

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Сибирское отделение  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

*с.Иван*

**ИВАНОВ Сергей Борисович**

УДК 595.762.12

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ  
НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE)  
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ**

03.00.09 – энтомология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2007

Работа выполнена в лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
профессор Ю.С. Равкин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
профессор М.Г. Сергеев

кандидат биологических наук  
П.Ю. Малков

Ведущее учреждение: Институт экологии  
растений и животных УрО РАН  
г. Екатеринбург

Защита диссертации состоится 23 января 2007 г., в 10 часов на заседании Диссертационного совета Д 003.033.01 в Институте систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии наук.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах, заверенные печатью учреждения, просим направлять по адресу: 630091 г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, факс (383) 2-170-973, e-mail: zm@eco.nsc.ru, Диссертационный совет Института систематики и экологии животных СО РАН.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091 г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Автореферат разослан " 11 " декабря 2006 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук, профессор



А.Ю. Харитонов

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Изучение биологического разнообразия – одно из фундаментальных направлений современных биологических и зоогеографических исследований (Уиттекер, 1980; Чернов, 1984, 1991; Wilson, 1992). В их рамках приоритетным считается инвентаризация биоты и выделение структурных особенностей сообществ в конкретных природных условиях с учетом их видового состава, численности, биомассы и других параметров (Кузякин, 1962; Второв, 1968; Злотин, 1975; Воронов, 1976; Мэггаран, 1992). В связи с трудоемкостью подобных работ, на первом этапе целесообразно проводить исследования отдельных таксономических групп животных (Равкин, Лукьянова, 1976).

В рамках направления, называемого факторной зоогеографией (Равкин, 1979, 1984, 2002; Вартапетов, 1984, 1995, 1998; Цыбулин, 1985, 1999; Равкин, Равкин, 2005), которое некоторые исследователи считают геозоологией (Чернов, 1971) выполнено немало работ по изучению животного населения. На Северо-Восточном Алтае также неоднократно проводили комплексные ландшафтно-зоогеографические исследования различных групп животных. Как правило, в качестве традиционных объектов исследований служили позвоночные животные (Равкин, 1973; Лукьянова, 1980; Граждан и др., 1999; Равкин, Чеснокова, Юдкин и др., 2005). Из беспозвоночных – в регионе изучены только иксодовые клещи и блохи млекопитающих (Дроздова, 1967; Сапегина, 1967; Сапегина, Равкин, 1967), дневные бабочки (Малков, 1999, 2002) и муравьи (Чеснокова, 2004; Чеснокова, Омельченко, 2004, 2005). Между тем, жужелицы благодаря всеветной распространенности и высокой численности, представляют собой весьма удобный объект для зоогеографических исследований (Крыжановский, 1965, 2002; Lindroth, 1968). Они чутко реагируют на изменения условий обитания, что выражается в изменении разнообразия и численности отдельных видов и облика населения в целом. Это делает их отличными индикаторами процессов, идущих в биогеоценозах (Гиляров, 1965; Мордкович, 1977; Niemela, 1994). Территориальные изменения населения жужелиц, как неотъемлемой части экосистемы, в той или иной мере сопряжены с таковыми по таксоценомам прочих животных, высших растений и биогеоценозов в целом. Это позволяет сравнивать между собой результаты изучения их пространственно-временной динамики. Эффективность использования подобных оценок значительно возрастает при целенаправленном поиске основных факторов, определяющих территориальную неоднородность животного населения. Такие исследования позволяют осуществлять прогноз пространственно-временных изменений сообществ на необследованных участках по известным для них факторам среды и изменению площадей местообитаний (Равкин, 1978, 1984, 2002).

Первые сведения о распределении жужелиц Северо-Восточного Алтая опубликованы в ряде эколого-фаунистических работ, выполненных на территории Алтайского государственного заповедника (Ковригин, 1984; Хмельков, Ковригин, 1985; Сысолетина, Ковригин, 1987). В настоящий момент

в горной части провинции по жувелицам изучена только фауна (Дудко, Ломакин, 1996). Количественные учеты карабид в этой провинции Алтай ранее не проводились, не изучена и внутрисезонная динамика населения. Лесостепные предгорья не затронуты даже фаунистическими исследованиями.

Таким образом, выполненная работа вносит вклад в изучение распределения видов и неоднородности населения жувелиц, и является продолжением ранее выполненных зоогеографических, энтомологических и геоэкологических исследований в регионе, с использованием единого методологического подхода (Равкин, 1973; Равкин, Лукьянова, 1976). Это позволяет дополнить сформированные ранее представления об особенностях освоения пространства разными группами животных.

**Цель и задачи исследования.** Цель диссертационной работы заключается в выявлении основных особенностей пространственной неоднородности и внутрисезонной динамики населения жувелиц Северо-Восточного Алтая, в оценке зависимости изменения их населения от факторов внешней среды.

В связи с этим поставлены следующие задачи:

- выявить специфику распределения отмеченных видов жувелиц;
- изучить внутрисезонные особенности изменений сообществ жувелиц и на основе этого описать внутрисезонные аспекты их населения;
- выявить основные тенденции высотно-поясных изменений плотности и видового богатства населения жувелиц;
- выявить пространственно-типологическую структуру населения жувелиц и организующих ее факторов среды;
- сравнить особенности пространственной неоднородности сообществ жувелиц и других таксонов животных, ранее изученных на Северо-Восточном Алтае.

**Научная новизна работы.** Впервые получены количественные данные по распределению жувелиц во всех высотных поясах, ландшафтах и сложных урочищах Северо-Восточного Алтая. Выявлена специфика распределения встреченных видов жувелиц. Проанализировано изменение суммарной плотности населения, видового богатства и состава лидирующих по обилию видов по высотно-поясному градиенту. Впервые показан характер внутрисезонной аспектированности сообществ жувелиц Северо-Восточного Алтая. Выявлена и проанализирована пространственно-типологическая структура их населения и определяющие ее факторы. Впервые составлены и проанализированы карты местообитаний, предпочитаемых жувелицами, плотности, видового и фоновое богатства их сообществ, а также неоднородности облика населения жувелиц Северо-Восточного Алтая. Характеристики населения сопоставлены с аналогичными показателями сообществ муравьев, дневных чешуекрылых, птиц и мелких млекопитающих.

**Практическое значение.** Полученные материалы включены в банк данных коллективного мониторинга ИСиЭЖ СО РАН и могут быть использованы при составлении кадастра животного мира России, при проведении эколого-экономических экспертиз проектов и последствий их

реализации. Сведения об особенностях пространственной неоднородности населения жувелиц могут служить основой для зоодиагностики территорий при прогнозах и оценке масштабов антропогенной нарушенности.

**Апробация работы и публикации.** Материалы диссертации докладывались на Всероссийской зоологической конференции, посвященной 60-летию ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск, 2004), на Осенних зоологических сессиях (Новосибирск, 2005) и на межлабораторном семинаре Института систематики и экологии животных СО РАН (16 ноября 2005 г.). По теме диссертации опубликовано 4 научные работы.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Общий объем содержит 159 страниц текста, 55 таблиц и 11 рисунков. Библиография включает 118 наименований, в том числе 17 на иностранных языках.

**Благодарности.** Соискатель искренне благодарен И.Н. Богомоловой и Л.В. Писаревской за помощь в обработке материалов и обучение расчетам с использованием программного пакета банка данных при лаборатории зоологического мониторинга, С.В. Чесноковой за обучение созданию карт в системе MapInfo 6.5, А.Ю. Королюку (ЦСБС СО РАН) за предоставленный макет карты растительности юга Западной Сибири, И.И. Любечанскому, В.С. Сорокиной, Т.А. Новгородовой, М.А. Бекетову, В.Ю. Крюкову и Д.Е. Тараненко за помощь в проведении сборов. Особую признательность соискатель выражает руководителям диссертационного исследования – Ю.С. Равкину, осуществлявшего общее руководство и участвовавшего в интерпретации результатов анализа, и Р.Ю. Дудко за обучение определению алтайских жувелиц.

