

¹Т.А. Гордиенко, ^{1,4}Р.А. Суходольская, ²Д.Н. Вавилов, ³О.В. Бакин

¹Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, sukhodolskayaraisa@gmail.com

²Казанский (Приволжский) федеральный университет

³Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник

⁴Казанский государственный медицинский университет

ЖУЖЕЛИЦЫ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ОТКРЫТЫХ БИОЦЕНОЗОВ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

Цель работы – изучение структуры сообществ жужелиц открытых ценозов Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Жуков отлавливали в 2016–2021 гг. ловушками Барбера в 9 открытых биотопах (луга и прибрежные полосы). Было зарегистрировано 100 видов карабид, относящихся к 35 родам. Доминировали *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Amara plebeja* (Gyllenhal, 1810), *Pseudoophonus rufipes* (De Geer, 1774) и *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758. Высокая численность некоторых видов приурочена к определенным биотопам. Виды родов *Poecilus*, *Amara*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Dyschirius*, *Harpalus*, *Pseudoophonus* и *Cicindela* преобладали в большинстве исследованных биотопов. В составе сообществ большую долю имели виды транспалеарктической группы ареалов, мезофиллы, по трофической группе – зоофаги и миксофитофаги. Наиболее часто отмечались виды с весенним типом размножения, макроптеры. Наибольшая динамическая плотность жужелиц отмечена на лугах низкого уровня, наименьшая – в прибрежных биотопах. Биоразнообразие жужелиц выше на лугах среднего уровня (79 видов), меньше на лугах низкого уровня (61), в прибрежных биотопах отмечено 26 видов жужелиц. Большое влияние на структуру карабидокомплексов оказывает специфика местообитания.

Ключевые слова: жужелицы; динамическая плотность; структура сообществ; луга; прибрежная зона; Волжско-Камский заповедник.

DOI: <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2024.1.04.16>

Введение

Заповедные территории призваны формировать и поддерживать биологическое разнообразие. На это существенно влияют их пространственные характеристики (Lasky, Keitt, 2013). Размер охраняемой территории, ее форма, уровень фрагментированности и близость к другим охраняемым природным территориям – все это факторы, влияющие на условия, которые могут способствовать как увеличению биоразнообразия за счет интенсификации круговорота веществ, так и поддержанию этого биоразнообразия за счет увеличения количества местообитаний и ресурсов. Оценку биоразнообразия ООПТ следует вести не только с привлечением высших таксонов, но и обязательно включать таксоны низкого порядка.

Крупные беспозвоночные, обитающие в почве и подстилке, формируют часть сообщества животных, функционирующего в непосредственной связи с растительными сообществами. В этом отношении особенно показательны жуки – жужелицы (Coleoptera, Carabidae), которых считают

хорошими биоиндикаторами среды (Gobbi, Fontaneto, 2008; Rainio, Niemelä, 2003; Scalercioe et al., 2009). Жужелицы, являясь неспециализированными хищниками, занимают разветвленные узлы сети трофической структуры и составляют один из наиболее важных компонентов сообщества. При этом минимизация влияния антропогенных факторов позволяет провести наблюдения их роли в естественной среде и рассмотреть особенности структуры их сообществ.

Цель работы – анализ таксономического, экологического и ареалогического анализа фауны жужелиц луговых и прибрежных ценозов Раифского и Саралинского участков Волжско-Камского заповедника государственного природного биосферного заповедника, а также основных факторов, влияющих на структуру этих карабидокомплексов.

Материалы и методы исследования

Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник расположен на ле-

вобережных террасах р. Волга и состоит из двух участков – Раифского (55.90028° N, 48.72667° E) и Саралинского (55.31861° N, 49.2475° E), расположенных в разных ландшафтных зонах (рис. 1).

Раифский участок заповедника входит в Западно-Казанский низменный район с Восточноевропейскими сосновыми и широколиственно-сосновыми лесами на дерново-подзолистых и светло-серых лесных почвах подтаежной подзоны бореальной ландшафтной зоны (Ермолаев и др., 2007). Саралинский участок относится к Волго-Мешинскому возвышенному району с Восточноевропейскими сосново-широколиственными (с преобладанием осинников и березняков) и сосновыми частично остепненными лесами на дерново-подзолистых почвах в широколиственно-лесной подзоне суббореальной северной семигумидной ландшафтной зоне.

Учеты численности жуужелиц проводили в 2016–2021 гг. ловушками Барбера в весенне-летний период. Ловушки устанавливали на 5 суток по 10 ловушек на 9 биотопах дважды в сезон: в первой декаде июня и первой декаде сентября (табл. 1). Всего отработано 1694 ловушко-суток, отловлено 1564 экземпляров карабид. Динамическая плотность жуужелиц оценивалась в экземплярах на 10 ловушко-суток. Градация лугов проведена по степени их увлажнения и растительному составу (Ипатов, Кирикова, 1999).

При идентификации жуужелиц использовали определитель жуужелиц А.К. Жеребцова (2000). Статистическая обработка результатов выполнена в программном пакете Excel, Statistica 6.0 и Past.

Результаты их обсуждения

Исследования фауны жуужелиц Раифского участка Волжско-Камского заповедника проводятся уже более 40 лет (Жеребцов, 1978; Жеребцов, Гринько, 2000; Жеребцов и др., 2005; Вавилов и др., 2017, 2021).

Всего на лугах и прибрежных биотопах Волжско-Камского заповедника встречены представители 100 видов жуужелиц, относящихся к 35 родам. Доминировали *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824) (18.1%), *Amara plebeja* (Gyllenhal, 1810) (7.2%), *Pseudoophonus rufipes* (De Geer, 1774) (5.8%) и *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758 (5.7%). Следует также отметить такие довольно многочисленные виды как *Dyschirius arenosus* Stephens, 1827 (4.9%), *Bembidion lampron* Jakobson, 1906 (4.7%) и *Bembidion quadrimaculatum* (Linnaeus, 1760) (3.4%). Высокая численность некоторых из них приурочена к определенным локалитетам или точкам учета. К примеру, *D. arenosus* (20.5%),

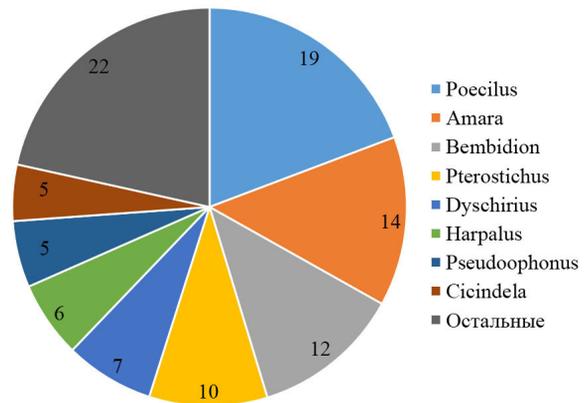


Рис. 1. Соотношение представителей родов жуужелиц в луговых и прибрежных биотопах Волжско-Камского заповедника, %

Fig. 1. Ratio of beetles genera in meadow and riverine associations of the Volga-Kama State Natural Biosphere Reserve, %

Pterostichus nigrita (Paykull, 1790) (7.1%), *Pterostichus strenuus* (Panzer, 1796) (7.1%), *Pterostichus vernalis* (Panzer, 1796) встречаются преимущественно в прибрежных биотопах, где они доминируют.

Преобладающими видами являлись представители родов *Poecilus*, *Amara*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Dyschirius*, *Harpalus*, *Pseudoophonus* и *Cicindela* (рис. 1). На долю восьми самых обильных родов приходилось более 75% от выявленного видового разнообразия.

