметров. Исключение составляет Улуг-Хемская котловина Тувы, где, благодаря меньшей высоте горных барьеров, влияние глобальных климатических

процессов проявляется ярче, создавая предпосылки снижения аридности экологических условий. Современное ослабление аридности в этом секторе не случайность. По-видимому, исторически происходило и более существенное изменение среды в сторону гумидности. Свидетельством служит обширный остров черноземов в восточном секторе Улуг-Хемской котловины (район Болгазына), которые могли сформироваться лишь при количестве осадков, превышающем 350 мм/год. Такое годовое количество осадков стало выпадать и в последние годы, например, в 2020 г. (см. табл. 2).

Об увеличении количества осадков одновременно с потеплением климата в регионе свидетельствует и то, что на северном склоне хр. Танну-Ола, а также на склонах Западного и Восточного Саяна, Алтая наблюдается экспансия лесов в высокогорные луга и тундру. Наиболее широка экспансия кедра и ели,

а в Туве вверх по склону продвигается лиственница [Власенко, 2007; Замолотчиков, Краев, 2016].

За прошедшие с 1960-х годов 60 лет численность жуужелиц и чернотелок в горных котловинах Алтая и Тувы изменилась в несколько раз, иногда – более чем на порядок. При этом численность чернотелок упала, а жуужелиц – возросла. Мы связываем это с процессом гумидизации климата, более заметным в Туве и менее – на Алтае.

Средние значения индексов видового разнообразия и выравненности не отличаются в целом для состояний экосистем “прежде” и “теперь”. Также нет статистически значимых отличий и для общего видового богатства и общей численности. Зато заметны меж-

годовые различия для некоторых индексов разнообразия, рассчитанных для экосистем Алтая в 2018 и 2020 гг. (табл. 4). Это может говорить о том, что различия между общими показателями разнообразия сообществ герпетобионтных жесткокрылых в сухие и влажные годы перекрывают многолетний тренд изменения климата, и популяции видов, обладающих различными жизненными стратегиями в сообществах, быстро отвечают на эти изменения без потери общей структурной сложности животного населения.

Изменения ареалогического состава жуужелиц показывают, что в котловинах Тувы становится больше видов, имеющих более северное или более широкое (полизональное и/или транспалеарктическое) распространение.

Т а б л и ц а 4

Индексы видового разнообразия и обилия сообществ герпетобионтных жесткокрылых (жуужелиц и чернотелок) горных котловин Алтая и Тувы

	Симпсон	Шеннон	Выравненность по Шеннону	Бриллюэн	Менхиник	Маргалев	Бергер-Паркер
УЗС	0,92	2,80	0,66	2,58	1,91	4,67	0,19
УЗБ	0,83	2,17	0,46	2,07	1,06	3,12	0,33
УЗД	0,83	1,99	0,73	1,89	0,71	1,70	0,29
УВС	0,81	1,97	0,59	1,76	1,34	2,51	0,35
УВБ	0,75	1,78	0,37	1,72	0,70	2,40	0,35
УВД	0,26	0,60	0,30	0,57	0,32	0,85	0,86
ХС	0,62	1,48	0,44	1,28	1,28	2,19	0,59
ХБ	0,88	2,31	0,72	2,05	1,61	3,00	0,21
ХД	0,88	2,24	0,78	2,02	1,33	2,50	0,17
КС	0,87	2,30	0,66	2,14	1,18	2,75	0,22
КБ	0,81	1,95	0,58	1,81	1,04	2,25	0,33
КД	0,65	1,27	0,71	1,11	0,81	1,10	0,53
ЧД	0,30	0,68	0,20	0,67	0,25	1,22	0,83
УЗС18	0,66	1,52	0,21	1,42	0,60	2,92	0,48
УЗБ18	0,71	1,76	0,31	1,59	0,78	2,82	0,45
УЗД18	0,86	2,15	0,71	2,04	0,51	1,75	0,21
УВБ18	0,78	1,66	0,75	1,57	0,57	1,19	0,32
УВД18	0,75	1,67	0,59	1,59	0,67	1,54	0,40
ХС18	0,61	1,57	0,27	1,46	0,73	2,65	0,60
ХБ18	0,88	2,43	0,49	2,26	0,93	3,44	0,24
ХД18	0,79	2,06	0,46	1,91	0,75	2,57	0,41
КБ18	0,76	1,77	0,65	1,53	1,30	2,07	0,42
КД18	0,18	0,33	0,69	0,26	0,45	0,33	0,90
ЧС18	0,45	1,02	0,28	0,98	0,42	1,42	0,73
ЧБ18	0,26	0,61	0,31	0,57	0,39	0,91	0,86
ЧД18	0,66	1,54	0,52	1,37	1,06	1,87	0,56
КД20	0,88	2,41	0,65	1,37	2,05	3,96	0,23
КБ20	0,76	1,63	0,73	0,93	1,28	1,84	0,33
ЧД20	0,82	2,20	0,47	1,22	2,04	4,20	0,31
ЧБ20	0,73	1,63	0,64	1,14	1,07	1,77	0,44
ЧС20	0,61	1,24	0,58	0,66	1,05	1,49	0,58

