

## Жуки жужелицы (Coleoptera, Carabidae) горных степей Восточного Саяна

### The ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the steppes of the East Sayan mountains, Russia

Л.Ц. Хобракова  
L.T. Khobrakova

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой 6, Улан-Удэ 670047 Россия. E-mail: khobrakova77@mail.ru.

Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Sakhjanovoj str. 6, Ulan-Ude 670047 Russia.

**Ключевые слова:** жуки-жужелицы, горные степи, Восточный Саян.

**Key words:** ground beetles, mountain steppes, East Sayan Mountains.

**Резюме.** В результате исследований выделены две основные группы степных фаун жужелиц Восточного Саяна, приуроченные к котловинам и горным склонам убурам. Пространственное распределение степных фаун жужелиц в котловинах подчиняется высотно-поясному распределению, а на горных склонах формируются особые степные комплексы (убуры), распространение которых носит экспозиционный характер. В котловинах р. Ока преобладают степные виды, характерные для Забайкалья и Монголии (*Cicindela coerulea nitida*, *Poecilus fortipes*, *Amara hanhaica*, *Curtonotus fodinae*, *Harpalus heyrovskiyi*, *H. calceatus*, *H. tichonis*, *H. pusillus*, *H. amariformis*, *H. brevicornis* и *Cymindis binotata* и др.). На горных склонах наряду с дауро-монгольскими видами обитают горно-степные южносибирские виды (*Carabus spasskianus*, *Amara katajewi*, *Curtonotus tumidus tunkinensis*), которые в составе лесостепных комплексов могут подниматься в горную тайгу. Анализ фаунистических связей локалитетов выявил две высотные группы жужелиц убуров. В нижнем поясе лесостепи (1300–1400 м) отмечено наибольшее видовое разнообразие представителей рода *Harpalus* (11 видов). В верхнем поясе лесостепи (1500–1800 м) видовое разнообразие жужелиц увеличивается, при этом наибольшее видовое разнообразие отмечено среди родов *Harpalus* (9 видов), *Amara* (7 видов) и *Curtonotus* (4 видов). Горные фрагментированные степи Восточного Саяна считаются реликтами плейстоценовых степей дауро-монгольского типа, которые были широко распространены до крайнего северо-востока Азии. Современное формирование степных фаун жужелиц Окинского нагорья связано с историческими изменениями климата и ландшафтов в плейстоцене–голоцене, когда территория Восточного Саяна подвергалась полупокровному и горно-долинному оледенению. Вероятно, степные виды жужелиц проникли на Центрально-Саянское плато из Монголии по Хубсугульской и Мондинской межгорным котловинам. Возможно, в это же время на горных южных склонах сформировалась автохтонная степная фауна жужелиц, характерная для Южной Сибири.

**Abstract.** As a result of research confined to basins and mountain slopes, two main groups of steppe faunas of the ground beetles of the Eastern Sayan have been identified.

Their spatial distribution in the basins obeys the altitude-belt distribution, and on the mountain slopes special steppe complexes (uburs) are formed, the distribution of which has a local character. The basins of the river Oka are dominated by steppe species (e.g. *Cicindela coerulea nitida*, *Poecilus fortipes*, *Amara hanhaica*, *Curtonotus fodinae*, *Harpalus heyrovskiyi*, *H. calceatus*, *H. tichonis*, *H. pusillus*, *H. amariformis*, *H. brevicornis* and *Cymindis binotata*) characteristic of Transbaikalia and Mongolia. Mountainous steppe slopes are inhabited by mountain-steppe South Siberian species (*Carabus spasskianus*, *Amara katajewi* and *Curtonotus tumidus tunkinensis*), along with Dauro-Mongolian species, which can penetrate into the mountain taiga by the composition of forest-steppe complexes. Analysis of the faunistic relations of the localities revealed two high-altitude groups of ground beetles. In the lower belt of the forest-steppe (1300–1400 m) the largest species diversity (11) is in the genus *Harpalus* (11 species); in the upper belt (1500–1800 m), the species diversity increases, the largest diversities being in the genera *Harpalus* (9 spp.), *Amara* (7 spp.) and *Curtonotus* (4 spp.). The fragmented steppes in the mountains of the Eastern Sayan are considered relicts of the Pleistocene steppes of the Dauro-Mongolian type, which were widely distributed to the extreme north-east of Asia. The modern formation of steppe faunas of ground beetles of the Oka upland is associated with historical climate and landscape changes in the Pleistocene–Holocene, when the territory of the Eastern Sayan was subjected to semicircular and mountain-valley glaciations. Probably the steppe species of ground beetles penetrated to the Central Sayan plateau from Mongolia along the Khubsugul and Mondy inter-mountain hollows, and probably the autochthonous steppe fauna of ground beetles, characteristic of Southern Siberia, was formed at the same time on the mountainous southern slopes.

## Введение

Горные степи Восточного Саяна в основном приурочены к Окинскому плато (= Центрально-Саянскому нагорью). Здесь широко представлены различные типы степей, распространение которых носит островной характер в крупных долинах рек, а на горных склонах степи чаще всего представлены в виде

фрагментированных или изолированных участков, которые, благодаря климатическим инверсиям, могут подниматься выше базового степного пояса в горную лесостепь, горную тайгу и высокогорье [Malyshev, 1963, 1965]. Фрагментированные степи широко распространены в горах Южной Сибири (Алтай, Тува, Восточный Саян, Забайкалье) в виде пятен на склонах южных экспозиций (местные названия — солнцепёки, убуры, елаканы, маряны).

Все эти ландшафты считаются реликтами плейстоценовых степей дауро-монгольского типа, которые были широко распространены и доходили до крайнего северо-востока Азии [Sinitsyn, 1962]. В горных условиях Восточного Саяна фрагментация степей, вероятно, является результатом исторических событий третичного – четвертичного времени. Восточный Саян в третичном периоде имел облик холмистой равнины с небольшими горными группами высотой до 300–600 м [Obkruchev, 1946]. К концу периода в результате неоднократных поднятий территории, проявлений вулканизма, излияния базальтов и горного оледенения образовалось высоко поднятое Окинское плато (1600–2300 м), окружённое со всех сторон горными хребтами с максимальными высотами от 2600 до 3491 м н.у.м. [Atlas of the Republic Buryatia, 2004]. В итоге некогда обширный ареал ксерофитной степи оказался разорванным и приобрёл островной характер [Peshkova, 1972]. На юге Восточной Сибири экспансия степной растительности приходилась на периоды глобальных оледенений и стадийных похолоданий [Bezrukova, 2012]. В настоящее время в пределах Окинского плато участки степей хорошо выражены в долине р. Ока (1250–1350 м), особенно в её расширениях на отрезке от урочищ Хурга, Орлик, Сенцин Талан, Саяны, Монголжон, Жомболок, Сайлак до Хужира.

На горных склонах южной экспозиции формируются так называемые убуры — лесостепные комплексы в составе степного, лесостепного и лесного поясов, которые поднимаются до высоты 1800 м.

Видовой состав жужелиц Восточного Саяна изучен достаточно неплохо [Shilenkov et al., 1999; Khobrakova, 2000, 2006; Khobrakova, Sharova, 2004; Khobrakova et al., 2014]. Большой интерес вызывает фауна жужелиц реликтовых степей Восточного Саяна, которая сохранилась в изоляции от основного степного ареала. В настоящей статье представлены результаты исследований по фауне жужелиц различных степных ландшафтов Восточного Саяна и реконструкции возможных путей становления степной фауны жужелиц в регионе. В связи с этим поставлены следующие задачи: 1. Изучить таксономический и ареалогический состав жужелиц степей в различных ландшафтах (котловины, горные склоны) в высотно-поясном градиенте. 2. Выявить фаунистические связи между изученными степными локалитетами жужелиц Окинского плато и Китайских гольцов. 3. Провести реконструкцию проникновения и расселения степной фауны жужелиц на основе климатических изменений в плейстоцене – голоцене.

