

Зоодиагностика климатических изменений в степях Центрального Казахстана по сравнению с серединой XX в. на примере жуков-жужелиц и чернотелок

В. Г. МОРДКОВИЧ¹, С. А. ХУДЯЕВ², Р. Ю. ДУДКО¹, И. И. ЛЮБЕЧАНСКИЙ¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 8/2
E-mail: lubech@gmail.com

Статья поступила 21.02.2020

После доработки 02.03.2020

Принята к печати 10.04.2020

АННОТАЦИЯ

В Центральном Казахстане вдоль 70° в. д. в подзонах настоящей сухой и опустыненной степи в 1976–1978 и 2018 гг. проведены исследования сообществ напочвенных жуков – жужелиц (Carabidae) и чернотелок (Tenebrionidae). Параллельно исследовался почвенный покров и сравнивались климатические показатели изученных районов. При значительном изменении климата за 40–50 лет, выразившемся в подъеме температур с одновременным увеличением количества осадков, основные черты почв не претерпели существенных изменений, но сохраняют или приобретают сильные потенции к активизации солонцового или солончакового элементарного почвенного процесса, способного кардинально изменить структуру почвенного покрова. Общность локальных видовых композиций жужелиц в 1976–1978 гг., составлявшая 48–62 %, в начале XXI в. уменьшилась в сухой степи до 16 %, в опустыненной – до 7 %. У более адаптированных к засушливости чернотелок общность видового состава уменьшилась в настоящей степи с 70–75 % до 37 %, а в сухой – возросла до 87 %. В сообществах становится больше “южных” субаридных видов и меньше относительно “северных” бореальных и полизональных, которые в сухой и опустыненной степи исчезают полностью. В качестве интегрального зооиндикатора изменения аридности среды использован индекс Tенсар, выражающий отношение числа особей и видов аридных чернотелок и более гумидных жужелиц. В настоящей степи значения индекса невысоки и меняются в многолетней динамике и вдоль катен незначительно. Зато в сухой степи он в 2018 г. вырос по сравнению с серединой прошлого века в 5 раз, а в опустыненной – на 2 порядка. Триггером изменения состава и структуры локальных сообществ жужелиц и чернотелок является не изменение атмосферного увлажнения, а подъем среднегодовых температур, превысивший средние для глобального тренда значения, и активизировавшееся осолонцевание почв, создающее предпосылки опустынивания территории и биоты.

Ключевые слова: изменения климата, почвенный покров, жужелицы, чернотелки, Carabidae, Tenebrionidae.

В последние 50 лет пристальное внимание привлекает изменение климата Земли и зависимых от него параметров биоты. Именно она обеспечивает эффективное функционирование и устойчивость экосистем и биосферы в целом. В XX в. ученые настойчиво предупреждали

о таких явлениях, как увеличение содержания CO₂ в атмосфере, аридизация среды, таяние покровных ледников и вечной мерзлоты и др. [Будыко, 1980; Будыко и др., 1993]. В XXI в. тревожные предсказания климатологов и экологов стали сбываться. С 1980-х годов уверенно фиксируется перманентный подъем среднегодовой температуры земной атмосферы на 0,6 °С по сравнению с рубежом XIX – XX вв. [Houghton et al., 2001]. За период 1976–2006 гг. среднее потепление по России достигло 1,33 °С [Оценочный доклад..., 2008]. В течение последних 30 лет климатические изменения характеризуются перманентным ростом среднегодовых температур, увеличением амплитуды и частоты сезонных колебаний режимов атмосферной циркуляции. Важными чертами грядущего климата становятся отсутствие единой тенденции изменения климата и разные экологические последствия (от аридизации до гумидизации) в зависимости от географической широты местности, размера континентов, соотношения площадей суши и окружающих океанов и морей, макрорельефа [Тишков, 1996; Глобальные изменения..., 1999]. Самые существенные климатические перемены ожидаются на обширных равнинах Северной Америки и Евразии.

Глобальные изменения климата способны существенно сократить численность многих организмов, прежде всего стенобионтов. Ожидается, что к 2050 г., при сохранении текущего тренда климатогенеза, это неизбежно приведет к крупным перестройкам биогеоценозов. Еще более опасна для современной биоты масштабная и глубокая трансформация, а то и полное разрушение привычных местообитаний [Хански, 2010]. Происходящие климатические перемены приводят к изменению системы географических зон и соответствующих им биомов и как минимум – к смещению границ ареалов видов на 10–20 км за десятилетие [I-Ching Chen et al., 2011]. Вероятность таких прогнозов подтверждают палинологические и палеонтологические данные, свидетельствующие о былом перемещении границ ландшафтных зон с севера на юг на сотни километров и появлении новых экосистем крупного ранга, вплоть до биома (например, степного) [Кириков, 1959; Жерихин, 1993; Asworth, 2001].

Тесная взаимосвязь биоты на всех уровнях ее организации с климатом и возникаю-

щие в связи с этим параллелизмы тенденций изменения служат методологической основой биоиндикации и биодиагностики состояния среды [Гиляров, 1965; Мордкович, 1977; Rainio, Niemela, 2003]. Наиболее чувствительны к климату и его variability обитатели напочвенного яруса биогеоценозов. Рыхлый слой подстилки почти не предохраняет поверхность почвы от прямой инсоляции, ветров, атмосферных осадков, поверхностного стока, испарения, нагревания, неблагоприятных для живых организмов. Поэтому малейшее изменение гидротермического режима прежде всего сказывается в напочвенном ярусе. Выразительность адаптаций к климатическим аномалиям делает мезогерпетобий наиболее подходящим объектом для зоодиагностики состояния среды, особенно в открытых ландшафтах [Мордкович, 2014].

Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) – популярный объект для мониторинговых и биоиндикационных исследований из-за своего разнообразия и высокой численности в большинстве наземных экосистем [Rainio, Niemela, 2003; Koivula, 2011]. К тому же это одно из наиболее изученных в фаунистическом отношении семейств насекомых – фауны жужелиц многих регионов изучаются в течение десятилетий. Накопленный материал может быть полезен для сравнения с климатическими изменениями, происходящими в этих местностях.

Для многих видов жужелиц показано:

- изменение границ ареала (продвижение южных видов к северу [Hickling et al., 2006; Беспалов и др., 2010; Thomas, 2010; Aleksandrowicz, 2011; Drees et al., 2011; I-Ching Chen et al., 2011; Островский, 2017; Дудко и др., 2018];

- сдвиг вверх по склону гор за продвижением высотных поясов как в Западной Европе [Butterfield, 1996; Gobbi et al., 2007; Pizzolotto et al., 2014], так и в Южной Америке [Moret et al., 2016];

- изменение фенологии и сезонной динамики численности: все более ранние даты начала сезонной активности в связи с потеплением и ее прекращение примерно в то же время, что и раньше, что уже связано с сокращением фотопериода [Pozsgai, Littlewood, 2011]; или, напротив, более поздний выход имаго с зимовки и более поздняя осенняя ак-

тивность молодых особей [Бондаренко, Замотайлов, 2013];

– уменьшение размеров и грацилизация пропорций тела жуков на протяжении последних десятилетий, также связываемые с потеплением [Babin-Fenske et al., 2008; Brandmayr, Pizzolotto, 2016; Tseng et al., 2018].

Сложноорганизованные сообщества жужелиц чутко реагируют на изменения климата, для них свойственно:

– уменьшение численности или исчезновение короткокрылых видов, имеющих слабые расселительные способности и/или крупные размеры [Turin, den Boer, 1988];

– исчезновение хищных [Voigt et al., 2003] и специализированных видов с параллельным внедрением видов-генералистов [Desender et al., 2010; Clavel et al., 2011];

– общее обеднение видового состава и спектра экологических групп [Brooks et al., 2012; Pozsgai, Littlewood, 2014; Замотайлов и др., 2015].

При этом часто бывает трудно отделить изменения сообществ герпетобионтных беспозвоночных, вызванные локальным антропогенным воздействием, в том числе фрагментацией местообитаний, от вызванных климатическими изменениями.

Из других семейств жесткокрылых потенциалом биоиндикации обладают жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) [Мордкович, 1977]. Исследований по ним меньше, но известно, что некоторые из них также продвигаются на север [Сергеева, 2014] или изменяют предпочитаемые местообитания с деградирующих степных на более трофически обеспеченные в лесополосах [Nabozhenko, Lebedeva, 2016].

Цель предлагаемой работы – выявить и оценить в первом приближении характер и степень сопряженности многолетних климатических, почвенных и зоологических трендов. Решались следующие задачи:

1. Анализ тенденции изменения ключевых параметров климата в степной зоне Центрального Казахстана в XXI в. по сравнению с серединой XX в.

2. Сравнение направления трансформации типовых характеристик широтно-зонального ряда степных почв отмеченного региона за тот же период, подтвердив или опровергнув их репутацию самого консервативного и инертного компонента биогеоценоза.

3. Выявление состава и структуры животного населения аналогичных почв Центрального Казахстана в середине XX и начале XXI в. на примере герпетобия (напочвенных жуков-жужелиц и чернотелок) и определение направления изменения их видовых композиций и экологических сообществ за указанное время.

ВЫБОР ПОЛИГОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Степная зона Центрального Казахстана избрана полигоном совместного исследования климата, почв и зообиоты, так как представляет собой среду обитания с максимально широким диапазоном экологических условий во времени и пространстве. Эта территория расположена в глубине гигантского Евразийского континента, далеко от океанов и в то же время открыта для беспрепятственного перемещения воздушных масс в любом направлении. Широчайший диапазон условий среды, плохо улавливаемый во времени, надежно зафиксирован в пространстве в виде системы широтных зон и подзон, образующих градиентный ряд, дополненный локальными градиентами условий, обусловленными катенной организацией пространства. Вместе они образуют абиотическую матрицу среды, очерчивающую пределы изменчивости степной экосистемы, за которыми следуют либо полная деградация, либо постепенное переорождение степей в лесостепной к северу или пустынный к югу ландшафт.

На внутриконтинентальных равнинах Центрального Казахстана, где равнины чередуются с массивами мелкосопочников, представлены три подзоны степей:

Подзона настоящей умеренно засушливой или засушливой степи на обыкновенных или южных черноземах занимает площадь 24,9 млн га, в том числе 12,9 млн га – на южных черноземах [Казахстан, 1969]. Растительный покров формирует разнотравно-типчачово-ковыльный травостой. Его доминантами служат крупнодерновинные (*Stipa rubra*, *S. capillata*) и мелкодерновинные (*S. lessingiana*, *Festuca pseudovina*, *Koeleria gracilis*, *Helictotrichum desertorum*) злаки, представители разнотравья (*Artemisia austriaca*, *Salvia stepposa*, *Phlomis tuberosa*, *Anemone* sp., *Peucedanum morisonii* и др.). Проективное покрытие засушливых настоящих степей, составляющее 70–80 %,

и высота травостоя, равная 30–50 см, существенно препятствуют инсоляции напочвенного яруса биогеоценоза степи.

Подзона сухих типчаково-ковыльковых степей на темно-каштановых почвах располагается на площади 53,1 млн га. Доминантами зональной растительности являются мелкодерновинные злаки: ковыль Лессинга, тонконог тонкий, овсец пустынный, типчак; из разнотравья – полыни холодная, австрийская, понтийская, а также грудница мохнатая (*Lynosyris villosa*), ромашник тысячелистный (*Pyretrum adellifolium*), лапчатка (*Potentilla acaulis*), горькуша (*Saussurea salifolia*), тюльпан (*Tulipa* sp.), мытник (*Pedicularis* sp.), ирисы (*Iris* spp.). Проективное покрытие 50–60 % и высота травостоя 20–30 см слабо предохраняют поверхность почвы от агрессивной инсоляции.

Подзона опустыненных полукустарничково-мелкодерновинно-мелкозлаковых степей на светло-каштановых почвах имеет

площадь 37,5 млн га. Доминантами выступают ковыль тырсик (*Stipa glareosa*), житняк (*Agropyrum desertorum*) и разнотравье – полынь белая на менее засоленных и черная на солонцеватых и солончаковых почвах; маревые – кокпек (*Artiplex cana*), ежовник (*Anabasis salsa*). Проективное покрытие растительности 30–40 % и высота травостоя 10–15 см делают поверхность почвы беззащитной перед мощной инсоляцией.

В целом, от северных пределов степной зоны к южным увеличивается количество тепла, уменьшается количество атмосферных осадков, растут испаряемость, дефицит влаги и аридизация среды обитания биоты (табл. 1). В том же направлении меняется сезонный порядок выпадения осадков – максимумы их выпадения смещаются от июля на весенне-раннелетний период [Казахстан, 1969; Береснева, 2006].

В подзоне настоящих степей зональными почвами являются черноземы обыкновен-

Т а б л и ц а 1

Климатические характеристики равнинных степей срединного региона Евразии в середине XX в.*

Широтная подзона степи	Луговая	Настоящая засушливая	Сухая	Опустыненная
Зональная растительность	Злаково-разнотравная	Разнотравно-ковыльная	Полынно-ковыльно-типчаковая	Мелкодерновинно-злаково-полукустарничковая
Почва	Чернозем обыкновенный	Чернозем южный	Темно-каштановая	Светло-каштановая
Географическая широта	53°	52–51°	50–49°	50–49°
Регион исследования, ближайший населенный пункт	Западная Сибирь	пос. Шотанды	Центральный Казахстан	
Метеостанция	с. Карачи	г. Астана	с. Кургальджин	пос. Баршынь
	с. Чаны	пгт. Шортанды	с. Старое Баршино	
Сумма осадков за год (средняя за 50 лет), мм	331	262	218	152
Амплитуда (А) суммарных осадков – max/min, мм за 50 лет	250/450	122/529	104/368	88/318
Степень амплитудности суммы осадков, А/ср	0,6	1,6	1,2	0,9
Испаряемость (средняя за 50 лет), мм/год	≈300	≈500	≈700	≈800
Дефицит влаги, испаряемость/осадки	0,9	1,9	3,2	5,3
Среднегодовая температура, °С	–0,7	1,4	1,5	3,3
Средняя температура лета, °С	18	22	24	26
Сумма температур $t > 10^\circ$	1900	2100	2300	2500
Безморозный период, дней	110	120	123	140
Радиационный баланс R, ккал	24,6	31,4	31,5	37,2
Индекс Маргона	3,0	2,5	1,9	1,1

* Значения приведены из “Справочника по климату СССР” [1966], средние за 1920–1965 гг., и монографии “Казахстан” [1969].

