

Высокогорная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Восточно-Тувинского нагорья

High altitude ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of East Tuva

Р.Ю. Дудко*, Ч.Н. Самбыла**
R.Yu. Dudko*, Ch.N. Sambyla**

* Сибирский зоологический музей, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: rdudko@online.nsk.su.

* Siberian Zoological Museum, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Убсунурский международный центр биосферных исследований СО РАН, ул. Интернациональная 117а, Кызыл 667007 Россия.

** Uvs-Nuur International Centre of Biosphere Research SB RAS, Internationalnaya str. 117a, Kyzyl 667007 Russia.

Ключевые слова: Carabidae, жужелицы, Тува, высокогорья.

Key words: Carabidae, ground beetles, Tuva, high altitudes.

Резюме. В высокогорьях Восточно-Тувинского нагорья отмечено 87 видов жужелиц из 22 родов, в том числе на хребте Академика Обручева — 51 вид, а на Сенгилене — 68. Впервые приводятся для Тувы 15 видов, в том числе 11 находятся здесь на южной границе их известного ареала. 16 видов эндемичны для Алтае-Саянской горной системы, в том числе 7 видов из родов *Pterostichus*, *Nebria* и *Trechus* известны пока только в Восточной Туве. Почти половина видового состава высокогорий относится к 3 родам — *Amara*, *Pterostichus* и *Bembidion* (15, 13 и 13 видов соответственно). 43 вида считаются характерными для высокогорий, 36 — свойственны лесным или степным ландшафтам, а в высокогорьях встречаются редко или единично, оставшиеся 8 — эвритопные, также в высокогорьях редки. Характерные высокогорные виды хребта Обручева и Сенгилена наиболее сходны с восточносаянскими (сходство 79 и 70% соответственно) и западносаянскими (69 и 57%), сходство с соседним хребтом Танну-Ола заметно ниже (41 и 51%). Напротив, по «случайным» высокогорным видам жужелиц хребет Сенгилена наиболее близок к хребтом Танну-Ола.

Abstract. The fauna of high altitudes of East Tuva includes 87 species (from 22 genera) of carabids, of which 51 are known from the Akademika Obrucheva mountain range, and 68 from the Sengilen uplands. 15 species are recorded for the first time from Tuva. 16 species are endemic to the Altai-Sayan mountainous system, and 7 species of *Pterostichus*, *Nebria* and *Trechus* are known only from East Tuva. 43 species are typically alpine, 36 are normally residents of forest and steppe landscapes and rarely found in the alpine zone, and 8 species are eurytopic. Typical alpine species from the Obrucheva mountain range and Sengilen uplands are similar to carabids from East Sayan (similarities of 79 and 70% respectively) and West Sayan (69 and 57%), and less similar to the adjacent Tan-nu-Ola mountain range (41 and 51%). On the contrary, atypical alpine species of carabids from Sengilen and Tan-nu-Ola are similar.

Введение

Восточно-Тувинское нагорье расположено в центральной части Алтае-Саянской горной системы и характеризуется континентальными субаридными климатическими условиями. Его северная часть включает систему хребта Академика Обручева с максимальными высотами 2500–2700 м (в восточной части до 2895 м), южная — заметно более приподнятое нагорье Сенгилена (Сангилена) с максимальными высотами до 3200–3276 м (рис. 1).

Специальных работ по изучению высокогорных жужелиц этого района не было. В наиболее подробном списке жужелиц Тувы [Шиленков, 1996] не приводятся данные о распространении в республике. В нашей работе [Самбыла, Дудко, 2004] даны сведения о 36 видах жужелиц, известных с хребта Аршан-Дабаны-Нуру (восток нагорья Сенгилена) и их распределении по ключевым участкам. В таксономической работе Д. Обыдова [Obydov, 1997] описано несколько подвидов рода *Carabus* из Юго-Восточной Тувы (в том числе и с высокогорий), но подвидовая самостоятельность большинства этих таксонов сомнительна.

Исследование высокогорий Восточной Тувы представляет значительный интерес для понимания процессов формирования фауны Алтае-Саянской горной системы. Хребет Обручева расположен в широтном направлении, на востоке соприкасается с системой хребтов Восточного Саяна (южной части), на западе, через хребты Уюкский и Таскыл — с системой Западного Саяна. Благодаря такому расположению хребет Обручева может служить одним из мостов, связывающих фауны Восточного и Западного Саяна. Нагорье Сенгилена на северо-востоке, через хребет Улан-Тайга (Монголия),