## Район, материал и методика исследований

Исследования проведены на 7 модельных участках в Восточном Саяне: на Окинском плато – Ухэрик (1280–1320 м), Монголжон (1350–1430 м), Хара-Хужир (1400–1450 м), Нурунди (1420–1430 м), Ехэ-Хэрэгтэ (1600–1800 м); в Китайских гольцах — Ильчир (1950 м), Китой (1950 м) (табл. 1, рис. 1). На каждом модельном участке было установлено по 20 почвен-

Таблица 1. Характеристика модельных участков в Восточном Саяне  
Table 1. Characteristics of model sites in the Eastern Sayan Mountains

№	Локальная фауна	Биотоп	Ландшафтная позиция	Высота, м н.у.м.	Время экспозиции ловушек	Кол-во, экз.
1	Ухэрик	Холоднополюнно-бесстебельнолапчатково-мятликово-ковыльная и разнотравно-оттянутомятликовая степи	Терраса в долине р. Ока	1280 – 1320	VI–IX.2005 г.	1898
2	Монголжон	Мятликово-разнотравная горная каменистая, мятликово-разнотравно-турчаниново-прострелово-тимьяновая, мятликово-гетеропалусовая холоднополюнная, разнотравно-мятликовая старая залежь, холоднополюнно-бесстебельнолапчатково-злаковая степи	Склон южной экспозиции в долине р. Ока	1350–1430	VI–IX.2005	2304
3	Хара-Хужир	Турчаниновопрострелово-оттянутомятликовая и разнотравно-мятликовая степи	Склон южной экспозиции в долине р. Ока	1450–1480	1–10.VII.2005	179
4	Нурунди	Ячменно-мятликово-полевичевый и полынно-иванчаево-разнотравный луга	Склон южной экспозиции в долине низовья р. Ехэ-Хэрэгтэ	1420–1430	V–IX.2000	338
5	Ехэ-Хэрэгтэ	Злаково-разнотравно-осоковая луговая, разнотравно-злаково-осоковая с участием спиреи средней, разнотравно-злаковая, злаково-разнотравная, разнотравно-пыльная с участием спиреи средней луговые степи	Склон южной экспозиции в долине верховья р. Ехэ-Хэрэгтэ	1600–1800	V–IX.2001	11275
6	Ильчир	Овсяницево-лишайниковая степь с зарослями рододендрона мелколистного и берёзки круглолистной	Терраса в долине оз. Ильчир	1950	VI.1998–1999	59
7	Китой	Разнотравно-овсяницева степь с участием курильского чая, караганы колючей и рододендрона мелколистного	Терраса в долине р. Китой	1950	VI.1998–1999	111

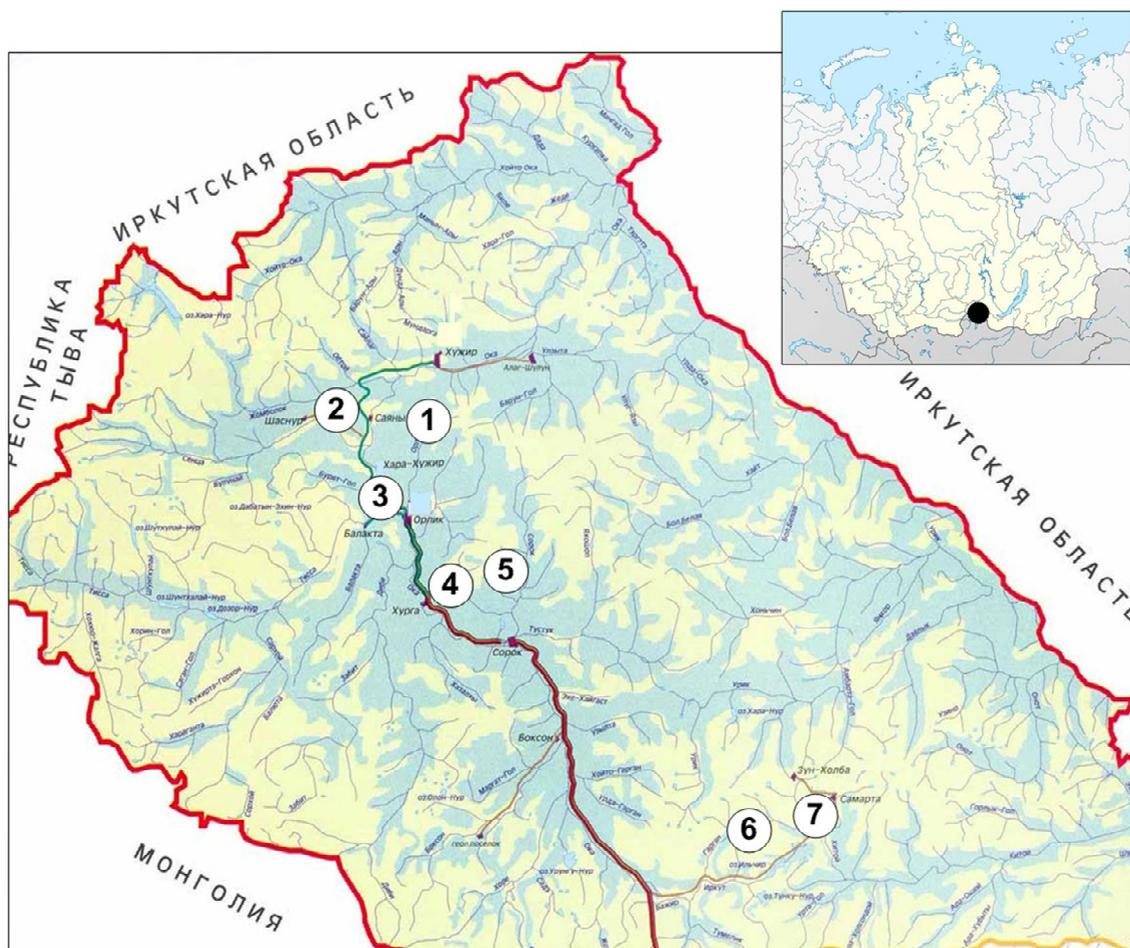


Рис. 1. Модельные участки в Восточном Саяне (Окинский район): 1 — Ухэрик, 2 — Монголжон, 3 — Хара-Хужир, 4 — Нурунди, 5 — Ехэ-Хэрэгтэ, 6 — Ильчир, 7 — Китой. Масштаб карты: в 1 см 10 км.

Fig. 1. Model sites in East Sayan Mountains (Oka district): 1 — Ukherik, 2 — Mongolzhon, 3 — Khara-Khuzhir, 4 — Nurundi, 5 — Ekhe-Kheregte, 6 — Il'chir, 7 — Kitoj. The scale of the map is 1 cm 10 km.

ных ловушек объёмом 200 мл и диаметром отверстия 75 мм, заполненные на 1/2 объёма 4 % раствором формальдегида. Выборку жуков делали один раз в декаду. За весь период исследования собрано 16164 экз. жужелиц. Расстояние между изученными участками составляет Ухэрик – Монголжон (5 км), Монголжон – Хара-Хужир (15 км), Хара-Хужир – Нурунди (40 км), Нурунди – Ехэ-Хэрэгтэ (5 км), Ехэ-Хэрэгтэ – Ильчир (100 км), Ильчир – Китой (5 км).

Для характеристики структуры доминирования видов в каждом локалитете используется следующая градация: супердоминанты > 25 % от общего обилия видов, доминанты > 10 %, субдоминанты > 5 %, редкие > 2 % и единичные.

При анализе фаунистических связей между локалитетами жужелиц Восточного Саяна был использован метод несимметричных отношений в виде ориентированных графов (графов включения), которые построены на основе матриц мер пересечения и включения [Syomkin, 1973; Andreev, 1980; Syomkin et

al., 2009]. Ориентированный граф построен при пороге  $\delta \geq 60\%$ , где связи описываются как наиболее сильные,  $\delta \geq 50\%$  — средние,  $\delta < 50\%$  — слабые (рис. 2). Такой метод используется в случае разновеликих списков видов растений или животных, где необходимо рассчитывать только меры включения. Меры включения и ориентированные графы нашли широкое использование при сравнительном анализе структурной организации растительного покрова и при сравнении населения животных и фаун. В случае если же списки растений или животных имеют более или менее одинаковую длину, используются индексы Симпсона, Шимкевича, Браун-Бланке и т.д., которые являются симметричными мерами сходства или квазисходства, различия или квазиразличия [Syomkin et al., 2009]. Все матрицы рассчитаны посредством программы Excel.

Схемы возможных путей проникновения и расселения жужелиц на Окинское плато построены на основе карты динамики плейстоценовых ледников

Восточного Саяна [Nemchinov et al., 1999]. Климатические изменения природной среды Восточного Саяна в плейстоцен – голоцене и их датировки приведены по следующим источникам [Nemchinov et al., 1999; Stratigraphical scheme Europe and Siberia, 1999; Borisov et al., 2014].