ные и южные карбонатные легкосуглинистые. В понижениях рельефа локализованы лугово-черноземные и луговые почвы поверхностного увлажнения. В зависимости от положения в рельефе в почвах в различной степени проявляются солонцеватость, уплотнение, глыбистость, трещиноватость. Профиль южных черноземов часто содержит легкорастворимые соли и гипс. Верхняя граница солевого горизонта залегает на глубине 70–100 см, максимумы скопления солей, как правило, регистрируются во втором метре почвенного профиля. Содержание гумуса в верхних почвенных горизонтах в среднем составляет 5 %, а мощность гумусового профиля может достигать 1,5 м. Солонцеватость обусловлена содержанием обменного натрия в почвах в пределах 4–12 %. Обеспеченность валовым азотом и фосфором высокая, а их подвижными формами – низкая. Обеспеченность валовым и подвижным калием – высокая. Доля солонцов составляет 24,3 % от всех почв в подзоне южных черноземов. На повышенных элементах рельефа (гривах) формируются глубокие натриевые солонцы. Они промыты от водорастворимых солей на глубину более 1 м, при этом карбонаты и гипс в них локализованы на глубине 50–80 см. Содержание поглощенного натрия в иллювиальном горизонте может достигать 30 % от суммы поглощенных оснований. В условиях мелкозападинного рельефа солонцы находятся в условиях сезонного засоления и рассоления. В солонцовом горизонте содержится не только поглощенный натрий, но и магний. Верхняя граница карбонатов и гипса может быть локализована на глубине 15–30 см [Почвенный отчет..., 1960; Боровский и др., 1969; Путеводитель почвенной экскурсии, 1974; Успанов, 1974; Кирюшин, 1975; Боровский, 1978, 1982; Дурасов, Тазабеков, 1981; Титлянова и др., 1984].

В подзонах сухой и опустыненной степи особенности почв – грубоскелетность, малая мощность профиля, солонцеватость, высокая щелочность, карбонатность, столбчатая, призматическая, ореховатая глыбистая структурная организация иллювиального горизонта, наличие засоления – обусловлены характером почвообразующих пород Казахского мелкосопочника, в основном суглинистыми и аллювиально-делювиальными грубоскелетными, каменистыми отложениями. Зональный поч-

венный покров представлен темно-каштановыми и светло-каштановыми почвами. Наряду с ними распространены лугово-каштановые почвы, луговые и лугово-болотные. Широко распространены солонцы, которые развиваются в комплексе с другими почвами: мелкие столбчатые, солончаковые и солончаковатые сульфатно-хлоридного засоления, содержат карбонаты и гипс. По составу поглощенных оснований – натриевые, иногда встречаются магниевые. В долинах рек, замкнутых бессточных понижениях и озерных впадинах развиваются солончаки [Стороженко, 1952; Вопросы..., 1963; Боровский и др., 1969; Дурасов, Тазабеков, 1981].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исходные данные по климату (среднегодовые и помесечные значения температур и количества атмосферных осадков) заимствованы для прошлого века из регулярно издаваемых «Справочников по климату СССР» [1966] или непосредственно из журналов стационарных метеостанций Целиноград (Астана, Нурсултан), Кургальджино (Коргалжын), Караганда, Берлик, Старое Баршино, а для XXI в. – с интернет-ресурсов gr5.by («Расписание погоды») и thermograph.ru («Термограф: архивные данные температуры воздуха и количества осадков»). Сведения по микроклимату почв получены авторами (влажность и температура почв, послойно) для 1970-х годов методом сушки образцов почвы в бюксах и взвешивания до и после сушки в термостате; измерения температур проводилось с помощью термометров Савинова.

Для характеристики почв использовались модельные разрезы стандартного формата с описанием морфологии почвенного профиля и необходимого лабораторно-аналитического сопровождения. Классификация почв, с целью корректного сравнения ретро- и современных результатов, дана по руководству «Классификация и диагностика почв СССР» [1977].

Для зоодиагностики состояния среды проведены количественные учеты почвенной мезофауны. В качестве эталонных групп, наиболее адекватно отображающих климатические и микроклиматические условия биотопов, использованы жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) и чернотелки (Coleoptera, Tene-

brionidae). Мезогерпетобий учитывали с помощью почвенных ловушек в 1976, 1977, 1978 и 2018 гг. на одних и тех же эталонных участках, расположенных приблизительно вдоль 70° в. д.: в настоящей степи – на южном черноземе в окрестностях пос. Шортанды (51°34' с. ш., 71°17' в. д.); в сухой степи – на темно-каштановой почве в окрестностях пос. Арыкты (50°32' с. ш., 70°27' в. д.) (Республика Казахстан, Акмолинская обл.) и в опустыненной степи в окрестностях пос. Баршын (49°37' с. ш., 69°28' в. д.) (Қарағандинская обл.). На каждом участке ловушки размещали на элювиальной, транзитной и аккумулятивной позициях. Расстояние между позициями составляло от 100 до 300 м. В каждой позиции ловушки расставляли в линию поперек катены по 10 штук на расстоянии 3–4 м друг от друга и экспонировали в конце мая – начале июня по 5–10 суток подряд. Все данные учетов в целях унификации приводятся в пересчете на 100 ловушко-суток. Сходство видовых композиций определялось по коэффициенту Жаккара. Результаты учетов приведены в Прил. 2.

В качестве индикатора аридности для мезогерпетобия был предложен индекс, отображающий соотношение в местообитании количества жуков-чернотелок и жужелиц. Первые, имея широкий арсенал адаптаций к засушливости среды, символизируют прогрессирующую аридизацию, вторые, обладая лишь пассивными средствами защиты от сухости, рассматриваются как индикатор гумидизации среды [Markuzzi, 1960]. Нами этот индекс используется в модернизированном виде [Мордкович, 1977], с учетом не только числа особей, но и видового богатства тех и других жуков. Поэтому мы сочли корректным изменить название индекса на Tencar (Tenebrionidae/Carabidae). Значение индекса Tencar: $(A/B) \cdot (a/b)$, где A – суммарная численность чернотелок на катене (без учета аккумулятивной позиции); B – численность жужелиц; a – число видов чернотелок; b – число видов жужелиц.

Отмеченные в ходе исследования виды жужелиц были сгруппированы по широтной составляющей их ареалов: виды поделены на бореальные, суббореальные гумидные, субаридные и полizonальные в соответствии с методикой, изложенной в нашей работе

[Дудко, Любечанский, 2002] и дополнениях к ней [Дудко и др., 2018]. Спектры ареалов видов жужелиц в каждом местообитании позволяют оценить, насколько “северной” или “южной” является видовая композиция в том или ином биотопе.

Весь комплекс исследований проводился с использованием катенного подхода, т. е. синхронного получения данных не только из зональных ландшафтов, но и из интразональных позиций, предварительно выбранных и размеченных [Мордкович и др., 1985]: элювиальной (EL), трансэлювиальной (трансэль, TR1), трансэлювиально-аккумулятивной (трансэльак, TR2) и аккумулятивной (AC). Для обозначения позиций использована номенклатура, предложенная М. А. Глазвской и А. Н. Геннадиевым [1995].

Обработаны и проанализированы погодично, помесечно и по периодам вегетационного сезона климатические данные с 1975 по 2018 г. Использованы данные 15 почвенных разрезов и более 1000 почвенно-зоологических проб, собранных в течение четырех лет помесечно с апреля по сентябрь.

Для метеоданных рассчитывался индекс сухости воздуха Мартона $J_a = P/(T + 10)$, где P – сумма осадков за год, см; T – среднегодовая температура, °С; более аридный год имеет меньшее значение индекса [Быков, 1983].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Региональные аномалии глобального климатического тренда в степной зоне Центрального Казахстана

До середины XX в. особенности климата на равнинах Центрального Казахстана объяснялись, как правило, специфическим воздействием вытянутого с востока на запад узкого отрога сибирского антициклона (ветроразделительная ось А. И. Воейкова). Вдоль этого отрога и благодаря ему сформировался и до сих пор существует степной биом [Мордкович, 2014]. В последние десятилетия резко усилился перенос воздушных масс в северо-южном направлении, несущих прохладу и осадки с оттаивающего Северного Ледовитого океана и жаркий сухой воздух из пустынных регионов Средней Азии. В результате общий тренд климата к потеплению в степной и пустынь-

**Изменение климата в подзоне настоящих засушливых степей на южных черноземах
Центрального Казахстана в 1970–2018 гг.**

Среднее многолетнее изменение климата	Температура, °С				Осадки, мм			Индекс сухости воздуха Мартона	
	Средняя годовая <i>t</i>	Абс. max	Абс. min	А/ср	Сумма за год	Абс. max	Абс. min		А/ср
За 1970-е годы	2,5	3,6	1,2	1,1	287	321	116	0,7	2,3
За 1980-е годы	3,2	4,8	1,3	1,1	305	387	266	0,4	2,3
За 1990-е годы	3,2	4,5	1,6	0,9	312	411	228	0,6	2,4
За 2000-е годы	4,1	5,0	3,2	0,4	332	371	248	0,4	2,3
За 2010-е годы	4,1	5,3	3,4	0,4	361	494	267	0,6	2,6

П р и м е ч а н и е. А/ср – степень амплитудности суммы осадков.

* По данным метеостанции г. Астаны – индекс 35188.

ной зонах Центрального Казахстана превышает средние глобальные значения в 2 раза [Буданов, 2016]. Кроме того, уже в начале XXI в. по сравнению с предыдущим в степной зоне Центрального Казахстана резко возросли разнообразие типов погод и частота их смены, значительно обострив черты и без того резко-континентального климата [Береснева, 2006].

Погодичный анализ климатических данных в Центральном Казахстане с 1970-х годов по настоящее время проведен нами на территории подзоны настоящих степей на южных черноземах, в 50 км южнее пос. Шортанды по замерам метеостанции г. Астана (Целиноград, Нурсултан). Эта широтная полоса отличается классическим резко-континентальным климатом, который отражает весь спектр состояний, характерных для степной зоны в целом (см. табл. 1).

На этом унифицированном фоне степного климата изменения в подзоне настоящих степей во второй половине XX и начале XXI в. выглядят следующим образом. Среднегодовая температура воздуха (средняя за десятилетие), составлявшая в 1970-х годах 2,4 °С, в 1980-е – 1990-е годы повысилась почти на градус (3,2 °С), в 2000-е и 2010-е годы XXI в. – до 4,1 °С, а в последние три года – до 4,6–5,3 °С с учетом, что в период с 1920 по 1970 г. она составляла в среднем всего 1,4 °С, а предельное значение этого показателя (в опустыненных степях) достигало в отсутствие глобального тренда потепления 5,3 °С. Можно с уверенностью утверждать, что в Центральном Казахстане имело место перманентное потепление на 1,7 °С за 50 лет.

Годовая сумма осадков, средняя за десятилетие, начиная с 1970-х годов тоже растет последовательно, но более плавно, чем среднегодовая температура, – с 287 до 305–312 мм/год в 1980–1990 гг., далее – до 332 в 2000–2010 гг. и 361 мм/год – в 2010-е годы (табл. 2).

Относительно скромный по сравнению с Западно-Сибирской равниной рост увлажнения объясняется, по-видимому, тем, что влажный воздух добирается до Центрального Казахстана с большими потерями. Кроме того, значительную часть влаги аккумулируют на себя останцы Казахского мелкосопочника. Относительно небольшое, но последовательное и многолетнее увеличение годового количества осадков в Центральном Казахстане, подтверждаемое уменьшением аридности по изменению индекса Мартона (см. табл. 2), можно, по-видимому, считать аномалией по отношению к глобальному тренду потепления и аридизации, проявляющейся локально в самом внутриконтинентальном регионе в последнем десятилетии. При этом следует учитывать, что небольшое ослабление аридности к югу по степям может быть купировано параллельным ростом испаряемости в связи со значительным повышением среднегодовой температуры.

**Особое значение весны для степной биоты
на фоне климатической неустойчивости
вегетационного сезона**

Климатические условия в степях Центрального Казахстана для биоты являются

в целом дискомфортными, ибо два главных фактора, лимитирующих жизнедеятельность, – влажность и тепло, большую часть года и даже вегетационного сезона оказываются в дефиците, по очереди или оба одновременно (табл. 1–3). Дефицит того или другого фактора может проявляться в любом месяце вегетационного сезона.

На этом неустойчивом фоне выгодно выделяется положительным эффектом первая треть вегетационного сезона – с середины мая, иногда апреля до середины июня. В это время быстрый сход снежного покрова гарантирует полноценную влагозарядку почв, независимо от поступления или недостатка летних осадков. Вторжение теплого воздуха из расположенных южнее уже прогретых пустынь обеспечивает весной в степях Центрального Казахстана быстрое нарастание тепла уже с середины мая, а нередко и апреля, до 10, а то 15–20 °С [Береснева, 2006]. Резкие и частые смены разнообразных погод, особенно характерные для весны, обеспечивают в степях широкий спектр экологических условий, тогда как в остальные месяцы вегетационного сезона доминируют погоды одного-двух типов.

Для мая – середины июня характерны наибольшие отклонения ключевых климатических параметров от среднего значения за период 1976–2018 гг. При этом в 1970-е годы средние температуры были выше, а в 2018 г. ниже нормы (см. табл. 3).

Соответственно, именно весной происходят цветение и бурный прирост большинства степных растений и наблюдаются максимумы разнообразия, численности и активности доминантов степной фауны.

В настоящих степях Центрального Казахстана для мая – июня в засушливые годы (1975–1976) на первую треть вегетационного сезона приходилось 40 % общей суммы осадков (124 мм) вегетационного сезона, в более влажные 1977 и 1978 гг. – 35 %, а в 2017, 1918 гг. – 30 %.

Та же тенденция наблюдается в подзоне сухой степи на более сухом общем фоне. На южной окраине степной зоны доля осадков первой трети вегетационного сезона, достигавшая в 1970 г. 48 %, в 2017–2018 гг. увеличилась до 61 % (табл. 4).