## Глава 1. Район работ, материалы и методы

### 1.1. Физико-географическая характеристика района работ

Район исследований полностью охватывает Северо-Восточную Алтайскую провинцию и часть предгорной Ненинско-Чумышской равнины (Самойлова, 1967), относящейся к Северо-Предалтайской провинции (Алтайский край, атлас, 1978). С севера район работ ограничен приалтайскими равнинными степями и Бийской гривой, с востока – Абаканским хребтом, с юга – северной оконечностью Чулышманского плато, с запада – хребтами Иолго и Сумультинским. Выбор названных границ района дает возможность сравнения полученных данных с результатами осуществленных ранее работ по населению различных групп животных (Равкин, 1967, 1973; Лукьянова, 1980; Граждан и др., 1999; Малков, 2002; Чеснокова, 2004). Имеет значение и то, что предгорная лесостепь в рассматриваемой провинции является базисной (Смагин и др., 1980), поэтому анализ пространственной неоднородности животного населения целесообразнее проводить с ее учетом (Малков, 2002). Далее, приводится краткая характеристика природных условий Северо-Восточного Алтая составленная по литературным источникам (Куминова, 1960; Самойлова, 1967;

Селегей, Селегей, 1978; Равкин, 1973; Огуреева, 1980; Смагин, Ильинская, Назимова и др., 1980).

### 1.2. Места и сроки полевых работ, объем собранного материала

Количественные учеты жужелиц проведены с 17 мая по 1 сентября 2003 – 04 гг. Всего обследовано 33 местообитания, 30 из которых относятся к сложным ландшафтным урочищам. В 2003 г. учеты проведены в среднегорно-высокогорной части, а в 2004 – обследованы предгорья и низкогорья.

Местообитания предгорной части, кроме лесных, обследованы в окрестностях с. Нижняя Ненинка, Солтонского района Алтайского края. В лесных местообитаниях учеты проведены в окрестностях с. Сайдып того же района. В низкогорьях, среднегорьях и высокогорьях ключевые участки расположены на территории Турочакского района Республики Алтай. Основная часть низкогорных урочищ обследована в окрестностях с. Кебезень. В низкогорных березово-осиновых лесах жужелиц учитывали близ с. Верх-Бийск, в березово-осиновых лесах по гарям – около кордона Суучак, в сосново-березовых прителецких лесах – в окрестностях п. Яйлю, а в лиственнично-березовых – недалеко от кордона Беле. Среднегорные лесные местообитания обследованы вблизи кордона Обога, а учеты в среднегорных редколесьях и высокогорных тундрах проведены в окрестностях гор Арча и Эвричала (хребет Алтын-Ту). В виду того, что гигрофильные жужелицы составляют 2/3 общей карабидофауны умеренной зоны (Darlington, 1943), в предгорьях, низкогорьях и среднегорьях обследованы типичные береговые участки рек.

За период учетов во всех местообитаниях отработано около 27 тыс. ловушко-суток и собрано более 30 тыс. экземпляров имаго жужелиц, относящихся к 160 видам.

### 1.3. Методы учета жужелиц и обработки материалов

Жужелиц учитывали с помощью почвенных ловушек (пластиковые стаканчики объемом 200 мл с 2 – 3% раствором уксусной кислоты). Ловушки устанавливали в наиболее типичном месте ландшафтного урочища по 10 шт. в линию через 1,5 – 2 м. Проверялись ловушки в среднем через 15 суток.

В работе использована система Carabidae О.Л. Крыжановского с соавторами (Kryzhanovskij et al., 1995).

Большинство расчетов выполнено с использованием программного обеспечения банка данных ИСиЭЖ СО РАН. К фоновым отнесены виды, обилие которых превышало 1 экземпляр на 100 ловушко-суток (экз./100л.с.). При классификации населения и видов жужелиц по сходству распределения использованы методы многомерного факторного анализа, традиционно применяемые в подобных работах (Куперштох, Трофимов, 1974; Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980; Равкин, 1984). Классификация видов по сходству распределения выполнена в виде иерархической схемы. В качестве меры межклассового сходства использован нецентрированный коэффициент

линейной корреляции. Расчеты выполнены в программе факторной классификации (Трофимов, 1976).

Для выявления внутрисезонной и пространственной неоднородности населения принят коэффициент Жаккара для количественных признаков (Наумов, 1964). При анализе внутрисезонных изменений населения жужелиц использован метод классификации упорядоченных объектов (Куперштох, Трофимов, 1974). Структурный граф построен по межклассовым связям методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1959). Для его построения оставлялись межгрупповые связи выше порога, выбираемого так, чтобы граф наилучшим образом иллюстрировал выявленные тренды и его можно было построить в двумерном пространстве (Равкин, Равкин, 2005). Исключение составили классы, не имеющие сверхпорогового сходства с остальной совокупностью, поэтому для них показана максимальная из имеющихся связей. Поскольку норма сбора материала неизвестна, предпринята попытка проверки достаточности полученных результатов. Для этого дополнительно построены два структурных графа, отражающие пространственную неоднородность населения жужелиц в первую и вторую половины лета.

Карты составлены в геоинформационной системе MapInfo 6.5. В качестве картоосновы использован электронный вариант карты местообитаний Северо-Восточного Алтая созданный в лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН на основе эколого-фитоценологической карты растительности юга Западной Сибири масштаба 1:1 000 000. Авторский макет фрагмента карты растительности Северо-Восточного Алтая разработан А.Ю. Королюком (ЦСБС СО РАН).

## Глава 2. Фауна и распределение жужелиц

### 2.1. Общая оценка таксономического состава

Всего в пределах изучаемой территории отмечено 160 видов, 41 род, 22 трибы и 2 подсемейства жужелиц. Впервые отмечены на Северо-Восточном Алтае 42 вида. Из 22 триб жужелиц, значительную роль в формировании видового богатства играют лишь 7: Pterostichini – 16%, Amariini – 15%, Harpalini – 14%, Platynini – 11%, Bembidiini – 8%, Carabini – 6% и Lebiini – 5%, что в сумме составляет 76% от общего числа видов (табл. 1).

В предгорной лесостепи выделено 6 основных триб: Pterostichini – 17%, Harpalini – 15%, Platynini – 14%, Amariini – 13%, Bembidiini – 8%, Carabini – 7% (73% от общего числа видов пояса). В низкогорном лесном поясе состав основных триб тот же (75% от всех видов пояса), но за счет урочища луга-залежи увеличивается число видов трибы Amariini. Доля же видов остальных триб меняется весьма незначительно. В лесных среднегорьях доля видов 7 триб составляет 81% от всех видов пояса, а также увеличивается до 29% доля трибы Pterostichini и в состав входит триба Notiophilini – 6%. В подольцовых редколесьях в составе 7 основных триб исчезают Harpalini и Bembidiini, замещаясь на Trechini – 7% и Lebiini – 7%. Также увеличивается доля триб Amariini – 24% и Carabini – 13%, на долю этих триб приходится 93% видового

богатства. В высокогорных тундрах возрастает доля Pterostichini – 38%, Platynini – 10% и Lebiini – 10%, но уменьшается участие Amarini – 14%. Всего на 5 основных триб приходится 85% встречаемых видов.

Таблица 1

Высотно-поясные изменения таксономического состава жукелиц Северо-Восточного Алтая, 2003-2004 гг.