Структура сообществ жуужелиц лугов и прибрежных биотопов Волжско-Камского заповедника представлена на рисунке 2. В исследованных биотопах преобладали виды транспалеарктической группы ареалов, меньшую долю составили виды европейско-сибирской и европейской групп. Наименее многочисленными были виды с циркумбореальным типом ареала (рис. 2а).

Фауна жуужелиц в открытых биотопах представлена видами разной приуроченности. Преобладали виды открытых местообитаний (рис. 2b), обозначенные как луговые. Эврибионтные и лесные виды встречались примерно в равной степени. В прибрежных биотопах присутствовали виды соответствующего топического преферендума (прибрежные).

Мезофилы были наиболее многочисленны (рис. 2с), также велика была доля ксерофилов, что связано с открытостью биотопов. Гигрофилы были приурочены преимущественно к прибрежным биотопам.

В трофической структуре исследованных карабидокомплексов преобладали миксофитофаги и крупные зоофаги (рис. 2d). К первым относятся преимущественно виды родов *Harpalus* и *Amara*, а также вид *P. versicolor*. Мелкие зоофаги состав-

Таблица 1. Характеристика исследованных участков Волжско-Камского заповедника
Table 1. Description of areas surveyed in the Volga-Kama Reserve

| Биотоп Biotope | Код биотопа Biotope code | Расположение Location | Координаты учетных линий Coordinates of survey lines | Почва Soil | Мощность дернины, см Turf thickness, cm | Площадь ненарушенного травяного покрова, % Area of undisturbed grass cover, % |
|---|-----------------------------|--|---|----------------------------------|--|--|
| Кровохлёбково-лисохвостовый луг среднего уровня | ЛСУ1 | Раифский участок, кв. 33 | 55.9003 N 48.7228 E | Суглинистая | 3 | 90 |
| Разнотравный луг среднего уровня | ЛСУ2 | Саралинский участок, кв. 30 | 55.3139 N 49.2994 E | Суглинистая | 1 | 90 |
| Овсяницево-узкомятlikово-разнотравный луг среднего уровня | ЛСУ3 | Саралинский участок, кв. 32, кордон | 55.3081 N 49.2389 E | Песчаная | 2 | 60 |
| Пахучеколосниково-разнотравный луг среднего уровня | ЛСУ4 | Саралинский участок, охранный зона у д. Татарские Саралы | 55.3244 N 49.2867 E | Суглинистая | 1 | 90 |
| Таволгово-лисохвостовый луг низкого уровня | ЛНУ1 | Раифский участок, кв. 38 | 55.8981 N 48.7242 E | Суглинистая | 1 | 90 |
| Ежевично-кострецовый луг низкого уровня | ЛНУ2 | Саралинский участок, кв. 32 | 55.3081 N 49.2381 E | Песчаная | 6–10 | 80 |
| Разнотравный луг низкого уровня | ЛНУ3 | Саралинский участок, охранный зона, берег озера | 55.3242 N 49.2914 E | Суглинистая | 1 | 90 |
| Песчаный берег реки, прибрежная полоса | ПП1 | Саралинский участок, кв. 32 | 55.3075 N 49.2375 E | Песчаная | 0 | 0 |
| Лисохвостово-разнотравный луг, прибрежная полоса | ПП2 | Раифский участок, кв. 38 | 55.8975 N 48.7244 E | Суглинистая, местами торфянистая | 70 | 100 |

вили в два раза меньше видов. В ходе анализа данных выявлено преобладание видов с весенним типом размножения (рис. 3e). Иногда, в силу специфики биотопа, например, в засушливых местах, данное соотношение смещается в сторону осенних видов. Например, в одном из биотопов квартала 32 Саралинского участка заповедника (ЛСУ3) доля осенних видов в сборах превышала 50%. Мультисезонных видов зарегистрировано гораздо меньше. В исследованных биотопах преобладали макроптеры (рис. 2f).

Среднегодовая численность видов карабид исследованных биотопов представлена в таблице

2. Численность, рассчитанная по динамической плотности, значительно варьировала по участкам как во временном, так и в пространственном отношении.

Средняя динамическая плотность карабид (рис. 3) статистически значимо не различалась на лугах среднего и низкого уровня, но была ниже в прибрежных биотопах.

Индексы видового сходства между карабидо-комплексами в целом оцениваются как низкие (коэффициент Жаккара 0.22–0.46): наибольшее сходство наблюдается между сообществами лугов, наименьшее – между сообществами лугов

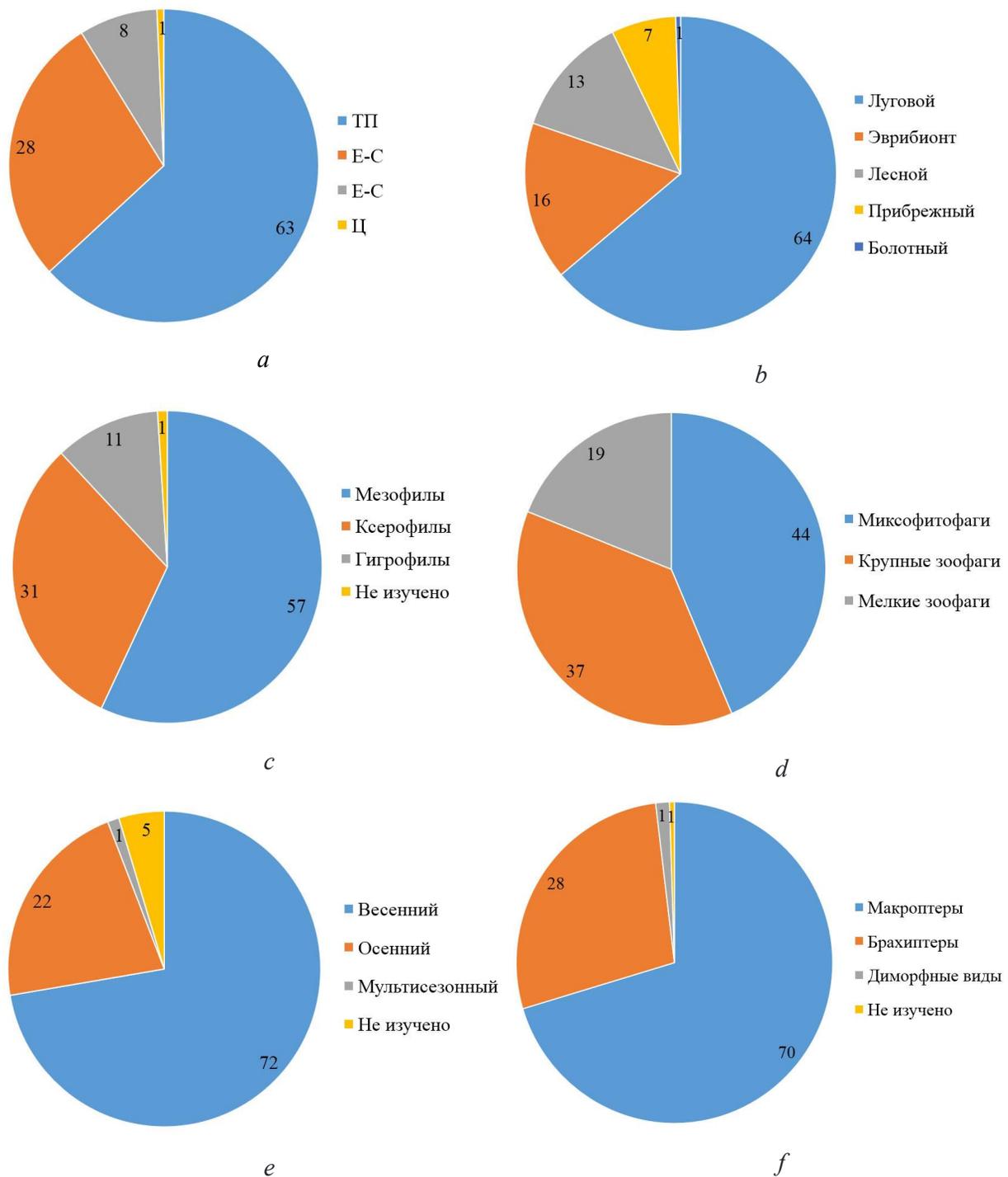


Рис. 2. Структура сообществ жужелиц луговых и прибрежных ценозов заповедника: а) по типам ареала – Ц – циркумбореальный, Е – Европейский, Е-С – Европейско-сибирский, ТП – транспалеарктический; б) по биотопической приуроченности; в) по гигропреферендуму; д) по типу питания; е) по типу размножения; ф) по степени развитости крыльев