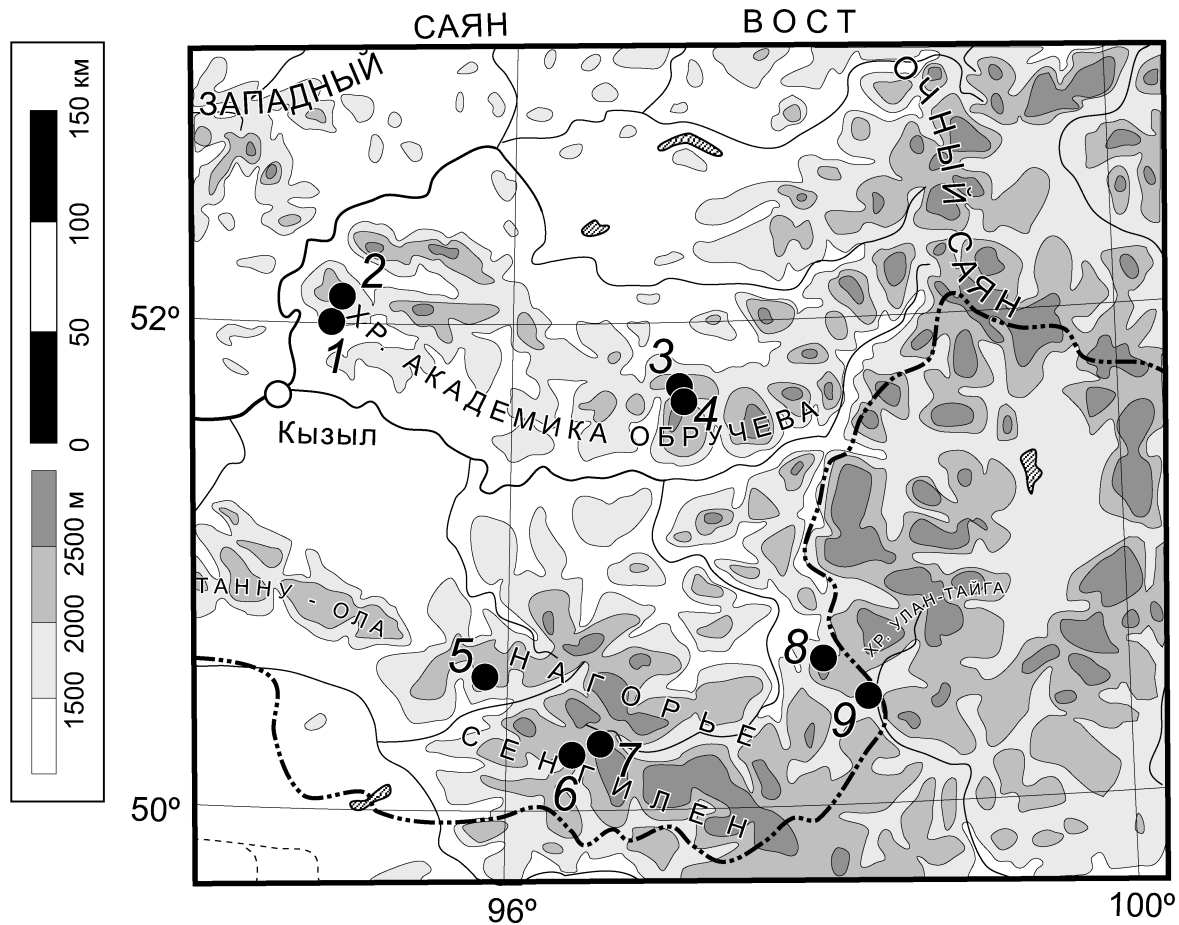


Рис. 1. Карта района исследований и пункты сбора жужелиц. 1–9 — номера участков (см. раздел «Материал»).

Fig. 1. Map of investigation region and localities. Number of localities (1–9) see in chapter «Material».

также примыкает к системе Восточного Саяна. К югу от Сенгилен расположен хребет Булнай-Нуру, а ещё южнее — Хангай. Наконец, с запада к Сенгилену примыкает хребет Танну-Ола (рис. 1). Таким образом, нагорье Сенгилен может быть связующим звеном фаун Восточного Саяна, Хангая и (через Танну-Ола и Монгун-Тайгу) Юго-Восточного Алтая.

Данная работа направлена на изучение локальных фаун жужелиц высокогорных выделов Восточно-Тувинского нагорья, а также на установление фаунистических связей между ними и соседними территориями. Высокогорья рассматриваются в данной работе в широком смысле. Отдельно рассмотрены верхняя подзона высокогорий — выше границы леса, расположенной на хребте Обручева примерно на высоте 2200 м, на Сенгилене — 2300 м, и нижняя подзона, расположенная в верхней части лесного пояса до нижней границы распространения тундровых сообществ. На хребте Обручева эта подзона обычно занимает высоты 1800–2200 м, на Сенгилене — 2000–2300 м.

Система семейства Carabidae приводится по каталогу палеарктической фауны [Löbl, Smetana, 2003]. Для оценки фаунистического сходства использовали коэффициент Шимкевича-Симпсона —

доля общих видов в двух выделах от числа видов в меньшем из них. Этот коэффициент позволяет корректно сравнивать локальные фауны отдельных вершин с фаунами более крупных регионов, так как его величина не зависит от числа видов в большем выделе.

Материал

В работе используются сборы жужелиц, проведённые на 9 высокогорных участках Тувинского нагорья: два расположены в западной части хребта Обручева, два — в восточной его части, три — в западной части нагорья Сенгилен и два — на востоке нагорья (рис. 1). Участки 1–9 расположены в верхней подзоне высокогорий, а 1'–9' — в нижней.

Хребет Академика Обручева:

1 — 40 км ССВ Кызыла, хр. Донгуд-Тайга, 2200–2400 м, 17–23.06.2001, Р.Ю. и А.Ю. Дудко, И.И. Любечанский;

1' — там же, верховья р. Малый Шивилиг, 1900 м, 16–23.06.2001;

2 — 50 км ССВ Кызыла, хр. Хертеш-Тайга, 2200–2400 м, 19–21.06.2001, Р.Ю. и А.Ю. Дудко, И.И. Любечанский;

2' — 46 км ССВ Кызыла, стык хребтов Донгуд-Тайга и Хертеш-Тайга, 1850 м, 18–21.06.2001, Р.Ю. и А.Ю. Дудко, И.И. Любечанский;

3 — водораздел рек Унжей и Хан, 2200–2500 м, 51° 42' с.ш., 96° 58' в.д., 21–26.06.2005, Р.Ю. Дудко;

3' — исток р. Унжей, 1750–1900 м, 51° 41' с.ш., 96° 58' в.д., 21–27.06.2005, Р.Ю. Дудко;

4 — водораздел левого притока р. Унжей и р. Хан, 2200–2400 м, 51° 38' с.ш., 97° 00' в.д., 22.06.2005, Р.Ю. Дудко.

Нагорье Сенгилен:

5 — хр. Хорумнуг-Тайга, окрестности горы Эрзин, и р. Сарант, 2400 м, 29.06.1997, Ю.Е. Михайлов; там же, верховья рек Айлыг-Кат и Холду-Катр, 2300 м, 16–17.06.1999, Ю.Е. Михайлов;

6 — хр. Сенгилен, водораздел рек Чартыс и Нарын, 55 км В пос. Нарын, 2300–2400 м, 1.07.1996, Д.Е. Ломакин;

6' — хр. Сенгилен, долина р. Нарын, 45–60 км В пос. Нарын, 29.06–6.07.1996, 2000–2300 м, Д.Е. Ломакин;

7 — хр. Сенгилен, гора Улуг-Ингилик, 2500–2700 м, 5–7.07.1996, Д.Е. Ломакин;

8 — 28 км ВЮВ пос. Кунгуртут, верховья р. Улин-Хан, 2200–2500 м, 50° 34' с.ш., 97° 58' в.д., 20–23.06.2004, Р. Дуако, И. Любечанский, Ч. и О. Самбыла;

8' — там же, 2150 м, редколесье, 20–23.06.2004, Ч.Н. Самбыла; 25 км ВЮВ пос. Кунгуртут, среднее течение р. Улин-Хан, 1800 м, 50° 34' с.ш., 97° 52' в.д., 19, 24.06.2004, Р.Ю. Дуако, И.И. Любечанский;

9 — 55 км ВЮВ пос. Кунгуртут, хр. Аршан-Дабаны-Нуру, 17–19.07.2003, 2370 м, Ч.Н. Самбыла;

9' — там же, южный аржаан «Тарыс» (Тайрисин-Аршан), 1950 м, 14–16.07.2003.