Средние температуры вегетационного сезона и его первой трети зависят от количе-

Т а б л и ц а 3
Температура и осадки, среднемноголетние и в годы проведения исследований

Показатель	Температура		Осадки	
	Май	Июнь	Май	Июнь
Караганда				
Среднее за 1976–2018 гг.	13,3	18,9	29,7	21,7
Стандартное отклонение	1,71	1,68	23,92	13,31
Нормированное отклонение 1976 г.	1,10	0,08	–1,20	0,09
Нормированное отклонение 1977 г.	1,68	2,34	–0,20	0,62
Нормированное отклонение 1978 г.	–0,99	0,08	–0,99	0,32
Нормированное отклонение 2018 г.	–1,92	–0,46	2,44	0,99
Астана				
Среднее за 1976–2018 гг.	14,0	19,8	30,6	20,7
Стандартное отклонение	1,87	1,70	23,85	11,38
Нормированное отклонение 1976 г.	0,35	0,01	–1,03	–0,77
Нормированное отклонение 1977 г.	1,10	1,72	1,19	0,46
Нормированное отклонение 1978 г.	–1,46	0,24	–0,86	–0,59
Нормированное отклонение 2018 г.	–1,89	–0,75	1,82	–0,77

**Параметры климата вегетационного сезона и его первой трети в разные годы в трех подзонах степей
Центрального Казахстана**

Показатель	1975–1976 гг.	1977–1978 гг.	2017–2018 гг.
Настоящая степь			
Индекс аридности Мартона в первой трети вегетационного сезона	0,2	0,2	0,2
Средняя годовая температура, <i>t</i> :			
воздуха	3,0	2,8	4,9
вегетационного сезона	16,6	17,0	19,1
первой трети вегетационного сезона	14,9	15,2	16,9
Сумма атмосферных осадков, мм:			
за год	235	309	257
за вегетационный сезон	124	172,7	172,5
за первую треть вегетационного сезона	49,5 (40 %)	61,2 (35 %)	52,3 (30 %)
Сухая степь			
Индекс аридности Мартона в первой трети вегетационного сезона	0,06	0,1	0,1
Средняя годовая температура, <i>t</i> :			
воздуха	2,5	3,4	4,5
вегетационного сезона	18,6	19,6	18,5
первой трети вегетационного сезона	17,2	18,2	17,4
Сумма атмосферных осадков, мм:			
за год	217	268	359
за вегетационный сезон	39,4	90,9	156,7
за первую треть вегетационного сезона	17,3 (44 %)	28 (31 %)	37,7 (24 %)
Опустыненная степь			
Индекс аридности Мартона в первой трети вегетационного сезона	0,1	0,1	0,2
Средняя годовая температура, <i>t</i> :			
воздуха	3,1	3,5	4,6
вегетационного сезона	18,9	17,8	19,6
первой трети вегетационного сезона	17,4	16,5	17,4
Сумма атмосферных осадков, мм:			
за год	134	209	207
за вегетационный сезон	114	90	104
за первую треть вегетационного сезона	42 (37 %)	49 (48 %)	63,5 (61 %)
Индекс аридности Мартона в течение сезона	0,4	0,3	0,35

ства выпавших осадков, снижаясь во влажные годы за счет трат тепла на испарение, однако многолетний тренд увеличения отмечается в подзоне настоящих степей, но отсутствует в остальных подзонах. Индекс аридности Мартона в первой трети вегетационных сезонов от 1970 г. к 2017–2018 гг. не растет во всех подзонах степной зоны, но имеет более низкие значения по отношению к среднему за весь вегетационный период.

Таким образом, тенденции изменения ключевых параметров климата в первой трети вегетационного сезона не противоречат общей тенденции, характерной для вегетационного сезона, отличаясь более умеренными температурами и более высоким, гарантированным даже в сухие годы увлажнением за счет весенней влагозарядки почв тающим снегом. По сумме климатических условий первую треть вегетационного сезона можно считать

наиболее комфортным временем для биоты, так как другие периоды лета лимитированы по теплу и/или влаге (см. табл. 4).

Изменение состояния почвенного покрова Северного и Центрального Казахстана в XXI в. по сравнению с XX в.

На изменение почвенного покрова Северного и Центрального Казахстана в наибольшей мере влияют: а) последствия нерационального землепользования (массовая распашка целинных земель, просчеты в агротехнике и химизации, чрезмерная пастбищная нагрузка и деградация естественных пастбищ) и развитие эрозионных процессов; б) общий тренд климата к потеплению, который, по оценке Н. У. Буданова [2016], в степной и пустынной зонах Казахстана превышает средние глобальные значения в 2 раза, и умеренному повышению годовых сумм осадков и ослаблению аридизации.

Значительная часть степных почв, интенсивно используемых в сельском хозяйстве в 1970-е годы под лозунгом освоения целины, ныне выведена из сельскохозяйственного фонда и находится в предклимаксовой или даже климаксовой стадии экологической восстановительной сукцессии и используется для пастбищного животноводства и нередко преподносится в качестве целинных эталонов степного ландшафта. Между тем интенсивное использование почв в сельском хозяйстве на фоне природных условий Казахстана (засушливости климата, открытого степного характера местности и слабой природной структурности почвы) способствовало развитию эрозии. Отмечалось, что к 1970 г. в Карагандинской области общая площадь эрозионно опасных почв составляла 2058,5 тыс. га, опасных в отношении ветровой эрозии – 1901,5 тыс. га, а опасных в отношении водной эрозии – 157 тыс. га. В свою очередь в Целиноградской области общая площадь эрозионно опасных почв составляла 6204,1 тыс. га, опасных в отношении ветровой эрозии – 4454,1 тыс. га, в отношении водной эрозии – 1750 тыс. га. При этом, по данным В. М. Боровского [1970], в эродированных почвах по сравнению с неэродированными в среднем содержалось гумуса меньше на 59 %, водно-растворимого фосфора – на 40 %, подвижного калия – на 50 %, увеличивается содержание среднего песка

и уменьшается количество физической глины. Эрозия спровоцировала развитие процесса дегумификации почв, который выражается в потере гумуса и ухудшении его качества, а также уменьшении мощности гумусированной части почвенного профиля. Уже в 1950–1980 гг. в подзоне южных черноземов в результате распашки изменилось морфологическое строение почв: исчезла языковатость в верхних горизонтах и уменьшилась мощность гумусового горизонта. На тот момент потери гумуса и валового азота на пахотных почвах составляли 11–15 % по сравнению с целиной. В целом для почвенного профиля потери гумуса могли достигать 20 т/га (более 5 % от его запасов в слое 1 м) [Успанов, 1974; Титлянова и др., 1984].

Мониторинговые исследования почвенного покрова Северного Казахстана, проведенные в период 1992–2006 гг., установили [Сейдалина, 2009], что потери гумуса по сравнению с 1956 г. (начало наблюдений) в черноземах обыкновенных в период 1992–1996 гг. составили 12,3 %, а в 2003–2006 гг. – 21,5 %. При этом в южных черноземах процесс дегумификации проходил более интенсивно, и к 1992–1996 гг. количество гумуса в них снизилось на 18,2 %, а к 2003–2006 гг. – на 38,2 %. В работе [Пашков, 2006] указывается, что средние ежегодные потери гумуса в пахотном слое почвенного покрова Северного Казахстана составляют 0,5–0,6 %. А с момента освоения целины черноземы Северо-Казахстанской области потеряли около 30 % гумуса, каштановые почвы – до 40 %. Процесс дегумификации также охватывает почвы пастбищ. Так, по сообщению Б. Н. Насиева и соавт. [Насиев, Елешев, 2014; Насиев, 2015], содержание гумуса в почвах пастбищ Западно-Казахстанской области в период 1977–2012 гг. уменьшилось до 51,2 % от исходного и сопровождалось снижением мощности гумусового горизонта в среднем на 4 см. При этом по данным Института почвоведения им. У. У. Успанова среднее снижение содержания гумуса на всех пахотных землях Казахстана составило 20–30 % [Сапаров, Мамышов, 2008].

Таким образом, по современным оценкам [Сапаров и др., 2017] явления деградации зарегистрированы на 75 % площади почвенного покрова Казахстана. Здесь ветровой и водной эрозии сум-

марно подвержены около 30,5 млн га сельскохозяйственных земель. За последние 30–50 лет распространение сильнозасоленных почв увеличилось на 27–30 % и в настоящее время их площадь составляет 94,9 млн га.

Агротехнический триггер сукцессии, в том числе ее биоты, оставив негативные следы в структуре и химии почв Центрального Казахстана, к настоящему времени постепенно ослабевает и сказывается лишь на почвах, остающихся в сельскохозяйственном обороте. Зато климатический триггер набирает силу. Потепление климата в сочетании с ростом годовых сумм осадков на фоне насыщения почв и подстилающих их пород легкорастворимыми солями, легко перемещающимися по вертикальному профилю почв и вдоль катен с боковым и плоскостным стоком, потенциально может в ближайшей перспективе спровоцировать активизацию “дремлющих” или вялотекущих при дефиците влаги и тепла солончакового и солонцового элементарных почвенных процессов (ЭПП). Реальность такого прогноза подтверждает широкое распространение солонцов среди степных почв в Центральном Казахстане. Их относительная доля в почвенном покрове с севера на юг по степной зоне увеличивается с 20 до 60 %. При этом солонцы занимают не только гидроморфные, но и автоморфные позиции рельефа, особенно в подзоне светло-каштановых почв. Считается, что осолонцевание в прошлом шло гораздо интенсивней и было, видимо, зональным процессом, который, по мере уменьшения гидроморфизма в связи с ростом засушливости, затухал в северных подзонах степи быстрее и сильнее, в южных – слабее и медленнее ввиду недостатка осадков и отсутствия промыва. В подзоне опустыненных степей солонцы автоморфных позиций – это не только реликты, но и современные почвы, образующиеся на остаточно-засоленных породах четвертичного и третичного возрастов. По-видимому, в прошлом солонцовый ЭПП был зональным, да и теперь, по крайней мере на юге степной зоны, идет интенсивнее, чем в степной. Весьма вероятно, что светло-каштановые почвы – это одна из стадий рассолонцевания солонцов. В случае сохранения и усиления существующего климатического тренда в центре Евразии смена вектора почвообразования в сторону осолон-

цевания может начаться очень скоро [Неуструев, 1977].

Однако сегодняшнее состояние почв степной зоны позволяет рассматривать их как инвариант на фоне пока еще только набирающего обороты климатического тренда. Об этом свидетельствуют описания морфологических профилей, сделанные разными специалистами на одних и тех же модельных площадках с интервалом 50 лет. Они практически идентичны, что крайне редко случается у почвоведов. Таким образом, зональными типами почв Центрального Казахстана остаются: в подзоне настоящих засушливых степей – чернозем южный, малогумусный, карбонатный, среднемощный; в подзоне сухих степей – темно-каштановая солонцеватая почва; в подзоне опустыненных степей – светло-каштановая поверхностно-каменистая и солонец средне-столбчатый, степной. Описание современного состояния почв, сделанное в 2018 г., приведено в Прил. 1.

На фоне такого консервативного параметра, как морфология вертикального профиля, наиболее чувствительным к климату остается микроклимат почвы. Именно на его изменения быстро и адекватно реагируют беспозвоночные животные, особенно мезогерпетобий.

Суточный и сезонный мониторинг микроклимата почв на трех эталонных катенах в трех подзонах степей Центрального Казахстана показал, что в слоях почвы глубже 5 см актуальные температуры сопоставимы с температурой приземного слоя воздуха. Весной и в начале лета они составляют в южном черноземе настоящей степи 16–17 °С, снижаясь вниз по катене. В темно-каштановой почве сухой степи температуры верхнего слоя почвы увеличиваются до 20–22 °С. На поверхности всех степных почв значения температур уже к 10–11 часам дня в черноземе и темно-каштановой почве поднимаются до 25–30 °С, а в светло-каштановой – до 45 °С. Ночью температуры снижаются в слое 0–15 см в 2–2,5 раза.

Влажность почв элювиальных позиций катен в слое 5–15 см в широтно-зональном ряду почв снижается с 23–36 % в южном черноземе до 14–21 % в темно-каштановой и 12–20 % в светло-каштановой почвах. Вниз по катенам влажность почвы увеличивается на транзитных позициях катен в 1,5–2,5 раза

по сравнению с эллювиальными. В болотно-луговых почвах аккумулятивных позиций весной, осенью и летом после сильных дождей влажность поднимается до 100 %, но в засушливые периоды снижается до 5 %.

Таким образом, при значительном изменении климата за 50 лет, выразившемся в подъеме температур с одновременным увеличением количества осадков, основные черты почв не претерпели существенных изменений, но сохраняют или приобретают сильные потенции к активизации солонцового или солончакового элементарного почвенного процессов, способных за короткий срок кардинально изменить структуру почвенного покрова в южной половине степной зоны Казахстана.

Изменение фаунистических параметров семейств жуужелиц и чернотелок в степях Центрального Казахстана с середины XX к началу XXI в.

Равнинные степи Центрального Казахстана на автоморфных и полугидроморфных позициях катен отличаются небольшим набором видов жуков-жуужелиц и еще меньшим разнообразием чернотелок. Весной и ранним летом за 4 года исследований на изученных участках суммарно выявлено первых 60 видов, вторых – 16. С учетом гидроморфных позиций список жуужелиц, как более гигрофильной группы жесткокрылых, увеличивается до 93 видов, а чернотелок – не меняется.

Разнообразие жуужелиц, составляющее, по данным наших учетов, в настоящих степях 41 вид, в следующей к югу подзоне сухих степей сокращается до 25 видов и остается на этом уровне в подзоне опустыненных степей. Видовое разнообразие чернотелок, низкое в настоящих и сухих степях (9–10 видов), немного подрастает в степях опустыненных, до 14 видов (см. Прил. 2). Общность фаун жуужелиц не опускается ниже 28–9 %, а чернотелок – 28–33 % (рис. 1).