## Результаты и обсуждение

### Степные локалитеты жуужелиц Восточного Саяна

**Таксономический анализ.** Фауна жуужелиц фрагментированных степей включает 64 вида из 16 родов (табл. 2). Основу степной фауны жуужелиц составляют 4 рода: *Poecilus* (47%), *Curtonotus* (23%), *Harpalus* (18%), *Cymindis* (6%), на их долю в совокупности приходится 94% всех отмеченных видов. Наибольшее видовое разнообразие жуужелиц отмечено в двух родах: *Harpalus* — 16 видов и *Amara* — 14 видов. Представители этих родов характерны для аридных и семиаридных районов. По мере уменьшения разнообразия жуужелиц представлены следующие роды: *Pterostichus* (7 видов), *Curtonotus* (6 видов), *Carabus* (5 видов), *Bembidion*, *Cymindis* (по 3 вида). Остальные 9 родов представлены по 1 виду.

Во фрагментированных степях, расположенных от степного пояса до высокогорий (1250–2000 м),

отмечены представители родов *Carabus*, *Amara*, *Curtonotus*, *Harpalus*, *Cymindis*. В пределах высот от 1280 до 1450 м обитают степные представители родов *Cicindela*, *Calosoma*, *Syntomus*, *Poecilus*. Последний поднимается до 1800 м. В высокогорье, на высоте 1950–2000 м отмечены представители родов *Nebria*, *Notiophilus*, *Dyschiriodes*, *Miscodera*.

**Ареалогический анализ.** Восточный Саян находится на стыке взаимовлияний двух природных регионов — таёжной Сибири и безлесной аридной Центральной Азии. Анализ направлен на выявление ареалогической структуры локальных фаун жуужелиц изолированных горных степей, которые занимают небольшие площади в горах и приурочены к долинам крупных рек и склонам южных экспозиций.

Группа трансглоарктов (11 видов) присутствует во всех локальных фаунах жуужелиц, но максимальное разнообразие отмечено только в высокогорном локалитете Кито́й. В основном, это горно-тундровые (*Notiophilus aquaticus*, *Dyschiriodes globosus*, *Miscodera arctica*, *Bembidion dauricum*, *Amara lunicollis*, *A. quenseli*, *Curtonotus torridus*, *Harpalus nigritarsis*), горно-лесные (*Pterostichus brevicornis*) и лесные (*Curtonotus hyperboreus*) виды.

Группа транспалеарктов (5 видов) также представлена во всех локальных фаунах жуужелиц. Эта группа видов состоит из степных (*Agonum gracilipes*,

Таблица 2. Жуужелицы (видовой состав, ареалогическая характеристика, численность) в степных локалитетах Восточного Саяна

Table 2. Species composition, arealological characteristics, abundance of ground beetles in the steppe localities of the Eastern Sayan

Вид	АГ	БГ	Ухэрик	Монгол-жон	Хара-Хужир	Нурунди	Ехэ-Хэрэгтэ	Ильчир	Кито́й
<i>Cicindela coerulea nitida</i> Lichtenstein, 1796	ВП	СТ	79	165	1				
<i>Nebria catenulata</i> Fischer von Waldheim, 1820	ВП	ПБ					1		
<i>N. rufescens</i> (Strøm, 1768)	ТГ	ПБ							2
<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	ТГ	ГТ							2
<i>Calosoma denticolle</i> Gebler, 1833	ЗП	СТ	7						
<i>Carabus spasskianus</i> Fischer von Waldheim, 1823	ГЭ	СТ					94		
<i>C. odoratus melleus</i> Lapouge, 1909	ВП	ГТ			1			15	10
<i>C. canaliculatus</i> Adams, 1812	ВП	Л			1	10	97	13	
<i>C. loschnikovi</i> Fischer von Waldheim, 1823	ЦП	ГЛ				2	4		7
<i>C. ermaki</i> Lutshnik, 1924	ЦП	ГЛ					1		
<i>Dyschiriodes globosus</i> (Herbst, 1784)	ТГ	ГТ							2
<i>Miscodera arctica</i> (Paykull, 1798)	ТГ	ГТ							2
<i>Bembidion elevatum</i> (Motschulsky, 1844)	ВП	ГТ							6
<i>B. infuscatum</i> Dejean, 1831	ВП	СТ		1					
<i>B. dauricum</i> (Motschulsky, 1844)	ТГ	ГТ							3
<i>Poecilus fortipes</i> (Chaudoir, 1850)	ВП	ЛГ-СТ	989	526	63	75	5915		
<i>Pterostichus mirus</i> (Tschitschérine, 1894)	ЦП	ЛГ				1			
<i>P. brevicornis</i> (Kirby, 1837)	ТГ	ГЛ					1		
<i>P. fulvescens</i> (Motschulsky, 1844)	М	ГЛ					1		
<i>P. gibbicollis</i> (Motschulsky, 1844)	ВП	ГЛ					7		
<i>P. dilutipes</i> (Motschulsky, 1844)	ЦП	ГЛ				24	1	27	36
<i>P. subaeneus</i> Chaudoir, 1850	ГЭ	ГЛ					1		
<i>P. montanus</i> (Motschulsky, 1844)	ВП	ГЛ				10	3		

Таблица 2. (продолжение)  
Table 2. (continuation)

Вид	АГ	БГ	Ухэрик	Монгол- жон	Хара- Хужир	Нурунди	Ехэ- Хэрэгтэ	Ильчир	Китой
<i>Agonum gracilipes</i> (Duftschmid, 1812)	ТП	СТ		3			11		
<i>Amara aeneola</i> Poppius, 1906	ВП	СТ		1					
<i>A. biarticulata</i> Motschulsky, 1844	ЦП	СТ				9			
<i>A. kingdonoides</i> Hieke, 2002	ВП	ЛГ- СТ				1	3		
<i>A. anxia</i> Tschitscherin, 1898	ЦП	ЛГ- СТ				1	32		
<i>A. eurynota</i> (Panzer, 1796)	ЗП	ЛГ					1		
<i>A. lunicollis</i> Schiødte, 1837	ТГ	ГТ							3
<i>A. katajewi</i> Hieke, 2000	ЦП	СТ				113	1		
<i>A. hanhaica</i> Tschitscherin, 1894	ЦП	СТ		4			1		
<i>A. rupicola</i> (C. Zimmermann, 1832)	ЦП	СТ				3	2		
<i>A. saginata vilis</i> Tschitscherin, 1894	ЦП	ЛГ- СТ				1	80		
<i>A. municipalis</i> (Duftschmid, 1812)	ЗП	ГТ							3
<i>A. minuta</i> (Motschulsky, 1844)	ВП	ГТ							3
<i>A. quenseli quenseli</i> (Schönherr, 1806)	ТГ	ГТ						1	
<i>A. infuscata</i> (Putzeys, 1866)	ВП	ЛГ			2	35	4		
<i>Curtonotus dauricus</i> (Motschulsky, 1844)	ЦП	ЛГ- СТ				3			3
<i>C. fodinae</i> (Mannerheim, 1825)	ВП	СТ	93	121	3	24	2602		
<i>C. harpaloides</i> (Dejean, 1828)	ВП	ЛГ- СТ					1		
<i>C. hyperboreus</i> (Dejean, 1831)	ТГ	Л		1		7			
<i>C. torridus</i> (Panzer, 1796)	ТГ	ГТ	3	4		1	1	1	
<i>C. tumidus tunkinensis</i> Hieke, 1990	ВП	СТ					798		
<i>Harpalus calceatus</i> (Duftschmid, 1812)	ТП	СТ	2	1					
<i>H. major</i> Motschulsky, 1850	ВП	ЛГ- СТ				2	134		
<i>H. pusillus</i> Motschulsky, 1850	ЦП	СТ	1	44			12		
<i>H. amariformis</i> Motschulsky, 1844	ЦП	СТ	54	538	13		108		
<i>H. tichonis</i> Jacobson, 1907	ВП	СТ	1	8					
<i>H. brevis</i> Motschulsky, 1844	ЦП	СТ				2	7		
<i>H. brevicornis</i> Germar, 1824	ВП	СТ	7	35	3	1	24		
<i>H. torridoides</i> Reitter, 1900	ВП	ГЛ		2		4	1		1
<i>H. xanthopus</i> (Hemminger et Harold, 1868)	ТП	ГТ						2	1
<i>H. nigratarsis</i> C.R. Sahlberg, 1827	ТГ	ГТ							9
<i>H. rufiscapus</i> (Gebler, 1833)	ТП	СТ		48	1		9		
<i>H. vittatus</i> Gebler, 1833	ВП	СТ		16	15	5	35		
<i>H. aequicollis</i> Motschulsky, 1844	ЦП	ЛГ- СТ		5		4	1256		
<i>H. heyrovskyi</i> Jedlička, 1928	ЦП	СТ	4	7	7				
<i>H. lumbaris</i> (Mannerheim, 1825)	ЦП	СТ	266						
<i>H. erosus</i> (Mannerheim, 1825)	ЦП	СТ	2	273					
<i>Syntomus mongolicus</i> (Motschulsky, 1844)	ЦП	СТ		10					
<i>Cymindis collaris</i> Motschulsky, 1844	ВП	ЛГ- СТ					25		2
<i>C. binotata</i> Fischer von Waldheim, 1820	ТП	СТ	389	491	69				
<i>C. vaporariorum</i> (Linnaeus, 1758)	ТП	ГЛ	1				1		14
<i>Итого</i>			1898	2304	179	338	11275	59	109