П р и м е ч а н и е. Усл. обозн. см. в табл. 1.

Такие виды более толерантны к гумидности и встречаются в регионах как с гумидным, так и с аридным климатом. Их обнаружение может свидетельствовать о смягчении климатических условий и некотором увлажнении климата, что согласуется и с данными метеостанций (см. табл. 2). Транспалеарктические виды часто одновременно являются и полизональными, как, например, *Bembidion properans*, *Agonum gracilipes*, *Harpalus calceatus*. Их появление можно считать также и индикатором усиления антропогенного воздействия на местообитания, в первую очередь, расширения сети полевых дорог, вдоль которых распространяется рудеральная растительность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В горных котловинах Алтая и Тувы общий уровень видового богатства жуужелиц и чернотелок с середины XX к началу XXI в. изменился мало, но качественный состав поменялся существенно. Динамическая плотность населения в более влажных и теплых 2018–2020 гг. оказалась в несколько раз выше, чем в менее комфортных 1962–1963 гг.

В середине XX в. спектр устойчивости к сухости напочвенных беспозвоночных, населяющих степные сообщества, отличался безраздельным господством ксерофильных чернотелок. В начале XXI в. эуксерофилов сменили умеренно сухолюбивые чернотелки. Доля жуужелиц преимущественно увеличилась.

В Туве мы наблюдаем, что виды с относительно северным распространением отмечаются в аридном анклавe, расположенном южнее, на фоне некоторой гумидизации климата в нем. То же заметно и для широкоареальных полизональных видов: в “кружеве” их обширного ареала становится больше прежде аридных биотопов, ныне уже пригодных для их обитания.

Таким образом, потепление климата, идущее в XX в. в степной зоне Азии одновременно с увеличением увлажнения, воздействует на степные экосистемы (и в частности, на сообщества напочвенных жуков) в разных частях этой зоны не просто с разной силой, но и в противоположных направлениях – где-то начинают преобладать вселенцы из пустынь, а где-то, наоборот, получают преимущество более северные влаголюбивые виды.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственной академии наук на 2021–2025 гг., проект № 122011800263-6. Экспедиционные исследования в Туве и на Алтае в 2018–2020 гг. поддержаны грантом РФФИ № 18-04-00820а. Сборы жуужелиц и чернотелок в Курайской и Чуйской котловинах Алтая в 2018 г. выполнены Л. А. Триликаускасом. Авторы благодарят за помощь при работе в Туве в 2018 г. сотрудников заповедника “Убсу-Нурская котловина”.