Большая часть материала хранится в коллекции Сибирского зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), часть сборов Ч.Н. Самбыла — в коллекции Убсунурского международного центра (Кызыл), часть сборов Ю.Е. Михайлова — в его коллекции (Екатеринбург).

Результаты

Таксономический состав жуужелиц. Видовой список жуужелиц высокогорий Восточной Тувы, включающий 87 видов из 22 родов и 15 триб представлен в табл. 1. В том числе, для верхней подзоны высокогорий известно 65, а для нижней — 59 видов.

15 видов ранее для Тувы не приводилось. Это 12 бореомонтанных видов: трансголарктические *Miscodera arctica*, *Bembidion yukonum*, *Patrobis septentrionis*, *Harpalus laevipes*, *H. nigratarsis*, *Pterostichus brevicornis* и *Amara lunicollis*; транспалеарктические *Bembidion difficile* и *Pterostichus montanus*; восточнопалеарктический *Amara kingdonoides*, сибирско-американский *Bembidion arcticum* и центральнопалеарктический *Carabus mestscherjakovi*. Для большинства из них Восточно-Тувинское нагорье — южная граница их известного ареала на долготе Тувы, кроме *H. laevipes*, *A. lunicollis* и *P. montanus*, известных также в Монголии. *Sericoda quadripunctata* — широко распространённый пиррофильный вид, известный в большей части Палеарктики, Неарктики и Ориентальной области, но для Тувы ранее не приводился. Наконец, два вида — *Nebria fulgida* и *Notiophilus jakovlevi* — эндемики Алтае-Саянской горной системы. Оба они распространены лишь в гумидных и отчасти субаридных районах, первый — от Восточного Алтая до Хамар-Дабана, второй — от Западного Алтая и Салаира до Хамар-Дабана включительно.

8 видов из списка не удалось определить до вида. Из них 2 вида *Nebria* и 2 вида *Trechus*, вероятно, неописанные виды. *Bembidion (Plataphodes)* sp. относится к группе *B. aeruginosum* (Gebler, 1833). Этот вид широко распространён в Алтае-Саянской горной системе, для его определения необходимо изучение типовых экземпляров *B. aeruginosum* и других близких видов. *Pterostichus (Cryobius)* sp. близок к монгольскому виду *P. sahlbergi* Tschitscherine, 1894. Надёжное определение этого вида, а также других видов неревизованного подрода *Cryobius* пока затруднительно. *Pterostichus (Petrophilus)* sp.1 и sp.2 относятся к группе *P. seriatus* Chaudoir, 1850. Для определения необходимо изучение типов ряда сибирских *Petrophilus*.

Почти половина отмеченных в районе исследования видов относится к трём трибам: *Zabrinini* (представлена родом *Amara*) — 15 видов, *Pterostichini* (*Pterostichus*) и *Bembidiini* (*Bembidion*) — по 13 видов. Однако большинство видов *Amara* представлены лишь единичными экземплярами, только *A. quenseli* обычна и довольно многочисленна в высокогорьях Восточной Тувы. Большинство видов *Bembidion* — гигрофильны, в высокогорьях они, в основном, связаны с щебнистыми берегами ручьёв. Участки высокогорий, лишённые подобных местобитаний, бедны по видовому составу *Bembidion*. Наиболее же обычны виды рода *Pterostichus*, особенно из характерных для горных тундр подродов *Petrophilus* и *Cryobius*.

Ещё три трибы вносят существенный вклад в видовое богатство изучаемой территории: *Carabini* (род *Carabus*) — 9 видов, *Nebriini* и *Harpalini* — по 7 видов. *Carabus*, как и *Pterostichus*, очень характерны для тундровых ландшафтов, и в большинстве локалитетов представлены заметным числом видов. *Nebriini* в высокогорьях Тувы представлены двумя основными жизненными формами. Первая — петрофилы, встречающиеся на каменистых россыпях, как правило, вблизи снежников или других источников влаги (*Leistus frater*, *Nebria* sp.1 и sp.2). Вторая — виды, обитающие на каменистых берегах ручьёв. Большинство *Harpalini* свойственны аридным и субаридным районам, лишь немногие виды характерны для высокогорных ландшафтов. В высокогорьях они чаще встречаются на прогреваемых участках на склонах южной экспозиции, особенно на альпийских лужайках.

Оставшиеся 9 триб представлены в высокогорьях Тувы 1–4 видами. Среди них следует отметить несколько видов, которые характерны для заболоченных или сильно увлажнённых участков: *Elaphrus lapponicus*, *Dyschirius melancholicus*, *Patrobis septentrionis* и *Agonum quinquepunctatum*.

Экологический состав. Для лучшего понимания структуры карабидофауны высокогорий отмеченные здесь виды были разделены на 6 экологических групп:

A — «альпийские» виды, встречающиеся преимущественно в высокогорьях (альпийско-тундровом поясе), редко проникающие в лесной пояс;

Таблица 1. Распределение высокогорных видов жуужелиц Восточно-Тувинского нагорья по изученным участкам.
Table 1. Distribution of alpine species of carabids in localities of East-Tuva upland.