Примечания: АГ — ареалогические группы: ТГ — трансглоарктическая, ТП — транспалеарктическая, ЗП — западнопалеарктическая, ЦП — центральнопалеарктическая, ВП — восточнопалеарктическая, ГЭ — горные эндемики, М — малоизвестный ареал. БГ — биотопические группы: ГТ — горно-тундровая, ГЛ — горно-лесная, Л — лесная, ЛГ — луговая, ЛГ-СТ — лугово-степная, СТ — степная, ПБ — прибрежная.

Notes: AG — Arealogical groups: TG — transglarctic; TP — West Palearctic; CP — Central Palearctic; EP — East Palearctic; ME — mountain endemics; M — a little-known area. BG — biotope groups: MT — mountain tundra, MF — mountain forest, F — forest, M — meadow, M-ST — meadow-steppe, ST — steppe, C — coastal.

*Harpalus calceatus*, *H. rufiscapus*, *Cymindis binotata*), горно-лесных (*Cym. vaporariorum*) и горно-тундровых (*H. xanthopus*) видов.

Западнопалеарктическая группа малочисленна (3 вида) и присутствует только в трёх локалитетах: Ухэрик (степная *Calosoma denticolle*), Ехэ-Хэрэгтэ (луговая *Amara eurynota*) и Китой (горно-тундровая *A. municipalis*).

Центральнопалеарктическая группа (19 видов) представлена во всех локалитетах, но наибольшего разнообразия достигает в локалитете Ехэ-Хэрэгтэ. Большинство видов являются степными (*Amara anxia*, *A. katajewi*, *A. rupicola*, *A. hanhaica*, *Harpalus pusillus*, *H. amariformis*, *H. brevis*, *H. heyrovskyi*, *H. lumbaris*, *H. erosus*, *Syntomus mongolicus*) и лугово-степными видами (*A. saginata vilis*, *Curtonotus dauricus*, *H. aequicollis*), но есть и горно-лесные виды (*Carabus loschnikovi*, *C. ermaki*, *Pterostichus dilutipes*).

Восточнопалеарктическая группа (22 вида) наиболее богатая, также присутствует во всех локалитетах, а наиболее многочисленна в локалитете Ехэ-Хэрэгтэ. Основу этой группы составляют преимущественно степные (*Cicindela coerulea nitida*, *Amara aeneola*, *Curtonotus fodinae*, *C. tumidus tunkinensis*, *C. harpaloides*, *Harpalus vittatus*, *H. tichonis*, *H. brevicornis*), лугово-степные (*Poecilus fortipes*, *A. kingdonoides*, *H. major*, *Cymindis collaris*), луговые (*A. infuscata*), горно-лесные (*H. torridoides*) и горно-тундровые (*A. minuta*) виды.

Также присутствуют горно-тундровые (*Carabus odoratus melleus*), горно-лесные (*Pterostichus*

*montanus*, *P. gibbicollis*) и лесные (*C. canaliculatus*) виды, которые часто заходят на края и опушки степных пятен. Нередко, в тех случаях, когда горные склоны примыкают к поймам и террасам рек, на края изолированных степей проникают прибрежные виды жукелиц, например, *Nebria catenulata*.

Группа южносибирских горных эндемиков (2 вида) обнаружена только в локалитете Ехэ-Хэрэгтэ. Здесь нередок степной *Carabus spasskianus*, а на краях степных пятен заходит таёжный *Pterostichus subaeneus*.

Из видов с малоизвестными ареалами (1 вид) — *Pterostichus fulvescens* также попадает в ловушки на границе горной степи и горной тайги.

**Фаунистические связи между локалитетами.** На основе анализа фаунистических связей между локалитетами выявлены сходства и различия по видовому составу, структуре и генезису фауны жукелиц (рис. 2).

На основе списка жукелиц степей Восточного Саяна получена матрица абсолютных мер сходства (матрица мер пересечения) для 7 локальных фаун (табл. 3). По матрице мер пересечения рассчитана матрица мер включения (табл. 4), и на её основе построен граф отношения включения при пороге  $\delta \geq 60\%$  (рис. 2).

Степная фауна жукелиц чётко разделилась на две группы локалитетов, приуроченных к Окинскому плато и Китойским гольцам.

Среди степных локалитетов Окинского плато выделяются две группы: одна приурочена к котловин-

Таблица 3. Матрица пересечений списков видов жукелиц степных локалитетов Восточного Саяна  
Table 3. Matrix of intersections of lists of species of ground beetles in steppe localities of the Eastern Sayan

№	1	2	3	4	5	6	7
1	<b>15</b>	12	7	4	7	1	1
2		<b>22</b>	9	8	12	1	1
3			<b>12</b>	6	8	2	1
4				<b>23</b>	18	3	4
5					<b>36</b>	3	5
6						<b>6</b>	3
7							<b>18</b>

Примечания: 1 — Ухэрик, 2 — Монголжон, 3 — Хара-Хужир, 4 — Нурунди, 5 — Ехэ-Хэрэгтэ, 6 — Ильчир, 7 — Китой.  
Notes: 1 — Ukherik, 2 — Mongolzhon, 3 — Khara-Khuzhir, 4 — Nurundi, 5 — Ekhe-Kheregte, 6 — Il'chir, 7 — Kitoy.

Таблица 4. Матрица мер включения (в %) для степных локалитетов жукелиц Восточного Саяна, рассчитанная на основе матрицы пересечений  
Table 4. Matrix of inclusion measures (%) for the steppe localities of ground beetles of the Eastern Sayan, calculated on the basis of the intersection matrix

	1	2	3	4	5	6	7
1	<b>100</b>	80	47	27	47	7	7
2	55	<b>100</b>	41	36	55	5	1
3	58	75	<b>100</b>	50	67	17	8
4	17	35	26	<b>100</b>	78	13	17
5	19	33	22	50	<b>100</b>	8	14
6	17	17	33	50	50	<b>100</b>	50
7	6	1	6	22	28	19	<b>100</b>

но-предгорным ландшафтам, а вторая к горным склонам южной экспозиции (убуры).

Жужелицы котловинно-предгорных ландшафтов, локалитеты Ухэрик (1280–1320 м) и Монголжон (1280–1400 м), объединились на уровне сходства 80 %. Для них характерны общие степные виды, распространённые в Забайкалье и Монголии (*C. coerulea nitida*, *H. heyrovskyi*, *H. calceatus*, *H. tichonis*, *C. binotata*). В структуре доминирования преобладают лугово-степной *P. fortipes*, степной *C. binotata*, а в качестве третьего доминанта обычно присутствует степные *H. lumbaris* или *H. amariformis*. Для локалитета Ухэрик отмечено 15 видов жужелиц из 6 родов, из них самые характерные степные виды *C. denticolle*, *H. lumbaris*, *H. erosus* и др. В локалитете Монголжон видовое разнообразие жужелиц увеличивается до 22 видов из 9 родов [Khobrakova, 2006]. Для этого локалитета характерны степные (*S. mongolicus*, *H. rufiscapus*, *H. vittatus*, *Agonum gracilipes*, *A. aeneola*) и лугово-степные (*H. aequicollis*) виды.

Локалитет Хара-Хужир является промежуточным между локалитетами Монголжон и Ехэ-Хэрэгтэ.

С увеличением высоты долинные степи вытесняются на южные склоны гор, формируя, так называемые убуры — фрагментированные горные степи на выпуклых склонах южной экспозиции. Степные и лугово-степные жужелицы распространены по убурам в долине притоков р. Ока (например, долина левого притока Ехэ-Хэрэгтэ).