Основные трибы	Количество видов/доля, в %					
	1*	2	3	4	5	6
Pterostichini	17/17	17/16	14/29	8/28	8/38	26/16
Amarini	13/13	18/17	6/13	7/24	3/14	24/15
Harpalini	15/15	16/15	3/6	0/0	1/5	23/14
Platynini	14/14	14/13	7/15	2/7	2/10	18/11
Bembidiini	8/8	8/7	3/6	1/3	0/0	13/8
Carabini	7/7	8/7	3/6	4/14	3/14	10/6
Lebiini	3/3	2/2	2/4	2/7	2/10	8/5
Notiophilini	3/3	4/4	3/6	2/7	1/5	5/3
Trechini	2/2	2/2	2/4	2/7	0/0	5/3
Всего видов	102	108	48	29	21	160

\*Пояс, подпояс (1-5): 1 – предгорный лесостепной, 2 – низкогорный лесной (подтаежный), 2 – среднегорный лесной (таежный), 3 – среднегорный подольцовый, 5 – высокогорный гольцовый; 6 – Северо-Восточный Алтай, в целом.

Итак, с увеличением абсолютных высот снижается таксономическое богатство и сообразно с изменениями ландшафта меняется состав и соотношение основных триб.

## 2.2. Классификация видов по сходству распределения

Приведенная в этом разделе классификация составлена для 160 видов жукелиц, встречаемых в 33 местообитаниях в период с 17 мая по 1 сентября 2003 – 04 гг. Она объясняет 60% дисперсии матрицы коэффициентов связи (коэффициент корреляции – 0,77). Словосочетание «жукелицы предпочитающие...» обозначает группу видов, имеющих максимальное перекрытие по обилию в зонах предпочтения.

### 1. Лесной предгорно-низкогорный тип предпочтения.

Жукелицы предпочитающие:

1.1 – предгорные луга-перелески (\**Notiophilus germinyi* Fauvel, 1863, *Carabus crvensis* Herbst, 1784, *C. regalis* Fischer von Waldheim, 1822, *C. schoenherri* Fischer von Waldheim, 1822, \**Bembidion gilvipes* Sturm, 1825, *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *P. magus* Mannerheim, 1825, *Calathus sibiricus* Gebler, 1841, *Agonum gracilipes* (Duftschmid, 1812), *Amara communis* (Panzer, 1797), *A. lunicollis* Schiodte, 1837, *A. nitida* Sturm, 1825, *Curtonotus aulicus* (Panzer, 1797), \**Bradycellus*

\* Виды впервые отмеченные на Северо-Восточном Алтае.

*caucasicus* (Chaudoir, 1846), *Harpalus xanthopus* Gemminger et Harold, 1868, \**Ophonus nitidulus* Stephens, 1828);

1.2 – предгорные прирусловые ивняки (*Elaphrus angusticollis* J.Sahlberg, 1880, \**Bembidion schuppelii* Dejean, 1831, *Platynus assimile* (Paykull, 1790), \**Amara plebeja* (Gyllenhal, 1810), \**Badister lacertosus* (Sturm, 1815), \**Panagaeus cruxmajor* (Linnaeus, 1758);

1.3 – предгорные долинные луга-ивняки и березово-осиновые леса (\**Platynus krynickyi* Sperk, 1835);

1.3.1 – луга-ивняки (*Dyschiriodes globosus* (Herbst, 1783), *Bembidion guttula* (Fabricius, 1792), *Pterostichus anthracinus* (Illiger, 1798), *P. strenuus* (Panzer, 1797), \**Demetrias monostigma* Samouelle, 1819);

1.3.2 – березово-осиновые леса (*Notiophilus palustris* (Duftschmid, 1812), *Bembidion (Metallina)* sp., *Amara montivaga* Sturm, 1825, *Lebia chlorocephala* (Hoffmannsegg, 1803);

1.4 – предгорные поля (*Bembidion lampros* (Herbst, 1784), *Poecilus fortipes* Chaudoir, 1850, \**Calathus halensis* (Schaller, 1783), *Harpalus griseus* (Panzer, 1797), *H. rufipes* (De Geer, 1774), *H. calceatus* (Duftschmid, 1812), *H. rubripes* (Duftschmid, 1812), \**H. pumilus* (Sturm, 1818), \**H. anxius* (Duftschmid, 1812), *H. affinis* (Schrank, 1781);

1.5 – поселки предгорные (\**Broscus cephalotes* Linnaeus, 1758, *Bembidion properans* (Stephens, 1829), *Poecilus cupreus* Linnaeus, 1758, *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), \**P. minor* (Gyllenhal, 1827), *P. melanarius* (Illiger, 1798), *Amara familiaris* (Duftschmid, 1812), \**A. consularis* (Duftschmid, 1812), \**Harpalus tardus* (Panzer, 1797), \**Ophonus rufibarbis* (Fabricius, 1792);

1.6 – низкогорные березово-осиновые леса и пойменные ивняки (*Agonum bellicum* Lutshnik, 1934);

1.6.1 – березово-осиновые леса (*Trechus secalis* (Paykull, 1790), *Pterostichus maurusiacus* Mannerheim, 1825, *P. tomensis* Gebler, 1847, *Agonum micans* Nicolai, 1822, *A. subtruncatum* (Motschulsky, 1860);

1.6.2 – пойменные ивняки (*Pterostichus dilutipes* (Motschulsky, 1844);

1.7 – прирусловую полосу рек с лугами и валунами в низкогорьях (*Cicindela germanica* Linnaeus, 1758, *Nebria altaica* Gebler, 1847, *Blethisa multipunctata* (Linnaeus, 1758), *Dyschiriodes politus* Dejean, 1825, *Bembidion quadrimaculatum* (Linnaeus, 1761), *B. hirmocoelum* Chaudoir, 1850, *B. scopulinum* (Kirby, 1837), \**B. amurense* (Motschulsky, 1859), *Poecilus lepidus* (Leske, 1758), *Pterostichus vernalis* (Panzer, 1796), *P. nigrita* (Paykull, 1790), *Agonum dolens* (C.R.Sahlberg, 1827), *A. impressum* (Panzer, 1797), *A. sexpunctatum* (Linnaeus, 1758), *A. viduum* (Panzer, 1797), *Amara fulva* (O. Muller, 1776), *Stenolophus mixtus* (Herbst, 1784), *Chlaenius extensus* Mannerheim, 1825, *C. nigricornis* (Fabricius, 1787);

1.8 – низкогорные луга-залежи (\**Carabus tuberculatus* Dejean, 1829, *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758), *Amara aenea* (De Geer, 1774), \**A. tibialis* (Paykull, 1798), \**A. bifrons* (Gyllenhal, 1810), *A. equestris* Duftschmid, 1812, *Anisodactylus nemorivagus* (Duftschmid, 1812);

1.9 – низкогорные листовнично-березовые леса (*Notiophilus aquaticus* (Linnaeus, 1758), *Carabus aeruginosiformis* Breuning, 1932, *Calathus erratus* (C.R.Sahlberg, 1827),

\**Curtonotus fodinae* (Mannerheim, 1825), \**C. irkuteanus* Jedlicka, 1957, \**Licinus setosus* (J.Sahlberg, 1880), \**Cymindis angularis* (Gyllenhal, 1810), *C. faldermanni* Gistel, 1839);

1.10 – низкогорные поселки (*Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775), *Clivina fossor* (Linnaeus, 1758), *Anhomenus dorsalis* (Pontoppidan, 1763), *Amara similata* (Gyllenhal, 1810), \**A. apricaria* (Paykull, 1790), *Anisodactylus binotatus* (Fabricius, 1787), \**A. signatus* (Panzer, 1797), \**Harpalus tichonis* Jacobson, 1907, \**H. heyrovskiyi* Jedlicka, 1928, *H. latus* (Linnaeus, 1758);

1.11 – низкогорную черневую тайгу, сосново-березовые и сосновые леса, а также среднегорные березово-осиновые леса и вырубki по темнохвойной тайге (*Carabus henningi* Fischer von Waldheim, 1817);

1.11.1 – черневую тайгу (*Leistus niger* Gebler, 1847, *Carabus obovatus* Fischer von Waldheim, 1827, *Trechus bakurovi* Shilenkov, 1984, *Pterostichus virescens* Gebler, 1833);

1.11.2 – сосново-березовые леса (*Synuchus vivalis* Illiger, 1798);

1.11.3 – сосновые леса (*Pterostichus monticoloides* Shilenkov, 1995, *Synuchus congruus* (A.Morawitz, 1862), *Harpalus laevipes* Zetterstedt, 1828);

1.11.4 – березово-осиновые леса (*Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822);

1.11.5 – вырубki (*Leistus terminatus* (Hellwig in Panzer, 1793), *Bembidion mannerheimi* C.R.Sahlberg, 1834, *Pterostichus diligens* (Sturm, 1824), *Paradromius ruficollis* (Motschulsky, 1844).

