

УДК 595.762.12: 574.21
DOI 10.52575/2712-9047-2025-7-2-213-230
EDN VRCJAB

Биоразнообразие и биотопические предпочтения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) различных биотопов урочища Алмалы (Агрызский район, Татарстан)

А.Г. Борисовский

Удмуртский государственный университет,
Россия, 426034, г. Ижевск, ул. Университетская 1/1
E-mail: borisovskiy.alexander@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.03.2025; поступила после рецензирования 31.05.2025;
принята к публикации 05.06.2025

Аннотация. Впервые проведено исследование биоразнообразия жуужелиц в урочище Алмалы (Агрызский район, Татарстан). По результатам сборов 2023 года в лесных и луговых биотопах выявлено 63 вида. Статистически значимых отличий показателей α -разнообразия населения жуужелиц между лесами (берёзово-сосново-гераневое сообщество, дубово-берёзово-снытевое сообщество, березняк разнотравный, сосняк липово-разнотравный и сосняк липово-щитовниковый) и сухоходными лугами (тонкополевцево-хвощево-полынное сообщество, икотниково-полынное сообщество, хвоево-полынное сообщество и осоко-хвоево-ракетниковое сообщество) не выявлено. При этом значения индексов разнообразия жуужелиц лесов относительно разнородны, а жуужелицы лугов образуют более компактную группу. С помощью индекса индикаторной ценности (IndVal) изучены региональные биотопические предпочтения жуужелиц. Выявлены виды, статистически значимо индицирующие лесные (*Carabus hortensis*, *C. schoenherri*, *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*, *Badister lacertosus*) и луговые (*Harpalus picipennis*, *H. smaragdinus*, *H. rubripes*, *H. rufipes*, *H. anxius*, *Masoreus wetterhallii*, *Calathus erratus*, *C. melanocephalus* *Amara aenea*, *A. bifrons*) сообщества.

Ключевые слова: Татарстан, Carabidae, население жуужелиц, биоразнообразие, виды-индикаторы, IndVal, местообитания, биотопическая приуроченность

Финансирование: Исследование выполнено при финансовой поддержке государственного задания FEWS–2024–0011.

Для цитирования: Борисовский А.Г. 2025. Биоразнообразие и биотопические предпочтения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) различных биотопов урочища Алмалы (Агрызский район, Татарстан). *Полевой журнал биолога*, 7(2): 213–230. DOI: 10.52575/2712-9047-2025-7-2-213-230 EDN: VRCJAB

Biodiversity and Biotopic Preferences of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of Various Biotopes of Urochishche Almaly (Agyz District, Tatarstan)

Alexander G. Borisovskiy

Udmurt State University,
1/1 Universitetskaya St, Izhevsk 426034, Russia
E-mail: borisovskiy.alexander@yandex.ru

Received March 24, 2025; Revised May 31, 2025; Accepted June 5, 2025

Abstract. A study of ground beetle biodiversity was conducted for the first time in the Urochishche Almaly (Agyz District, Republic of Tatarstan). According to the results of collections in 2023, 63 species were

© Борисовский А.Г., 2025

identified in forest and meadow biotopes. The differences in the average indices of α -diversity of ground beetle population in forests and meadows are statistically insignificant. At the same time, the values of diversity indices of forest ground beetle complexes are relatively heterogeneous, and meadow ground beetles form a more compact group. Biotopic preferences of ground beetles were studied using the indicator value index (IndVal). Twenty-five species statistically significantly indicating forests and meadows were identified.

Keywords: Tatarstan, Carabidae, ground beetle population, biodiversity, indicator species, IndVal, habitats, biotopic confinement

Funding: the study was carried out with the financial support of the state assignment FEWS–2024–0011.