Fig. 2. Structure of ground beetles communities of meadow and riverine cenoses of the Volga-Kama Reserve: а) by types of area – С – circumboreal, Е – European, Е-С – European-Siberian, ТР – transpalaearctic; б) by biotopic characteristic; в) by hygropreferendum; д) by trophic characteristic; е) by breeding season; ф) by degree of hind wings development

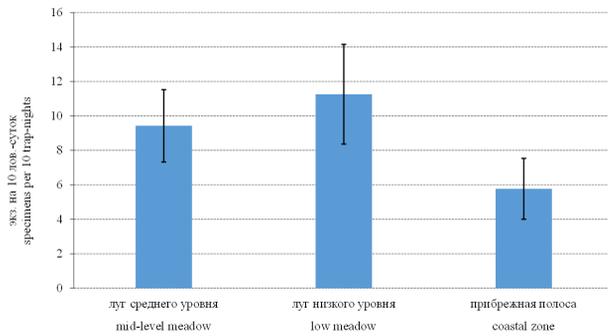


Рис. 3. Средняя динамическая плотность жуужелиц в различных биотопах

Fig. 3. Mean dynamic density of beetles in different types of biotopes

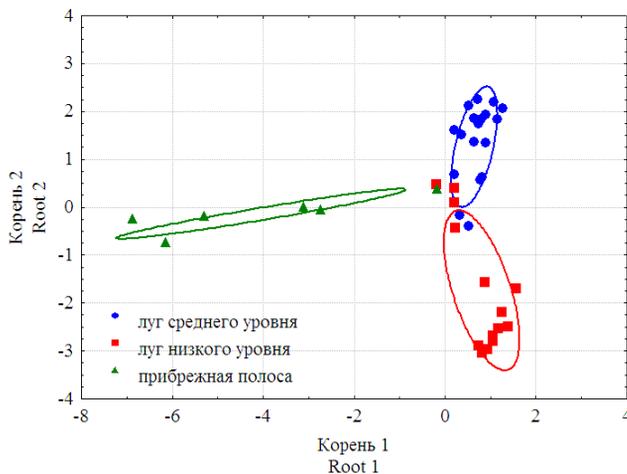


Рис. 4. Ординация структуры карабидокомплексов Волжско-Камского заповедника по типам биотопа в плоскости двух дискриминантных осей

Fig. 4. Ordination of carabid assemblages structure by biotope types in the plane of two discriminant axes

нижнего уровня и прибрежных биотопов.

Структурные показатели комплексов жуужелиц на лугах различного типа и прибрежных биотопах представлены в таблице 3. Наибольшее видовое богатство жуужелиц встречено на лугах среднего уровня, меньше на лугах низкого уровня, в прибрежных биотопах отмечено всего 26 видов жуужелиц. При этом последние характеризуются меньшей степенью устойчивости.

Далее была приведена серия из пяти дискриминантных анализов, где поочередно брали в качестве зависимой переменной (предиктора) факторы, которые могли влиять на структуру карабидокомплексов: 1) «ландшафтная зона» – участок заповедника (Раифский, Саралинский); 2) «тип биотопа» вне зависимости от участка заповедника (луг среднего уровня, луг низкого уровня, прибрежная полоса); 3) «тип биотопа в связке с участком заповедника»; 4) «квартал заповедника»; 5) «локалитет» (конкретный биотоп в определенном квартале).

Приведем результаты одного из них, где в качестве зависимой переменной был взят фактор «тип биотопа». Этот пример позволяет пояснить ход анализа результатов изменчивости структуры карабидокомплексов под влиянием тех или иных факторов среды (рис. 4). Путем пошаговой дискриминации выборок в зависимости от типа биотопа выявлено 12 видов из 50, которые вносят наибольший вклад в дискриминацию (табл. 4). Установлено, что тип биотопа оказывает влияние на структуру карабидокомплексов (Wilks' Lambda: 0.08055 approx. $F(24.52) = 5.4673$ $p < 0.0000$). Наибольший вклад в дискриминацию вносят следующие виды: *D. arenosus* (на лугах среднего уровня – 3.7% обилия жуужелиц, на лугах низкого уровня – 0%, в прибрежных биотопах – 56.5%), *B. latreille* (0.5%, 3.2% и 1.1% соответственно), *N. dumeril* (5.4%, 0% и 0%), *A. famelica* (0.4%, 0% и 0%), *A. binotatus* (0%, 2% и 0%), *P. rufipes* (6.4%, 6.9% и 0.5%), *A. eurynota* (0.9%, 0.5% и 0%). Квадрат расстояния Махаланобиса варьирует от 9.0 до 26.1 и статистически значим. Следовательно, тип биотопа оказывает значимое влияние на структуру сообществ жуужелиц.

На рисунке 5 представлены данные, характеризующие изменчивость квадрата расстояния Махаланобиса при выборе того или иного предиктора: наибольшие различия между структурой карабидокомплексов наблюдаются при дискриминации с предиктором «локалитет».

Большинство открытых биотопов в заповедниках, по классификации А. Б. Ручина (Ruchin et al., 2021), фактически представляют сухие участки, окруженные лесными массивами. Края леса обычно позиционируются как экотон, транзитная зона, характеризующаяся уникальными свойствами среды, выражающимися в изменениях физических и биологических условий, масштабов пространства и времени и силе взаимодействий между соседними биотопами (Lindenmayer, Fischer, 2006). На абиотический компонент края леса влияет микроклимат из-за значительных колебаний освещенности, температуры воздуха, относительной влажности почвы (Karos et al., 1997), в то время как биотический компонент в виде хищничества, паразитизма и взаимодействия видов в целом меняется также (Lahti, 2001). Такие изменения могут иметь значительное влияние на распределение видов и биоразнообразии, динамику сообществ и функционирование экосистем в целом (Watling, Orrock, 2010).

Жуужелицы особенно чувствительны к краевому эффекту как на уровне популяций, так и сообществ (Taboada et al., 2004). Это было подтверждено во многих работах (Magura, 2002; Taboada et