## 2. Болотный предгорно-низкогорный тип предпочтения.

Жужелицы предпочитают:

предгорные закустаренные и в меньшей степени низкогорные облесенные болота (*Elaphrus cupreus* Duftschmid, 1812, \**Trechus rivularis* (Gyllenhal, 1810), *Patrobus septentrionis* Dejean, 1828, \**P. assimilis* Caudoir, 1844, *Pterostichus rhaeticus* Heer, 1838, *Agonum fuliginosum* (Panzer, 1809), *Platynus mannerheimi* Dejean, 1828, \**Oxytelus obscurus* (Herbst, 1784), \**Oodes helopioides* (Fabricius, 1792), \**Badister dorsiger* (Duftschmid, 1812), \**B. sodalis* (Duftschmid, 1812), \**B. dilatatus* Caudoir, 1837).

## 3. Темнохвойно-таежный высокогорно-среднегорный тип предпочтения с проникновением в подгольцовые редколесья и гольцы.

Жужелицы предпочитают:

3.1 – среднегорные березово-еловые леса, елово-пихтовую, елово-пихтово-кедровую и кедровую тайгу (*Notiophilus reitteri* Spaeth, 1899, *Pterostichus ehneri* Poppius, 1907, *P. triseriatus* Gebler, 1847, *Agonum alpinum* Motschulsky, 1844);

3.1.1 – березово-еловые долинные леса (*Trechus* sp.);

3.1.2 – елово-пихтовую и елово-пихтово-кедровую тайгу (*Pterostichus altaiensis* Poppius, 1906);

3.1.3 – кедровую тайгу (\**Pterostichus brevicornis* (Kirby, 1837);

3.2 – редколесья с ерниками по скалам и каменные тундры (*Leistus kryzhanovskii* Dudko, 2003, *Carabus loschnikovi* Fischer von Waldheim, 1823, *Amara kingdonoides* Hieke, 2002, *Cymindis vaporariorum* (Linnaeus, 1758);

3.2.1 – редколесья с ерниками по скалам (*Amara brunnea* (Gyllenhal, 1810), *A. erratica* (Duftschmid, 1812), *A. praetemissa* (C.R.Sahlberg, 1827);

3.2.2 – каменные тундры (*Pterostichus drescheri* Fischer von Waldheim, 1821, *P. lucidus* (Motschulsky, 1844, *Harpalus nigratarsis* C.R.Sahlberg, 1827);

3.3 – ерниковые тундры (*Agonum quinquepunctatum* Motschulsky, 1844).

Группа видов с неопределенной зоной предпочтения (*Notiophilus jakowlewi* Tschitscherine, 1903, *Bembidion bruxellense* Wesmael, 1835, \**Amerizus telesus* Belousov et Dudko, in lit., *Amara eurynota* (Panzer, 1797), *A. ovata* (Fabricius, 1792), *A. ussuriensis* Lutshnik, 1935, *A. sp.*, *Harpalus signaticornis* (Duftschmid, 1812), \**H. smaragdinus* (Duftschmid, 1812), \**Dromius angusticollis* (J. Sahlberg, 1889), *Microlestes minutulus* (Goeze, 1777).

Итак, преимущественно предгорно-низкогорные лесные местообитания предпочитают 119 видов жужелиц (74%), предгорные и низкогорные болота – 12 видов (7%), среднегорно-высокогорные тундрово-таежные – 18 (12%). Кроме того, 11 видов (7%) имеют низкое обилие, характер их предпочтений не выявлен, и они выделены в отдельную группу. В наибольшей степени распределение жужелиц Северо-Восточного Алтая зависит от абсолютных высот местности и связанной с ними теплообеспеченности. Достаточно четко прослеживается влияние заболоченности, и в меньшей степени, через затененность, влияет состав лесобразующих пород.

## 2.3. Характерные представители таксонов классификации

В разделе рассмотрены характеристики 29 наиболее характерных видов, представителей каждого таксона классификации.

## Глава 3. Пространственно-временная неоднородность населения

### 3.1. Особенности внутрисезонных изменений населения

В каждом местообитании выделено три аспекта сообществ жужелиц. В предгорьях раннелетний, позднелетний и предосенний, в остальных местообитаниях предлетний, летний и предосенний. Продолжительность этих периодов в различных урочищах неодинакова. В предгорьях за счет лучшей теплообеспеченности лето наступает раньше и поэтому предлетний аспект заканчивается до начала наблюдений и границы его не выявлены. В лесных низкогорьях и среднегорьях, а также в среднегорных редколесьях предлетний аспект заканчивается в начале июня. В высокогорных тундрах предлетний аспект имеет большую продолжительность (до конца второй декады июня) за счет низкой теплообеспеченности и более позднего наступления по сравнению с ниже расположенными поясами фенологического лета.

Раннелетний аспект в лесостепных предгорьях продолжается до середины первой декады июля. В связи с июльским иссушением к концу этого периода наблюдается резкое снижение плотности населения жужелиц (в основном снижается численность лугово-полевого вида – *Poecilus versicolor* и эвритопа – *Carabus regalis*). В результате, раннелетний аспект сменяется позднелетним с более низкой плотностью населения. Его продолжительность составляет около месяца. Следующий, предосенний период в предгорьях наступает, во второй декаде августа (позднее чем в других местообитаниях). В лесных низкогорьях, среднегорьях и редколесьях летний, далее не делимый аспект отмечен от начала июня до конца июля. В высокогорных тундрах, за счет растянутого предлетнего периода он короче и занимает полтора месяца.

Предосенний период во всех поясах (кроме предгорий) начинается в конце июня.

По динамике плотности населения жужелиц сообщества делятся на два основных типа, убывающей численности (максимальная плотность свойственна предлетнему или раннелетнему аспекту и снижается к предосени) и пирамидальной (максимальная плотность в летнем аспекте). Кроме того, в низкогорных болотах отмечен тип возрастающей численности, а в лугах-залежах – двухвершинной. В болотах это связано с увеличением численности осеннего вида *Trechus secalis*, а в лугах-залежах – с сильной антропогенной нагрузкой (выпас скота) в июне - июле. К типу убывающей изменчивости относится население предгорных долинных лугов-ивняков, березово-осиновых лесов, прирусловых ивняков и низкогорных лесов среднего течения р. Бии. За счет меньших абсолютных высот, по сравнению с горными территориями и лучшей теплообеспеченности в предгорьях раньше наступает лето, появляется много молодых особей, жужелицы более активны и плотность населения высока. Одновершинный (пирамидальный) тип характерен для остальных местообитаний, преимущественно для низкогорных и среднегорных.