ЛИТЕРАТУРА

- Береснева И. А. Климаты аридной зоны Азии // Тр. Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. 46. М.: Наука, 2006. 287 с.
- Беспалов А. Н., Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Дополнения к фауне жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области: южные виды расселяются к северу? // Евразият. энтомол. журн. 2010. Т. 9, № 4. С. 625–628.
- Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 352 с.
- Бухкало С. П., Важенина Н. В. Дополнения к фауне жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) низовий Иртыша // Евразият. энтомол. журн. 2013. Т. 12, № 3. С. 267–270.
- Бухкало С. П., Алемасова Н. В., Сергеева Е. В. Фауна и зоогеографическая характеристика жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) южной тайги Центральной Сибири // Евразият. энтомол. журн. 2010. Т. 9, № 4. С. 616–624.
- Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука КазССР, 1983. 216 с.
- Величко А. А., Тимирева С. Н., Кременецкий К. В., Мак-Дональд Г., Смит Л. Западно-Сибирская равнина в облике позднеледниковой пустыни // Изв. РАН. Сер. геогр. 2007. № 4. С. 16–28.
- Власенко В. И. Структурная организация растительных комплексов на заповедных территориях Алтае-Саянской горной страны // Лесоведение. 2007. № 1. С. 8–19.
- Волковинцев В. И. Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 208 с.
- Геоэкология горных котловин / ред. Ю. П. Селиверстов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1992. 292 с.
- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 275 с.
- Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Фауна и зоогеографическая характеристика жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области // Евразият. энтомол. журн. 2002. Т. 1, № 1. С. 30–45.
- Дудко Р. Ю., Беспалов А. Н., Зиновьев Е. В., Любечанский И. И. Жуки-жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области. Есть ли изменения в фауне в последние десятилетия? // Евразият. энтомол. журн. 2018. Т. 17, № 4. С. 293–300.
- Замолодчиков Д., Краев Г. Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки // Устойчивое лесопользование. 2016. № 4 (48). С. 23–31.
- Королюк А. Ю. Растительность // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 45–94.

- Мордкович В. Г. Население жужелиц и чернотелок (Coleoptera, Carabidae, Tenebrionidae) Курайской и Чуйской котловин Юго-Восточного Алтая как показатель особенностей местных почв // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т, 1968. С. 178–208.
- Мордкович В. Г. Гербетобий котловинных степей юга Сибири (преимущественно на примере жуков-жужелиц и чернотелок): дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1970. 386 с.
- Мордкович В. Г., Любечанский И. И., Березина О. Г., Марченко И. И., Андриевский В. С. Зооэдафон западно-сибирской северной тайги: Пространственная экология населения почвообитающих членистоногих естественных и нарушенных местообитаний. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 168 с.
- Мордкович В. Г., Худяев С. А., Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Зоодиагностика климатических изменений в степях Центрального Казахстана по сравнению с серединой XX в. на примере жуков-жужелиц и чернотелок // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27, № 5. С. 539–567. doi 10.15372/SEJ20200501
- Намзалов Б. Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: Академ. изд-во “ГЕО”, 2015. 254 с.
- Носин В. А. Почвы Тувы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 342 с.
- Островский А. М. Глобальное изменение климата и динамика биоразнообразия животного мира на юго-востоке Беларуси // Пробл. экол. мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. XXVIII, № 5. С. 70–86.
- Почвы Горно-Алтайской автономной области / ред. Р. В. Ковалев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. 352 с.
- Сергеева Е. В. Первая находка *Melanimon tibialis* (Tenebrionidae) в Тюменской обл. // Эверсманния. 2014. № 40. С. 62.
- Aleksandrowicz O. Recent records of steppe species in Belarus, first indications of a steppe species invasion? // Zookeys. 2011. Vol. 100. P. 475–485.
- AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/SYR_AR5_FINAL_full.pdf
- Brandmayr P., Pizzolotto R. Climate change and its impact on epigeal and hypogean carabid beetles // Periodicum Biologorum. 2016. Vol. 118, N 3. P. 147–162.
- Drees C., Brandmayr P., Buse J., Dieker P., Gürlich S., Habel J., Harry I., Härdtle W., Matern A., Meyer H., Pizzolotto R., Quante M., Schäfer K., Schuldt A., Taboada A., Assmann T. Poleward range expansion without a southern contraction in the ground beetle *Agonum viridicupreum* (Coleoptera, Carabidae) // Zookeys. 2011. Vol. 100. P. 333–352.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Fox R., Thomas C. D. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards // Global Change Biol. 2006. Vol. 12, N 3. P. 450–455.
- I-Ching Chen, Hill J. K., Ohlemüller R., Roy D. B., Thomas C. D. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming // Science. 2011. Vol. 333, N 6045. P. 1024–1026.
- Koivula M. J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions // Zookeys. 2011. Vol. 100. P. 287–317.
- Marcuzzi G. Rapporto tra equilibrio idrico e ambiente nei coleotteri tenebrionidi // Arch. Zool. Ital. 1960. Vol. 45. P. 325–342.
- rp5.by “Расписание погоды” (сайт) (дата обращения: 06.04.2022).
- thermograph.ru (Термограф: архивные данные температуры воздуха и количества осадков) (сайт) (дата обращения: 06.04.2022).
- Thomas C. D. Climate, climate change and range boundaries // Divers. and Distribut. 2010. Vol. 16, N 3. P. 488–495.