Здесь, в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ различаются два комплекса жужелиц убуров, отличающихся по высоте расположения и видовому составу жуков: в низовье реки (Нурунди) и в её верховье (Ехэ-Хэрэгтэ). Между этими локалитетами выявлены сильные фаунистические связи на уровне 78 %.

Фауна жужелиц убуров, в целом, состоит из лугово-степных и степных видов Южной Сибири и обогащается степными дауро-монгольскими видами из нижнего степного пояса.

В убуре лесостепного пояса (Нурунди) характерно преобладание лугово-степных видов рода *Amara* (7 видов, 49 %), что объясняется развитием горно-луговой растительности. Видовой состав жужелиц включает 23 вида из 6 родов. Структура доминирования выглядит следующим образом: доминанты — степной *A. katajewi* (34 %), лугово-степной *P. fortipes* (23 %) и луговой *A. infuscata* (11 %), субдоминанты — горно-лесной *P. dilutipes* и степной *C. fodinae* (по 8 %) [Khobrakova, Sharova, 2004]. Также здесь отмечены степные (*A. biarticulata*, *A. rupicola*, *H. vittatus*, *H. brevis*), лугово-степные (*A. anxia*, *A. saginata*, *A. kingdonoides*, *C. dauricus*, *H. aequicollis*, *H. major*), луговые (*P. mirus*), лесные (*C. canaliculatus*, *C. hyperboreus*), горнолесные (*C. loschnikovi*, *P. montanus*, *H. torridoides*) и горно-тундровые (*C. torridus*) виды.

Наиболее оригинальная фауна жужелиц формируется на убурах горно-таёжного пояса (Ехэ-Хэрэгтэ). Здесь отмечено высокое видовое разнообразие жужелиц (36 видов из 9 родов), что объясняется состава

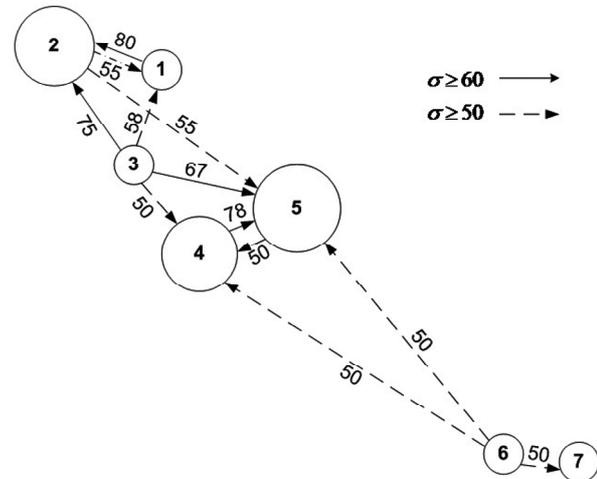


Рис. 2. Ориентированный граф сходства горностепных локальных фаун жужелиц Восточного Саяна: 1 — Ухэрик, 2 — Монголжон, 3 — Хара-Хужир, 4 — Нурунди, 5 — Ехэ-Хэрэгтэ, 6 — Ильчир, 7 — Китој.

Fig. 2. Oriented graph of similarity of mountain-steppe local faunas of ground beetles of the Eastern Sayan: 1 — Ukherik, 2 — Mongolzhon, 3 — Khara-Khuzhir, 4 — Nurundi, 5 — Ekhe-Kheregte, 6 — Il'chir, 7 — Kitoj.

вом жужелиц различного происхождения. В этих условиях обитают степные виды жужелиц не только дауро-монгольского происхождения, но также южно-сибирского и восточно-саянского (*C. spasskianus*, *C. tumidus tunkinensis*). В структуре доминантов преобладает лугово-степной *P. fortipes* (53 %), численность которого достигает своего максимума только в этом локалитете. Также в числе доминантов преобладают степной *C. fodinae* (23 %), лугово-степной *H. aequicollis* (12 %). Среди субдоминантов отмечен степной *C. tumidus tunkinensis* (7 %). В убуре отмечены такие степные виды, как *A. rupicola*, *H. brevis*, лугово-степные *A. anxia*, *A. saginata*, *C. harpaloides*, *H. major*, *C. collaris* и луговые *A. eurynota*.

Горно-таёжное обрамление убуров в долине реки также сказывается на составе фауны. На края фрагментированных степных пятен заходит немало лесных (*C. canaliculatus*), горно-лесных (*C. loschnikovi*, *C. ermaki*, *P. brevicornis*, *P. fulvescens*, *P. gibbicollis*, *P. dilutipes*, *P. subaeneus*, *P. montanus*), прибрежных (*N. catenulata*) видов.

В целом, в степной фауне жужелиц Окинского плато преобладают лугово-степные (*P. fortipes*) и степные (*A. hanhaica*, *C. fodinae*, *H. pusillus*, *H. amariformis*, *H. brevicornis*) виды. При этом во всех степях *P. fortipes* является супердоминантом.

Таким образом, наши данные по Окинскому плато подтверждают выделение двух основных групп степных фаун жужелиц — долинных равнин и горных склонов (= убуров), что в целом характерно для гор Южной Сибири и это показано для Юго-Восточного Алтая, Хамар-Дабана и Забайкалья [Mordkovich, 1969; Mordkovich, Shilenkov, 1977].

В условиях средней тайги Хамар-Дабана фауна жужелиц убуров несхожа с фауной жужелиц рав-

нинных степей в долине р. Темник, имеющих связь с горными массивами [Mordkovich, Shilenkov, 1977]. Так, в горно-склоновых степях обитают более гумидные виды *P. fortipes*, *D. globosus*, *C. kruberi*, а степи подгорных равнин предпочитают виды более аридных ландшафтов *P. gebleri*, *H. anxius*, *C. fodinae*. Также наши исследования подтверждают, что пространственное распределение горных степных фаун жужелиц в котловинах подчиняется высотно-поясному распределению, а на горных склонах убурах формируется специфичная горно-степная фауна жужелиц, распространение которых носит экспозиционный характер.

Связи между высокогорными локалитетами Китойских гольцов средние ( $\delta \geq 50\%$ ), несмотря на их территориальную близость и сходную высоту над уровнем моря. Это связано с ландшафтными особенностями их расположения. Небольшие степные участки локалитета Ильчир ограничены заболоченной тундрой на границе верхнего пояса горной тайги и горных тундр (1950–2000 м) и поэтому видовой состав жужелиц довольно беден, в то время как в долине верховья р. Китой степные участки более широко распространены на речных террасах. Фауна жужелиц двух высокогорных локалитетов различается по структуре доминирования: в локалитете Ильчир преобладают *P. dilutipes*, *C. odoratus melleus* и *C. canaliculatus*, а в локалитете Китой — *P. dilutipes* и *C. vaporariorum*. Также различие отмечено среди субдоминантов и редких видов. Так, на небольших степных участках, приуроченных к южным террасам высокогорного оз. Ильчир (верховье р. Иркут) распространены горно-тундровые виды *A. quenseli* и *C. torridus*.

В локалитете Китой, фауна жужелиц богаче, здесь также на небольших степных участках обитают горно-тундровые (*H. nigritarsis*, *M. arctica*, *A. lunicollis*, *A. municipalis*, *A. minuta*, *H. xanthopus*), горно-лесные (*Curt. dauricus*, *H. torridoides*) и лугово-степные (*Cym. collaris*) виды [Khobrakova, 2000].

#### Возможные пути становления степной фауны жужелиц в Восточном Саяне

Степные виды жужелиц широко распространены в межгорных котловинах и поднимаются до высокогорий по горным склонам, присутствуют на высоких нагорьях и водоразделах Окинского плато. Такое разнообразие степных комплексов жужелиц связано с историческими изменениями климата и ландшафтов

Восточного Саяна в плейстоцен – голоценовое время.

В плейстоцене изменение природной среды Восточного Саяна, также как и всей Восточной Сибири, ознаменовалось общим усилением похолодания и аридизации климата. В этот период территория Восточного Саяна подверглась плейстоценовым оледенениям (табл. 5) [Nemchinov et al., 1999]. Вероятно, последние периоды оледенений, как тазовское, зырянское и сартанское, оказали существенное влияние на формирование биоты Восточного Саяна.