### 3.2. Пространственно-временные изменения сообществ

В разделе приводится сравнительная характеристика населения жужелиц в ландшафтах Северо-Восточного Алтая по выделенным внутрисезонным аспектам. Для каждого ландшафта указаны состав населения, динамика его плотности и видового богатства. Данные по обилию отдельных видов сведены в таблицы.

Основной вклад в плотность населения местообитаний принадлежит видам с мультисезонной активностью, т.е. активных в течение всего сезона. А внутрисезонные изменения населения жужелиц в ландшафтах в большей степени связаны с динамикой их плотности. Видовой состав в большинстве местообитаний меняется по числу редких видов, как правило в летнем аспекте их число максимально, а состав фоновых видов меняется значительно меньше. При переходе от предлетнего к летнему, и от летнего к предосеннему аспектам отмечены значимые изменения состава населения. Наибольшее видовое богатство представлено в летнем аспекте. Таким образом, период от начала июня до конца июля наиболее приемлем для выявления пространственной неоднородности населения этой группы животных.

## Глава 4. Пространственно-типологическая неоднородность населения

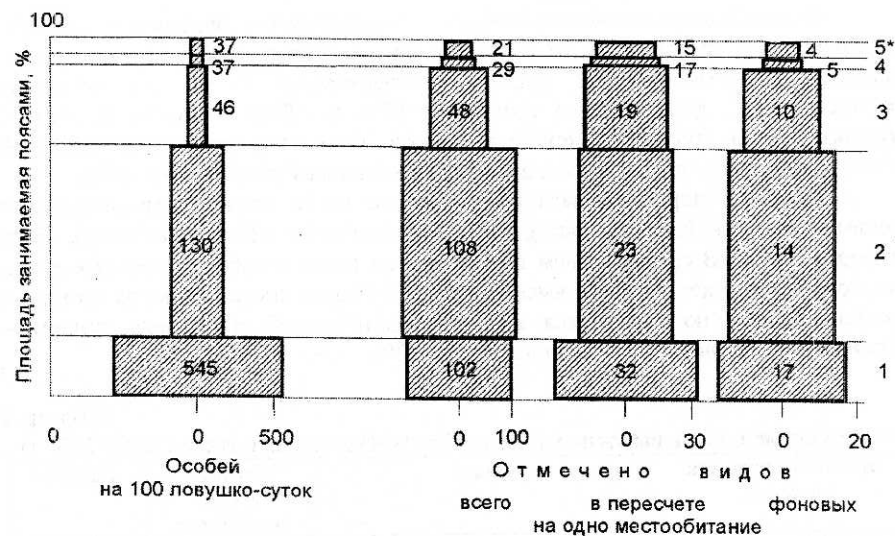
### 4.1. Высотно-поясные особенности сообществ

Характер изменений плотности, видового и фоновое богатства жужелиц отображен на рис. 1.

#### 4.1.1. Плотность населения

Плотность населения жужелиц уменьшается с увеличением абсолютных высот местности. Наиболее резкие изменения отмечены при переходе от

лесостепи к лесному низкогорному подпоюсу. Это вызвано снижением теплообеспеченности обусловленной увеличением абсолютных высот местности и затененностью кронами деревьев. Далее снижение плотности происходит плавно.



\*Пояс, подпояс: 1 - предгорный лесостепной; 2 - предгорно-низкогорный лесной; 3 - среднегорный лесной; 4 - среднегорный подгольцовый; 5 - высокогорный гольцовый.

Рис. 1. Изменение плотности и видового богатства населения жужелиц Северо-Восточного Алтая по поясам, 2003-2004 гг.

#### 4.1.2. Видовое и фоновое богатство

Характер изменений видового и фоновое богатства в общих чертах сходен с изменениями плотности. Переход от предгорной лесостепи к лесному низкогорью сопровождается некоторым увеличением числа видов, что связано с большим числом физиономически разных низкогорных местообитаний. К среднегорьям видовое богатство уменьшается более чем вдвое. Низкая теплообеспеченность, связанная с абсолютными высотами в сочетании с затененностью кронами темнохвойных деревьев обуславливают бедность карабидофауны. В тундрах параметры видового богатства достигают наименьшей величины, уменьшаясь по сравнению с редколесьями в 1,3 раза.

Поскольку число урочищ обследованных в высотных поясах, колеблется от 2 до 11, объем собранного материала в них так же различен. В связи с тем, что показатели видового богатства зависят не только от сложности ландшафта, но и от объема собранного материала (Равкин, 1973), для получения сравнимых значений выполнен пересчет числа видов встреченных в поясе в среднем на

одно урочище. В результате изменения видового богатства приобрели строго пирамидальный характер. Изменения фонового богатства носят аналогичный характер.

#### 4.1.3. Лидирующие виды

Состав лидеров меняется сообразно изменениям в ландшафте (табл. 2). В лесостепном поясе, хорошо прогреваемом и открытом, лидируют лугово-лесные и лугово-полевой виды (классификации видов по сходству распределения), доля лидеров составляет 67% от общего обилия. В лесных низкогорьях в числе лидирующих видов отмечены лесные и таежный (*Pterostichus virescens*) виды. Их доля в плотности населения ниже – 50%.

Состав лидеров среднегорного лесного пояса представлен таежным и лесными видами (*Carabus aeruginosus* и *Pterostichus oblongopunctatus*). Доля лидеров – 52%. В среднегорном подгольцовом поясе лидируют таежные виды, их доля составляет 83%. В высокогорных тундрах состав лидеров сходен с подгольцовьем, но появляется вид, предпочитающий ерниковые тундры – *Agonum quinquepunctatum*. Доля лидеров – 87%.

Таблица 2

Лидирующие виды в высотных поясах Северо-Восточного Алтая, 2003-2004 гг.

Высотный пояс или подпояс	Лидер	Среднее обилие, экз./100 л.-с.	Доля, %
Гольцовый	<i>Pterostichus triseriatus</i>	21	55
	<i>Agonum quinquepunctatum</i>	6	16
	<i>Pterostichus ehnerbergi</i>	6	16
Подгольцовый	<i>Pterostichus triseriatus</i>	22	61
	<i>P. ehnerbergi</i>	5	15
	<i>P. altaiensis</i>	3	7
Таежный подпояс	<i>Pterostichus triseriatus</i>	12	25
	<i>Carabus aeruginosus</i>	7	15
	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	6	12
Подтаежный подпояс	<i>Carabus aeruginosus</i>	32	25
	<i>Pterostichus magus</i>	17	13
	<i>P. virescens</i>	16	12
Лесостепной	<i>Poecilus versicolor</i>	166	30
	<i>P. fortipes</i>	114	21
	<i>Carabus regalis</i>	85	16

#### 4.2. Классификация населения

Классификация населения представляет собой иерархически упорядоченную идеализированную концепцию, отражающую общие закономерности изменения населения (Равкин и др., 1994). Для каждого таксона рассчитаны усредненные показатели населения из которых приводятся первые 3 лидирующих вида (в порядке убывания среднего обилия) и основные суммарные значения сообществ: плотность населения (экз./100 л.-с.), видовое и фоновое богатство. Ниже приведены результаты классификации.





**Типы и подтипы населения**

**1. Предгорный лугово-полевой с проникновением в предгорно-низкогорные поселки.**

- 1.1. Предгорных лугов-перелесков.
- 1.2. Предгорных лугов-ивняков, предгорно-низкогорных поселков.
- 1.3. Полей.

**2. Предгорно-низкогорный болотный.**



**3. Предгорно-низкогорный лесной с проникновением в нижнюю часть среднегорья.**

- 3.1. Предгорно-низкогорных лесов, предгорных прирусловых ивняков.
- 3.2. Среднегорных мелколиственных, хвойно-мелколиственных лесов и вырубок.
- 3.3. Среднегорной пихтово-кедровой тайги.