Вид	хр. Обручева		нагорье Сенгилен		соседние регионы	экологи- ческая группа
	западная часть	восточная часть	западная часть	восточная часть		
Nebriinae Nebriini						
<i>Leistus</i> (s. str.) <i>frater</i> Reitter, 1897	1, 1', 2	3, 3', 4	5, 6	8, 8'	3С ВС	А
<i>Nebria</i> (<i>Boreonebria</i>) <i>nivalis</i> (Paykull, 1798)			6'		ВС ТО	АТ
<i>Nebria</i> (<i>Boreonebria</i>) <i>rufescens</i> (Ström, 1768)			6'	9'	ВС ТО	Т
<i>Nebria</i> (<i>Boreonebria</i>) sp.1	1, 2	3, 4				А
<i>Nebria</i> (<i>Boreonebria</i>) sp.2			5, 7	8		А
<i>Nebria</i> (<i>Catonebria</i>) <i>fulgida</i> Gebler, 1847	1, 1', 2, 2'	3', 4		8, 8'	3С ВС ТО	АТ
<i>Nebria</i> (<i>Reductonebria</i>) <i>altaica</i> Gebler, 1847		3', 4	5, 6'	9'	3С ВС ТО	Т
Notiophilini						
<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linné, 1758)	1, 2		5, 6, 6', 7	9'	ВС ТО	Э
<i>Notiophilus jakovlevi</i> Tschitschérine, 1903	1, 1'	3, 3'		8	3С ВС	АТ
<i>Notiophilus reitteri</i> Spaeth, 1900	1'	3'	6'	8'	3С ВС ТО	Т
Carabinae Carabini						
<i>Carabus</i> (<i>Aulonocarabus</i>) <i>canaliculatus canaliculatus</i> M.F. Adams, 1812				9'	ВС	Т
<i>Carabus</i> (<i>Diocarabus</i>) <i>loschnikovii</i> Fischer von Waldheim, 1823	1, 2		6'	8, 9, 9'	3С ВС ТО	АТ
<i>Carabus</i> (<i>Diocarabus</i>) <i>massagetus</i> Motschulsky, 1844				9, 9'	ТО	ТС
<i>Carabus</i> (<i>Diocarabus</i>) <i>slovtzovi slovtzovi</i> Mannerheim, 1849	2	4		8	ВС ТО	А
<i>Carabus</i> (<i>Megodontus</i>) <i>schoenherri</i> Fischer von Waldheim, 1820	2		6'	9'	3С ВС	Т
<i>Carabus</i> (<i>Morphocarabus</i>) <i>aeruginosus</i> Fischer von Waldheim, 1820				9'	3С	Т
<i>Carabus</i> (<i>Morphocarabus</i>) <i>chaudoiri</i> Gebler, 1847			6	9'	ТО	А
<i>Carabus</i> (<i>Morphocarabus</i>) <i>henningi</i> Fischer von Waldheim, 1817	1, 2		5	8, 9, 9'	3С ВС	АТ
<i>Carabus</i> (<i>Morphocarabus</i>) <i>mestscherjakovi</i> Lutshnik, 1924		4			3С	А
<i>Carabus</i> (<i>Morphocarabus</i>) <i>odoratus antropovi</i> Shilenkov, 1996	1, 2	3, 3'	7	8	3С ВС ТО	А
Elaphrinae Elaphrini						
<i>Diacheila polita</i> (Faldermann, 1835)				9	ВС	АТ
<i>Elaphrus</i> (<i>Arctelaphrus</i>) <i>lapponicus lapponicus</i> Gyllenhal, 1810		3'		8	3С ВС	АТ
Scaritinae Dyschiriini						
<i>Dyschirius</i> (<i>Dyschiriodes</i>) <i>melancholicus melancholicus</i> Putzeys, 1866	2'	3'		8		Т
<i>Dyschirius</i> (<i>Dyschiriodes</i>) <i>subarcticus</i> Lindroth, 1961			6'			Т
<i>Dyschirius</i> (<i>Eudyschirius</i>) <i>globosus</i> (Herbst, 1784)			6'		ВС ТО	Э
Broscinae Broscini						
<i>Miscodera arctica</i> (Paykull, 1798)			6'		ВС	Т
Trechinae Bembidiini						
<i>Bembidion</i> (<i>Asioperypus</i>) <i>ovale</i> (Motschulsky, 1844)				9'		Т
<i>Bembidion</i> (<i>Blepharoplataphus</i>) <i>hastii</i> C.R. Sahlberg, 1827			5	9'	ВС ТО	Т
<i>Bembidion</i> (<i>Ocydromus</i>) <i>mckinleyi scandinavicum</i> Lindroth, 1943				9'	ТО	Т
<i>Bembidion</i> (<i>Ocydromus</i>) <i>scopulinum</i> (Kirby, 1837)				9'		Т
<i>Bembidion</i> (<i>Plataphodes</i>) <i>arcticum</i> Lindroth, 1963		3'				Т
<i>Bembidion</i> (<i>Plataphodes</i>) <i>difficile</i> (Motschulsky, 1844)	1'	3'	5		3С ВС ТО	Т
<i>Bembidion</i> (<i>Plataphodes</i>) <i>fellmanni</i> (Mannerheim, 1823)	1, 2	3'	6'		ВС ТО	АТ
<i>Bembidion</i> (<i>Plataphodes</i>) sp.	1, 2	3, 4		8, 9'	3С ВС	АТ
<i>Bembidion</i> (<i>Plataphus</i>) <i>asiaticum</i> Jedlička, 1965				9'	3С	Т

Таблица 1. (продолжение).
Table 1. (continuation).

Вид	хр. Обручева		нагорье Сенгилен		соседние регионы	экологи- ческая группа
	западная часть	восточная часть	западная часть	восточная часть		
<i>Bembidion (Plataphus) coelestinum</i> (Motschulsky, 1844)	1		6'	9'	BC TO	AT
<i>Bembidion (Plataphus) gebleri gebleri</i> (Gebler, 1833)				9'		T
<i>Bembidion (Testedium) bipunctatum bipunctatum</i> (Linné, 1761)			5	8, 9'	3C BC TO	A
<i>Bembidion yukonum</i> Fall, 1926	1					T
Patrobini						
<i>Diploous (Platidius) depressus</i> (Gebler, 1829)	2'	3'	6'		3C BC TO	T
<i>Patrobus septentrionis</i> Dejean, 1828				8	TO	AT
Trechini						
<i>Trechus</i> sp.1	1, 2					A
<i>Trechus</i> sp.2		3				A
Harpalinae Harpalini						
<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>affinis</i> (Schrank, 1781)	1, 2				3C	Э
<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>laevipes</i> Zetterstedt, 1828 (= <i>quadripunctatus</i> Dejean, 1829)	2					T
<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>nigritarsis</i> C.R. Sahlberg, 1827	1, 1'		6'	8	3C BC	AT
<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>pusillus</i> (Motschulsky, 1850)	1, 2				TO	C
<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>vittatus vittatus</i> Gebler, 1833				9'	TO	C
<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>xanthopus xanthopus</i> Gemminger et Harold, 1868	2				BC	T
<i>Dicheirotichus (Oreoxenus) mannerheimi ponojensis</i> (J.R. Sahlberg, 1875)	1, 2		7	9'	3C BC TO	AT
Lebiini						
<i>Cymindis (Platycymindis) collaris</i> Motschulsky, 1844				9'	BC	C
<i>Cymindis (Tarulus) vaporariorum</i> (Linnaeus, 1758)			5, 6'	8, 8', 9, 9'	3C BC TO	AT
<i>Microlestes fissuralis</i> (Reitter, 1901)	2					C
<i>Paradromius (Manodromius) ruficollis</i> (Motschulsky, 1844)	1, 2				3C BC	AT
Platynini						
<i>Agonum</i> (s. str.) <i>quiquepunctatum</i> Motschulsky, 1844	1', 2'	3'	5	8, 9	3C BC	AT
<i>Agonum</i> (s. str.) <i>sexpunctatum</i> (Linné, 1758)				8	TO	Э
<i>Agonum (Platynomicrus) gracilipes</i> (Duftschmid, 1812)	2	3		8	BC TO	Э
<i>Sericoda quadripunctata</i> (DeGeer, 1774)		3, 4				Э
Pterostichini						
<i>Pterostichus (Bothriopterus) adstrictus</i> Eschscholtz, 1823	2					T
<i>Pterostichus (Cryobius) brevicornis</i> (Kirby, 1837)	1, 1', 2		6', 7	8	3C BC TO	AT
<i>Pterostichus (Cryobius) fulvescens</i> (Motschulsky, 1844)	1, 1', 2, 2'	3, 3', 4	5, 6', 7	8, 8', 9	3C BC	AT
<i>Pterostichus (Cryobius) lucidus</i> (Motschulsky, 1844)	1, 2	3, 4	5, 6, 6', 7	8, 9	3C BC TO	AT
<i>Pterostichus (Cryobius)</i> sp.			7		TO	A?
<i>Pterostichus (Metallophilus) mirus</i> (Tschitschérine, 1894)			6'			T
<i>Pterostichus (Petrophilus) dilutipes</i> (Motschulsky, 1844)	1, 2	3, 3'	5, 6, 6', 7	8	BC TO	AT
<i>Pterostichus (Petrophilus) magus mongolicus</i> (Motschulsky, 1844)				9'	TO	T
<i>Pterostichus (Petrophilus) montanus</i> (Motschulsky, 1844)	1	3, 4	5, 6', 7	8	BC TO	AT
<i>Pterostichus (Petrophilus) subaeneus</i> (Chaudoir, 1850)	1, 2	3, 3', 4	5, 6', 7	8, 8', 9	3C BC	AT
<i>Pterostichus (Petrophilus)</i> sp.1			6, 7			A?
<i>Pterostichus (Petrophilus)</i> sp.2	1'		6'	8, 8'		AT
<i>Pterostichus (Phonias) diligens</i> (Sturm, 1824)	2'	3'			3C	T
Sphodriini						
<i>Calathus (Neocalathus) melanocephalus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)			7	8, 8', 9'		Э