Значительные колебания состава локальных видовых композиций в многолетней динамике возможны в любом десятилетии. В 1970-е годы наибольшим контрастом отличались 1976 г., когда выпало осадков в 1,5 раза меньше среднемноголетней за десятилетие нормы, и 1978 г., когда осадков выпало в 1,5 раза больше нормы. В настоящей степи, несмотря на значительный (больше, чем между серединой XX и началом XXI в.) перепад атмосферного увлажнения, общность наборов видов жуужелиц сухого 1976 г. и влажного 1978 г. достигла 48 %. Тот же показатель в сухой степи в 1976 и 1978 гг., контрастных по увлажнению, достиг 62 %. Общность видовых композиций чернотелок в эти годы достигала 70–75 % (см. рис. 1). На этом фоне уменьшение такой общности у жуужелиц в 2018 г. по сравнению как с сухим 1976, так и с влажным 1978 г. до 16–17 % выглядит деструктивным событием, а уж ее падение в опустыненных степях к началу XXI в. по сравнению с 1970-ми годами до 7,7 % –

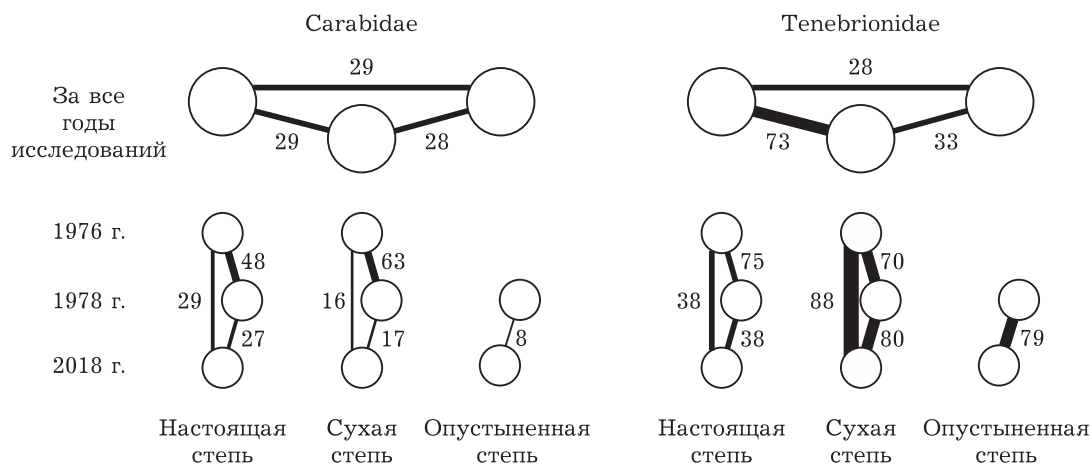


Рис. 1. Общность локальных видовых композиций жуужелиц и чернотелок в широтно-зональном градиенте степей Центрального Казахстана в середине XX и начале XXI в. по индексу Жаккара (%). Вверху – суммарно за 4 года исследований, внизу – межгодовые отличия

фаунистической катастрофой (см. рис. 1). У чернотелок общность наборов видов 2018 г. по сравнению с 1970-ми годами тоже уменьшилась в настоящей степи до 37 %, а в сухой степи выросла до 80–87 %. При этом обращает на себя внимание, что значения индекса общности видовых композиций 2018 г. практически одинаковы по отношению и к сухому 1976 г., и к влажному 1978 г. Это обстоятельство указывает на то, что ведущее значение для общности локальных видовых композиций имели не колебания атмосферного увлажнения, а, вероятнее всего, подъем среднегодовой температуры к началу XXI в. до 4,1 °С, т. е. в 1,7 раза по сравнению с серединой XX в. Такой вывод подкрепляется тем, что уменьшение общности видового состава чернотелок, обладающих набором морфологических и физиологических адаптаций к аридности климата, было гораздо менее выразительным, чем у жуужелиц, не имеющих таких приспособлений.

Еще убедительнее объясняет характер многолетних изменений таксономической структуры изменение соотношения жуужелиц и чернотелок (индекс Tencar). В разные по обилию осадков годы – сухой 1976 и влажный 1978 – индекс Tencar отличался незначительно (табл. 5). Значение индекса в настоящей степи, умеренной по гидротермическим условиям, увеличилось в пользу чернотелок за полвека всего с 0,1 до 0,3. В сухой степи, более экстремальной по условиям среды, индекс Tencar с 1970-х годов к 2018 г. вырос более чем в 4 раза, а в опустыненной степи – в 12 раз. Прибавку в пользу чернотелок обеспечили виды триб Tentyriini, Platyscelidini, Vlaprtini, обладающие наиболее совершенными адаптациями к аридизации: большой субэлитральной полостью, занимающей до трети объема тела; сросшимися по шву и приросшими сбоку надкрыльям,

мощной хитинизацией покровов, низким уровнем дефекации [Мордкович, 2011].

Значения указанного индекса в Центральном Казахстане меняются в пространстве и времени очень выразительно. Вдоль катенных градиентов местообитаний в подзоне настоящих степей значение индекса сообществ элювиальных и транзитных позиций катен находитесь на предельно низком уровне (0,02–0,20) как в 1976, так и в 2018 г., что свидетельствует о гумидных климатических условиях, по крайней мере в первой трети вегетационного сезона, когда дают о себе знать тающие зимние запасы влаги. Иная картина наблюдается южнее. В подзоне сухих степей индекс Tencar сообщества транзитной позиции катены, невысокий в 1976 г. (0,5), вырос в 2018 г. в 5 раз, оставшись на элювиальной позиции неизменным, но достаточно высоким по значению (4,2–4,3). В подзоне опустыненных степей индекс Tencar в сообществе транзитной позиции в 2018 г. вырос по сравнению с 1976 г. в тех же пределах, но на элювиальной позиции подскочил на 2 порядка величин (табл. 6), свидетельствуя в пользу усиления аридизации.

Отмеченную тенденцию изменения индекса Tencar можно трактовать как свидетельство увеличения аридизации в степной зоне Центрального Казахстана, особенно в ее южной половине, притом вне зависимости от годовых сумм осадков, флуктуация которых в степной зоне – обычное явление. Решающим климатическим фактором служит, по-видимому, повышение среднегодовой температуры до значений выше 4 °С, что усиливает испаряемость, стимулируя аридизацию среды. Обращает на себя внимание увеличение в 2018 г. по сравнению с 1970-ми годами значения индекса Tencar в сообществах аккумулятивных позиций катен в подзонах сухих и опустыненных степей за счет массовой иммиграции

Т а б л и ц а 5

Изменение индекса Tencar в разнопогодные годы середины XX и начала XXI в. в разных подзонах степей Центрального Казахстана

Подзона степей	1976 г.	1978 г.	2018 г.
Настоящие	0,1	0,2	0,3
Сухие	0,9	0,7	3,0
Опустыненные	Нет данных	0,5	6,0

Изменение индекса Тенсаг вдоль катенных и широтно-зонального градиента степей в начале XXI в. по сравнению с серединой XX в.

Подзона степной зоны	Год	Позиция катен		
		EL	TR	AC
Настоящих степей	1976	0,2	0,02	0,00
	2018	0,6	0,60	0,02
Сухих степей	1976	4,3	0,50	0,07
	2018	4,2	2,30	0,50
Опустыненных степей	1976	10,7	0,50	0,01
	2018	400,0	3,00	0,40

в деградирующие заболоченные местообитания чернотелок-ксерофилов *T. nomas*, *B. halophila* и др. Гибель этих резервных для степной биоты местообитаний в случае продолжения тренда аридизации может стать стимулом к опустыниванию территорий степной зоны.

Таким образом, тенденции изменения фаунистических параметров адекватно отображают характер климатического тренда, прежде всего его потепления. Масштабы изменения фаунистических параметров чернотелок позволяют им незначительно сменять состав фауны в рамках степного градиента. У жуужелиц, менее приспособленных к аридности, смена состава происходит гораздо существеннее.

Изменение спектра ареалогических групп у жуужелиц в начале XXI в. по сравнению с серединой XX в.

Спектры ареалогических групп у жуужелиц закономерно меняются в зональном ряду степей. В настоящей степи (Шортанды) в аккумулятивных позициях может встречаться до шести бореальных видов и до девяти полизональных (30–40 % всех видов биотопы), в сухой степи (Арыкты) число этих видов снижается до двух (20–30 %), в опустыненной (Баршын) бореальные виды исчезают полностью, а полизональные остаются в числе 1–2 (не более 20 %) (рис. 2).

При движении вниз по катене в каждой природной подзоне также увеличивается доля бореальных (в настоящей и сухой степи) и полизональных видов. Эти тенденции мало меняются в 1976 и 1978 гг.

В 2018 г. наблюдается обеднение спектра ареалогических групп видов жуужелиц. В на-

стоящей степи бореальные виды исчезают на сравнительно сухих элювиальной и транзитной позициях катены, сохраняясь на аккумулятивной. В сухой степи бореальные виды выпадают из сообщества жуужелиц катены полностью. Полизональные виды ведут себя сходным образом: исчезают в настоящей степи на элювиальной позиции, а в сухой и опустыненной степи выпадают полностью, даже из аккумулятивов. В опустыненной степи и на элювиальной, и на транзитной позиции катены встречаются только субаридные виды; некоторые из них имеют чрезвычайно южное распространение, например *Harpalus tenebrosus*. При этом в настоящей степи фауна аккумулятивных ландшафтов даже несколько обогащается за счет суббореальных гумидных видов, в то время как в сухой и опустыненной степи количество видов остается на прежнем уровне или уменьшается (см. рис. 1).

Такие изменения ареалогической структуры свидетельствуют о сокращении численности популяций видов жуужелиц, имеющих сравнительно “северное” распространение (поэтому они не попадают в учеты), и об общей аридизации карабидофауны.

Изменение спектров адаптивных моделей у жуков-чернотелок в начале XXI в. по сравнению с серединой XX в.

Экологическую структуру сообществ беспозвоночных в сравнительном плане наилучшим образом отображает не таксономический состав, а спектр адаптивных типов (экологических или функциональных групп, жизненных форм и т. п.). Попытки выделить адаптивные типы организации педобионтов, универсальные

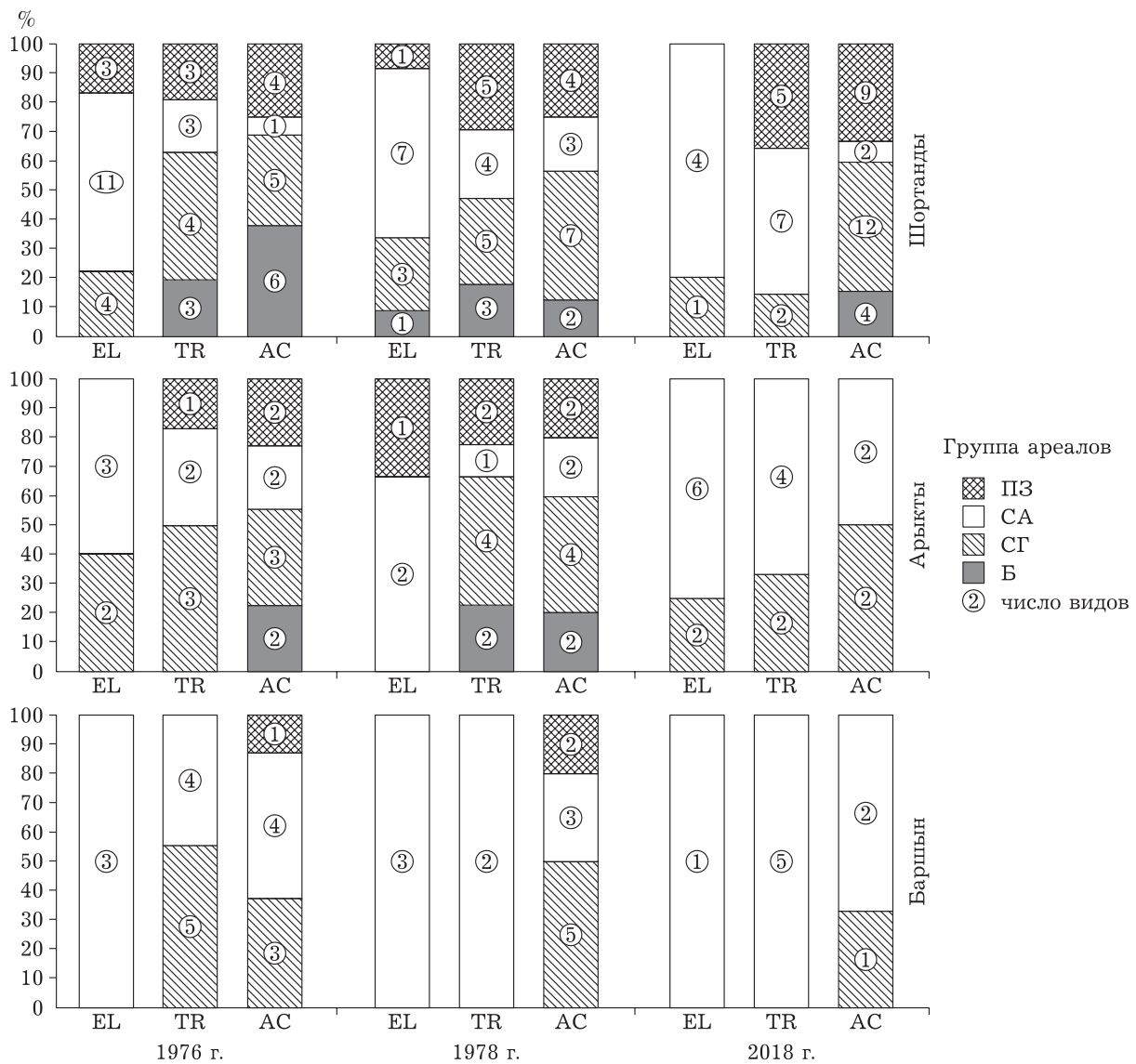


Рис. 2. Спектры ареалогических групп жужелиц в широтно-зональном градиенте степей Центрального Казахстана на разных позициях катен в 1976–1978 гг. и 2018 г.

Позиции катены: EL – элювиальная, TR – транзитная, AC – аккумулятивная. Виды: Б – бореальные, СГ – суббореальные гумидные, СА – субаридные, ПЗ – полизональные.

для серии крупных таксонов, предпринимались неоднократно [Стебаев, Колпаков, 2003], но успехом не пользовались из-за неоднозначности адаптивного значения даже аналогичных признаков. Признание получили типы организации, выделенные на базе адаптивной морфологии, физиологии, поведения в рамках отдельных семейств (например, для жужелиц система жизненных форм И. Х. Шаровой [1981], выделение экологических групп [Мордкович, Любечанский, 2010]; для чернотелок – Г. С. Медведева [1959] и В. Г. Мордковича [1977]).