**4. Низкогорный лугово-залежный.**



**5. Низкогорно-среднегорный прирусловой.**

- 5.1. Лугов в низкогорьях с валунами.
- 5.2. Ивняков среднегорий.

**6. Среднегорный темнохвойно-таежный с проникновением в редколесья и тундры.**

- 6.1. Верхней части таежных среднегорий.
- 6.2. Среднегорных редколесий.
- 6.3. Высокогорных тундр.

10 0 10 20 км  
 Масштаб 1 : 1 250 000

Население жужелиц Северо-Восточного Алтая

1. Предгорный лугово-полевой тип населения с проникновением в предгорно-низкогорные поселки (лидируют, % *Poecilus fortipes* – 25, *P. versicolor* – 21, *Harpalus rufipes* – 18; плотность – 421 экз./100 л.-с. / отмечено всего – 87 видов / из них фоновых 19).

Подтипы населения:

- 1.1 – предгорных лугов-перелесков (*P. versicolor* – 35, *Carabus regalis* – 26, *H. rufipes* – 9; 549/45/17);
- 1.2 – предгорных лугов-ивняков, предгорно-низкогорных поселков (*C. regalis* – 21, *P. versicolor* – 21, *H. rufipes* – 19; 120/71/15);
- 1.3 – полей (*P. fortipes* – 50, *H. rufipes* – 25, *P. versicolor* – 9; 594/19/11).

2. Предгорно-низкогорный болотный тип населения (*Trechus secalis* – 29, *Carabus regalis* – 12, *Agonum fuliginosum* – 8; 38/39/8).

3. Предгорно-низкогорный лесной тип населения с проникновением в нижнюю часть среднегорья (*Carabus aeruginosus* – 24, *C. henningi* – 21, *Pterostichus ehnerbergi* – 7; 91/94/14).

Подтипы населения:

- 3.1 – предгорно-низкогорных лесов, предгорных прирусловых ивняков (*C. regalis* – 20, *Pterostichus magus* – 17, *C. aeruginosus* – 16; 93/72/13);
- 3.2 – среднегорных хвойно-мелколиственных лесов и вырубок (*C. aeruginosus* – 33, *C. henningi* – 32, *P. ehnerbergi* – 15; 155/34/13);
- 3.3 – среднегорной пихтово-кедровой тайги (*Pterostichus oblongopunctatus* – 38, *C. aeruginosus* – 32, *Pterostichus virescens* – 11; 22/12/5).

4. Низкогорный лугово-залежный тип населения (*Poecilus fortipes* – 38, *Amara aenea* – 21, *Calathus melanocephalus* – 10; 51/21/9).

5. Низкогорно-среднегорный прирусловой тип населения (*Agonum sexpunctatum* – 42, *Poecilus lepidus* – 14, *P. versicolor* – 8; 81/60/10).

Подтипы населения:

- 5.1 – лугов в низкогорьях с валунами (*A. sexpunctatum* – 48, *P. lepidus* – 18, *P. versicolor* – 6; 126/44/13).
- 5.2 – ивняков среднегорий (*A. sexpunctatum* – 23, *Pterostichus oblongopunctatus* – 17, *Carabus henningi* – 16; 35/25/6).

6. Среднегорный темнохвойно-таежный тип населения с проникновением в среднегорные редколесья и высокогорные островные тундры (*Pterostichus triseriatus* – 45, *P. ehnerbergi* – 14, *P. virescens* – 9; 51/36/9).

Подтипы населения:

- 6.1 – верхней части таежных среднегорий (*P. triseriatus* – 44, *P. ehnerbergi* – 17, *P. altaiensis* – 13; 169/18/8);
- 6.2 – среднегорных редколесий (*P. triseriatus* – 43, *P. virescens* – 14, *Carabus henningi* – 10; 77/28/12);
- 6.3 – высокогорных тундр (*P. triseriatus* – 54, *Agonum quinquepunctatum* – 12, *P. ehnerbergi* – 12; 62/22/8).

Информативность классификации составляет 51% дисперсии коэффициентов сходства между рассматриваемыми сообществами жуужелиц (коэффициент корреляции – 0,71). Деление на типы обуславливается пространственной неоднородностью среды на уровне ландшафтов, деление на

подтипы вызвано, главным образом, различиями по ряду факторов (теплообеспеченность, увлажнение, состав лесообразующих пород и т. д.) внутри ландшафтов.

Результаты классификации легли в основу легенды карты населения жужелиц Северо-Восточного Алтая (см. цветную вклейку). Так, на большей части территории провинции (71% площади) господствует лесной тип населения, занимая лесные ландшафты предгорного, низкогорного и частично среднегорного пояса, за исключением облесенных болот в низкогорьях. В этот же тип входит население прирусловых ивняков предгорий. Лугово-полевой тип сообществ проникает в предгорно-низкогорные поселки и занимает 11% площади. На долю темнохвойно-таежного типа населения, проникающего в среднегорные редколесья и высокогорные островные тундры, приходится 15% площади. Он занимает южную и юго-восточную части территории Северо-Восточного Алтая. На остальные типы населения приходится всего лишь около 3% площади провинции. К ним относятся предгорно-низкогорный болотный (0,4%), низкогорный лугово-залежный (0,6%) и низкогорно-среднегорный прирусловой (около 2%).

#### 4.3. Пространственно-типологическая структура населения

Под пространственно-типологической структурой животного населения понимается общий характер его территориальных изменений, выявленный по морфологическому сходству независимо от их сопряженности на местности (Трофимов, Равкин, 1980).

##### 4.3.1. Структура населения на уровне типов

Первоначально, для отражения общих принципов пространственной неоднородности населения, структурный граф построен в ранге наибольшей классификационной единицы, т.е. типа населения с порогом 5 единиц, его информативность составила 42% учтенной дисперсии (коэффициент корреляции 0,65).

Вертикальный ряд структурного графа отображает тренд по градиенту абсолютных высот. В него вошли варианты населения урочищ, занимающих наибольшую площадь на территории провинции. Теплообеспеченность – основной фактор, вызывающий изменения населения в этом ряду. Продвижение вверх по градиенту абсолютных высот сопровождается уменьшением плотности, видового и фоновое богатства населения. Отклонения вправо от основного тренда образованы вариантами населения, испытывающим и воздействие перевыпаса скота, заболоченности и заливания. Переход к этим классам от основного ряда сопровождается уменьшением обилия и видового богатства.

##### 4.3.2. Структура населения на уровне подтипов

Для отражения пространственной неоднородности населения с большей дробностью и выявления определяющих ее полного списка факторов, структурный граф построен в ранге подтипа населения (рис. 2).