Таблица 2. Фауна и численность жуужелиц луговых ценозов заповедника, экз./10 ловушко-суток
 Table 2. Ground beetles fauna and its abundance in the meadows of the reserve, ind./10 trap-days

| Вид Species | ЛСУ1 MLM1 | ЛСУ2 MLM2 | ЛСУ3 MLM3 | ЛСУ4 MLM4 | ЛНУ1 LLM1 | ЛНУ2 LLM2 | ЛНУ3 LLM3 | ПП1 R1 | ПП2 R2 |
|---|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-----------|-----------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| <i>Agonum lugens</i> (Duftschmid, 1812) | 0 | 0 | 0.16 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Agonum moestum</i> (Duftschmid, 1812) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Agonum obscurum</i> (Herbst, 1784) | 0.07 | 0.05 | 0 | 0 | 0.07 | 0.12 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Agonum versutum</i> Sturm, 1824 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara aenea</i> (DeGeer, 1774) | 0.07 | 0.23 | 0 | 0.25 | 0.03 | 0.12 | 0.19 | 0 | 0 |
| <i>Amara apricaria</i> (Paykull, 1790) | 0 | 0 | 0 | 0.70 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810) | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara communis</i> (Panzer, 1797) | 0.07 | 0.09 | 0 | 0.55 | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara consularis</i> (Duftschmid, 1812) | 0.04 | 0.32 | 0.08 | 0.05 | 0.10 | 0.18 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara convexior</i> Stephens, 1828 | 0 | 0 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara equestris</i> (Duftschmid, 1812) | 0.07 | 0 | 0 | 0.50 | 0.14 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Amara eurynota</i> (Panzer, 1796) | 0.04 | 0.27 | 0 | 0 | 0.07 | 0 | 0.13 | 0 | 0 |
| <i>Amara famelica</i> Zimmermann, 1832 | 0.07 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara familiaris</i> (Duftschmid, 1812) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Amara fulva</i> (O.F.Müller, 1776) | 0 | 0.18 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 |
| <i>Amara ingenua</i> (Duftschmid, 1812) | 0 | 0.09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara littorea</i> C.G.Thomson, 1857 | 0.14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara lunicollis</i> Schiödte, 1837 | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.18 | 0.19 | 0 | 0 |
| <i>Amara nitida</i> Sturm, 1825 | 0 | 0 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal, 1810) | 0.04 | 0 | 0 | 0.05 | 0 | 0.06 | 5.88 | 0 | 0 |
| <i>Amara similata</i> Gyllenhal, 1810 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.12 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara spreta</i> Dejean, 1831 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara Stephens</i> , 1827 | 0 | 0 | 0.16 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Amara tibialis</i> Paykull, 1798 | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0.18 | 0.56 | 0 | 0 |
| <i>Anisodactylus signatus</i> (Panzer, 1796) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.13 | 0 | 0 |
| <i>Badister sodalis</i> (Duftschmid, 1812) | 0.04 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 | 0.13 |
| <i>Bembidion lampron</i> Jakobson, 1906 | 0.04 | 0 | 0 | 0.20 | 0.54 | 0.12 | 3.00 | 0 | 0 |
| <i>Bembidion Latreille</i> , 1802 | 0.07 | 0 | 0 | 0.15 | 0.03 | 0.12 | 0 | 0.06 | 1.60 |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1760) | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0.00 | 0.24 | 1.94 | 0.62 | 0 |
| <i>Broscus cephalotes</i> (Linnaeus, 1758) | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.17 | 0 |
| <i>Calathus erratus</i> (C.R.Sahlberg, 1827) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.10 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Calathus fuscipes</i> (Goeze, 1777) | 0 | 0 | 0 | 0.05 | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0 | 0.08 | 0.90 | 0 | 0.36 | 0.44 | 0 | 0.13 |
| <i>Callistus lunatus</i> (Fabricius, 1775) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Calosoma inquisitor</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0.14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Calosoma investigator</i> (Illiger, 1798) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 |
| <i>Carabus arvensis</i> Herbst, 1784 | 0 | 0 | 0.33 | 0 | 0.03 | 0.48 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798 | 0.39 | 0.05 | 0 | 0 | 0.75 | 0.06 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Продолжение таблицы 2
Continuation of the table 2

| | | | | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758 | 0 | 0.09 | 0 | 0 | 0.10 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Carabus schoenherrii</i> Fischer von Waldheim, 1820 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chlaenius tristis</i> (Schaller, 1783) | 0 | 0.23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Cicindela campestris</i> Linnaeus, 1758 | 0 | 4.73 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Cicindela germanica</i> Linnaeus, 1758 | 0 | 0 | 0.08 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0.06 | 0.13 |
| <i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1796) | 0.07 | 0 | 0 | 0.05 | 0.10 | 0.06 | 0 | 0.06 | 0 |
| <i>Cymindis angularis</i> Gyllenhal, 1810 | 0 | 0.45 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Diachromus germanus</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Dyschirius arenosus</i> Stephens, 1827 | 0 | 0.64 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2.32 | 0 |
| <i>Dyschirius globosus</i> (Herbst, 1784) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.57 | 0 | 0.23 | 0 |
| <i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781) | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.13 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus atratus</i> Latreille, 1804 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus brevicornis</i> Germar, 1824 | 0 | 0 | 0 | 0.15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus</i> Latreille, 1802 | 0 | 0.14 | 0 | 0.15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.13 |
| <i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812) | 0.18 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.13 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus picipennis</i> (Duftschmid, 1812) | 0 | 0.05 | 0 | 0.50 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus progrediens</i> Schauburger, 1922 | 0.36 | 0 | 0 | 0.60 | 0.20 | 0 | 0.50 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus quadripunctatus</i> Dejean, 1829 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.13 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812) | 0.04 | 0.09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus smaragdinus</i> (Duftschmid, 1812) | 0.04 | 0 | 0.08 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1796) | 0 | 0.05 | 0.08 | 0.25 | 0 | 0 | 1.06 | 0 | 0 |
| <i>Harpalus xanthopus winkleri</i> Schauburger, 1923 | 0.07 | 0.05 | 0 | 0 | 0.17 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0 | 0.25 | 0 | 0.03 | 0.06 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Leistus rufescens</i> (Fabricius, 1775) | 0 | 0.09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Licinus depressus</i> (Paykull, 1790) | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.13 |
| <i>Microlestes minutulus</i> (Goeze, 1777) | 0.18 | 0.09 | 0 | 0 | 0.31 | 0 | 0.44 | 0 | 0 |
| <i>Nottophilus Duméril</i> , 1806 | 0 | 1.45 | 0.33 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Nottophilus palustris</i> Sturm, 1826 | 0 | 0 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0.19 | 0 | 0 |
| <i>Olisthopus rotundatus</i> (Paykull, 1790) | 0 | 1.18 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Omophron limbatum</i> (Fabricius, 1777) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 |
| <i>Oodes helopioides</i> (Fabricius, 1792) | 0.11 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ophonus puncticollis</i> (Paykull, 1798) | 0 | 0.27 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Panagaeus bipustulatus</i> (Fabricius, 1775) | 0 | 0.09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Patrobus atrorufus</i> (Ström, 1768) | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0.13 |
| <i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758) | 0.07 | 0 | 0 | 0.05 | 0 | 0.06 | 0.44 | 0 | 0.27 |
| <i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785) | 0.04 | 0 | 0 | 0.15 | 0.27 | 0 | 0.06 | 0 | 0 |
| <i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824) | 1.54 | 0 | 0.08 | 4.90 | 1.36 | 4.58 | 1.81 | 0 | 0.93 |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i> (De Geer, 1774) | 0.86 | 0.05 | 0.82 | 0.40 | 0.51 | 1.02 | 1.13 | 0.06 | 0 |
| <i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1796) | 0.04 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Окончание таблицы 2
Ending of the table 2

| | | | | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0.67 |
| <i>Pterostichus aterrimus</i> (Herbst, 1784) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterostichus Bonelli</i> , 1810 | 0 | 0.09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterostichus macer</i> (Marshall, 1802) | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterostichus magus</i> (Mannerheim, 1825) | 0 | 0.18 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterostichus mannerheimii</i> (Dejean, 1831) | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798) | 0.14 | 0.05 | 0 | 0 | 0.07 | 0.36 | 0.06 | 0.17 | 0 |
| <i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal, 1827) | 0 | 0.14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.11 | 0 |
| <i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783) | 0 | 0.55 | 0.08 | 0 | 0.03 | 0.12 | 0.25 | 0.11 | 0.13 |
| <i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.80 |
| <i>Pterostichus quadriveolatus</i> Letzner, 1852 | 0 | 0.09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterostichus stremuus</i> (Panzer, 1796) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0.80 |
| <i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1796) | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0.06 | 0.06 | 0 | 0.80 |
| <i>Syntomus truncatellus</i> (Linnaeus, 1760) | 0.50 | 0.09 | 0 | 0.10 | 0.07 | 1.51 | 0.25 | 0 | 0 |
| <i>Synuchus nivalis</i> (Panzer, 1796) | 0 | 0.05 | 0 | 0.05 | 0.07 | 0 | 0.38 | 0 | 0 |
| <i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790) | 0.18 | 0.77 | 0 | 0 | 0.10 | 0.42 | 0 | 0 | 0.40 |
| Carabidae прочие | 0 | 0.86 | 0.08 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Сумма, экз./10 лов.-сут. | 5.9 | 14.5 | 2.7 | 11.0 | 5.8 | 12.4 | 20.3 | 4.1 | 7.2 |

Примечание. Обозначения биотопов см. в таблице 1.
Note. biotope designations: MLM – middle level meadow, LLM – low level meadow, R – riparian biotope.