Таблица 1. (продолжение).
Table 1. (continuation).

Вид	хр. Обручева		нагорье Сенгилен		соседние регионы	экологи- ческая группа
	западная часть	восточная часть	западная часть	восточная часть		
Zabrini						
<i>Amara</i> (s. str.) <i>aeneola</i> Poppius, 1906 (= <i>hammarstroemi</i> Poppius, 1908)			6'		BC TO	C
<i>Amara</i> (s. str.) <i>kingdonoides</i> Hieke, 2002 (= <i>kingdoni</i> auct. non Baliani)	1, 1'	3'			3C	T
<i>Amara</i> (s. str.) <i>lunicollis</i> Schiødte, 1837	1', 2	3'			3C BC	AT
<i>Amara</i> (s. str.) <i>shilenkovi</i> Hieke, 1988	1'					T?
<i>Amara</i> (s. str.) <i>similata</i> (Gyllenhal, 1810)	2					Э
<i>Amara</i> (<i>Amarocelia</i>) <i>erratica</i> (Duftschmid, 1812)	1, 1'		6'		3C	AT
<i>Amara</i> (<i>Celia</i>) <i>praetermissa</i> (C.R. Sahlberg, 1827)			7	8, 9'	3C	AT
<i>Amara</i> (<i>Celia</i>) <i>saginata</i> (Ménétrières, 1849)			6			C
<i>Amara</i> (<i>Curtonotus</i>) <i>alpina</i> (Paykull, 1790)			7	9	TO	AT
<i>Amara</i> (<i>Curtonotus</i>) <i>fodinae fodinae</i> Mannerheim, 1825				9'		C
<i>Amara</i> (<i>Curtonotus</i>) <i>hyperborea</i> Dejean, 1831				8	BC	AT
<i>Amara</i> (<i>Curtonotus</i>) <i>torrida</i> (Panzer, 1796)				9'	BC	AT
<i>Amara</i> (<i>Paracelia</i>) <i>quenseli quenseli</i> (Schönherr, 1806)	1, 2	3	5, 7	8, 9, 9'	3C BC TO	AT
<i>Amara</i> (<i>Percosia</i>) <i>infuscata</i> (Putzeys, 1866)	1			9, 9'	TO	TC
<i>Amara</i> (<i>Xenocelia</i>) <i>solskyi</i> (Heyden, 1880) (= <i>microphthalma</i> Baliani, 1943)				8	3C	AT

1–9 — участки в верхней подзоне и 1'–9' в нижней подзоне высокогорий, расшифровка в тексте и рис. 1. 3C, BC, TO — вид известен также из высокогорий Западного Саяна или Северо-Восточного Алтая (3C), южной части Восточного Саяна (BC), Танну-Ола, Монгун-Тайги или Юго-Восточного Алтая (TO). Обозначения экологических групп см. в тексте.

1–9 — localities of upper alpine zone and (1'–9') lower alpine zone, see text and Fig. 1. 3C, BC, TO — species known also from alpine zone of West Sayan or North-East Altai (3C), south part of East Sayan (BC), Tannu-Ola mt. range, Mongun-Taiga mt. or South-East Altai (TO). Explanation of ecological groups (A, AT, T, Э, TC, C) see in text.

AT — «альпийско-таёжные» виды, характерные как для высокогорного, так и для таёжного пояса гор;

T — «таёжные» виды, наиболее обычные в таёжном (лесном) поясе, в высокогорьях редки, чаще встречаются в нижней подзоне;

Э — «эвритопные» виды, свойственные различным ландшафтам;

TC — «тундрово-степные» виды, чаще всего встречаются в переходных зонах: стыке таёжного и степного поясов или тундростепях (в безлесных районах), реже — на прогреваемых участках горных тундр;

C — «степные» виды, характерные для различных степных, лесостепных и (или) полупустынных ландшафтов, в высокогорьях встречаются лишь на прогреваемых участках.

Данная предварительная классификация построена на основании опыта сбора жуужелиц в Сибири и литературных данных.

Как видно из приведённых характеристик, «степные» и «лесные» виды характерны для низкогорий или среднегорий. «Тундрово-степные» виды могут быть обычными в высокогорьях, но лишь в безлесных районах или районах со слабо развитым лесным поясом (Юго-Западная Тува, Юго-Восточный Алтай), на Восточно-Тувинском нагорье встречаются

редко. «Эвритопные» виды тоже, как правило, в высокогорьях встречаются редко или единично. Единственным исключением, из представленных в списке, является *Notiophilus aquaticus*. Этот вид довольно обычен в западной части нагорья Сенгилен, а также в других субаридных и аридных районах Алтае-Саянской горной системы, в высокогорьях Восточной Сибири и в зональных тундрах. Наконец, «альпийские» и «альпийско-таёжные» виды являются характерными для высокогорий. Именно этим видам мы будем уделять особое внимание в дальнейшем анализе, так как их обнаружение или отсутствие в локальных высокогорных выделах является закономерным и меньше зависит от случайных факторов и недостаточной изученности. Кроме того, речные долины и, особенно, аридные межгорные котловины являются барьером для распространения характерных высокогорных видов, и на примере их распределения лучше просматривать связи локальных фаун и находить естественные фаунистические границы.