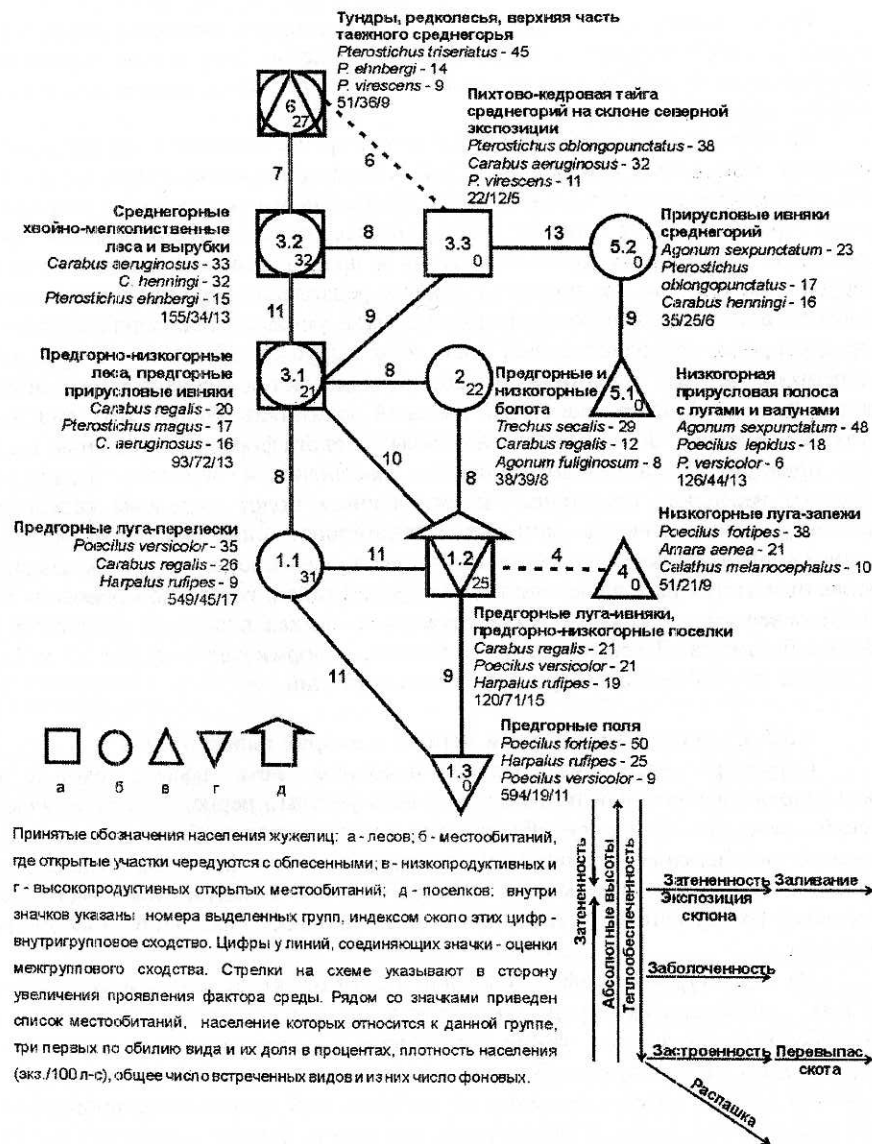


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения жужелиц Северо-Восточного Алтая, 2003-2004 гг. (на уровне типов)

Порог значимости связей равен семи единицам, который задан как среднее по всей матрице коэффициентов сходства комплексов жуужелиц. Информативность этой структуры выше и составила 58% учтенной дисперсии (коэффициент корреляции 0,76).

На структурном графе прослеживается тренд, состоящий из вариантов населения облесенных и мозаичных местообитаний, а также тундр в типе 6. Кроме теплообеспеченности, связанной с абсолютными высотами, на основном тренде прослеживается влияние затененности, которая увеличивается при переходе от предгорных лугов-перелесков к предгорно-низкогорным лесам и прирусловым ивнякам и к ним же от тундр и редколесий. При продвижении по градиенту абсолютных высот суммарное обилие уменьшается. Всплеск обилия в среднегорных мелколиственных лесах и на вырубках объясним их меньшей затененностью. Под влиянием распашки выделяются варианты населения предгорных полей, имеющие самый высокий показатель обилия, хотя видовое богатство невелико. Застроенность и перевыпас скота формирует подтипы 1.2 и 4, и приводит к снижению плотности населения и видового богатства. Варианты населения предгорных и низкогорных болот выделены отдельно, поскольку заболоченность вызывает значительное снижение обилия. Под влиянием экспозиционного уменьшения теплообеспеченности от основного тренда отделяется население пихтово-кедровой тайги, которая обследована на склоне северной экспозиции. Здесь аномально низкая плотность населения и видовое богатство. Далее заливание в половодье формирует подтипы 5.1 и 5.2, состоящие из сообществ прирусловых местообитаний.

#### 4.3.3. Структуры населения первой и второй половин лета

Структура населения первой половины лета весьма сходна с предыдущей (построенной по данным за весь учетный период), здесь выявлен четкий тренд по градиенту абсолютных высот и теплообеспеченности, от которого под влиянием природных и антропогенных факторов отделяются варианты населения обедненных местообитаний. Продвижение вверх по основному тренду сопровождается снижением плотности населения и видового богатства.

На структурном графе по второй половине лета, как и в остальных случаях, наблюдается тренд населения по абсолютным высотам и теплообеспеченности, а также отклонения, связанные с природно-антропогенными факторами. Во второй половине лета на фоне некоторого снижения обилия видов с летней и мультисезонной активностью происходит рост численности видов летне-осенних, например, *Trechus secalis* и *Calathus melanocephalus*. Некоторые из них предпочитают увлажненные местообитания, в результате происходит выделение типа 2, образованного вариантами населения болот, лугов-ивняков, пойменных ивняков и низкогорных мелколиственных лесов. В остальном пространственные структуры населения жуужелиц второй и первой половины лета сходны.

#### 4.4. Организация населения

Под пространственно-типологической организацией животного населения понимается общий характер его территориальной неоднородности, т.е. его пространственная структура, а также набор и взаимосвязь факторов среды, которые ее определяют (Равкин, 1984). Пространственная структура описана ранее.

Всего по классификации выделено влияние шести основных структурообразующих факторов среды (табл. 3).

Таблица 3

Оценка силы и общности связи ведущих факторов среды и неоднородности населения жуужелиц Северо-Восточного Алтая, 2003-2004 гг.

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Теплообеспеченность	40
в том числе: затененность	21
абсолютные высоты, экспозиция склона	19
Поясность	31
Состав лесообразующих пород	30
Кормность	11
Облесенность	16
Увлажненность	8
в том числе: заливание	3
Антропогенное воздействие	3
в том числе: распашка	3
застроенность	1
Все факторы	64
Режимы структурные	58
Режимы классификационные	51
Все режимы	57
Все факторы и режимы	71
Коэффициент корреляции	0,84

Наибольшее влияние оказывает теплообеспеченность, объясняющая 40% дисперсии неоднородности населения, отраженной матрицей коэффициентов сходства. В свою очередь теплообеспеченность делится на связанную с затененностью (21%) и связанную с абсолютными высотами местности (19%). Влияние поясности и состава лесообразующих пород также сравнительно высоко – 31 и 30%. Хотя состав лесообразующих пород непосредственно не влияет на неоднородность населения жуужелиц, он воздействует опосредованно, через затененность и напочвенный покров. Облесенность снимает только 16% дисперсии. Увлажненность в совокупности с заливанием объясняет лишь 8% дисперсии, поскольку основные отличия по этому показателю свойственны лишь заболоченным и прирусловым местообитаниям, занимающим наименьшую площадь. Еще меньшее

воздействие оказывает антропогенное воздействие (3%). Общая снятая дисперсия по всем факторам составила 64% (коэффициент корреляции – 0,8%)

Итак, пространственная неоднородность населения жужелиц Северо-Восточного Алтая связана с изменением абсолютных высот местности и связанной с ними теплообеспеченности. При увеличении абсолютных высот снижаются как плотность населения, так и видовое богатство. Основными структурообразующими факторами являются скоррелированные между собой теплообеспеченность, поясность и состав лесообразующих пород. Другие факторы, такие как антропогенное воздействие, заболоченность, заливание в половодье или при проливных дождях, формирующие разного рода отклонения, влияют в меньшей степени. Набор выявленных факторов можно считать достаточно полным, так как информативность структурно-классификационных режимов составила порядка 71%, что соответствует коэффициенту корреляции 0,84.