Среднеплейстоценовое оледенение было довольно длительным, и в условиях сухого и холодного климата были широко развиты перигляциальные тундростепи с последовательной деградацией лесов. В период тазовского похолодания, оледенением был охвачен только северный макросклон г. Мунку-Сардык в пределах верховья р. Хоре, с которого сползал ледник длиной 25–30 км с максимальной толщиной 350 м (рис. 3А). В этот период среднего плейстоцена, когда на территории Восточной Сибири господствовала тундростепь, на территорию Восточного Саяна по долинам левых притоков р. Ангара (Ока, Большая Белая, Китой, Иркут с их низовий), вероятно, проникли альпийские и тундровые виды жужелиц. В современной фауне жужелиц высокогорий региона значительный процент составляют виды общих северных и альпийских видовых групп [Anishchenko, 2010]. Последующее потепление климата привело к разрывам ареалов у видов (аркто-альпийские дизъюнкции), которые в настоящее время в высокогорье Восточного Саяна сохранились в виде изолятов (*Carabus truncaticollis*, *Diacheila polita*, *Bembidion dauricum*, *Amara glacialis*, *Curtonotus alpinus*, *C. torridus*, *Elaphrus lapponicus*, *Pterostichus vermiculosus*).

К началу позднего плейстоцена продолжились вертикальные тектонические движения в совокупности с интенсивной эрозией и формированием речных долин, основная часть которых служила в качестве транзитных путей для поздних ледниковых долин.

Зырянское оледенение было максимальным полупокровным, которое охватывало почти всю территорию Восточного Саяна, кроме некоторых участков на Окинском плато со стороны правобережья р. Ока (рис. 3Б). Окинский ледник был одним из значительных в регионе (несколько сотен квадратных км). Он сформировался на северном макросклоне г. Мунку-Сардык и спускался по верховью р. Ока и её притокам Жохой, Хоре и Боксон. В районе верховья р. Ока толщина ледника составляла 240 м, в устье

Рис. 3. Возможные пути проникновения и расселения жужелиц на Окинское плато в разные периоды оледенений. А — среднеплейстоценовое, Б — зырянское, В — сартанское. Обозначения: 1 — оледенение, 2 — направления движения ледников, 3 — границы полупокровного оледенения, 4 — границы горно-долинных оледенений, 5 — излияния базальтовых лав в долинах рек Жомболок–Ока, 6 — государственная граница между Российской Федерацией и Монголией, 7 — направления проникновения и расселения жужелиц.

Fig. 3. Possible ways of penetration and settling of ground beetles on the Oka highland in different periods of glaciations. А — Middle Pleistocene, Б — maximum Zyrian, В — Sartan. The legend: 1 — glaciation, 2 — directions of glacier movement, 3 — the boundaries of the semi-glacial glaciation, 4 — the boundaries of mountain-valley glaciations, 5 — outflows of basaltic lavas in valleys of Zhombolok–Oka, 6 — state border between Russian Federation and Mongolia, 7 — directions of penetration and spreading of ground beetles.

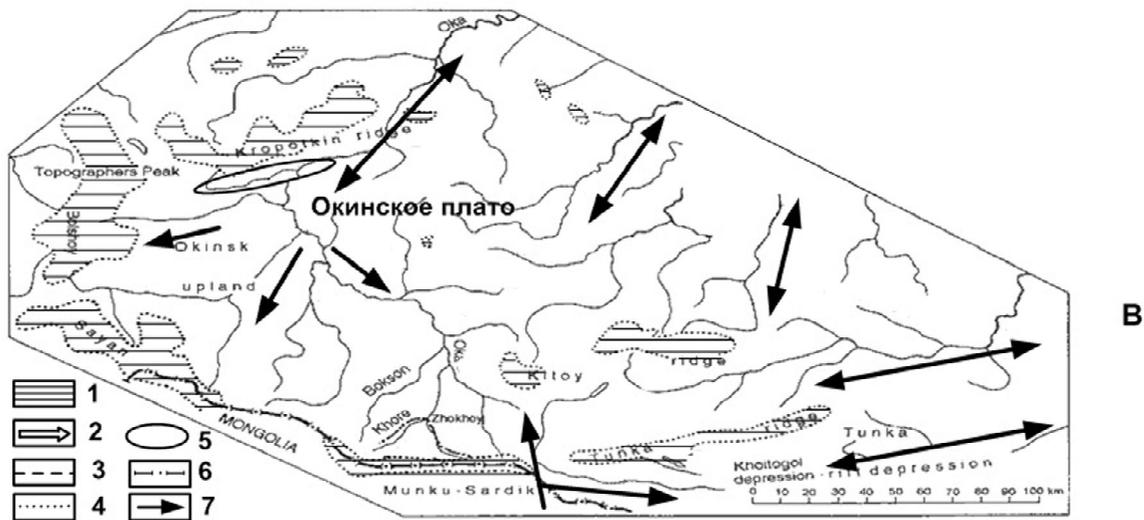
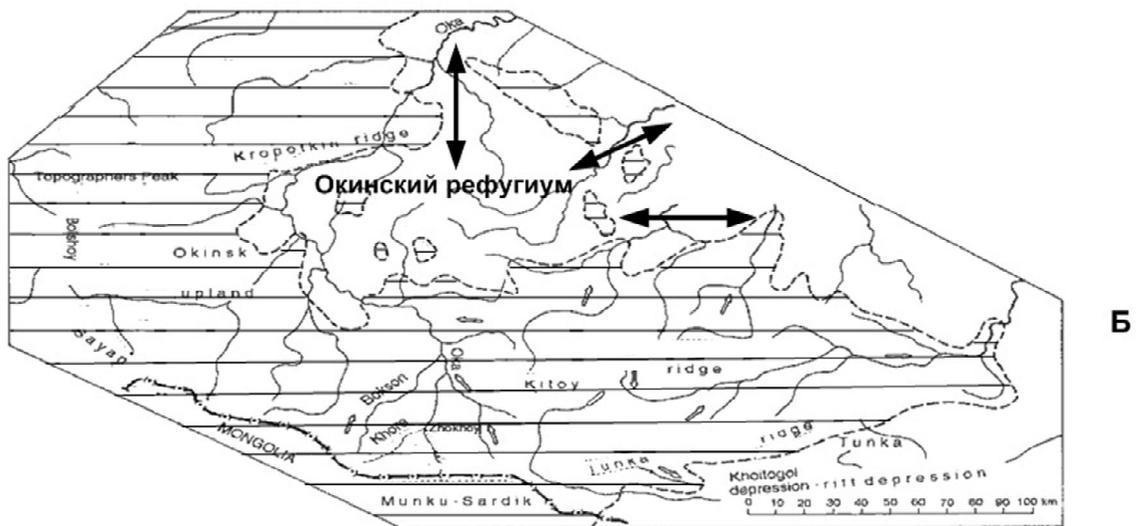
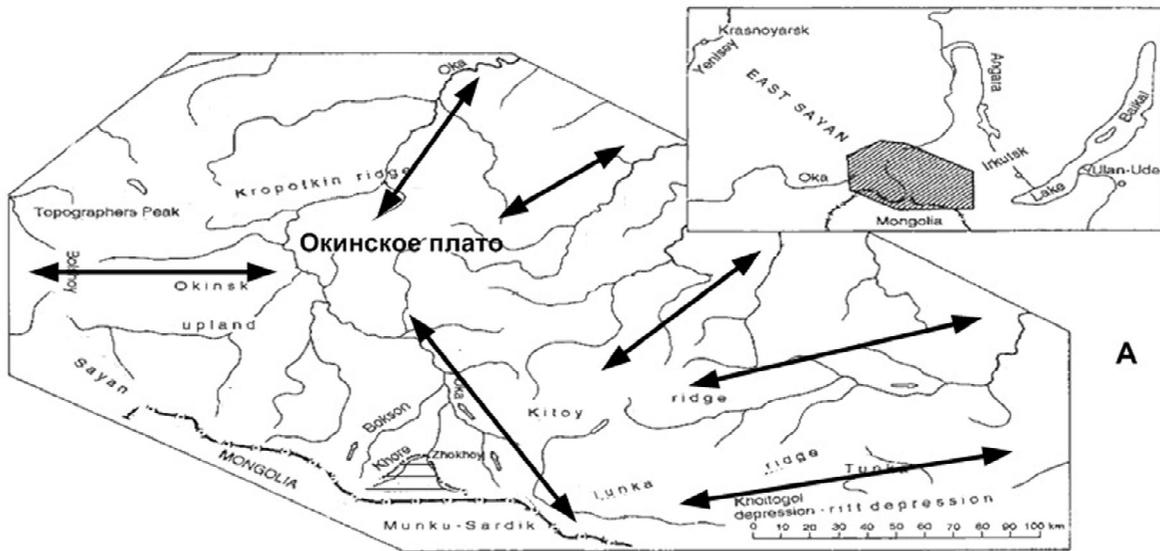