For citation: Borisovskiy A.G. 2025. Biodiversity and Biotopic Preferences of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of Various Biotopes of Urochishche Almaly (Agryz District, Tatarstan). *Field Biologist Journal*, 7(2): 213–230. DOI: 10.52575/2712-9047-2025-7-2-213-230 EDN: VRCJAB

Введение

Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) хорошо изучена на территории европейской части России и в том числе на территории Республики Татарстан. Обобщения результатов многолетних исследований жужелиц Татарстана приведены в двух монографиях [Утробина, 1964; Жеребцов, 2014]. При этом в южной части Агрызского района исследования Carabidae ранее не проводились.

Изменение структуры населения жужелиц в системе лес–луг является популярным модельным объектом исследований [Magura et al., 2000, 2001; Любечанский, Беспалов, 2011; Воронин, Чумаков, 2015; и др.]. Это обусловлено тем, что жужелицы часто представлены большим числом видов с различными требованиями к условиям обитания. И как следствие этого в градиентах условий при переходе от леса к опушкам и далее к лугам можно наблюдать изменения в разнообразии Carabidae.

Особенности природных условий конкретной территории могут быть обусловлены не только её широтным положением, но и спецификой ландшафта [Исаченко, 1991]. Следовательно, при локальных исследованиях фауны можно ожидать уникальных, характерных для конкретного ландшафта, показателей структуры сообществ. Соответственно, выявление местных особенностей населения жужелиц имеет большое значение.

Цель настоящей работы – выявление показателей биоразнообразия и биотопических предпочтений жужелиц луговых и лесных биотопов урочища Алмалы в Агрызском районе Татарстана.

Характеристика района исследования

Исследования проводились на участке (5,5×2,5 км) правобережья Нижнекамского водохранилища в Агрызском районе Татарстана (рис. 1). С юга и запада участок ограничен Нижнекамским водохранилищем. В 2,5 км севернее участка расположено с. Салауши, в 7 км юго-восточнее – с. Красный Бор. Местное название данной территории – урочище Алмалы.

Северо-западная часть участка занята берёзовыми, сосновыми и дубовыми колками, чередующимися с лугами, зарастающими *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. Луга сформированы на бывших полях, которые не обрабатывались последние 30 лет. Только один участок был однократно вспахан в 2022 году (см. рис. 1, «Поля»). Доля открытых биотопов здесь составляет около 40 % территории. Юго-восточная часть участка занята сосняками и представляют собой край сплошного (7×15 км) лесного массива. Сенокосение и выпас скота на территории не проводятся. Леса посещаются людьми преимущественно в период сбора грибов.