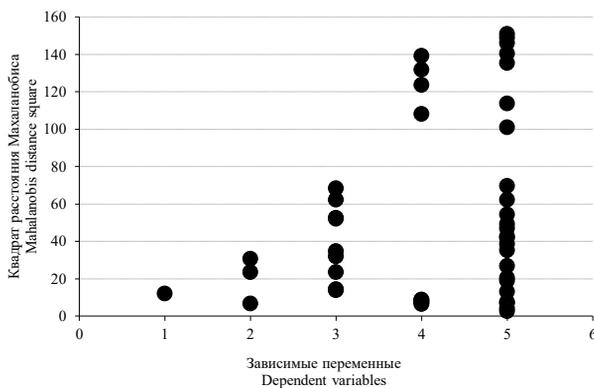


Рис. 5. Амплитуда изменчивости квадрата расстояния Махаланобиса при проведении дискриминантного анализа с разными зависимыми переменными:

- 1 – «ландшафтная зона», 2 – «тип биотопа»,
- 3 – «ландшафтная зона + тип биотопа»,
- 4 – «квартал заповедника», 5 – «локалитет»

Fig. 5. Degree of difference between the structure of caraidocomplexes depending on the effect of factors:

- 1 – «landscape zone», 2 – «biotope type»,
- 3 – «landscape zone + biotope type», 4 – «reserve section», 5 – «locality»

al., 2004; Yu et al., 2010).

Биоразнообразие жужелиц может быть значительно выше в экотонах по сравнению с лесом, но ситуация может быть и диаметрально противоположной (Molnár et al., 2001; Yu et al., 2010).

Классическая гипотеза краевого эффекта не подтвердилась в работе хорватских исследователей (Brigić et al., 2014). В их исследованиях комплексы жужелиц более походили на таковые в лесных биотопах, по сравнению с луговыми. Видовое разнообразие на экотонах было меньшим, чем на лугах, и таким же, как внутри леса. Также одинаковыми в лесу и на экотоне были температура почвы, влажность почвы и интенсивность освещения. Таким образом, встроенные опушки леса уменьшали эффект окраины, обеспечивая стабильные микроклиматические условия для сообществ жужелиц, близкие к таковым в глубине леса. Это исследование подтвердило, что структура и возраст растительности на опушках может играть ключевую роль в определении пространственной структуры жужелиц в лесолуговых экотонах. По всей видимости, этими факторами определяется достаточно высокое биоразнообразие, отмеченное в нашем исследовании для лугов

Таблица 3. Индексы видового разнообразия и доминирования жуужелиц в различных биотопах
Table 3. Indices of species diversity and dominance in different biotops

| Индексы Indices | Луга среднего уровня Middle level meadows | Луга низкого уровня Low level meadows | Прибрежные биотопы Riparian biotopes | Все биотопы All biotopes |
|--------------------|--|--|---|-----------------------------|
| Количество видов | 79 | 61 | 26 | 100 |
| Dominance_D | -0.05 | 0.01 | -0.10 | -0.06 |
| Simpson_1-D | 1.05 | 0.99 | 1.10 | 1.06 |
| Shannon_H | 8.05 | 5.35 | 4.91 | 8.66 |
| Evenness_e^H/S | 39.52 | 3.44 | 5.21 | 60.44 |
| Menhinick | 27.44 | 17.08 | 10.92 | 31.20 |
| Margalef | 112.5 | 43.28 | 0 | 0 |
| Berger-Parker | 0.12 | 0.16 | 0.18 | 0.11 |

Таблица 4. Вклад переменной «вид» дискриминантного анализа по фактору «тип биотопа»
Table 4. Contribution of variable «species» in discriminant analysis on the factor «biotope type»

| Вид Species | Wilks' - Lambda | Partial - Lambda | F-remove - (2.26) | p-level | Toler. | 1-Toler. - (R-Sqr.) |
|--------------------------------|-----------------|------------------|----------------------|---------|--------|---------------------|
| <i>Dyschirius arenosus</i> | 0.19 | 0.42 | 18.2 | 0.00001 | 0.54 | 0.46 |
| <i>Bembidion latreille</i> | 0.16 | 0.51 | 12.6 | 0.0001 | 0.53 | 0.47 |
| <i>Notiophilus dumeril</i> | 0.13 | 0.64 | 7.4 | 0.003 | 0.17 | 0.83 |
| <i>Poecilus versicolor</i> | 0.10 | 0.81 | 3.1 | 0.06 | 0.14 | 0.86 |
| <i>Harpalus picipennis</i> | 0.10 | 0.84 | 2.4 | 0.11 | 0.19 | 0.81 |
| <i>Amara famelica</i> | 0.11 | 0.76 | 4.2 | 0.03 | 0.40 | 0.60 |
| <i>Anisodactylus binotatus</i> | 0.11 | 0.72 | 4.9 | 0.02 | 0.46 | 0.54 |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i> | 0.11 | 0.71 | 5.2 | 0.01 | 0.35 | 0.65 |
| <i>Agonum obscurum</i> | 0.10 | 0.83 | 2.6 | 0.09 | 0.30 | 0.70 |
| <i>Amara eurynota</i> | 0.11 | 0.76 | 4.1 | 0.03 | 0.30 | 0.70 |
| <i>Amara consularis</i> | 0.10 | 0.81 | 3.1 | 0.06 | 0.40 | 0.60 |
| <i>Amara aenea</i> | 0.09 | 0.91 | 1.3 | 0.28 | 0.38 | 0.62 |

среднего уровня. Наши данные коррелируют с результатами, полученными для карабидокомплексов луговых ценозов в других регионах России (Коровина, 2007; Трушицына, 2010; Алексанов, Алексеев, 2019). Их ареалогическая и экологическая структура была схожей: наблюдался высокий процент широко распространенных видов и видов с луговой приуроченностью.

Краевой эффект может быть идентифицирован с помощью определенных признаков, особенно связанных с приуроченностью к определенным биотопам (Elek, Tóthmérész, 2010). Бескрылые большие виды активно используют экотопы, а некоторые проникают в открытые биотопы (Elek, Tóthmérész, 2010; Heliölä et al., 2001). В нашем исследовании процент брахицер в структуре населения жуужелиц достаточно высок, что говорит о том, что в случае «встроенности» в лесной массив эффект экотона несколько сглажен за счет сходства растительности с лесным массивом. И хотя мелкие и средние виды с высокой миграци-

онной способностью могут быть более чувствительны к условиям экотона (Koivula et al., 2004), на исследованных нами лугах процент таких видов был высоким.