Ориентируясь на порядок количественного распределения популяций жуков относительно местной зонально-катенной матрицы среды и приуроченность максимума динамической плотности имаго за 3 года исследований, выделено 9 типов (=моделей) адаптации чернотелок и жужелиц к экологическим особенностям степной среды (табл. 7).

Чернотелки в степях Центрального Казахстана представлены пятью адаптивными моделями. В нашем материале отсутствуют классы VII–VIII (см. табл. 7). К олигоксерофилам

Адаптивные модели жуков-чернотелок в степной зоне Центрального Казахстана

EL	TR	AC
Олигосерофилы-I	Гликомезофилы-IV	Ацидогигрофилы-VII
Гемиксерофилы-II	Галоидомезофилы-V	Гликогигрофилы-VIII
Эуксерофилы-III	Галомезофилы-VI	Галоигрофилы-IX

относятся *Pedinus femoralis* и *Opatrum sabulosum*, размещающие наибольшую часть популяции на элювиальных позициях катен в подзоне настоящих степей, где дефицит влаги проявляется лишь периодически. Покровы герпетобионтных имаго этих видов склеротизированы умеренно. Жуки имеют слабо-выпуклые надкрылья и едва выраженную субэлитральную полость, куда открываются дыхальца трахей. Надкрылья не срастаются по шву и не прирастают сбоку к тергитам. Расширенные голени передних ног облегчают закапывание в почву при увеличении температуры на ее поверхности. Приспособлением к периодической засушливости служит растянутость во времени преимагинальных фаз онтогенеза, в частности яйцекладки. Чернотелки-олигосерофилы, будучи сапрофагами, потребляют пищи больше, чем виды других адаптивных моделей, компенсируя этим потери воды и энергии в связи с очень высоким уровнем дефекации [Мордкович, 2011].

Чернотелки-гемиксерофилы (*Tenthyrina nomas*, *Blaps halophila*, *Platyscelis hypolithos*) большую часть популяции размещают на элювиальных позициях катен в подзоне сухих степей. Их отличает сильная хитинизация покровов и наличие обширной субэлитральной полости, занимающей не менее 1/3 объема тела жука. Надкрылья обычно срастаются по шву и прирастают сбоку к тергитам, плотно замыкая субэлитральную полость. Однако у норных представителей этого типа чернотелок в связи с использованием комфортных убежищ остаются незащищенными большие участки мембранозных поверхностей ротовой полости, что ограничивает пребывание этих видов на поверхности почвы сумеречными и ночными часами, когда снижается температура. Уровень потребления пищи у гемиксерофилов ниже, чем у мезофилов. Кроме того, им приходится экономить воду на дефекации, снижая массу фекалий до 17 % от съеденной пищи [Мордкович, 2011].

Чернотелки-эуксерофилы (*Anatolica lata*, *Platyscelis rugifrons*) преимущественно встречаются на элювиальных позициях катен в подзоне опустыненных степей. Характеризуемая адаптивная модель чернотелок отличается большой субэлитральной полостью, объемом не менее половины тела жука. Надкрылья необратимо срастаются и прирастают сбоку к тергитам. Небольшой просвет у вершины надкрылий плотно замыкается приподнятым пигидием, идеально изолируя преддверие трахей от агрессивной внешней среды с влажностью почвы, опускающейся до 1–2 %. Уровень потребления пищи – самый высокий среди степных чернотелок, а уровень дефекации – самый низкий. Масса фекалий составляет всего 15 % от массы съеденной пищи [Мордкович, 2011].

Чернотелки-гликомезофилы (*Crypticus quisquilius*, *Opatrum riparium*) имеют максимум динамической плотности на транзитных позициях катен севера степной зоны, где дефицит увлажнения среды проявляется слабо и непостоянно благодаря дополнительному увлажнению с боковым стоком, грунтовым водам и влагоудерживающим свойствам солонцового горизонта почв, насыщенного илистыми частицами. Соответственно, адаптированность характеризуемых видов к аридности климата выражена слабо. У них ненадежно изолирован от внешней среды ротовой аппарат, слабо выражена и плохо замкнута субэлитральная полость, слабо склеротизированы покровы. Зато сохранена вторая пара крыльев, обеспечивающих эффективную и мобильную миграцию в случае резкого ухудшения состояния среды на транзитных позициях катен. Условия жизни на солонцах отличаются чрезвычайной переменчивостью, еще большей, чем в зональных степях, особенно гидротермического режима и засоления. Поэтому степные мезофилы характеризуются быстрым прохождением преимагинальных фаз онтогенеза. Фаза яйца длится всего 5–6 дней, ли-

чинок – 2–2,5 месяца, имаго – до двух лет. Надкрылья этих жуков мягкие, не срстаются по шву и не прирастают сбоку к тергитам. Мезофилию жуков этого типа подтверждают физиологические характеристики. Они отличаются самыми низкими среди чернотелок значениями удельного потребления пищи и самыми высокими значениями дефекации. Доля фекалий от массы потребленной пищи достигает у них 40–47 %.

К галоидомезофилам относятся чернотелки *Gonocephalum granulatum*, *G. pygmaeum*, к галомезофилам – *Oodescelis polita*, *Platyscelis rugifrons*. Галогигрофилы представлены двумя видами: *Centorus filiformis* и *C. procerus*. Они приурочены к засоленным пересыхающим болотам в понижениях рельефа, которые к середине лета превращаются в пухлые солончаки (табл. 8).

Сравнительный анализ 27 сообществ чернотелок в степной зоне Центрального Казахстана (три природные подзоны по три позиции катены за три года исследований) по спектрам адаптивных моделей показал, что эти спектры, по сравнению с показателями общей численности и разнообразия видов, меняются не хаотически, а прямо пропорционально изменению аридности среды с севера на юг от подзоны к подзоне степей, вдоль катен и во времени. При этом значения

индекса различия Брэя – Кёртиса на элювиальных позициях в разных подзонах степей достигают значений, близких к максимуму (0,7–0,8) (рис. 3). Столь же велики отличия спектров на элювиальных и транзитных позициях катен во всех трех подзонах степей. Зато различия спектров сообществ элювиальной позиции в сухом 1976 г. и влажном 1978 г. неожиданно оказались невысокими (в подзоне настоящих степей – 0,4) и минимальными в подзонах сухих (0,1) и опустыненных (0,1) степей.

Еще выразительней выглядят изменения экологической структуры сообществ чернотелок в начале XXI в. по сравнению с серединой XX в. на крайнем юге степной зоны Центрального Казахстана. В подзоне опустыненных степей индекс различия спектров адаптивных моделей чернотелок возрастает по сравнению с другими подзонами степей, достигая значения 0,8, близкого к максимуму. Тем не менее обеспечивают эти различия отнюдь не пустынные эуксерофилы, которые доминировали в составе населения в 1970-е годы, а олигоксерофилы. Увеличение их численности сблизило в 2018 г. зональные таксоцены чернотелок опустыненной и сухой степей, что адекватно отражает климатическую ситуацию в Центральном Казахстане, аномальную по отношению к глобальной аридизации.

Т а б л и ц а 8

Экологическая ординация видов жуков-чернотелок относительно зонально-катенной матрицы местообитаний Центрального Казахстана. Средняя динамическая плотность за 3 года исследований, экз./100 лов.-сут

Подзона степи	<i>B. halophila</i>			<i>Platyscelis</i> sp.			<i>A. lata</i>			<i>T. nomas</i>			<i>P. femoratum</i>		
	EL	TR	AC	EL	TR	AC	EL	TR	AC	EL	TR	AC	EL	TR	AC
Настоящая степь	2	2	–	–	–	–	–	–	–	6	2	–	9	7	–
Сухая степь	41	3	2	–	–	–	–	–	–	287	70	21	9	1	–
Опустыненная степь	19	7	–	85	2	–	61	7	–	31	11	–	6	7	–
	<i>O. sabulosum</i>			<i>O. polita</i>			<i>P. hypolithos</i>			<i>P. rugifrons</i>			<i>C. filiformis</i>		
Настоящая степь	36	14	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Сухая степь	3	3	1	3	4	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–
Опустыненная степь	–	5	–	–	41	–	–	–	–	–	4	–	–	3	3
	<i>C. procerus</i>			<i>G. granulatum</i>			<i>G. pygmaeum</i>			<i>C. quisquilius</i>			<i>O. riparium</i>		
Настоящая степь	–	–	–	11	39	1	–	–	–	1	5	–	1	39	2
Сухая степь	–	–	–	9	131	42	2	8	3	1	3	2	–	–	–
Опустыненная степь	–	3	7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

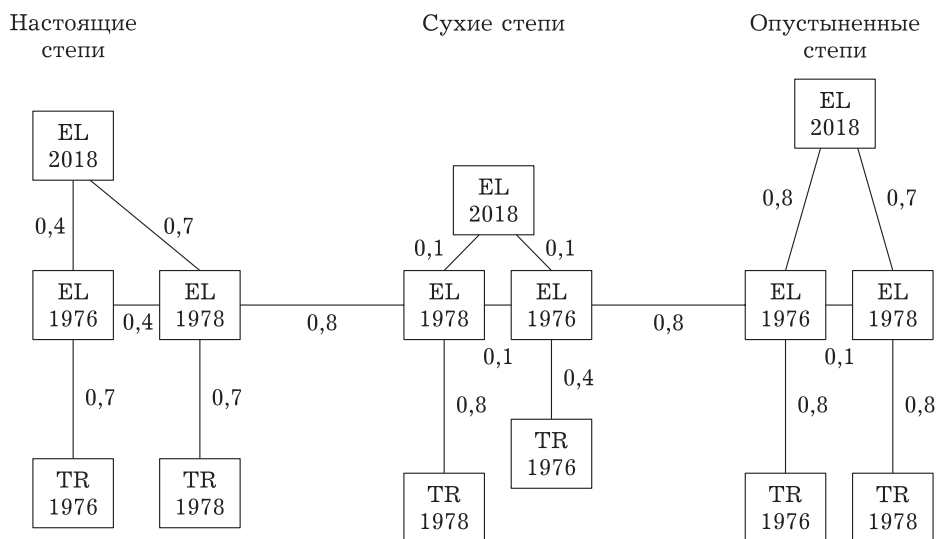


Рис. 3. Индекс различия Брзя – Кёртиса таксоценов чернотелок 1976, 1978 и 2018 гг. в зональных настоящих, сухих и пустынных степях Центрального Казахстана.

Обозн. как на рис. 2

В целом, анализ сообществ жужелиц и чернотелок позволяет говорить о существенной перестройке контингента зооадафона в степях Центрального Казахстана в пользу чернотелок и рассматривать это явление как составную часть прогрессирующей аридизации территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Глобальный тренд потепления и аридизации климата проявляется в степной зоне Центрального Казахстана аномально. В последнее десятилетие XXI в. по сравнению с серединой прошлого века зафиксирован рост среднегодовых температур приземного слоя воздуха на 1,6 °C (более чем в 1,5 раза). При этом годовые суммы атмосферных осадков не уменьшаются, а увеличиваются, даже на крайнем юге степной зоны. Поскольку там большая часть осадков приходится на зиму и первую часть вегетационного сезона, аридизация наиболее сильно проявляется в середине лета, когда температуры приземного воздуха поднимаются с 18–23 °C в мае до 40–42 °C в июле, растет испаряемость, влажность верхнего слоя почвы опускается до 1,5–2 %.

Рост увлажнения весной и испаряемости летом способствует активизации в степных почвах солонцового процесса, заторможенно-

го ранее в условиях острого дефицита влаги. Подтягивание вверх по профилю почвы легкорастворимых солей превращает средние солонцы в корковые, а лугово-болотные почвы в депрессиях рельефа – в солончаки.

Наиболее адекватно климатическим тенденциям следуют крупные беспозвоночные, обитающие в самом экстремальном ярусе биогеоценоза – на поверхности почвы, а среди них – чернотелки и жужелицы, составляющие 60–80 % состава и численности населения напочвенных жуков. Общность локальных фаун жужелиц в сухом 1976 г. и влажном 1978 г., составлявшая 48–62 %, в начале XXI в. уменьшилась в сухой степи до 16 %, в опустыненной – до 7 %. У более адаптированных к засушливости чернотелок общность фаун уменьшилась в настоящей степи с 70–75 % до 37 %, а в сухой – возросла до 87 %. При этом значения индекса общности локальных фаун 1970-х и 2018 гг. оказались одинаковыми по отношению как к сухому, так и влажному году прошлого века. Из этого следует, что триггером изменения состава локальных фаун является не изменение атмосферного увлажнения, а подъем среднегодовых температур, превысивший средние для глобального тренда значения.

В сообществах становится меньше относительно “северных” бореальных и полизо-

нальных видов и больше “южных” субаридных. В настоящей степи “северные” виды еще присутствуют на относительно влагообеспеченных аккумулятивных и транзитных позициях катен, в сухой и опустыненной исчезают полностью.

В качестве интегрального зооиндикатора изменения аридности среды использован индекс Tensar, выражающий отношение числа особей и видов аридных чернотелок и более гумидных жуужелиц. В настоящей степи, более-менее обеспеченной осадками при относительно невысоком уровне испаряемости, значения индекса Tensar невысоки и меняются в сезонной, многолетней динамике и вдоль катен незначительно. Зато в сухой степи значения индекса Tensar в 2018 г. выросли по сравнению с серединой прошлого века в 5 раз, а в опустыненной – на 2 порядка величин. В 2018 г. значения индекса Tensar на юге степной зоны выросли даже в сообществах аккумулятивных позиций катен за счет активной и массовой миграции туда чернотелок-олигоксерофилов. Тенденция изменения индекса Tensar указывает на рост аридизации на юге степной зоны Центрального Казахстана независимо от флуктуации осадков, обычной для степной зоны во все времена, но под влиянием роста среднегодовых температур на 1,6 °С, испаряемости и активизировавшимся осолонцеванием почв, создающим благодаря особым свойствам предпосылки опустынивания территории и биоты.