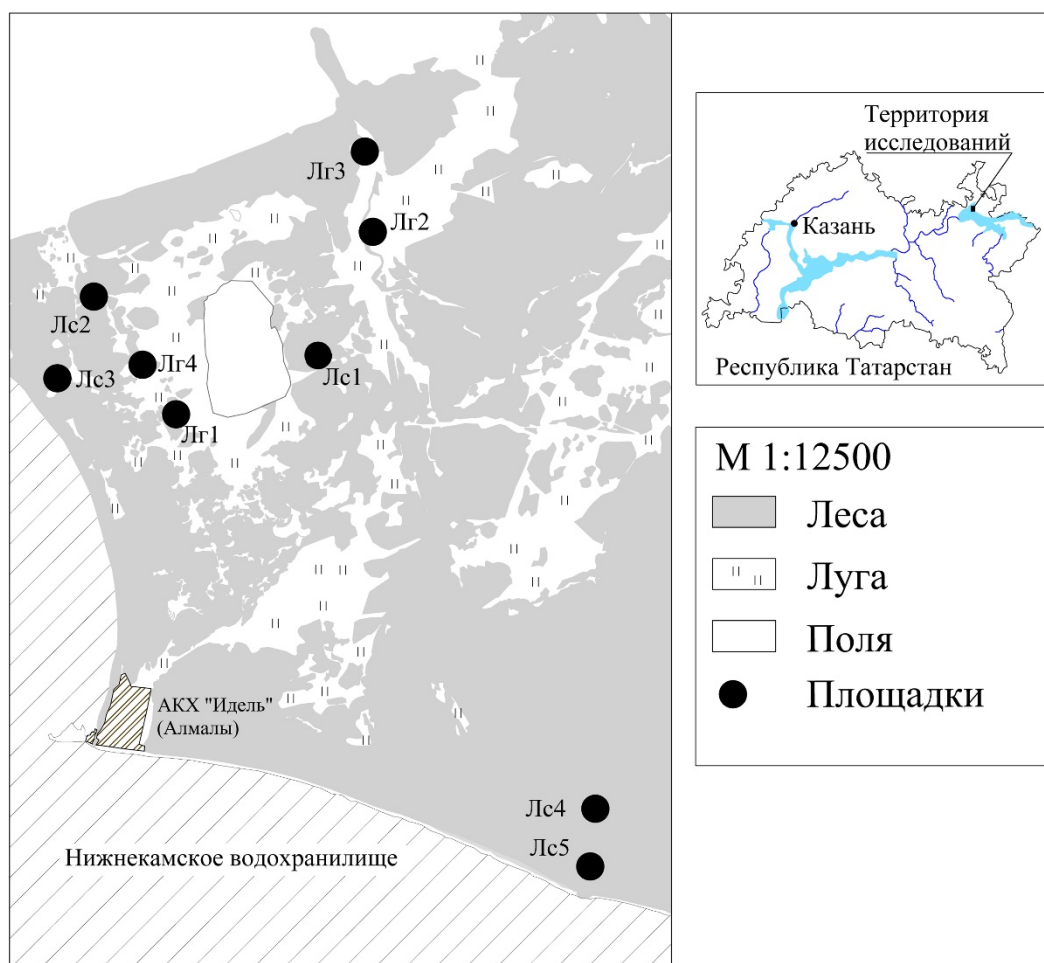


Рис. 1. Географическое положение и карта-схема территории исследования структуры населения жуужелиц (Carabidae) в урочище Алмалы (Агрызский район, Татарстан) в 2023 году:

Лг – площадки на лугах, Лс – площадки в лесах (подробности см. в тексте)

Fig. 1. Geographical location and schematic map of the territory for studying the structure of ground beetle population (Carabidae) in urochishche Almaly (Agryz District, Tatarstan) in 2023:

Лг – sites in meadows, Лс – sites in forests (for details see text)

Участок исследований расположен на надпойменной террасе долины р. Камы. Перепад высот с юго-востока участка на северо-запад составляет 20 м. На всей территории участка преобладают песчаные почвы. Постоянные водоёмы и водотоки отсутствуют.

В физико-географическом отношении территория исследований относится к Восточному Предкамью [Ступишин, 1964]. Участок расположен на юге подтаёжной подзоны. В нескольких километрах южнее, на левом берегу Нижнекамского водохранилища, начинается лесостепная подзона [Атлас..., 2005]. Средняя температура воздуха в июле на территории исследований составляет 20 °С, в январе –14,5 °С [Атлас..., 2005].

Материал и методы исследования

Сбор материала проводился с 08.05.2023 по 25.08.2023 в местообитаниях двух типов: лесах (5 площадок) и лугах (4 площадки). Расстояние между площадками не менее 300 м (см. рис. 1).

Ниже приводится краткая характеристика исследованных площадок по результатам геоботанического описания, проведённого 30.06.2023 (ПП – проективное покрытие, ОПП – общее проективное покрытие). Мощность лесной подстилки измерялась 28.10.2023.

Площадка Лг1 (55.95463°N 52.91383°E). Суходольный луг на песчаных пустошах. Тонкополевицево-хвощево-полынное сообщество. ОПП травяного яруса составляет 85 %. Доминирующие виды: *Agrostis tenuis* (ПП – 20 %), *Equisetum hyemale* (ПП – 20 %), *Artemisia marschalliana* (ПП – 5 %), *Artemisia campestris* (ПП – 5 %).