Таблица 5. Климатические изменения природной среды Восточного Саяна в плейстоцене—голоцене  
Table 5. Climatic changes in the natural environment of the Eastern Sayan in the Pleistocene—Holocene

Стратиграфическая шкала	Стадии	Кислородная изотопная стадия	Возраст, тыс. лет назад	Климат	Ледники	Растительность
Голоцен	Голоценовый	1	11,7–н.в.	Тёплый	Два десятка ледников, унаследованных от Сартанского оледенения, на хребтах Большого Саяна и Мунку-Сардык (2800 м на северном склоне, 3170 м на южном склоне); Пика Топографов (на северном склоне)	Хвойные леса с доминированием <i>Pinus sylvestris</i> , <i>P. sibirica</i> , <i>Picea</i> , <i>Alnaster</i> , <i>Salix</i> , <i>Polypodiaceae</i> , широколиственные деревья, как дуб, лещина, ольха
Поздний плейстоцен	Сартанский	2	29–11,7	Холодный и сухой	Горно-долинное оледенение. Ледники на северных склонах Большого Саяна, Мунку-Сардык длиной 3–8 км	Перигляциальные степи.
	Каргинский	3	57–29	Тёплый	Ледники полностью деградировали за исключением изолированных фирнов и ледников в лощинах в высоких горных массивах	Кустарники и деревья (70 %), доминировали <i>Pinus sylvestris</i> , <i>P. sibirica</i> , <i>Abies</i> , <i>Picea</i> , <i>Tsuga</i> , были отмечены лиственные деревья: дуб, вяз, лещина, ольха и кустарники: ива, ольховник
	Зырянский	4	71–57	Холодный и сухой	Покровное оледенение (хр. Кропоткина, Мунку-Сардык, Большой Саян, Китойские и Тункинские гольцы). Окинское нагорье в орографической тени, только г. Сахир-Шулута	Перигляциальные степи
	Казанцевский	5	126–71	Влажный и тёплый		Хвойные леса с участием сосны сибирской, ели и в меньшей мере тсуги, берёзы, лиственницы, ивы и ольхи
Средний плейстоцен	Тазовский	6	191	Холодный и влажный	Мунку-Сардык	Деградации лесов и расширение тундровой растительности
	Ширтинский	7	243	Влажный умеренный		Сосново-берёзовые леса с елью, ольхой, ивой, но уже без широколиственных видов
	Самаровский	8	301	Холодный и влажный	Мунку-Сардык	Замкнутые берёзово-сосновые леса на открытых лугово-степных территориях
	Тобольский	9	334	Сухой и тёплый		Берёзово-сосновые леса с елью, ольховником. Открытые лесостепные участки с участием широколиственных деревьев: вяза, дуба, ореха, тсуги

Таблица составлена по: [Nemchinov et al., 1999; Stratigraphical scheme Europe and Siberia, 1999; Borisov et al., 2014].  
The table is made by: [Nemchinov et al., 1999; Stratigraphical scheme Europe and Siberia, 1999; Borisov et al., 2014].

р. Жохой достигала 400 м, а в устье р. Хоре превышала 500 м. Самый большой Тиссинский ледник (площадь 1300 м<sup>2</sup>, толщина льда 700 м) брал начало на пике Топографов и спускался вниз по долине р. Ока на 80 км вниз. В Китойских гольцах, расположенных во внутренней зоне региона, горное оледенение встречалось несколько ограниченного масштаба. Снеговая линия была высотой 2400 м с максимальной толщиной льда 400 м.

Свободной ото льда оказалась только центральная часть Окинского плато. Этот участок мы считаем Центрально-Саянским или Окинским рефугиумом, в котором частично сохранилась местная фауна. Вероятно, в период зырянского оледенения в Вос-

точном Саяне была полностью уничтожена коренная третичная фауна жужелиц, в том числе и неморальная (и не только в горах Сибири, но и на равнинных территориях) [Anishchenko, 2010]. В фауне жужелиц Центрально-Саянского нагорья отсутствуют некоторые высокогорные виды (*Leistus frater* и др.) известные из Тункинских гольцов. Такое же отсутствие отмечено и во флоре этого региона [Malyshev, 1965]. Вероятно, это связано с характером плейстоценового похолодания, когда в горах Южной Сибири существовали огромные ледниковые поля, охватывающие территорию между водоразделами рек Ии и Додута и Северо-Восточной Тувой [Obrychev, 1953]. Скорее всего, по этой причине

неизвестны локальные эндемичные виды жужелиц для Восточного Саяна. Остатки третичной фауны в настоящее время сохранились только на хр. Хамар-Дабан (*Carabus smaragdinus*, *Masuzoa baicalensis*) [Shilenkov, Anishchenko, 2008; Khobrakova et al., 2014].

Предполагаемый Окинский рефугиум, судя по карте полупокровного оледенения, охватывал, в основном, только её правобережную часть от урочищ Хурга – Орлик – Саяны – Хужир до ущелья Хармышлейша, где в наше время широко распространена листовенничная лесостепь [Malyshev, 1963]. Настоящие степи распространены в долине р. Ока в урочищах Сенцын-Тала, Монголжон и по левобережью от устья р. Обгой до пос. Хужир. Степная растительность при подъёме в горы сменяется горными лугами. Если степные участки присутствуют в подгольцовом поясе, то они чаще всего являются реликтами ксеротермического климата в конце ледникового периода или непосредственно после него [Malyshev, 1965]. Такие участки имеются в районе оз. Ильчир (истоки р. Иркут) на высоте 2000 м и р. Буксон (система р. Ока). Возможно, даже в период максимального оледенения Окинский рефугиум не был до конца изолирован со стороны Иркутско-Черемшанской равнины. Возможно, с этой стороны пути проникновения и обмена фаунами жужелиц на Окинское плато не прекращались.

Сартанское оледенение в плейстоцене было не таким масштабным как зырянское. Оледенение было горно-долинным, и охватывало, в основном, горные хребты, окружающие Центрально-Саянское нагорье — Мунку-Сардык, Большой Саян, пик Топографов, Кропоткина, Китойские и Тункинские гольцы (рис. 3В). Наиболее крупные ледники длиной в 3–8 км были приурочены к северным склонам Большого Саяна и Мунку-Сардык. Окинское плато, в отличие от окружающих гор, находилось в орографической «тени» ледников и оледенением были охвачены только отдельные горные массивы, такие как Сахир-Шулута. По результатам изотопного датирования средний возраст существовавших крупных ледников в MIS 2 в Мондинской впадине и на Окинском плато (в долинах рек Сенца, Жомболок, Сайлаг) составляет 14, 16 и 22 тыс. лет [Arzhannikov et al., 2015]. В холодных аридных условиях были распространены перигляциальные ландшафты.

После стаивания ледников, местная фауна жужелиц (восточносаянская) сохранившаяся в рефугиуме долины р. Ока частично восстановилась и обогатилась за счёт экспансии видов с соседних территорий.

Голарктические, палеарктические, сибирские виды, возможно, поднимались на плато по долинам крупных рек левобережья р. Ангара со стороны Иркутско-Черемшанской равнины (Ока, Большая Белая, Китой, Иркут). Южносибирские виды распространялись по долинам притоков левобережья р. Оки — Тисса, Сенца, Жомболок (*Carabus spasskianus*, *C. massagetus*, *Pterostichus mirus*, *Amara minuta*). Степ-

ные виды жужелиц проникали на юг Окинского плато из Монголии по Хубсугульской и Мондинской межгорным котловинам через верховье р. Ока. Эти виды были широко распространены в перигляциальных ландшафтах Сибири до широты 60–61° с.ш. Об этом свидетельствуют находки дауро-монгольских степных видов жужелиц, как *Poecilus ravus*, *P. major*, *P. hanhaicus*, *Cymindis binotata*, обнаруженные в позднеплейстоценовых отложениях на севере Западной Сибири [Zinovuyev, 2007], а также плейстоценовые остатки *Harpalus pusillus*, найденные на р. Алазья и на о-ве Айон [Kataev, 1990].