Характер изменения экологической структуры сообществ мезогерпетобионтов в начале XXI в. по сравнению с серединой XX в. отражает спектр моделей адаптивной организации жуков-чернотелок. Она типологизирована главным образом по характеру количественного распределения популяций в зонально-катенной системе биотопов степной зоны Центрального Казахстана с привлечением морфофизиологических адаптивных критериев. Сравнительный анализ сообществ чернотелок степной зоны Казахстана по спектрам адаптивных моделей показал, что у чернотелок наибольшие различия в сухом 1976 г. и влажном 1978 г. (индекс различия Брэя – Кёртиса 0,1–0,4), в 2018 г. возрастают до 0,7–0,8. Рост различий обеспечивают, однако, не полупустынные эуксерофилы, которые доминировали в структуре населения черноте-

лок в середине XX в., а более толерантные олиго- и гемиксерофилы.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (грант № 18-04-00820а).

ЛИТЕРАТУРА

- Береснева И. А. Климаты аридной зоны Азии // Тр. Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. 46. М.: Наука, 2006. 287 с.
- Беспалов А. Н., Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Дополнения к фауне жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области: южные виды расселяются к северу? // Евразият. энтомол. журн. 2010. Т. 9, № 4. С. 625–628.
- Бондаренко А. С., Замотайлов А. С. Многолетние изменения в сезонной динамике активности некоторых видов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) нагорной части Северо-Западного Кавказа // Тр. Рус. энтомол. о-ва. СПб., 2013. Т. 84, № 1. С. 110–115.
- Боровский В. М. Эрозия и дефляция почв // Эрозия почв в Казахстане и борьба с ней. Алма-Ата: Наука КазССР, 1970. С. 24–40.
- Боровский В. М. Геохимия засоленных почв Казахстана. М.: Наука, 1978. 192 с.
- Боровский В. М. Формирование засоленных почв и галогеохимические провинции Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1982. 256 с.
- Боровский В. М., Михайличенко В. Н., Шарошкина Н. Б. Материалы для познания солонцов Северного Казахстана // Генезис почв перспективных районов освоения Казахстана. Алма-Ата, 1969. С. 186–214.
- Буданов Н. У. Деградация земельных ресурсов Казахстана // География и геоэкология: проблемы науки, практики и образования: материалы междунар. науч.-практ. конф. М., 2016. С. 31–36.
- Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 352 с.
- Будыко М. И., Ефимова И. А., Лугина А. М. Современное потепление // Метеорология и гидрология. 1993. № 7. С. 29–34.
- Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука КазССР, 1983. 216 с.
- Вопросы мелиорации и географии почв Казахстана / Ред. У. У. Успанов. Алма-Ата, 1963. 220 с.
- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 275 с.
- Глазовская М. А., Геннадиев А. Н. География почв с основами почвоведения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. 246 с.
- Глобальные изменения природной среды и климата: Избр. науч. тр. по пробл. “Глобальная эволюция биосферы. Антропогенный вклад” / под ред. акад. Г. А. Заварзина. М., 1999. 356 с.
- Дудко Р. Ю., Беспалов А. Н., Зиновьев Е. В., Любечанский И. И. Жуки-жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области. Есть ли изменения в фауне в последние десятилетия? // Евразият. энтомол. журн. 2018. Т. 17, № 4. С. 293–300. doi: 10.15298/euroasentj.17.4.10
- Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Фауна и зоогеографическая характеристика жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области // Евразият. энтомол. журн. 2002. Т. 1, № 1. С. 30–45.

- Дурасов А. М., Тазабеков Т. Т. Почвы Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 1981. 152 с.
- Жерихин В. В. Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.; М.: Ин-т географии РАН, Ботан. ин-т РАН, Рос. ботан. о-во, 1993. С. 29–49.
- Замотайлов А. С., Хомицкий Е. Е., Белый А. И. Характеристика комплекса жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроландшафта центральной зоны Краснодарского края в начале XXI века. 2. Многолетняя трансформация структуры и биоэкологических параметров // Тр. Кубанск. гос. аграр. ун-та, 2015. № 1 (52). С. 103–113.
- Казахстан // Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1969. 482 с.
- Кириков С. В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.). Степная зона и лесостепь. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 174 с.
- Кирюшин В. И. Солонцы и их мелиорация. Алма-Ата: Кайнар, 1975. 176 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 221 с.
- Медведев Г. С. Типы ротовых аппаратов чернотелок (Tenebrionidae) Туркмении // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 8. С. 1214.
- Мордкович В. Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 104 с.
- Мордкович В. Г. Экологические группы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) равнин Западной Сибири и Центрального Казахстана // Евразият. энто-мол. журн. 2011. Т. 10, № 4. С. 409–414.
- Мордкович В. Г. Степные экосистемы. Новосибирск: Гео, 2014. 170 с.
- Мордкович В. Г., Любечанский И. И. Экологические группы видов жуков-жуужелиц (Coleoptera, Carabidae): сущность, принципы выделения, состав и востребованность // Евразият. энто-мол. журн. 2010. Т. 9, № 2. С. 195–202.
- Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 117 с.
- Насиев Б. Н. Агрохимические параметры деградации почв кормовых угодий полупустынной зоны Западно-Казахстанской области // Агрохимия. 2015. № 9. С. 20–26.
- Насиев Б. Н., Елешев Р. Современное состояние почв лиманов полупустынной зоны // Почвоведение. 2014. № 6. С. 750–758.
- Неуструев С. С. Генезис и география почв. М.: Наука, 1977. 328 с.
- Островский А. М. Глобальное изменение климата и динамика биоразнообразия животного мира на юго-востоке Беларуси // Пробл. экол. мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. XXVIII, № 5. С. 70–86.
- Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. I–II том. Общее резюме. М.: Изд. Росгидромета, 2008. 288 с.
- Пашков С. В. Эколого-экономические аспекты степного землепользования (на примере Северо-Казахстанской области): дис. ... канд. геогр. наук. Петропавловск, 2006. 177 с.
- Почвенный отчет территории Всесоюзного научно-исследовательского института зернового хозяйства Шортандинского района Целиноградской области. По материалам почвенного обследования 1960 г.
- Путеводитель почвенной экскурсии. Тур 5: “Северный Казахстан”. 10-й Междунар. конгр. почвоведов. Алма-Ата: Наука КазССР, 1974. 42 с.
- Сапаров А. С., Мамышов М. М. Экологические проблемы почвенного покрова Республики Казахстан // Пробл. агрохимии и экологии. 2008. № 3. С. 23–26.
- Сапаров А. С., Шарыпова Т. М., Сапаров Г. А. Экология почв Казахстана, проблемы и пути их решения // Тяжелые металлы в окружающей среде: материалы II Междунар. шк. молодых ученых. Новосибирск: НГАУ, 2017. С. 11–17.
- Сейдалина К. Х. Современное состояние плодородия черноземных почв Северного Казахстана: дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2009. 151 с.
- Сергеева Е. В. Первая находка *Melanimon tibialis* (Fabricius, 1781) (Coleoptera: Tenebrionidae: Melanimini) в Тюменской области // Eversmannia. 2014. N 40. P. 62.
- Справочник по климату СССР. Вып. 18. Казахская ССР. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 656 с.
- Стебаев И. В., Колпаков В. Э. Роль экоморф в почвенно-зоологическом учении и первая попытка их классификации // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 224–228.
- Стороженко Д. М. Почвы мелкосопочника Центрального Казахстана. Алма-Ата: АН КазССР, 1952. 127 с.
- Титлянова А. А., Кирюшин В. И., Охинько И. П., Андриевский В. С., Афанасьев Н. А., Быкадорова Л. В., Гантимурова Н. И., Клевенская И. Л., Лебедева И. Н., Линник В. Г., Мордкович В. Г., Мордкович Г. Д., Намумов А. В., Ревенский Л. Е., Тихомирова Н. А., Фролова Р. А., Шибарева С. В., Шушуева М. Г. Агроценозы степной зоны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 248 с.
- Тишков А. А. Глобальные изменения климата и деградация степных экосистем // Аридные экосистемы. 1996. № 2. С. 30–38.
- Успанов У. У. Южные черноземы Северного Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1974. 232 с.
- Хански И. Ускользящий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК, 2010. 344 с.
- Шарова И. X. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Aleksandrowicz O. Recent records of steppe species in Belarus, first indications of a steppe species invasion? // Zookeys. 2011. Vol. 100. P. 475–485. doi: 10.3897/zookeys.100.1541
- Ashworth A. C. Chapter 8: Perspectives on Quaternary Beetles and Climate Change / Eds. L. C. Gerhard, W. E. Harrison, B. M. Hanson. Geological Perspectives of Global Climate Change // American Association of Petroleum Geologists Studies in Geology. 2001. N 47. Tulsa, Oklahoma. P. 153–168.
- Babin-Fenske J., Anand M., Alarie Y. Rapid morphological change in stream beetle museum specimens correlates with climate change // Ecol. Entomol. 2008. Vol. 33, N 5. P. 646–651. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01018.x
- Brandmayr P., Pizzolotto R. Climate change and its impact on epigeal and hypogean carabid beetles // Periodicum Biologorum. 2016. Vol. 118, N 3. P. 147–162. doi: 10.18054/pb.2016.118.3.4062
- Brooks D. R., Bater J. E., Clark S. J., Monteith D. T., Andrews C., Corbett S. J., Beaumont D. A., Chapman J. W.

- Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity // *J. Appl. Ecol.* 2012. Vol. 49. P. 1009–1019. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02194.x
- Butterfield J. Carabid life-cycle strategies and climate change: a study on an altitude transect // *Ecol. Entomol.* 1996. Vol. 21, N 1. P. 9–16. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1996.tb00260.x>
- Clavel J., Julliard R., Devictor V. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? // *Front. Ecol. Environ.* 2011. Vol. 9, N 4. P. 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Desender K., Dekoninck W., Dufrière M., Maes D. Changes in the distribution of carabid beetles in Belgium revisited: Have we halted the diversity loss? // *Biol. Conservat.* 2010. Vol. 143, N 6. P. 1549–1557. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.039>
- Drees C., Brandmayr P., Buse J., Dieker P., Gürlich S., Habel J., Harry I., Härdtle W., Matern A., Meyer H., Pizzolotto R., Quante M., Schäfer K., Schuldt A., Taboada A., Assmann T. Poleward range expansion without a southern contraction in the ground beetle *Agonum viridicupreum* (Coleoptera, Carabidae) // *Zookeys.* 2011. Vol. 100. P. 333–352. doi: 10.3897/zookeys.100.1535
- Gobbi M., Rossaro B., Vater A., de Bernardi F., Pelfini M., Brandmayr P. Environmental features influencing Carabid beetle (Coleoptera) assemblages along a recently deglaciated area in the Alpine region // *Ecol. Entomol.* 2007. Vol. 32, N 6. P. 682–689. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00912.x>
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Fox R., Thomas C. D. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards // *Global Change Biol.* 2006. Vol. 12, N 3. P. 450–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x>
- Houghton J. T., Ding Y., Griggs D. J., Noguer M., van der Linden P. J., Xiaosu D., Maskell K., Johnson C. A. *Climate Change 2001: The Scientific Basis.* Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 892 p.
- I-Ching Chen, Hill J. K., Ohlemüller R., Roy D. B., Thomas C. D. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming // *Science.* 2011. Vol. 333, N 6045. P. 1024–1026. doi: 10.1126/science.1206432
- Koivula M. J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions // *Zookeys.* 2011. Vol. 100. P. 287–317. doi: 10.3897/zookeys.100.1533
- Markuzzi G. Rapporto tru equilibrio indrico e ambiente nei colo pteri tenebrionidi // *Arch. Zool. Ital.* 1960. Vol. 45. P. 325–342.
- Moret P., de los Ángeles Aráuz M., Gobbi M., Barragán Á. Climate warming effects in the tropical Andes: first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador // *Insect Conservation and Diversity.* 2016. Vol. 9, N 4. P. 342–350. <https://doi.org/10.1111/icad.12173>
- Nabozhenko M. V., Lebedeva N. V. The Taxocene of Lichen-Feeding Darkling Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) in a Forest-Steppe Ecotone // *Entomol. Rev.* 2016. Vol. 96, N 1. P. 101–113. doi: 10.1134/S0013873816010115
- Pizzolotto R., Gobbi M., Brandmayr P. Changes in ground beetle assemblages above and below the treeline of the Dolomites after almost 30 years (1980/2009) // *Ecol. Evol.* 2014. Vol. 4, N 8. P. 1284–1294. <https://doi.org/10.1002/ece3.927>
- Pozsgai G., Littlewood N. A. Changes in the phenology of the ground beetle *Pterostichus madidus* (Fabricius, 1775) // *Insect Science.* 2011. Vol. 18, N 4. P. 462–472. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2011.01416.x>
- Pozsgai G., Littlewood N. A. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) population declines and phenological changes: Is there a connection? // *Ecol. Indic.* 2014. Vol. 41. P. 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.01.029>
- Rainio J., Niemela J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // *Biodiver. Conservat.* 2003. Vol. 12. P. 487–506.
- Thomas C. D. Climate, climate change and range boundaries // *Diver. Distrib.* 2010. Vol. 16, N 3. P. 488–495. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00642.x>
- Tseng M., Kaur K. M., Pari S. S., Sarai K., Chan D., Yao C. H., Porto P., Toor A., Toor H. S., Fograscher K. Decreases in beetle body size linked to climate change and warming temperatures // *J. Animal Ecol.* 2018. Vol. 87. P. 647–659. doi: 10.1111/1365-2656.12789
- Turin H., den Boer P. J. Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae) // *Biol. Conservat.* 1988. Vol. 44, N 3. P. 179–200.
- Voigt W., Perner J., Davis A. J., Eggers T., Schumacher J., Bährmann R., Fabian B., Heinrich W., Köhler G., Lichter D., Marstaller R., Sander F. W. Trophic levels are differentially sensitive to climate // *Ecology.* 2003. Vol. 84, N 9. P. 2444–2453. <https://doi.org/10.1890/02-0266>.
- rp5.by “Расписание погоды” (сайт) (дата обращения: 06.04.2020).
- thermograph.ru (Термограф: архивные данные температуры воздуха и количества осадков) (сайт) (дата обращения: 06.04.2020).

Почвенные разрезы в зональном ряду степных почв Центрального Казахстана, сделанные в 2018 г.