Площадка Лг2 (55.96651°N 52.93811°E). Суходольный луг на песчаных пустошах. Икотниково-полынное сообщество. ОПП травяного яруса – 55 %. Доминирующие виды: *Berteroa incana* (ПП – 10 %), *Artemisia marschalliana* (ПП – 20 %), *Artemisia campestris* (ПП – 5 %), *Artemisia austriaca* (ПП – 5 %).

Площадка Лг3 (55.97188°N 52.93637°E). Суходольный луг на песчаных пустошах. Хвощево-полынное сообщество. ОПП травяного яруса – 60 %. Доминирующие виды: *Artemisia marschalliana* (ПП – 25 %), *Equisetum hyemale* (ПП – 15 %), *Poa angustifolia* (ПП – 10 %).

Площадка Лг4 (55.95762°N 52.91003°E). Суходольный луг на песчаных пустошах. Осоко-хвощево-ракетниковое сообщество. ОПП травяного и кустарникового ярусов составляет 70 %. Доминирующие виды: *Carex praecox* (ПП – 20 %), *Equisetum hyemale* (ПП – 15 %), *Chamaecytisus ruthenicus* (ПП – 15 %).

Площадка Лс1 (55.95910°N 52.932219°E). Берёзовый лес. Берёзово-сосново-гераневое сообщество. Сомкнутость крон древесного яруса составляет 55 %. Возраст древостоя – 40–50 лет. Подлесок развит слабо. Травяной покров хорошо развит (ОПП – 55 %) и богат видами. Доминирующие виды травостоя: *Geranium sanguineum* (ПП – 15 %), *Pulsatilla patens* (ПП – 10 %). Мощность лесной подстилки – 2–4 см.

Площадка Лс2 (55.96252°N 52.90456°E). Дубово-берёзовый лес. Дубово-берёзово-снытевое сообщество. Сомкнутость крон древесного яруса составляет 60 %. Возраст древостоя – 60–70 лет. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (ОПП – 45 %), доминирующие виды: *Aegopodium podagraria* (ПП – 20 %), *Lathyrus vernus* (ПП – 10 %), *Pteridium aquilinum* (ПП – 5 %). Мощность лесной подстилки – 2–4 см.

Площадка Лс3 (55.95651°N 52.90125°E). Берёзовый лес. Березняк разнотравный. Сомкнутость крон древесного яруса составляет 60 %. Возраст древостоя – 60 лет. Подлесок не развит. Проективное покрытие травяного яруса – 20 %. Доминирующие виды: *Lathyrus vernus* (ПП – 5 %), *Seseli libanotis* (ПП – 5 %), *Galium mollugo* (ПП – 5 %), *Fragaria vesca* (ПП – 2 %). Мощность лесной подстилки – 2–3 см.

Площадка Лс4 (55.92704°N 52.96303°E). Сосновый лес. Сосняк липово-разнотравный. Сомкнутость крон древесного яруса составляет 80 %. Возраст древостоя – 60 лет. Подлесок развит хорошо (ПП – 30 %). Проективное покрытие травяного яруса – 15 %. Доминирующие виды травяного яруса: *Equisetum sylvaticum* (ПП – 5 %), *Equisetum hyemale* (ПП – 3 %), *Dryopteris carthusiana* (ПП – 3 %), *Pteridium aquilinum* (ПП – 3 %), *Vaccinium vitis-idaea* (ПП – 1 %). Мощность лесной подстилки – 3–5 см.

Площадка Лс5 (55.92349°N 52.96435°E). Сосновый лес. Сосняк липово-щитовниковый. Сомкнутость крон древесного яруса составляет 75 %. Возраст древостоя – 60 лет. Подлесок развит слабо (ПП подлеска – 2 %). Проективное покрытие травяного яруса – 15 %. Доминирующие виды травяного яруса: *Dryopteris carthusiana* (ПП – 10 %), *Chelidonium majus* (ПП – 3 %), *Urtica dioica* (ПП – 2 %). Мощность лесной подстилки – 4–6 см.