На рис. 2 изображены диаграммы представленности (доли видов) экологических групп в верхней и нижней подзонах высокогорий, а также в высокогорьях в целом. «Альпийские» виды представлены преимущественно в верхней подзоне (12 видов, 18%) и лишь 4 из них отмечены также в нижней

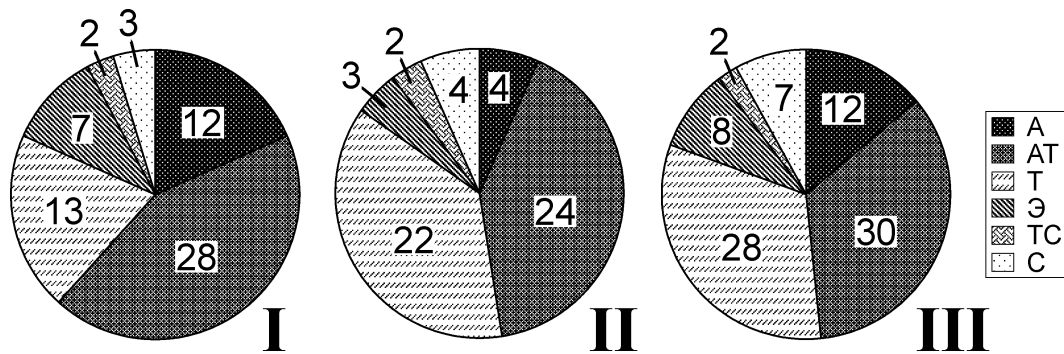


Рис. 2. Экологический состав высокогорных жужелиц. I — верхняя подзона высокогорий, II — нижняя, III — высокогорья в целом. Арабскими цифрами показано число видов. Расшифровку экологических групп см. в тексте.

Fig. 2. Ecological structure of alpine carabids. I — upper alpine zone, II — lower alpine zone, III — all alpine zone. Arabic numerals show number of species. Ecological groups see in text.

подзоне. «Альпийско-таёжные» виды характерны как для тундрового, так и для лесного пояса. Они представлены в обеих подзонах примерно одинаково, причём не только по количеству видов, но и по составу. Так, из 30 видов группы, отмеченных в высокогорьях, 28 найдены в верхней и 24 — в нижней подзоне. Отметим, что всего характерные высокогорные виды («альпийские» и «альпийско-таёжные») составляют почти половину (43 вида, 49%) от обнаруженных видов.

«Таёжные» виды в нижней подзоне представлены в 2 раза богаче и составляют здесь 37%. «Тундрово-степные» и «степные» представлены в подзонах примерно одинаково, а несколько большее число «эвритопных» видов в верхней подзоне (7), чем в нижней (3) связано, скорее всего, либо с лучшей изученностью первой, либо со случайными факторами. Большинство этих видов отмечены единично.

Сравнение локальных выделов. Изученные локалитеты по их географическому положению можно объединить в 4 выдела: 2 на хребте Обручева (в его западной и восточной части) и 2 на нагорье Сенгилен (также на западе и востоке нагорья) (рис. 1). Заметно богаче остальных оказалась восточная часть нагорья Сенгилен, в высокогорьях которой отмечено 56 видов, в том числе 33 — характерных высокогорных. В этом районе растительность высокогорий также значительно разнообразней и представлена в большей степени высокогорными лугами и в меньшей — горными тундрами. Напротив, в высокогорьях восточной части хребта Обручева растительный покров бедный по составу, значительные пространства заняты бадановыми и рододендроновыми пустошами, а луга практически отсутствуют. Здесь отмечено всего 29 видов жужелиц, в том числе 19 характерных. В оставшихся выделах отмечено по 41–45 видов, в том числе 26–27 характерных для высокогорий.

Видовое сходство высокогорных жужелиц западной и восточной части хребта Академика Обручева высокое и составляет 79% и 84% — при учёте только характерных высокогорных видов (табл. 2, 3). Это говорит о значительной фаунистической

однородности высокогорий этого хребта. То же самое можно сказать и о нагорье Сенгилен, где сходство западной и восточной частей составляет 71 и 85% (табл. 2, 3), несмотря на то, что его восточная часть, где проводились сборы, заметно изолирована от западной и центральной и примыкает к горам Монголии (хребет Улан-Тайга) (рис. 1).

Сравнение видового состава жужелиц хребта Обручева и нагорья Сенгилен друг с другом показывает значительное сходство видов хребта Обручева и востока нагорья Сенгилен. Западная же, более сухая часть Сенгилена несколько обособлена. Сходство с локалитетами хребта Обручева составляет лишь 48–55% (табл. 2), однако по составу характерных высокогорных видов обособленность выражена слабее (табл. 3).

Как говорилось выше, Восточно-Тувинское нагорье расположено в центре Алтае-Саянской горной системы и со всех сторон окружено высокими горными массивами, что позволяет предполагать наличие фаунистических связей с соседними регионами. Кроме того, хребет Обручева и нагорье Сенгилен могли быть одними из «мостов», связывающих в прошлом высокогорные фауны основных возвышенных участков горной системы: Восточного и Западного Саяна, Алтая и Хангая. На данный момент мы можем сравнить видовой состав высокогорных жужелиц Восточной Тувы с восточносаянским, западносаянским и видовым составом жужелиц Танну-Ола и Юго-Восточного Алтая (табл. 1). Высокогорья Хангая изучены заметно хуже и в данной работе сравнение с ними не производилось.

Жужелицы высокогорий Восточной Тувы (особенно хребта Обручева) по составу очень близки к восточносаянским (рис. 3-1). Несколько меньше, но тоже значительна связь видов хребта Обручева с видами Западного Саяна и Северо-Восточного Алтая. Это подтверждает возможность миграций в прошлом высокогорных восточно- и западносаянских фаун через этот хребет. Сходство видов жужелиц высокогорий Обручева с видами из Танну-Ола и Юго-Восточного Алтая незначительно — 39%. Нагорье Сенгилен расположено существенно ближе

Таблица 2. Сходство (%) участков Восточно-Тувинского нагорья и соседних регионов по видовому составу жужелиц высокогорий.