Отдельного обсуждения заслуживают карабидокомплексы в биотопах, обозначенных как «прибрежные» и расположенных вблизи уреза воды. Особый режим увлажнения и обнаженный грунт делают эти местообитания уникальными, и значительный перечень видов жуужелиц и некоторые группы жизненных форм бывают связаны именно с такими участками (Алексанов, Алексеев, 2019). В то же время, малые размеры участков и эфемерность существования таких биотопов заставляют отказаться от их учета в качестве самостоятельного типа местообитаний жуужелиц. Изменения гидрологического режима являются одним из наиболее важных факторов, влияющих на среду обитания беспозвоночных на необлесенных берегах рек и водоемов, покрытых осоково-злаковой растительностью, тростником, рогозом и

др. (Hammond, 1998). В таких местообитаниях на распространение жужелиц влияют также биогенный статус, насыщенность субстрата, высота над уровнем моря, и структура растительности (Brose 2003; Holmes et al. 1993; Lott et al., 2002). Видовой состав бывает обеднен (Moran et al., 2012), что было зарегистрировано и в нашем исследовании. Большинство видов жужелиц, обитающих на заливных территориях, характеризуются определенными чертами жизненного цикла, способствующих выживанию в часто затопляемых местах. Это макроптеры или диморфные формы, размножающиеся ранней весной и зимующие на стадии имаго (Lott 2003), что также было показано в нашем исследовании.

Особо стоит подчеркнуть, что по результатам дискриминантного анализа карабидокомплексы прибрежных биотопов значительно различаются по структуре от таковых в лугах низкого и среднего уровня. Здесь стоит обратить внимание на то, что независимо от предиктора в серии дискриминантных анализов, последние прошли успешно. При этом наибольшие различия были продемонстрированы, когда предиктором брался «локалитет». Это говорит в пользу точки зрения, что структура сообществ жужелиц зависит от комплекса условий, складывающихся в определенном локалитете: почвенные характеристики (влажность, гранулометрический состав, pH среды и содержание органического вещества) и климатические факторы (Ananina et al., 2023; Naila, Kouki, 1994; Luzyanin et al., 2023; Suter 1998).

Заключение

Сообщества животных флуктуируют в пространстве и времени. Определение потенциальных факторов, влияющих на их динамику, считается фундаментальной целью экологии, поскольку позволяет прогнозировать риск вымирания, взаимосвязь биоразнообразия с составом сообществ, степень зависимости от экзогенных и эндогенных причин. Результаты анализа взаимосвязи структуры сообществ жужелиц открытых ценозов Волжско-Камского заповедника от ряда факторов внешней среды позволили сделать вывод, что она в большей степени зависит от условий, складывающихся в конкретной точке, чем от положения сообщества в ландшафтной зоне или квартале заповедника, а также типа биотопа.

Список литературы

1. Алексанов В.В., Алексеев С.К. Кадастр жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) городского округа «Город Калуга». Серия «Кадастровые и мониторинговые исследования биологического разнообразия в Калужской области». Ижевск: ООО «Принт», 2019. Вып. 2. 276 с.

2. Вавилов Д.Н., Мухаметнабиев Т.Р., Суходольская Р.А., Гордиенко Т.А. Фауна и структура населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Волжско-Камского заповедника // Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси / Сборник статей XI Зоологической Международной научно-практической конференции, приуроченной к десятилетию основания ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам». Минск: Издатель А.Н. Варакин, 2017. Т. 2. С. 81–87.

3. Вавилов Д.Н., Суходольская Р.А., Гордиенко Т.А. Динамика и структура сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Волжско-Камского заповедника // Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем / Материалы IX Всероссийской научно-практической конференции. Саратов: Саратовский источник, 2021. С. 98–191.

4. Ермолаев О.П., Игонин М.Е., Бубнов А.Ю., Павлова С.В. Ландшафты Республики Татарстан. Региональный ландшафтно-экологический анализ. Казань: Слово, 2007. 411 с.

5. Жеребцов А.К. Фауна и экология жужелиц (Coleoptera, Carabidae) естественных биогеоценозов подзоны южной тайги Среднего Поволжья (на примере Раифского лесничества Волжско-Камского заповедника): Дисс. ... канд. биол. наук. Казань, 1978. 184 с.

6. Жеребцов А.К. Определитель жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Республики Татарстан. Казань, 2000. 74 с.

7. Жеребцов А.К., Гринько Р.А. Влияние автомобильного шоссе на популяции жужелиц в заповедных условиях // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия / Материалы научно-практической конференции. Чебоксары-Казань, 2000. С. 87–91.

8. Жеребцов А.К., Суходольская Р.А., Мовчаренко В.В. Влияние автомобильного шоссе на структуру и популяционные характеристики жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Труды Волжско-Камского природного заповедника. Казань, 2005. №6. С. 241–253.

9. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 1999. 316 с.

10. Коровина Н.А. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных луговых ценозов (на примере г. Кемерово): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 20 с.

11. Трушицына О.С. Пространственное распределение и реализация жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в мозаике пойменных лугов юга Мещерской низменности: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2010. 23 с.

12. Ananina T.L., Saveliev A.A., Shagidullun R.R., Gordienko T.A., Sukhodolskaya R.A. Climatic factors can differently affect body size in closely related species (the case study in ground beetles) // Российский журнал прикладной экологии. 2023. №3. С. 4–11. <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2023.3.04.11>.

13. Brigić A., Starčević M., Hrašovec B., Elek Z. Old forest edges may promote the distribution of forest species in carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Croatian forests // Eurasian journal of entomology. 2014. Vol. 111. №5. P. 715–725. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.090>.

14. Brose U. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? // Oecologia. 2003. Vol. 135. P. 407–413.

15. Elek Z., Tóthmérész B. Carabid beetles among grassland – forest edge – beech forest habitats in Northern Hungary // Communities ecology. 2010. Vol. 11. P. 211–216.

16. Gobbi M., Fontaneto D. Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland // Agriculture, ecosystems and environment. 2008. Vol. 127. P. 273–276.

17. Naila Y., Kouki J. The phenomenon of biodiversity in

conservation biology // *Annales zoologici Fennici*. 1994. Vol. 31. P. 5–18.

18. Hammond P.M. Riparian and floodplain arthropod assemblages: their characteristics and rapid assessment // *United Kingdom floodplains*. Otley: Westbury Publishing, 1998. P. 238–282.

19. Heliölä J., Koivula M., Niemelä J. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest clear-cut ecotone // *Conservation biology*. 2001. Vol. 15. P. 370–377.

20. Holmes P.R., Boyce D.C., Reed D.K. The ground beetle (Coleoptera: Carabidae) fauna of Welsh peatland biotopes: factors influencing the distribution of ground beetles and conservation implications // *Biology conservation*. 1993. Vol. 63. P. 153–161.

21. Kapos V., Wandelli E., Camargo J.L., Ganade G. Edge related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia // *Tropical forest remnants*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. P. 33–44.

22. Koivula M.J., Hyyryläinen V., Soininen E. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland // *Journal of insects conservation*. 2004. Vol. 8. P. 297–309.

23. Lahti D.C. The «edge effect on nest predation» hypothesis after twenty years // *Biology conservation*. 2001. Vol. 99. P. 365–374.

24. Lasky J.R., Keitt T.H. Reserve size and fragmentation alter community assembly, diversity, and dynamics // *The American naturalist*. 2013. Vol. 182. P. 142–160.

25. Lindenmayer D.B., Fischer J. Habitat fragmentation and landscape change, an ecological and conservation synthesis. Washington D.C.: Island Press, 2006. 328 p.

26. Lott D.A. An annotated list of wetland ground beetles (Carabidae) and rove beetles (Staphylinidae) found in the British isles, including a literature review of their ecology // *English nature research reports*. 2003. №488. 85 p.

27. Lott D.A., Procter D.A., Foster A.P. English nature research reports. East Anglian Fen Invertebrate Survey. 2002. №477. 78 p.

28. Luzyanin S.L., Saveliev A.A., Shagidullin R.R., Sukhodolskaya R.A. Dynamics of ground beetle (Carabidae) populations at rock dumps in an open-pit coalmine: modeling the influence of environmental factors // *Acta biologica sibirica*. 2023. Vol. 9. P. 709–727. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8404574>.