На каждой площадке было размещено в линию 10 почвенных ловушек. Ловушки представляли собой одноразовые прозрачные пластиковые стаканчики объёмом 320 мл и диаметром отверстия 75 мм. Расстояние между ловушками – 10 м. Для защиты от различных воздействий над ловушками на высоте 3–4 см устанавливались фанерные крышки (12×12 см) с проволочными ножками. В качестве фиксатора использовался 4 %-ный раствор формалина. В фиксатор добавлялось небольшое количество жидкого моющего средства без ароматизаторов для снятия поверхностного натяжения. Ловушки заполнялись фиксатором на 50 %. Извлечение попавших в ловушки животных проводилось 1 раз в 14 дней.

Всего отработано 8738 ловушко-суток. Вследствие деятельности диких животных часть ловушек выпадала из работы, поэтому количество отработанных ловушко-суток на разных линиях варьирует от 828 до 1100. Данные по обилию жуков были стандартизованы – представлены в виде динамической плотности (уловистости) с размерностью «экземпляров на 100 ловушко-суток» (экз. на 100 л.-с.). Уловы по одной линии ловушек за сезон были объединены в одну выборку.

Все виды жужелиц были идентифицированы автором с использованием специальных определителей [Крыжановский, 1965; Исаев, 2002]. Научные названия таксонов приведены в соответствии с «Систематическим списком жужелиц (Carabidae) России» [Макаров и др., 2020]. Подтверждение определения видов проведено Б.М. Катаевым (Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург) и С.В. Дедюхиным (Удмуртский государственный университет, г. Ижевск).

Расчёт показателей α -разнообразия проведён на нестандартизованных данных. Вычислялись индексы видового богатства: Шеннона H' и Менхиника. В качестве мер выравниваемости использован индекс доминирования D (1 – индекс Симпсона) и индекс Пилоу J' . Для полученных значений индексов вычислялись доверительные интервалы (95 %): для индексов доминирования D и Шеннона H' по аналитическим данным, для индекса Менхиника и индекса Пилоу J' – с помощью процедуры бутстреп (bootstrap). Для проведения статистического сравнения групп данных было проведено их тестирование на соответствие закону нормального распределения (тест Шапиро-Уилка) и на однородность дисперсий (F-тест Фишера). Если условие нормальности распределения и однородности дисперсий соблюдалось, то для сравнения групп выборок применялся t-тест Стьюдента, в противном случае – U-тест Манна-Уитни. Для оценки возможного числа видов были использованы непараметрические алгоритмы Chao 2 и Jackknife 2. Все перечисленные расчёты проведены в программе PAST 4.11 [Hammer et al., 2001].

Исследование различий между комплексами жужелиц проведено на стандартизованных данных с помощью алгоритмов, использующих матрицу дистанций между выборками, созданную с использованием индекса Брея-Кёртиса [Bray, Curtis, 1957]. Для ординации данных было применено неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) [Kruskal, 1964]. Для оценки межгрупповых различий был применён алгоритм ANOSIM [Clarke, Green, 1988].

Выявление биотопических предпочтений видов было проведено с помощью индекса индикаторной ценности IndVal [Dufrêne, Legendre, 1997; De Cáseres, Legendre, 2009].

Статистическая значимость IndVal и результатов ANOSIM оценивалась с помощью рандомизации. Расчёты NMDS, ANOSIM, IndVal проводились с использованием пакетов vegan (v. 2.6–8) и indispesies (1.7.15) в программной среде R [R Core Team, 2017].

Информация о находках четырёх видов жужелиц (*C. sylvatica*, *C. schoenherri*, *C. stscheglowi*, *C. caraboides*) ранее использовалась нами в работе по редким и особо охраняемым видам насекомых урочища Алмалы [Борисовский и др., 2024].