Позиция в катене	Координаты	Почва	Горизонт, см	Описание
1	2	3	4	5
Казахстан, Акмолинская область, окрестности пос. Шортанды. Целинный степной участок				
EL	51,56608° с. ш. 71,28065° в. д.	Чернозем южный, карбонатный, губокосолонцеватый, среднемощный	Адк (0–12)	Легкосуглинистый, сухой, темно-серый, порошистый, переплетен корнями степной растительности, рыхлый, вскипает от HCl
			Ак (12–43)	Легкосуглинистый, свежий, темно-серый, непрочно комковатый, неплотный, вскипает от HCl
			АВк (43–76)	Легкосуглинистый, свежий, серо-бурый, затеки гумуса в виде языков на буром фоне, уплотнен, комковато-ореховато-призмовидный, слегка липнет, вскипает от HCl
			Вк (76–103)	Легкосуглинистый, свежий, желтовато-бурый с серыми пятнами гумуса, призмовидный, плотный, вскипает от HCl
			Скс (103–...)	Легкосуглинистый, свежий, бурый с белесым оттенком, бесструктурный, менее плотный по сравнению с горизонтом В, гипс в виде мелких зерен, вскипает от HCl
TR1	51,56540° с. ш. 71,28464° в. д.	Лугово-черноземная, солонцеватая	Ад (0–9)	Легкосуглинистый, сухой, темно-серый, порошистый, переплетен корнями степной растительности, рыхлый, не вскипает от HCl
			Ак (9–37)	Легкосуглинистый, свежий, темно-серый, комковато-ореховатый, уплотнен, обильны корни растений, вскипает от HCl
			АВк (37–74)	Легкосуглинистый, свежий, окраска неравномерная, серовато-бурая из-за затеков гумуса в виде языков на желтовато-буром фоне, комковато-ореховатый, новообразования карбонатов в виде прожилок по порам и ходам корней, уплотнен, вскипает от HCl
			Вк (74–102)	Легкосуглинистый, свежий, желтовато-бурый, призмовидный, мелкие темные пятнышки размером примерно 0,5–1 мм (возможно, новообразования марганца), уплотнен, вскипает от HCl
			Скс (102–...)	Легкосуглинистый, свежий, бурый с белесым оттенком, гипс в виде зерен, рыхлый, бесструктурный, вскипает от HCl
TR2	51,56681° с. ш. 71,29067° в. д.	Солонец глубокий, карбонатный	Адк (0–7)	Среднесуглинистый, сухой, светло-серый, порошистый, рыхлый, переплетен корнями степной растительности, вскипает от HCl
			Ак (7–30)	Среднесуглинистый, свежий, окраска пятнистая буровато-серая, непрочно-комковато-порошистый, слегка уплотнен, обильны карбонаты в виде линий и трубочек по ходам корней, вскипает от HCl
			В1к (30–54)	Тяжелосуглинистый, свежий, серовато-бурый, обильно окрашен гумусом, ореховато-призмовидный, обильны карбонаты в виде линий и трубочек по ходам корней растений, липкий, уплотнен, вскипает от HCl
			В2к (54–77)	Тяжелосуглинистый, влажный, желтовато-бурый с гумусовыми затеками, липкий, комковато-призмовидный, обильны карбонаты в виде линий и трубочек по ходам корней растений, уплотнен, вскипает от HCl
			Вкс (77–95)	Тяжелосуглинистый, влажный, светло-бурый, призмовидный, скопления гипса в виде пятен, встречаются затеки гумуса по граням структурных отдельностей, липкость едва заметна, карбонаты в виде пропитки, уплотнен, вскипает от HCl

1	2	3	4	5
АС	51,56628° с. ш. 71,29117° в. д.	Аллювиальная луго-во-болотная	Адг (0–21)	Много неразложившейся органики (примерно 40–50 %), минеральная часть – легкосуглинистая, очень рыхлый, сырой, черный с коричневым оттенком и сизоватым отливом, структура минеральной части комковатая, не вскипает от HCl
			Ag (21–79)	Легкосуглинистый, очень рыхлый, черный с сизоватым отливом, мокрый, непрочно-комковатый, много корней растений, ярко-бурые пятна, не вскипает от HCl
			Vg (79–...)	Среднесуглинистый, мокрый, комковато-творожистый, черный с буроватым оттенком, слегка уплотнен, не вскипает от HCl
Казахстан, Акмолинская область, окрестности пос. Арыкты. Озерная котловина				
ЕL	50,54415° с. ш. 70,46271° в. д.	Темно-каштановая, солонцеватая	Ак (0–17)	Легкосуглинистый, свежий, порошистый, серый с буроватым оттенком, рыхлый, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, корни растений, верхние 8 см сильно переплетены корнями растений, вскипает от HCl с 5 см
			V1к (17–32)	Среднесуглинистый, свежий, буровато-серый, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, уплотнен, комковато-призмовидный, мелкие корни растений, вскипает от HCl
			V2к (32–70)	Тяжелосуглинистый, свежий, ореховато-призмовидный, очень плотный, вертикальные трещины с затеками гумуса, обильно пропитан карбонатами (при высыхании стенка разреза становится белой), окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, мелкие корни растений, вскипает от HCl
			V3к (70–78)	Легкосуглинистый, свежий, светло-бурый, неясно призмовидный, уплотнен, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, пропитан карбонатами, вскипает от HCl
			C1кc (78–101)	Легкосуглинистый, свежий, бурый, бесструктурный, слегка уплотняется при высыхании, единичные пятна гипса, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, вскипает от HCl
			C2кc (101–124)	Легкосуглинистый, свежий, бурый, бесструктурный, слегка уплотняется при высыхании, скопления гипса в виде пятен и сферических (шарообразных) новообразований, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, вскипает от HCl
			C3кc (124–...)	Легкосуглинистый, свежий, бурый, бесструктурный, рыхлый, скопления гипса в виде пятен, карбонаты в виде пропитки, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, вскипает от HCl
TR1	50, 54271° с. ш. 70,46065° в. д.	Лугово-каштановая, солонцеватая, солончакватая	Ак (0–20)	Легкосуглинистый, сухой, рыхлый, верхние 2 см обильно переплетены корнями растений, буровато-серый, комковато-порошистый, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, вскипает от HCl с 5 см
			V1к (20–51)	Легкосуглинистый, свежий, белесовато-бурый, затеки гумуса, комковато-ореховатый, карбонаты в виде пропитки, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, мелкие корни растений, уплотнен, вскипает от HCl
			V2скг (51–89)	Среднесуглинистый, свежий, уплотнен, белесовато-бурый (за счет солей и гипса), ореховато-призмовидный, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, скопления гипса в виде пятен и трубочек, при высыхании на стенке разреза обильно проявляются кристаллы солей, единичные мелкие корни, карбонаты по порам и ходам корней в виде мелких трубочек, вскипает от HCl

1	2	3	4	5
			C1к (89–124)	Легкосуглинистый, свежий, бурый, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, песчаные зерна при высыхании склеиваются глинистым материалом в конгломераты, при высыхании на стенке разреза обильно проявляются кристаллы солей, бесструктурный, липкий, испещрен мелкими черными точками 0,3–0,5 мм (возможно, новообразования марганца), новообразований гипса нет, вскипает от HCl
			C2к (124–...)	Легкосуглинистый, липкий, бесструктурный, свежий, бурый, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, в горизонте есть слой песка, смешанный с суглинком, новообразований гипса нет, вскипает от HCl
TR2	50,54246° с. ш. 70,46014° в. д.	Солонец корковый, солончаковый	Ак (0–2)	Легкосуглинистый, серый, сухой, порошистый, переплетен корнями степной растительности, рыхлый, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, вскипает от HCl
			B1к (2–18)	Тяжелосуглинистый, буровато-серый, уплотнен, ореховато-столбчатый, корни растений, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, карбонаты в виде пятен, сухой, вскипает от HCl
			B2кк (18–100)	Тяжелосуглинистый, мокрый, бурый, липкий, творожистый, гипс в виде пятен и трубочек, ржавые пятна, при высыхании стенка разреза покрывается кристаллами солей, окатанные песчаные зерна белого и коричневого цвета, рыхлый, вскипает от HCl
AC	50,54190° с. ш. 70,45928° в. д.	Солончак сорový	Корка (0–2)	Тяжелосуглинистый, серый, мокрый, рыхлый, выцветы солей, бесструктурный, пластичный, липкий, вскипает от HCl
			Скг (2–40)	Тяжелосуглинистый, бурый, мокрый, рыхлый, выцветы солей, бесструктурный, пластичный, липкий, вскипает от HCl
Казахстан, Карагандинская область, окрестности пос. Баршино. Озерная котловина				
EL	49,62547° с. ш. 69,47282° в. д.	Светло-каштановая, поверхностно-каменистая	А (0–13)	Супесь, среднекаменистый, свежий, светло-серо-бурый, слегка уплотнен, мелкозем комковато-порошистый, корни растений, не вскипает от HCl
			В (13–30)	Супесь, сильно каменистый, бурый, плотнее предыдущего, количество хряща резко увеличивается, мелкозем организован в комковато-ореховатую структуру, не вскипает от HCl
TR1	49,62322° с. ш. 69,47160° в. д.	Лугово-каштановая, поверхностно-каменистая	Ад (0–5)	Супесь, переплетен корнями степной растительности (примерно 40–50 % от объема горизонта), свежий, серый, мелкозем комковато-порошистый, уплотнен за счет корней, скелета нет, не вскипает от HCl
			А (5–14)	Супесь, свежий, серый, мелкозем комковато-порошистый, много корней растений, слегка уплотнен, скелета нет, не вскипает от HCl
			АВ (14–32)	Супесь, среднекаменистый, свежий, бурый, корни растений, свежий, мелкозем комковатый, слегка уплотнен, не вскипает от HCl
			ВС (32–45)	Супесь, сильно каменистый, свежий, белесовато-бурый, мелкозем непрочный комковатый, плотнее предыдущего, единичные корни растений, не вскипает от HCl
TR2	49,62237° с. ш. 69,47198° в. д.	Солонец корковый, поверхностно-каменистый	А (0–3)	Супесь, слабокаменистый, сухой, серый, мелкозем комковато-порошистый, небольшое количество корней растений, не вскипает от HCl
			В (3–12)	Супесь, слабо каменистый, свежий, серовато-бурый, столбчатый, много корней растений, плотный, не вскипает от HCl
			Ск (12–36)	Супесь, среднекаменистый, мелкозем бесструктурный, свежий, коричневатобурый, единичные корни растений, менее плотный, чем вышележащий горизонт, вскипает от HCl

1	2	3	4	5
			Дк (36-...)	Каменистая масса малинового цвета с примесью мелкозема такого же цвета, небольшое количество мелких мертвых корней растений, вскипает от HCl
TR3	49,62034° с. ш. 39,47446° в. д.	Солонец корковый, поверхностно-камени- стый	A (0-4) B (4-30)	Супесь, среднекаменистый, свежий, корочка растрескивания на поверхности, рыхлый, мелкозем порошистый, серо-коричневый, много корней растений, но дернину не образуют, не вскипает от HCl Глинистый, среднекаменистый, очень плотный, глыбистый, коричневато-бурый, свежий, мертвые корни растений, не вскипает от HCl
AC	49,61977° с. ш. 69,47681° в. д.	Солончак соровый	Ks (0-1) Cgkg (1-30)	Солевая корка, вскипает от HCl Глинистый, коричневый, бесструктурный, мокрый, в верхней части горизонта встречаются корни растений, при высыхании на стенке разреза проявляются кристаллы солей, вскипает от HCl

П р и л о ж е н и е 2

Весеннее население жуков-жужелиц и чернотелок на степных катенах Центрального Казахстана в 1976-1978 гг. и 2018 г. (сумма экз. на 100 лов.-сут.)