29. Magura T. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect // *Forest ecology management*. 2002. Vol. 157. P. 23–37.

30. Molnár T., Tibor M., Béla T., Zoltán E. Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects // *European journal of soil biology*. 2001. Vol. 37, iss. 4. P. 297–300. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01103-7](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01103-7).

31. Moran J., Gormally M., Skeffington M.Sh. Turlough ground beetle communities: the influence of hydrology and grazing in a complex ecological matrix // *Journal of insects conservation*. 2012. Vol. 16. P. 51–69. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9393-8>.

32. Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // *Biodiversity and conservation*. 2003. Vol. 12. P. 487–506.

33. Ruchin A., Alekseev S., Khapugin A., Esin M. Fauna and species diversity of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in meadows // *Entomology applied science letters*. 2021. Vol. 8, iss. 3. P. 28–39. <https://doi.org/10.51847/Nv94GSLSkN>.

34. Scalercio S., Belfiore T., Noce M.E., Vizzari V., Iannotta N. The impact of compounds allowed in organic farming on the aboveground arthropods of the olive ecosystem // *Bulletin of insectology*. 2009. Vol. 62, iss. 2. P. 137–141.

35. Suter W. Involving conservation biology in biodiversity

strategy and action planning // *Biological conservation*. 1998. Vol. 83. 235–237.

36. Taboada A., Kotze D.J., Salgado J.M. Carabid beetle occurrence at the edges of oak and beech forests in NW Spain // *European journal of entomology*. 2004. Vol. 101. P. 555–563.

37. Watling J.I., Orrock J.L. Measuring edge contrast using biotic criteria helps define edge effects on the density of an invasive plant // *Landscape ecology*. 2010. Vol. 25. P. 69–78.

38. Yu X.-D., Luo T.-H., Zhou H.-Z. Distribution of ground dwelling beetle assemblages (Coleoptera) across ecotones between natural oak forests and mature pine plantations in North China // *Journal of insect conservation*. 2010. Vol. 14, iss. 6. P. 617–626.

References

1. Aleksanov V.V., Alekseev S.K. Kadastr zhukov zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) gorodskogo okruga «Gorod Kaluga». [Cadastr of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the urban district «Kaluga City»] Ser. «Kadastry i monitoringovy issledovaniya biologicheskogo raznoobraziya v Kaluzhskoj oblasti» [Series «Cadastral and monitoring studies of biological diversity in the Kaluga region»]. Izhevsk, 2019. Iss. 2. 276 p.

2. Vavilov D.N., Muhametnabiev T.R., Suhodol'skaya R.A., Gordienko T.A. Fauna i struktura naseleniya zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) Volzhsko-Kamskogo zapovednika [Fauna and population structure of beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Volzhsko-Kamsky Reserve] // Aktual'nye problemy zoologicheskoy nauki v Belarusi [Actual problems of zoological science in Belarus / Collection of articles XI Zoological International scientific-practical conference, timed to the tenth anniversary of the foundation of the state scientific and production centre of the National Academy of Sciences of Belarus on bioresources]. Minsk, 2017. No 2. P. 81–87.

3. Vavilov D.N., Suhodol'skaya R.A., Gordienko T.A. Dinamika i struktura soobshchestv zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) Volzhsko-Kamskogo zapovednika [Dynamics and structure of communities of beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Volzhsko-Kamsky Reserve] // Bioraznoobraziye i antropogennaya transformatsiya prirodnykh ekosistem [Biodiversity and anthropogenic transformation of natural ecosystems]. Saratov: Saratovskiy istochnik, 2021. P. 98–191.

4. Ermolaev O.P., Igonin M.E., Bubnov A.Yu., Pavlova S.V. Landshaftny Respubliki Tatarstan. Regional'nyy landshaftno-ekologicheskij analiz [Landscapes of the Republic of Tatarstan. Regional landscape-ecological analysis]. Kazan': Slovo, 2007. 411 p.

5. Zherebcov A.K. Fauna i ekologiya zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) estestvennykh biogeocenov podzony yuzhnoy tajgi Srednego Povolzh'ya (na primere Raifskogo lesnichestva Volzhsko-Kamskogo zapovednika) [Fauna and ecology of beetles (Coleoptera, Carabidae) of natural biogeocenoses of subzone of southern taiga of the Middle Volga region (on the example of Raifa forestry of the Volga-Kama Reserve)]: PhD (Cand. of Biology) thesis. Kazan', 1978. 184 p.

6. Zherebcov A.K. Opredelitel zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) Respubliki Tatarstan [Checklist of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Republic of Tatarstan]. Kazan, 2000. 74s.

7. Zherebcov A.K., Grinko R.A. Vliyaniye avtomobil'nogo shosse na populyatsii zhuzhelic v zapovednykh usloviyakh [Influence of motorway on beetle populations in protected conditions] // Rol' osobo ohranyaemykh prirodnykh territorij v sohranении bioraznoobraziya / [The role of specially protected natural territories in biodiversity conservation]. Cheboksary-Kazan, 2000. P. 87–91.