Результаты исследования и их обсуждение

Всего на исследованной территории почвенными ловушками отловлено 2256 экземпляров жужелиц, относящихся к 63 видам. Результаты оценки биоразнообразия и расчётов относительного обилия жужелиц в исследованных биотопах представлены в таблице 1. Показатели α -разнообразия населения жужелиц исследованных биотопов приведены в таблице 2.

Таблица 1
Table 1

Оценка биоразнообразия и относительного обилия жуужелиц (Coleoptera, Carabidae)
урочища Алмалы (Агрызский район, Татарстан) на основе сборов 2023 года
Assessment of biodiversity and relative abundance of ground beetles (Coleoptera, Carabidae)
of urochishche Almaly (Agryz district, Tatarstan) based on collections in 2023

Виды	Относительное обилие (экз. на 100 л.-с.), в различных биотопах								
	Лс1	Лс2	Лс3	Лс4	Лс5	Лг1	Лг2	Лг3	Лг4
<i>Cicindela sylvatica</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	–	–	–	0,10	–	–
<i>Notiophilus germinyi</i> Fauvel, 1863	0,27	0,07	–	–	–	0,11	–	0,10	–
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	0,09	–	0,19	0,36	0,23	–	–	–	–
<i>Calosoma investigator</i> (Illiger, 1798)	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–
<i>Carabus arvensis baschkiricus</i> Breuning, 1932	–	–	–	4,37	2,73	–	–	–	–
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798	–	–	–	5,41	11,50	–	–	–	–
<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	–	–	–	0,20	–	–	–	–	–
<i>Carabus glabratus</i> Paykull, 1790	–	0,45	1,23	1,70	0,68	–	–	–	–
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–
<i>Carabus hortensis</i> Linnaeus, 1758	0,18	0,74	0,41	2,83	2,91	–	–	–	–
<i>Carabus schoenherri</i> Fischer von Waldheim, 1820	0,08	0,58	1,92	1,22	2,28	–	–	–	–
<i>Carabus stscheglowi</i> Mannerheim, 1827	8,42	0,27	2,15	–	0,94	–	–	–	–
<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,21	0,49	0,61	–	–	–	–
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	–	–	–	–	0,10	–	0,10
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,09	–	–	0,11	–	0,10	–	–
<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	–	–	–	–	–	1,02	–	–	0,19
<i>Poecilus punctulatus</i> (Schaller, 1783)	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	0,10	0,09	0,32	–	0,21	–	–	–	0,37
<i>Pterostichus macer</i> (Marsham, 1802)	–	–	–	0,09	0,09	–	–	–	–
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	0,17	0,62	2,03	2,21	5,64	–	–	–	–
<i>Pterostichus nigrata</i> (Paykull, 1790)	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	–	0,68	0,22	12,92	17,28	–	–	–	–
<i>Pterostichus uralensis krasnobaevi</i> O. Berlov et Tilly, 1998	3,93	1,57	3,25	–	0,86	–	–	–	–