## Глава 5. Сравнительный анализ особенностей освоения пространства жужелицами и другими группами животных Северо-Восточного Алтая

На территории Северо-Восточного Алтая изучены особенности неоднородности населения птиц (Равкин, 1973), млекопитающих (Давыдова, 1969; Лукьянова, 1980; Шадрин, 1980; Цыбулин, Богомолова, 1985; Равкин и др., 2005), дневных бабочек (Малков, 2002) и муравьев (Чеснокова, 2006; Чеснокова, Омельченко, 2004). С использованием этих работ проведен сравнительный анализ особенностей освоения пространства жужелицами и животными других таксономических групп.

### 5.1. Общие тенденции и специфика распределения видов

Сопоставление классификаций по сходству распределения жужелиц, муравьев, дневных бабочек, птиц и мелких млекопитающих Северо-Восточного Алтая показывает, что для разных животных выделяется разное число типов предпочтения, и границы предпочтения и высотных поясов не всегда совпадают. Дробность классификаций животных по сходству их распределения (на уровне типа) возрастает в ряду: жужелицы – муравьи – дневные бабочки – птицы – млекопитающие.

У беспозвоночных большинство видов, в отличие от позвоночных, предпочитают предгорно-низкогорные пояса. Распределение видов жужелиц наиболее сходно с таковым у муравьев. Основным фактором, определяющим пространственную дифференциацию видов беспозвоночных, служит теплообеспеченность, связанная с абсолютными высотами и местностью, тогда как позвоночные менее зависят от этого фактора. Значимый рубеж в дифференциации видов беспозвоночных отмечен, не наблюдаемый у позвоночных между низкогорьями и среднегорьями. Виды птиц и млекопитающих проявляют четкую дифференциацию по ландшафтам и урочищам, а отсутствие таковой у беспозвоночных объяснимо большей их

зависимостью от микро- и мезоусловий, а не от макроусловий среды, как у позвоночных (Чернов, 1975).

### 5.2. Высотно-поясные изменения плотности и видового состава сообществ

Высотно-поясные изменения плотности населения жужелиц наиболее сходны с муравьями, но снижение плотности при переходе от предгорий к низкогорьям у жужелиц более выражено, что связано с затененностью кронами деревьев в подтаежном поясе. Характер же изменений видового богатства жужелиц имеет строго пирамидальный облик, не встреченный у других рассматриваемых групп животных, связанный с большей чувствительностью карабид к вышеописанным факторам среды. В целом, высотно-поясные изменения плотности и видового богатства сообщества большинства животных носят ромбовидный характер (максимальные показатели свойственны низкогорному поясу). У беспозвоночных, как и в случае с распределением видов, отмечена резкая граница между подтаежным и таежным поясами, выше которой наблюдается резкое снижение плотности и видового богатства, что связано с влиянием затененности в темной хвойной тайге.

### 5.3. Пространственная структура и организация населения

Пространственно-типологическая неоднородность облика населения у рассмотренных групп увеличивается в ряду: муравьи – жужелицы – дневные бабочки – млекопитающие – птицы.

Структура населения жужелиц наиболее сходна по облику и формирующим ее факторам со структурой населения орнитокомплексов. На всех структурных графах, отражающих пространственную неоднородность населения рассмотренных групп животных прослеживается основным трендом по теплообеспеченности, связанной с абсолютными высотами местности и отклонениями от него, которые представлены обедненными вариантами населения. Отклонения сформированы под влиянием природных (заболоченность, увлажненность, состав лесообразующих пород и т.д.) и антропогенных факторов среды (застроенность, распахка).

В результате, список ведущих структурообразующих факторов среды по всем группам сходен и в значительной степени скоррелирован с теплообеспеченностью, которая зависит от абсолютных высот местности и затененности. Поясность и состав лесообразующих пород являются производными, определяемыми тепло- и влагообеспеченностью. Специфичность организации для каждой группы животных проявляется сообразно с ее экологическими требованиями. Так для жужелиц и муравьев значимы поясность и состав лесообразующих пород, для бабочек – фитомасса травяного покрова, для птиц – облесенность и состав лесообразующих пород, для млекопитающих – таежность (затененность) и кормность.

## Выводы

1. На Северо-Восточном Алтае отмечено 160 видов жужелиц, относящихся к 41 роду, 22 трибам и 2 подсемействам. Впервые обнаружены на Северо-Восточном Алтае 42 вида.
2. Преимущественно предгорно-низкогорные лесные местообитания предпочитают 119 видов жужелиц (74%), среднегорно-высокогорные тундрово-таежные – 18 (12%), а предгорные и низкогорные болота – 12 (7%).
3. В населении жужелиц четко прослеживается внутрисезонная аспектированность, связанная не со сменой состава лидирующих видов, а с изменениями плотности населения. По внутрисезонной динамике плотности сообщества делятся на два основных типа: убывающей и пирамидальной численности. Кроме того, в низкогорных болотах отмечен тип возрастающего обилия, а в лугах-залежах – двухвершинных изменений. В болотах это связано с увеличением численности осеннего вида *Trechus secalis*, а в лугах-залежах – с сильной антропогенной нагрузкой (выпас скота) в июне - июле.
4. Высотно-поясные изменения плотности и видового богатства населения жужелиц, в отличие от других исследованных групп животных, носят пирамидальный характер т.е. от предгорий к высокогорьям показатели уменьшаются. У позвоночных и бабочек максимальные значения приходятся на низкогорья (ромбовидный облик), а у муравьев, изменения плотности носят пирамидальный облик, а видового богатства – ромбовидный.
5. Пространственная неоднородность населения жужелиц Северо-Восточного Алтая обусловлена в первую очередь, изменением абсолютных высот местности и связанной с ними теплообеспеченности. Список основных структурообразующих факторов внешней среды включает теплообеспеченность, поясность и состав лесообразующих пород, влияние которых в значительной степени скоррелировано. Интегральная связь факторов и структурно-классификационных режимов составила порядка 71% дисперсии населения, отраженной матрицей коэффициентов сходства, что соответствует коэффициенту корреляции равному 0,84.
6. Характер распределения видов проанализированных таксонов животного населения сходен, но у беспозвоночных он в большей степени зависит от теплообеспеченности, чем у позвоночных.
7. Неоднородность населения у всех рассмотренных групп животных определяется сходным набором факторов среды, в значительной степени скоррелированных с теплообеспеченностью, зависящей от абсолютных высот местности и затененности. Для птиц специфично влияние облесенности, для млекопитающих – таежности, для бабочек – фитомассы травяного покрова, для жужелиц и муравьев специфичных факторов нет, но особенно значимо влияние поясности.

## Работы, опубликованные по теме диссертации

1. **Иванов С.Б.** Пространственно-типологическая организация населения жужелиц среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая // Сибирская зоологическая конференция. Тезисы докладов Всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, 15-22 сентября 2004 г. Новосибирск, 2004. – С.40.
2. **Иванов С.Б., Дудко Р.Ю.** Пространственно-временная организация населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая // Сибирский экологический журнал, 4, 2006. – С. 457-467.
3. **Иванов С.Б.** Особенности пространственного размещения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Восточного Алтая // Гесэкология Алтае-Саянской горной страны. Ежегодный Международный сборник научных статей – Выпуск 3. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2006. – С. 256-260.
4. **Иванов С.Б.** Пространственно-типологическая организация населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Восточного Алтая // Осенние зоологические сессии. Новосибирск, 2005. – С. 3-14.

---

Подписано к печати 05.12.2006 г.  
Формат бумаги 60 x 84/16. Печ. л. 1,0. Бумага офсетная.  
Times New Roman. Тираж 120 экз. Заказ № 63.

---

630090, г. Новосибирск, ул. Академическая, д. 27.  
Тел. (383) 333 08 78, моб. 8 913 946 83 45.