Table 2. Similarity (%) of localities of East-Tuva upland and adjoining regions by alpine carabids.

	запад Обручева	восток Обручева	запад Сенгилен	восток Сенгилен	Западный Саян и СВ Алтай	юг Восточного Саяна	Танну-Ола и ЮВ Алтай
запад Обручева	100	79	55	60	56	64	42
восток Обручева	79	100	48	66	66	76	45
запад Сенгилен	55	48	100	71	50	69	60
восток Сенгилен	60	66	71	100	61	61	52

Таблица 3. Сходство (%) участков Восточно-Тувинского нагорья и соседних регионов по составу характерных высокогорных видов жужелиц.

Table 3. Similarity (%) of localities of East-Tuva upland and adjoining regions by typical alpine carabids.

	запад Обручева	восток Обручева	запад Сенгилен	восток Сенгилен	Западный Саян и СВ Алтай	юг Восточного Саяна	Танну-Ола и ЮВ Алтай
запад Обручева	100	84	69	81	69	85	46
восток Обручева	84	100	53	79	68	89	42
запад Сенгилен	69	53	100	85	59	67	59
восток Сенгилен	81	79	85	100	61	76	52

к Танну-Ола и обособлено от Западного Саяна (рис. 1). Сходство его высокогорной карабидофауны с фауной Танну-Ола и Юго-Восточного Алтая составляет 51%, что заметно больше, чем с западно-саянской — 41% (рис. 3-I), что соответствует географическому положению.

Однако связи рассматриваемых регионов, рассчитанные только по характерным высокогорным видам жужелиц, заметно отличаются от рассчитанных по всем (рис. 3-II). Первое отличие заключается в больших значениях коэффициентов сходства между локалитетами, в среднем на 11%. Это предсказуемо и легко объяснимо. Характерные виды, как правило, более обычные, и потому их обнаружение в локальных выделах меньше зависит от случайных факторов и недостаточной изученности. Основное же отличие заключается в том, что вопреки географическому расположению, сходство характерных высокогорных видов Сенгилен с западно-саянскими заметно больше, чем с жужелицами Танну-Ола и Юго-Восточного Алтая. Аналогично, связь хребта Обручева и Танну-Ола также относительно слабее.

Для понимания и объяснения причин этих различий пришлось построить также граф сходства по нехарактерным, «случайным» в высокогорьях видам (рис. 3-III). На этом графе наиболее сильная связь (52%) наблюдается между Сенгиленом и Танну-Ола и чуть меньше — между Сенгиленом и Восточным Саяном. Напротив, сходство Сенгилен и Западного Саяна самое низкое. Хребет Обручева проявляет примерно равные связи со всеми соседними регионами.

Первичной причиной, влияющей на границы распространения среднегорных видов (а именно среднегорными можно считать большинство «случайных» в высокогорьях видов), являются климатические

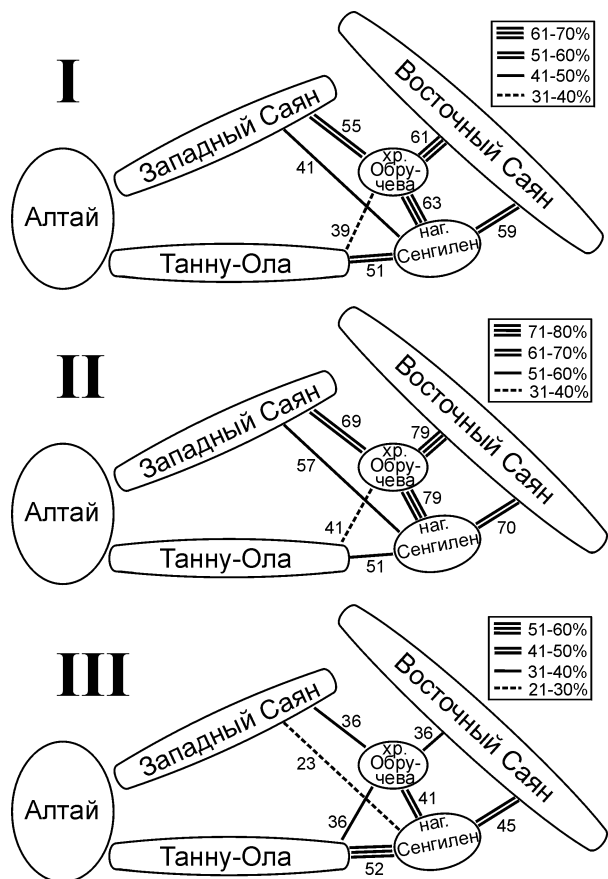


Рис. 3. Граф сходства хребта Обручева и нагорья Сенгилен с соседними регионами по составу высокогорных жужелиц. I — по всем высокогорным жужелицам, II — по характерным, III — по «случайным».

Fig. 3. Graph of similarity Obryucheva mt. range and Sengilen upland with adjoining regions by all alpine carabids (I), typical alpine carabids (II) and atypical alpine carabids (III).

особенности. В ряду Юго-Восточный Алтай — Танну-Ола — Восточно-Тувинское нагорье — Западный Саян уменьшается аридность и возрастает гумидность климата [Средняя Сибирь, 1964]. Можно предположить, что в этом ряду постепенно меняется и среднегорная фауна жуужелиц, поэтому соседние по расположению Танну-Ола и Сенгилен обладают и сходными видами среднегорных жуужелиц, свойственных субаридному климату. Например, «степные» виды, обычные в среднегорьях Юго-Восточного Алтая, нередко встречаются в лиственных лесах субаридных Танну-Ола и, отчасти, Восточно-Тувинского нагорья, проникая иногда и в высокогорья (отмечено 7 степных видов, см. табл. 1). Естественно, что этих видов нет в гумидных среднегорьях, а тем более — высокогорьях Западного Саяна. Кроме того, «таёжные» или «эвритопные» виды в гумидных районах приуроченные к более тёплым предгорьям или среднегорьям, в субаридных и аридных районах из-за дефицита влаги могут переходить в верхние пояса или подпояса, проникая в высокогорья. Примером такого распространения является *Notiophilus aquaticus*, в гумидных районах Западного Саяна и Алтая он встречается очень редко на предгорных и низкогорных лугах. В субаридных и аридных районах это обычный высокогорный вид. Такое изменение ландшафтной приуроченности можно рассматривать как одно из проявлений хорошо известного принципа зональной смены стадий [Бей-Биенко, 1959].