Продолжение таблицы 1
Continuation of the table 1

Виды	Относительное обилие (экз. на 100 л.-с.), в различных биотопах								
	Лс1	Лс2	Лс3	Лс4	Лс5	Лг1	Лг2	Лг3	Лг4
<i>Calathus erratus</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	0,09	—	—	—	—	10,15	8,68	6,81	5,83
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	—	—	—	0,09	0,10	0,10
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	—	—	—	—	0,22	—	—	—	—
<i>Calathus fuscipes</i> Goeze, 1777	—	—	—	—	—	0,19	—	0,10	0,44
<i>Dolichus halensis</i> (Schaller, 1783)	—	—	—	—	0,13	—	—	—	—
<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)	—	—	0,08	—	—	0,31	3,09	1,20	0,65
<i>Amara apricaria</i> (Paykull, 1790)	—	—	—	—	—	0,11	—	—	—
<i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810)	—	—	—	—	—	0,33	0,10	0,62	—
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	—	0,15	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	2,25	0,40	0,10	—	—	0,10	0,32	0,21	0,10
<i>Amara curta</i> Dejean, 1828	—	—	—	—	—	—	0,67	—	0,10
<i>Amara eurynota</i> (Panzer, 1796)	0,09	0,21	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amara equestris</i> (Duftschmid, 1812)	—	—	—	—	—	0,19	—	—	—
<i>Amara familiaris</i> (Duftschmid, 1812)	0,19	0,09	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal, 1810)	—	0,09	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amara praetermissa</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	0,23	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	0,19	0,74	0,10	—	—	—	—	—	—
<i>Amara tibialis</i> (Paykull, 1798)	—	—	—	—	—	—	—	0,41	—
<i>Harpalus anxius</i> (Duftschmid, 1812)	—	—	—	—	—	—	0,21	0,21	0,10
<i>Harpalus calceatus</i> (Duftschmid, 1812)	—	—	—	—	—	—	0,12	—	—
<i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812)	—	—	0,10	—	—	—	—	—	—
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	2,13	0,21	0,10	0,10	0,23	0,11	0,32	—	0,28
<i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt, 1828	—	—	0,10	0,52	3,64	—	—	—	—
<i>Harpalus picipennis</i> (Duftschmid, 1812)	—	—	—	—	—	1,91	2,22	1,01	0,19
<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	0,19	0,09	—	—	—	1,44	2,68	1,69	3,59
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	—	—	0,43	—	—	1,54	0,39	0,10	0,10

Окончание таблицы 1
End of the table 1

Виды	Относительное обилие (экз. на 100 л.-с.), в различных биотопах								
	Лс1	Лс2	Лс3	Лс4	Лс5	Лг1	Лг2	Лг3	Лг4
<i>Harpalus signaticornis</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	–	0,11	–	0,10	–	0,10
<i>Harpalus smaragdinus</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	–	–	10,77	8,10	1,97	0,77
<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1796)	0,19	–	0,10	–	0,34	0,10	0,53	1,46	0,36
<i>Harpalus xanthopus winkleri</i> Schauburger, 1923	–	–	–	–	4,47	–	–	–	–
<i>Ophonus puncticollis</i> (Paykull, 1798)	–	–	–	–	–	–	–	0,12	–
<i>Ophonus stictus</i> Stephens, 1828	–	–	–	–	–	0,10	–	–	–
<i>Panagaeus bipustulatus</i> Fabricius, 1775	–	–	0,20	0,26	–	–	–	–	–
<i>Licinus depressus</i> (Paykull, 1790)	0,35	–	–	0,22	0,24	–	0,10	–	–
<i>Badister bullatus</i> (Schränk, 1798)	0,20	–	0,31	1,19	0,60	0,10	–	–	–
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	0,19	–	0,10	1,28	2,26	–	–	–	–
<i>Masoreus wetterhallii</i> (Gyllenhal, 1813)	–	–	–	–	–	6,10	0,97	1,49	6,27
<i>Microlestes maurus</i> (Sturm, 1827)	–	–	–	–	–	–	0,09	–	0,65
<i>Syntomus truncatellus</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	–	–	–	–	–	–	0,67
<i>Cymindis angularis</i> Gyllenhal, 1810	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Относительное обилие (экз. на 100 л.-с.)	19,50	7,15	13,66	35,73	58,74	35,00	29,08	17,61	20,94
Кол-во собранных экз.	210	65	132	281	511	349	286	175	235
Отработано ловушко-суток	1100	957	970	828	873	970	970	970	1100
Кол-во видов	20	18	21	17	28	19	21	16	20
Индекс Менхиника	1,38	2,05	1,83	1,01	1,24	1,02	1,24	1,21	1,30
Индекс Шеннона H'	1,88	2,63	2,42	2,08	2,36	1,88	2,04	2,08	2,02
Индекс доминирования D	0,25	0,09	0,13	0,19	0,15	0,22	0,19	0,19	0,20
Индекс Пилоу J'	0,33	0,77	0,53	0,47	0,38	0,34	0,36	0,49	0,38

Примечание. Лг – площадки на лугах, Лс – площадки в лесах (подробности см. в тексте).
Notes. Лг – sites in meadows, Лс – sites in forests (for details see text).