Вероятно, в этот период термофильные виды жужелиц перигляциальной фауны стали осваивать горные склоны, освободившиеся ото льда. Криофильные виды поднялись ещё выше в высокогорья, где условия были для них более привычными. Скорее всего, в это время степная фауна жужелиц дифференцировалась на долинные и горные комплексы. В долине преобладали представители дауро-монгольской фауны жужелиц, а на горных склонах убурах — южносибирские, которые сформировали автохтонную степную фауну жужелиц Восточного Саяна. Для убуров известен восточносаянский подвид *Curtonotus tumidus tunkinensis*. Фауна насекомых убуров всё ещё мало изучена, например, из локалитета Ехэ-Хэрэгтэ, в том числе и по нашим материалам Ф. Хике был описан новый вид *Amara katajewi* [Hieke, 2000].

В голоцене на территории Восточного Саяна отсутствовали резкие колебания климата, и с середины этого периода сформировался современный облик ландшафтов. В голоценовый оптимум началось отступление ледников и формирование ледниковых озёр и болот на высотах 2000–2300 м.

Сейчас на Центрально-Саянском нагорье остались два десятка ледников от сартанского оледенения, которые сохранились на хребтах Большого Саяна, Мунку-Сардык и на Пике Топографов. Природный режим Окинского нагорья со средней годовой температурой –4 °С и повсеместным развитием многолетней мерзлоты, а также высокие хребты Большого Саяна и Мунку-Сардыка, вероятно, стали барьерами окончательного закрытия монгольского миграционного коридора проникновения видов на плато. В настоящее время степные виды жужелиц Восточного Саяна представляют собой изолированные реликты, сохранившиеся в рефугиуме Окинского плато.

## Благодарности

Работа выполнена в рамках проекта «Реакции животного мира Байкальского региона на глобальные изменения климата» (АААА-А17-117011810035-6; ФАНО 0337-2016-0002).

Особая благодарность Хензыхеновой Федоре Ирлэмовне, заведующей лабораторией геологии кайнозоя Геологического института СО РАН (Улан-Удэ) за консультации по четвертичной геологии и биостратиграфии Восточного Саяна.

## Литература

- Andreev V.L. 1980. [Classification in ecology and systematics]. M.: Nauka. 142 p. [In Russian].
- Anishchenko A.V. 2010. [Structure and origin of alpine fauna of ground beetles in the mountains of Southern Siberia and the Iberian Peninsula]. Daugavpils. 129 p. [In Russian].
- Arzhannikov S.G., Braucher R., Jolivet M., Arzhannikova A.V. 2015. [Late Pleistocene glaciations in southern East Sayan and detection of Mis 2 terminal moraines based on Beryllium (10be) dating of glacier complexes] // *Geology and Geophysics*. Vol.56. No.11. P.1917–1933. [In Russian].
- Atlas of the Republic of Buryatia. 2004. Chita: FGUP «Transbaikalian Air-Geodesic Enterprise». P.36–37.
- Bezrukova E.V. 2012. [Chronology and possible reasons for the expansion of steppe landscapes in the south of Eastern Siberia in the late Neopleistocene and Holocene] // *Steppes of Northern Eurasia. Materials of the VI International Symposium and the VIII International School-Seminar «Geoecological Problems of the Steppe Regions»*. Orenburg: Gazpromneft. 940 p. [In Russian].
- Borisov B.A., Shkatova V.K., Semenova L.R., Karpinsky A.P. 2014. Proposal on structure of the general stratigraphic scale of the Quaternary of Russia // *The Quaternary of the Urals: global trends and Pan-European Quaternary records. International conference INQUA-SEQS*. Ekaterinburg, Russia. September 10–16, 2014. P.23–25.
- Hieke F. 2000. Revision einiger Gruppen und neue Arten der Gattung *Amara* Bonelli, 1810 (Col., Carabidae) // *Annales historico-naturales musei nationalis Hungarici*. Budapest. Vol.92. P.41–143.
- Kataev B.M. 1990. [Beetles of the genus *Harpalus*, close to *H. pumilis* (Coleoptera, Carabidae)] // *Insects of Mongolia*. Leningrad: Science, Leningradskoe otdelenie. Vol.10. P.91–124. [In Russian].
- Khobrakova L.T. 2000. [The population of ground beetles in the high mountain valley of the river Kitoy (Eastern Sayan)] // «Ecology and rational nature management at the turn of the century. Results and prospects». Materials of the international conf. Vol.III. Tomsk. P.110–111. [In Russian].
- Khobrakova L.T. 2006. [Ordination of ground beetles in the mountain forest-steppe of the Oka upland of the Eastern Sayan] // All-Russian conference with international participation, dedicated to the 25th anniversary of the Institute of General and Experimental Biology of the SB RAS «Biodiversity of Ecosystems in Inner Asia». September 5–9, 2006. Ulan-Ude. P.191–192. [In Russian].
- Khobrakova L.T., Sharova I.Kh. 2004. [Ecology of the ground beetles of the Eastern Sayan Mountains]. Ulan-Ude: Buryat Sc. Center of the SB RAS. 158 p. [In Russian].
- Khobrakova L.T., Shilenkov V.G., Dudko R.Yu. 2014. [The ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Buryatia]. Ulan-Ude: BNC SB RAS. 380 p. [In Russian].
- Malyshev L.I. 1963. [Vegetation of the Eastern Sayan within the Buryat ASSR] // *Scientific readings of M.G. Popova*. Fifth reading. Irkutsk: Irkutsk Publishing House. P.3–48. [In Russian].
- Malyshev L.I. 1965. [High-altitude flora of the Eastern Sayan]. M.: Nauka. 366 p. [In Russian].
- Mordkovich V.G. 1969. [The population of ground beetles and darkling beetles (Coleoptera, Carabidae, Tenebrionidae) of the Kuray and Chuy basins of the South-East Altai as an indicator of the features of local soils] // *Animal population of soils in the treeless biogeocenoses of the Altai-Sayan mountain system*. Novosibirsk. P.178–208. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Shilenkov V.G. 1977. [Steppe groups of ground beetles in the middle taiga of the Khamar-Daban range] // *Fauna and ecology of insects in Eastern Siberia and the Far East*. Irkutsk. P.58–61. [In Russian].
- Nemchinov V.G., Budaev R.Ts., Rezanov I.N. 1999. Pleistocene glaciations of the Eastern Sayan Mountains // *Sbornik geologických věd. Antropozoikum 23. Quaternary of Siberia. Český Geologický Ústav, Prague*. P.11–15.
- Obruchev S.V. 1946. [Development of the relief of the Eastern Sayan] // *Problems of the paleogeography of the Quaternary period. Proceedings of the Institute of Geography of the USSR Academy of Sciences*. M.-L.: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR. No.37. P.115–123. [In Russian].
- Obruchev S.V. 1953. [The eastern part of the Sayan-Tuva highland in the Quaternary period]. *Izv. All-Union. geogr. society*. Vol. 85. No.5. P.533–547. [In Russian].
- Peshkova G.A. 1972. [Steppe flora of the Baikal Siberia]. M.: Nauka. 207 p. [In Russian].
- Shilenkov V.G., Anishchenko A.V. 2008. [A new species of the genus *Masuzoa* Ueno, 1960 (Coleoptera, Carabidae) from Eastern Siberia] // *Eurasian Entomol. Journal*. Vol.7. No.1. P.16–18. [In Russian].
- Shilenkov V.G., Anishchenko A.V., Khobrakova L.T. 1999. [To the fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Oka region of Buryatia] // «Biodiversity of the Baikal region». Proceedings of the Biology and Soil Faculty of Irkutsk State University. No.1. P.3–4. [In Russian].
- Sinityn V.M. 1962. [Paleogeography of Asia]. M.-L.: Nauka. 267 p. [In Russian].
- Stratigraphical scheme Europe and Siberia. 1999. *Sbornik geologických věd. Antropozoikum 23. Quaternary of Siberia. Český Geologický Ústav, Prague*. P.5.
- Syomkin B.I. 1973. *Descriptive sets and their applications. Investigation of systems. T.1. Analysis of complex systems*. Vladivostok: Far East Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR. P.83–94. [In Russian].
- Syomkin B.I., Oreshko A.P., Gorshkov M.V. 2009. On the use of bioinformational technologies in comparative floristics. II. Measures for including descriptive sets and their use // *Bulletin of the Botanical Garden Institute, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*. No.4. P.58–70. [In Russian].
- Zinoyev E.V. 2007. A history of ground-beetle faunas of West Siberia and the Urals during the Late Pleistocene to Holocene // *Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology. Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting*. Blagoevgrad, August 20–24, 2007. Pensoft Publishers. Sofia–Moscow. P.241–254.

Поступила в редакцию 14.12.2017