Широтная группа ареалов	Вид жесткокрылых	1976 г.			1978 г.			2018 г.		
					Позиция					
		EL	TR	AC	EL	TR	AC	EL	TR	AC
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
А. Подзона настоящей засушливой степи, Шортанды										
Carabidae										
Б	<i>Agonum fuliginosum</i>	-	-	3	-	-	-	-	-	3
ПЗ	<i>A. thoreyi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Б	<i>A. viduum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5
ПЗ	<i>Amara aenea</i>	2	-	-	-	1	-	-	-	-
Б	<i>A. infima</i>	-	-	-	3	-	-	-	-	-
СА	<i>A. pastica</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Б	<i>A. plebeja</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-
СГ	<i>A. tibialis</i>	-	18	1	-	14	5	-	-	-
ПЗ	<i>Anisodactylus binotatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3
СГ	<i>Badister unipustulatus</i>	-	1	-	-	-	5	-	-	-
СА	<i>Bembidion varium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3
СГ	<i>B. biguttatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	8
Б	<i>B. humerale</i>	-	-	11	-	-	-	-	-	-
СГ	<i>B. minimum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5
СГ	<i>B. octomaculatum</i>	-	-	35	-	-	30	-	-	-
СА	<i>B. pallidiveste</i> (?)	-	-	6	-	-	9	-	-	-
ПЗ	<i>B. properans</i>	1	144	2	-	-	4	-	5	-
ПЗ	<i>B. quadrimaculatum</i>	-	1	-	-	3	-	-	-	-
СГ	<i>B. quadri-pustulatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Б	<i>B. transparens</i>	-	1	41	-	10	6	-	-	-
СГ	<i>Bradycellus caucasicus</i>	-	-	60	-	-	7	-	-	-
Б	<i>Calosoma investigator</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-
СГ	<i>Carabus clathratus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	8
СА	<i>C. cribellatus</i>	4	3	-	3	-	-	-	3	-
СА	<i>C. estreicheri</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ПЗ	<i>C. granulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Б	<i>Chlaenius nigricornis</i>	-	1	6	-	3	-	-	-	10
СА	<i>C. spoliatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10
ПЗ	<i>C. tristis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5
ПЗ	<i>Clivina fossor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5
СГ	<i>Curtonotus aulicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	15
СГ	<i>C. castaneus</i>	-	-	-	-	-	-	-	3	-
СГ	<i>C. convexiusculus</i>	-	-	-	2	-	-	-	-	-
СГ	<i>Cymindis angularis</i>	1	-	-	-	2	-	-	-	-
СА	<i>C. lateralis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-
СА	<i>Dyschiriodes rufipes</i>	3	2	-	28	3	-	-	-	-
-	<i>Dyschiriodes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	2	-
СГ	<i>Elaphrus cupreus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10
СА	<i>Harpalus amplicollis</i>	5	-	-	3	-	-	-	2	-
СА	<i>H. anxius</i>	-	-	-	-	5	5	-	5	-
СА	<i>H. calathoides</i>	1	-	-	5	2	-	-	-	-
ПЗ	<i>H. distinguendus</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-
СА	<i>H. modestus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-
СА	<i>H. politus</i>	-	-	-	3	-	-	-	2	-
СА	<i>H. pusillus</i> (?)	1	-	-	-	-	-	-	-	-
СГ	<i>H. smaragdinus</i>	-	1	-	-	-	-	-	8	-
СА	<i>H. subcylindricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	3	-
СГ	<i>H. tardus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-
СА*	<i>H. tenebrosus</i>	-	-	-	2	-	-	-	-	-
СА	<i>Microlestes fissuralis</i>	-	-	-	-	-	-	3	-	-
СА	<i>M. maurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	10	-
ПЗ	<i>M. minutulus</i>	33	81	22	25	130	85	-	15	-
СГ	<i>Oodes helopioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	18
СГ	<i>Oxyypselaphus obscurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5
СГ	<i>Poecilus cupreus</i>	-	2	29	-	-	4	-	-	3
СГ	<i>P. punctulatus</i>	-	18	-	-	2	1	-	-	-
СА	<i>P. sericeus</i>	5	1	-	2	-	-	13	5	-
СА	<i>P. subcoeruleus</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-
ПЗ	<i>P. versicolor</i>	-	-	-	-	2	4	-	3	-
СА	<i>Pseudotaphoxenus rufitarsis</i>	-	-	-	-	-	-	3	-	-
СГ	<i>Pterostichus anthracinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	25
СГ	<i>P. gracilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	8
СГ	<i>P. macer</i>	1	5	-	5	16	-	-	-	-
Б	<i>P. minor</i>	-	3	26	-	-	10	-	-	7
ПЗ	<i>P. niger</i>	-	-	4	-	-	-	-	3	5
ПЗ	<i>P. nigrita</i>	-	-	3	-	-	-	-	-	30
ПЗ	<i>P. strenuus</i>	-	-	-	-	-	2	-	-	3
СГ	<i>P. vernalis</i>	-	-	-	-	-	5	-	-	3
ПЗ	<i>Stenolophus mixtus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5
СА	<i>Microlestes plagiatus</i>	-	-	-	-	-	10	-	-	-
СГ	<i>Syntomus truncatellus</i>	2	17	-	45	13	-	3	-	-
СА	<i>Taphoxenus gigas</i>	1	-	-	-	-	-	3	-	-
	Итого видов Carabidae	65	299	251	126	212	192	25	69	213
	Итого экз. Carabidae	18	16	16	12	17	16	5	14	27
	Индекс Менхиника	2,2	0,9	1,0	1,1	1,2	1,2	1,0	1,7	1,8
	Tenebrionidae									
	<i>Blaps halophila</i>	3	5	-	3	2	-	-	-	-
	<i>B. lethifera</i>	2	-	-	-	1	-	-	-	-
	<i>Centorus procerus moldaviensis</i>									1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>Crypticus quisquilius</i>	3	—	—	—	15	—	—	—	—
	<i>Gonocephalum granulatum pusillum</i>	12	2	—	16	8	2	5	107	—
	<i>Opatrum riparium</i>	—	36	—	3	82	5	—	—	—
	<i>O. sabulosum</i>	11	—	—	96	18	2	—	23	—
	<i>Pedinus femoralis</i>	6	—	—	17	2	—	5	18	—
	<i>Platyscelis hypolitha</i>	—	—	—	2	—	—	—	—	—
	<i>Tentyria nomas</i>	2	—	—	—	—	—	15	5	—
	Итого видов Tenebrionidae	7	3	—	6	7	3	3	4	—
	Итого экз. Tenebrionidae	39	43	—	137	198	9	25	153	—
	Индекс Менхиника	1,1	0,5	—	0,5	0,6	1,0	0,6	0,3	—
Б. Сухая степь, Арыкты										
Carabidae										
Б	<i>Amara infima</i>	—	—	—	—	7	—	—	—	—
Б	<i>A. littorea</i>	—	—	4	—	—	6	—	—	—
СА	<i>A. pastica</i>	4	—	—	—	—	—	—	—	—
СГ	<i>A. tibialis</i>	—	—	—	—	14	3	—	—	—
СА	<i>Brachinus hamatus</i>	—	—	—	—	—	3	—	47	40
СГ	<i>Brosicus semistriatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	3	5
СГ	<i>Calosoma auropunctatum</i>	—	6	—	—	—	—	—	—	—
СГ	<i>C. denticolle</i>	10	—	—	—	—	—	—	—	—
СГ	<i>Carabus clathratus</i>	—	10	6	—	3	5	—	—	—
СА	<i>Corsyra fusula</i>	—	—	—	—	—	—	20	—	—
СА	<i>Harpalus anxius</i>	—	—	—	—	—	—	—	3	—
ПЗ	<i>H. distinguendus</i>	—	—	—	—	8	—	—	—	—
СА	<i>H. sarmaticus</i>	—	—	—	—	—	—	7	—	—
СГ	<i>H. smaragdinus</i>	—	—	—	—	—	—	10	—	—
СА	<i>H. subcylindricus</i>	—	—	—	—	—	—	3	—	—
ПЗ	<i>Microlestes minutulus</i>	—	70	34	6	328	208	—	—	—
СА	<i>M. plagiatus</i>	—	10	6	—	—	—	—	—	—
СА	<i>M. schroederi</i>	—	—	—	—	—	—	7	—	—
СГ	<i>Poecilus cupreus</i>	—	—	58	—	—	6	—	—	—
СГ	<i>P. punctulatus</i>	—	—	—	—	10	—	—	—	—
СА	<i>P. sericeus</i>	36	—	—	18	—	—	30	7	3
СА	<i>P. subcoeruleus</i>	—	16	6	—	33	3	—	—	—
СГ	<i>Pterostichus macer</i>	1	62	60	—	20	23	—	—	—
Б	<i>P. minor</i>	—	—	4	—	7	15	—	—	—
ПЗ	<i>P. nigrita</i>	—	—	6	—	—	3	—	—	—
СГ	<i>Syntomus truncatellus</i>	—	—	—	—	—	—	3	30	3
СА	<i>Taphoxenus gigas</i>	16	—	—	3	—	—	10	7	—
	Итого видов Carabidae	4	6	9	3	9	10	8	6	4
	Итого экз. Carabidae	60	174	184	27	430	275	9	97	51
	Индекс Менхиника	0,5	0,5	0,7	0,6	0,4	0,6	0,8	0,6	0,6
Tenebrionidae										
	<i>Blaps halophila</i>	40	—	—	52	—	—	30	10	7
	<i>B. lethifera</i>	—	—	—	—	—	—	27	3	—
	<i>Centorus rufipes</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	<i>Crypticus quisquilius</i>	—	3	5	2	5	2	—	—	—
	<i>Gonocephalum granulatum pusillum</i>	—	3	—	26	382	125	—	7	—
	<i>G. pygmaeum</i>	7	25	10	—	—	—	—	—	—
	<i>Oodescelis polita</i>	—	5	—	5	3	—	3	3	—
	<i>Opatrum riparium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	<i>O. sabulosum</i>	—	—	—	10	6	3	—	3	—
	<i>Pedinus femoralis</i>	6	—	—	—	—	—	20	3	—
	<i>Platyscelis hypolitha</i>	—	—	—	6	—	—	3	—	—
	<i>Tentyria nomas</i>	234	47	17	167	10	3	460	153	44
	Итого видов Tenebrionidae	4	6	3	7	5	4	6	7	2
	Итого экз. Tenebrionidae	287	83	32	268	406	133	543	182	51
	Индекс Менхиника	0,2	0,7	0,5	0,4	0,3	0,3	0,3	0,5	0,3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
В. Опустыненная степь, Баршын (Баршино)										
Carabidae										
СГ	<i>Agonum viridicupreum</i>	–	–	30	–	–	8	–	–	–
–	<i>Amara (Bradytus) sp.</i>	–	6	–	–	–	–	–	–	–
СА	<i>Bembidion pallidiveste (?)</i>	–	–	–	–	–	10	–	–	–
СА	<i>Brachinus hamatus</i>	–	–	200	–	–	–	–	–	–
СГ	<i>Calosoma auropunctatum</i>	–	–	6	–	–	8	–	–	–
СГ	<i>C. denticolle</i>	–	6	–	–	–	–	–	–	4
СА	<i>Carabus bessarabicus</i>	–	–	6	–	16	–	–	8	–
СА	<i>Chlaenius spoliatus</i>	–	–	30	–	–	–	–	–	–
ПЗ	<i>C. tristis</i>	–	–	–	–	–	30	–	–	–
СГ	<i>Curtonotus convexiusculus</i>	–	10	–	–	–	–	–	–	–
СА	<i>Cymindis lateralis</i>	–	10	60	–	–	–	–	–	–
СА*	<i>C. violacea (?)</i>	30	–	–	4	–	–	–	–	–
СГ	<i>Elaphrus cupreus</i>	–	–	–	–	–	60	–	–	–
СА	<i>Harpalus dispar splendens</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	8
СА	<i>H. salinus</i>	14	–	–	16	–	–	–	–	–
СГ	<i>H. smaragdinus</i>	–	4	–	–	–	–	–	–	–
СА	<i>H. steveni</i>	–	12	–	–	–	–	–	–	–
СА	<i>Microlestes maurus</i>	–	–	–	–	–	–	–	4	–
ПЗ	<i>M. minutulus</i>	–	–	80	–	–	10	–	–	–
СА	<i>M. plagiatus</i>	–	–	–	–	–	84	–	–	–
СГ	<i>Ophonus rufibarbis</i>	–	6	–	–	–	–	–	–	–
СА	<i>Poecilus crenuliger</i>	–	–	–	–	–	–	–	20	–
СГ	<i>P. cupreus</i>	–	–	–	–	–	50	–	–	–
СА	<i>P. laevicollis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	8
СА	<i>P. sericeus</i>	–	–	–	–	–	–	–	12	–
СА	<i>P. subcoeruleus</i>	–	70	–	–	58	392	–	–	–
СА	<i>Pseudotaphoxenus tillesii</i>	–	6	–	–	–	–	–	–	–
СГ	<i>Pterostichus macer</i>	–	6	24	–	–	16	–	–	–
СА	<i>Taphoxenus gigas</i>	4	–	–	8	–	–	1	4	–
Итого видов Carabidae		3	10	8	3	2	10	1	5	3
Итого экз. Carabidae		48	136	436	28	74	668	1	48	20
Индекс Менхиника		0,4	0,9	0,4	0,6	0,2	0,4	1,0	0,7	0,7
Tenebrionidae										
	<i>Anatolica lata</i>	5	6	–	124	–	–	4	16	–
	<i>Blaps halophila</i>	14	–	–	26	8	–	16	12	24
	<i>B. lethifera</i>	–	–	–	–	–	–	8	12	–
	<i>Centorus calcaroides intermedius</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1
	<i>C. filiformis</i>	–	–	–	–	8	–	–	–	–
	<i>C. procerus</i>	–	10	6	–	–	16	–	–	–
	<i>Oodescelis polita</i>	–	70	–	–	50	–	–	4	–
	<i>Opatrium sabulosum</i>	–	–	–	–	8	–	–	8	–
	<i>Pedinus femoralis</i>	10	6	–	8	8	–	–	8	–
	<i>Platyscelis rugifrons</i>	–	–	–	–	–	–	–	12	–
	<i>Platyscelis sp.</i>	200	6	–	54	–	–	–	–	–
	<i>Tentyria nomas</i>	30	6	–	50	8	–	72	20	–
Итого видов Tenebrionidae		5	6	1	5	6	1	4	8	2
Итого экз. Tenebrionidae		308	104	6	262	90	16	100	92	24
Индекс Менхиника		0,3	0,6	0,4	0,3	0,6	0,2	0,4	0,8	0,2

П р и м е ч а н и е. Позиция катены: EL – элювиальная, TR – транзитная, AC – аккумулятивная; группа ареалов: Б – бореальная, СГ – суббореальная гумидная, СА – субаридная, ПЗ – полизональная.

* С переходом к аридной группе видов.

Zoological indication of climate change in Central Kazakhstan steppes compared to the middle of the XX century on the example of carabid and tenebrionid beetles

V. G. MORDKOVICH¹, S. A. KHUDYAEV², R. YU. DUDKO¹, I. I. LYUBECHANSKI¹

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11*

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

Studies of communities of ground beetles (Carabidae) and black beetles (Tenebrionidae) were conducted in Central Kazakhstan along 70°E. Investigations were made in typical, dry and deserted steppe subzones in 1976–1978 and 2018. In parallel, soil cover studies were conducted and climate indicators of the studied areas were compared. Considerable change of a climate for 50 years expressed in rise in temperatures with simultaneous increase of precipitation. The basic features of soils have not undergone essential changes, but keep or get strong potentials to salinization. The generality of local fauna of carabids in 1976–1978 was 48–62 %, in the beginning of XXI century it decreased in dry steppe to 16 %, in deserted steppe – to 7 %. In tenebrionids which are more adapted to aridity the faunal similarity decreased from 70–75 % to 37 % in the typical steppe, and increased to 87 % in dry steppe. There are more “southern” subarid species in the communities and fewer relatively “northern” boreal and polysonal species, which disappear completely in dry and desert steppes. As an integral zoo-indicator of changes in aridity of the environment, the Tencar index, expressing the ratio of the number of individuals and species of arid tenebrionids and more humic carabids, was used. In the typical steppe the index values are low and change little in the long-term dynamics and along the catena. But in the dry steppe Tencar Index values in 2018 increased by 5 times compared to the middle of the XX century, and in deserted steppe – by 2 orders of magnitude. The trigger for changes in the composition and structure of local communities of beetles is not a change in atmospheric humidity, but the rise in average annual temperatures, which exceeded the global trend values and activated salinization of soils, creating the conditions for desertification of the territory and biota.

Key words: climate changes, soil cover, Carabidae, Tenebrionidae