На распространение характерных высокогорных видов климатические особенности влияют в той же степени, но для них низкогорные речные долины, а особенно межгорные котловины, являются непригодными или малопригодными местообитаниями, а для видов со слабыми расселительными свойствами (бескрылые, эндогейные, жизненно связанные с определённым высокогорным видом растений и т.д.) — естественными рубежами распространения. Особенно это относится к «альпийским» видам, ареал которых разорван на изолированные фрагменты. Форма ареала таких видов зависит, в первую очередь, от исторических причин, а не от современных климатических.

Возможно, что некоторые высокогорные виды, распространённые на Западном и (или) Восточном Саяне, проникли также до нагорья Сенгилен, но не смогли преодолеть следующий рубеж и расселиться до высокогорий Танну-Ола. Так, *Leistus frater*, *Nebria fulgida* и *Pterostichus subaeneus*, возможно, отсутствуют на Танну-Ола именно по этой причине. Кроме того, некоторые виды могли проникнуть до Танну-Ола, но в силу долговременной изоляции дать там самостоятельные виды. Такими примерами могут быть виды *Pterostichus* подродов *Petrophilus* и *Cryobius*, а также *Nebria* группы *sajanica*. К сожалению, всё это пока неревизованные группы и в родственных связях видов, обитающих в этих районах ещё предстоит разобраться. Ещё одним примером дифференциации форм, обитающих на

юге Тувы, может быть *Carabus slovtzovi*, представленный на Восточно-Тувинском нагорье номинальным подвидом, а на Танну-Ола — ssp. *mugurensis* Gottwald, 1993.

Эндемизм. Эндемики наиболее ярко выражают своеобразие региона и поэтому представляют особый интерес. В данном разделе речь пойдёт о высокогорных и среднегорных эндемиках Алтае-Саянской горной области. Восточно-Тувинское нагорье, как уже говорилось, расположено в центре горной системы. Такое расположение «невыгодно» для формообразования как по историческим причинам (частый обмен генами слабообособленных форм в результате миграций, связанных с изменением климата или горными поднятиями), так и по климатическим (в гумидном климате формируется больше экологических ниш, пригодных для обитания симпатричных форм, чем в субаридном). Поэтому в районе немного узколокальных форм. Всего отмечено 16 эндемичных видов, что составляет 18% от высокогорных видов нагорья. *Bembidion (Plataphodes)* sp. и *Nebria altaica* распространены практически по всей Алтае-Саянской горной системе. *Notiophilus jakovlevi* — в её гумидной и отчасти субаридной частях, *Pterostichus fulvescens*, *Pterostichus lucidus*, *Nebria fulgida*, *Pterostichus subaeneus* — от Восточного Алтая до Хамар-Дабана включительно, два последних на Танну-Ола и южнее отсутствуют, для этих видов Сенгилен — южная граница их известного ареала. Более локальный вид *Carabus slovtzovi* известен с Юго-Восточного Алтая и Танну-Ола (ssp. *mugurensis*), из Восточной Тувы, с юга Восточного Саяна и Хамар-Дабана. Для него хребет Обручева — северная граница ареала. *Leistus frater* распространён на Западном Саяне (к востоку от Енисея), Восточной Туве, Восточном Саяне и Хамар-Дабане; Сенгилен — самая юго-западная находка вида.

Trechus sp.1, *Trechus* sp.2 и *Nebria* sp.1 — локальные эндемики хребта Академика Обручева. Оба вида *Trechus* относятся к группе *almonius* Reitter, 1903, их ареалы аллопатричны. Один распространён в западной, другой — в восточной части хребта. *Nebria* sp.1 — викариат *N. sajanica*, возможно лишь подвидового уровня.

Pterostichus (Petrophilus) sp.2 известен пока лишь с хребта Обручева и Сенгилен, *P. (Cryobius)* sp. — с Сенгилен и Восточного Танну-Ола, *P. (Petrophilus)* sp.1 и *Nebria* sp.2 — только с Сенгилен. Весьма высока вероятность обнаружения этих видов в сопредельных районах Монголии. Последние 7 видов можно считать эндемиками или субэндемиками Восточной Тувы.

Таким образом, Восточно-Тувинское нагорье характеризуется своеобразной высокогорной фауной жуужелиц, обладающей тесными связями с фауной Восточного Саяна. Значительная часть характерных высокогорных видов нагорья (особенно хребта Обручева) распространена также на Западном

Саяне, а некоторые — на Восточном Танну-Ола. В горнотундровом поясе Восточной Тувы (особенно нагорья Сенгилен) значительную часть составляют нехарактерные для высокогорий виды, известные также в высокогорьях аридных и субаридных районов Танну-Ола и Алтая. Ещё одна черта Восточно-Тувинского нагорья — умеренный уровень эндемизма: 7 видов известны пока только в Юго-Восточной Туве и ещё 10 — эндемики Алтае-Саянской горной системы.

Благодарности

Авторы рады выразить слова благодарности Д.Е. Ломакину (Тюмень) и Ю.Е. Михайлову (Екатеринбург) за предоставленные на обработку сборы с нагорья Сенгилен, а также В.П. Седельникову и Е.Г. Зибзееву (Новосибирск) за организацию экспедиции в труднодоступные районы хребта Обручева и О. Самбыла (Кызыл), А.Ю. Дудко (Тюмень) и И.И. Любечанскому (Новосибирск) за помощь в проведении и организации работ в Юго-Восточной Туве. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 04-04-48727 и гранта председателя

правительства республики Тыва — Гр-2 для поддержки молодых учёных 2004–2005 гг.

Литература

- Бей-Биенко Г.Я. 1959. Принцип смены стадий и проблема начальной дивергенции видов // Журнал общей биологии. Т.20. No.5. С.351–358.
- Самбыла Ч.Н., Дудко Р.Ю. 2004. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) горно-тундровых экосистем (Восточный Сангилен) // Убсу-Нурская котловина как индикатор биосферных процессов в Центральной Азии. Материалы VIII Международного Убсу-Нурского симпозиума 26–30 июля 2004, г. Кызыл. Кызыл. С.127–131.
- Средняя Сибирь. Природные условия и естественные ресурсы СССР. 1964. Герасимов И.П. (ред.). Москва: Наука. 480 с.
- Löbl I., Smetana A. (ed.) 2003. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol.1. Archostemata–Mухophaga–Adephaga. Stenstrup: Apollo Books Publ. 819 p.
- Obydov D. 1997. New taxa of the genus *Carabus* L. from south-eastern Tuva and Khakassia (Coleoptera, Carabidae) // Lambillionea. Vol.97. P.109–115.
- Shilenkov V.G. 1998. The carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) of the Republic of Tuva and their faunistic and ecological affinities // Russian Entomological Journal. Vol.7. Nos 1–2. P.15–30.