Changes in ground beetle communities (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae) in mountain depressions of the Tuva and Altai over 60 years: trend or fluctuation?

V. G. MORDKOVICH¹, R. Ju. DUDKO¹, S. A. KHUDYAEV², I. I. LYUBECHANSKII^{1*}

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: lubech@gmail.com

²*Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS
630090, Novosibirsk, Academician Lavrentiev av., 8/2*

We studied the communities of soil surface Coleoptera (Carabidae et Tenebrionidae) in the mountain hollows of Altai (Kurai and Chuya) and Tuva (Ulug-Khem and Ubsu-Nur; in the latter, the arid western sector and the more humid eastern sector were studied). Collections were made in the same habitats at intervals of about 60 years: in 1962–1963 and in 2018–2020. Climate changes over this period were analyzed. In general,

the climate of the characterized steppe depressions retained the features of sharply continental, with negative mean annual temperatures, moisture deficit and high frequency of fluctuations of all parameters. In all regions an increase in average annual temperatures and in the last 10–20 years an increase in annual precipitation has been observed, most strongly in the Ulug-Khem hollow, creating preconditions for reduction of aridity of ecological conditions. Over 60 years, the number of beetles of the studied taxa has changed several times, sometimes by more than an order of magnitude. At the same time, the number of representatives of the more xerophilic Tenebrionidae family fell, while the number of the more mesophilic Carabidae increased. When comparing the proportion of tenebrionids in the population of different habitats in the 1960s with their proportion in 2018–2020, a sharp, several-fold decrease in their participation in the communities is observed in almost all cases. More beetle species with a more northern or broader (polyzonal and/or transpalaeartic) distribution are becoming more common in the Tuva basins. Such species are found in both humid and arid regions. These changes in species compositions and soil-dwelling beetle communities may reflect mitigating climatic conditions due to some increase in precipitation in the studied region. The mean values of the indices of species diversity and abundance do not differ in general for the “before” and “now” ecosystem states. There are also no reliable differences for total species richness and total abundance. But there are noticeable interannual differences for some diversity indices calculated for Altai ecosystems in 2018 and 2020. This may indicate that differences between the overall diversity indices of ground beetle communities in dry and wet years overlap the long-term trend caused by climate change, and populations of species with different life strategies in the communities respond quickly to these changes without losing the overall structural complexity of the animal population.

Key words: ground beetles, community structure, geographic range, ecological preference, diversity, abundance, mean annual temperature, annual precipitation, steppes, Siberia.