8. Zherebcov A.K., Suhodol'skaya R.A., Movcharenko V.V. Vliyaniye avtomobil'nogo shossona na strukturu i populyatsionnye harakteristiki zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) [Influence of motorway on the structure and population characteristics of beetles (Coleoptera, Carabidae)] // *Trudy Volzhsko-Kamskogo prirodnogo zapovednika* [Proceedings of the Volga-Kama Nature Reserve]. Kazan, 2005. No 6. P. 241–253.
9. Ipatov V.S., Kirikova L.A. *Fitocenologiya* [Phytocenology]. Saint-Petersburg: Saint-Petersburg university, 1999. 316 p.
10. Korovina N.A. Zhuki-zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) urbanizirovannykh lugovykh cenozov (na primere g. Kemerovo) [Beetle beetles (Coleoptera, Carabidae) of urbanised meadow cenoses (on the example of Kemerovo)]: Summary of PhD (Cand. of Biol.). Tomsk, 2007. 20 p.
11. Trushicyna O.S. Prostranstvennoye raspredeleniye i realizatsiya zhiznennykh tsiklov zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) v mozaike pojimennykh lugov yuga Meshcherskoj nizmennosti [Spatial distribution and realization of life cycles of beetles (Coleoptera, Carabidae) in the mosaic of floodplain meadows in the south of the Meshcherskaya lowland]: Summary of PhD (Cand. of Biol.). Moscow, 2010. 23 p.
12. Ananina T.L., Saveliev A.A., Shagidullin R.R., Gordienko T.A., Sukhodolskaya R.A. Climatic factors can differently affect body size in closely related species (the case study in ground beetles) // *Rossijskij zhurnal prikladnoj ekologii* [Russian journal of applied ecology]. 2023. No 3. P. 4–11. <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2023.3.04.11>.
13. Brigić A., Starčević M., Hrašovec B., Elek Z. Old forest edges may promote the distribution of forest species in carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Croatian forests // *Eurasian journal of entomology*. 2014. Vol. 11. No 5. P. 715–725. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.090>.
14. Brose U. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? // *Oecologia*. 2003. Vol. 135. P. 407–413.
15. Elek Z., Tóthmérész B. Carabid beetles among grassland – forest edge – beech forest habitats in Northern Hungary // *Communities ecology*. 2010. Vol. 11. P. 211–216.
16. Gobbi M., Fontaneto D. Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland // *Agriculture, ecosystems and environment*. 2008. Vol. 127. P. 273–276.
17. Haila Y., Kouki J. The phenomenon of biodiversity in conservation biology // *Annales zoologici Fennici*. 1994. Vol. 31. P. 5–18.
18. Hammond P.M. Riparian and floodplain arthropod assemblages: their characteristics and rapid assessment // *United Kingdom floodplains*. Otley: Westbury Publishing, 1998. P. 238–282.
19. Heliölä J., Koivula M., Niemelä J. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest clear-cut ecotone // *Conservation biology*. 2001. Vol. 15. P. 370–377.
20. Holmes P.R., Boyce D.C., Reed D.K. The ground beetle (Coleoptera: Carabidae) fauna of Welsh peatland biotopes: factors influencing the distribution of ground beetles and conservation implications // *Biology conservation*. 1993. Vol. 63. P. 153–161.
21. Kapos V., Wandelli E., Camargo J.L., Ganade G. Edge related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia // *Tropical forest remnants*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. P. 33–44.
22. Koivula M.J., Hyrylainen V., Soininen E. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland // *Journal of insects conservation*. 2004. Vol. 8. P. 297–309.
23. Lahti D.C. The «edge effect on nest predation» hypothesis after twenty years // *Biology conservation*. 2001. Vol. 99. P. 365–374.
24. Lasky J.R., Keitt T.H. Reserve size and fragmentation alter community assembly, diversity, and dynamics // *The American naturalist*. 2013. Vol. 182. P. 142–160.
25. Lindenmayer D.B., Fischer J. *Habitat fragmentation and landscape change, an ecological and conservation synthesis*. Washington D.C.: Island Press, 2006. 328 p.
26. Lott D.A. An annotated list of wetland ground beetles (Carabidae) and rove beetles (Staphylinidae) found in the British Isles, including a literature review of their ecology // *English nature research reports*. 2003. No 488. 85 p.
27. Lott D.A., Procter D.A., Foster A.P. *English nature research reports*. East Anglian Fen // *Invertebrate survey*. 2002. No 477. 78 p.
28. Luzyanin S.L., Saveliev A.A., Shagidullin R.R., Sukhodolskaya R.A. Dynamics of ground beetle (Carabidae) populations at rock dumps in an open-pit coalmine: modeling the influence of environmental factors // *Acta biologica sibirica*. 2023. Vol. 9. P. 709–727. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8404574>.
29. Magura T. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect // *Forest ecology management*. 2002. Vol. 157. P. 23–37.
30. Molnár T., Tibor M., Béla T., Zoltán E. Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects // *European journal of soil biology*. 2001. Vol. 37, iss. 4. P. 297–300. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01103-7](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01103-7).
31. Moran J., Gormally M., Skeffington M.Sh. Turlough ground beetle communities: the influence of hydrology and grazing in a complex ecological matrix // *Journal of insects conservation*. 2012. Vol. 16. P. 51–69. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9393-8>.
32. Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // *Biodiversity and conservation*. 2003. Vol. 12. P. 487–506.
33. Ruchin A., Alekseev S., Khapugin A., Esin M. Fauna and species diversity of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in meadows // *Entomology applied science letters*. 2021. Vol. 8, iss. 3. P. 28–39. <https://doi.org/10.51847/Nv94GSLSkN>.
34. Scalercio S., Belfiore T., Noce M.E., Vizzarri V., Iannotta N. The impact of compounds allowed in organic farming on the aboveground arthropods of the olive ecosystem // *Bulletin of insectology*. 2009. Vol. 62, iss. 2. P. 137–141.
35. Suter W. Involving conservation biology in biodiversity strategy and action planning // *Biological conservation*. 1998. Vol. 83. P. 235–237.
36. Taboada A., Kotze D.J., Salgado J.M. Carabid beetle occurrence at the edges of oak and beech forests in NW Spain // *European journal of entomology*. 2004. Vol. 101. P. 555–563.
37. Watling J.I., Orrock J.L. Measuring edge contrast using biotic criteria helps define edge effects on the density of an invasive plant // *Landscape ecology*. 2010. Vol. 25. P. 69–78.
38. Yu X.-D., Luo T.-H., Zhou H.-Z. Distribution of ground dwelling beetle assemblages (Coleoptera) across ecotones between natural oak forests and mature pine plantations in North China // *Journal of insect conservation*. 2010. Vol. 14, iss. 6. P. 617–626.

Gordienko T.A., Sukhodolskaya R.A., Vavilov D.N., Bakin O.V. **Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of open biotopes in the Volga-Kama state reserve.**

Systematic study of beetles along with the study of soil mesofauna in the reserve was started in 2010.

The absence of long-term faunistic studies makes the study of the fauna of ground beetles relevant in its territory. In this connection, the aim of this work was to study the structure of the beetle communities of the Volga–Kama Reserve. In this report the results are presented only for the open cenoses. Beetles were sampled in 2016–2021 using Barber traps. In each of the biotopes studied, observations were made for three consecutive years. 100 species of carabids belonging to 35 genera were recorded. *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Amara plebeja* (Gyllenhal, 1810), *Pseudoophonus rufipes* (De Geer, 1774) and *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758 were dominant. Species of genera *Poecilus*, *Amara*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Dyschirius*, *Harpalus*, *Pseudoophonus* and *Cicindela* dominated in most of the studied bio-

topes. In the composition of communities, species of the transpalaeartic habitat group, mesophylls had a large share, and by trophic group – zoophages and myxophytophages. Species with spring type of reproduction, macroptera were the most frequently recorded. The highest dynamic density of beetles was recorded in low-level meadows, the lowest in the riverine zone. The greatest species richness of beetles was found in middle-level meadows (79 species), less in low-level meadows (61), and only 26 species of beetles were recorded in the riparian biotopes. The habitat specificity had the greatest influence on the structure of carabid complexes.

Keywords: Ground beetles; abundance; assemblages structure; meadows; riparian zone; Volga-Kama Reserve.

Раскрытие информации о конфликте интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / Disclosure of conflict of interest information: The author claims no conflict of interest

Информация о статье / Information about the article

Поступила в редакцию / Entered the editorial office: 30.01.2024
Одобрено рецензентами / Approved by reviewers: 05.02.2024
Принята к публикации / Accepted for publication: 12.02.2024

Сведения об авторах

Гордиенко Татьяна Александровна, научный сотрудник, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, 420087, Россия, г. Казань, ул. Даурская, 28, E-mail: eiseniata@gmail.com.

Суходольская Раиса Анатольевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, 420087, Россия, г. Казань, ул. Даурская, 28; Казанский государственный медицинский университет, 420012, Россия, г. Казань, ул. Бутлерова, 49; E-mail: sukhodolskayaraisa@gmail.com.

Вавилов Дмитрий Николаевич, магистрант, Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420008, Россия, г. Казань, ул. Кремлевская, 18, E-mail: sabantsev.ipen@gmail.com.

Бакин Олег Владимирович, кандидат биологических наук, заместитель директора, Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник, 422537, Россия, Зеленодольский район, пос. Садовый, ул. Вехова, 1, E-mail: vkz@mail.ru.

Information about the authors

Tatiana A. Gordienko, Researcher, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, 28, Daurская st., Kazan, 420087, Russia; E-mail: eiseniata@gmail.com.

Raisa A. Sukhodolskaya, Ph.D. in Biology, Senior Researcher, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, 28, Daurская st., Kazan, 420087, Russia; Kazan State Medical University, 49, Butlerova st., Kazan, 420012, Russia, E-mail: sukhodolskayaraisa@gmail.com.

Dmitry N. Vavilov, Master Student, Kazan (Volga Region) Federal University, 18, Kremlevskaya st., Kazan, 420008, Russia, E-mail: sabantsev.ipen@gmail.com.

Oleg V. Bakin, Ph.D. in Biology, Deputy Director, Volga-Kama State Natural Biosphere Reserve, Zelenodolsky District, Sadovyi settlement, 1, Vekhova st. 422537, Russia; E-mail: vkz@mail.ru.