Таблица 2
Table 2

Показатели α -разнообразия населения жуужелиц лугов и лесов урочища Алмалы
(Агрызский район, Татарстан) на основе сборов 2023 года
Indicators of α -diversity of ground beetle population in meadows and forests of
urochishche Almaly (Agryz district, Tatarstan) based on collections in 2023

Параметр	Биотопы	
	леса, 5 площадок	луга, 4 площадки
Наблюдаемое среднее число видов ($\pm$ стандартная ошибка среднего)	20,80 $\pm$ 1,93	19,00 $\pm$ 1,08
Наблюдаемое общее число видов	43	33
Экстраполированное число видов, алгоритм Chao2 (стандартное отклонение)	44 (14,2)	35 (7,9)
Экстраполированное число видов, алгоритм Jack- knife 2 (стандартное отклонение)	46 (11,1)	36 (7,9)
Число экземпляров, среднее $\pm$ стандартная ошибка среднего	242,2 $\pm$ 75,6	261,2 $\pm$ 37,0
Индекс Менхиника	1,50 $\pm$ 0,19	1,19 $\pm$ 0,06
Индекс Шеннона H' , среднее $\pm$ стандартная ошибка среднего	2,27 $\pm$ 0,13	2,00 $\pm$ 0,04
Индекс доминирования D , среднее $\pm$ стандартная ошибка среднего	0,16 $\pm$ 0,03	0,20 $\pm$ 0,00
Индекс Пилоу J' , среднее $\pm$ стандартная ошибка среднего	0,49 $\pm$ 0,08	0,39 $\pm$ 0,03

В лесах урочища Алмалы отмечено 43 вида жуужелиц, на лугах – 33 вида. Возможное видовое богатство несколько больше (см. табл. 2). При этом прогнозируемые показатели видового богатства, максимум в лесах – 46 видов, на лугах – 36, весьма умеренны и, видимо, несколько занижают потенциально возможное число обитающих в рассматриваемых биотопах видов. Средние показатели видового богатства лугов и лесов очень близки (20,80 и 19,00) и различия между ними статистически незначимы. Также незначимо различие в среднем числе отловленных в лесах и на лугах экземпляров жуков. Наблюдающиеся небольшие различия средних значений индексов Менхиника, Шеннона, Симпсона, Пилоу (см. табл. 2) между группами лесных и луговых местообитаний статистически незначимы.

Число видов жуужелиц в исследованных лесных местообитаниях варьирует от 17 до 28 (см. табл. 1). Для сравнения можно указать, в лесной и лесостепной зонах в сосновых лесах отмечали от 6 до 38 видов жуужелиц, в мелколиственных – от 6 до 46 видов [Воронин, 1999; Суходольская и др., 2018; Алексанов, Алексеев, 2019; Sushko et al., 2020; Сушко и др., 2023]. То есть наблюдаемое и прогнозируемое нами число видов (см. табл. 1) вполне соответствует диапазону варьирования видового богатства жуужелиц в сходных условиях.

По видовому богатству население жуужелиц исследованных лесных биотопов относительно разнородно. Значения доверительных интервалов индекса Менхиника (см. табл. 1) для выборок из местообитаний Лс2 и Лс3 перекрываются между собой и не перекрываются со всеми остальными. То есть комплексы жуужелиц в данном случае статистически не различаются по видовому богатству и отличаются от всех остальных. Оставшиеся лесные местообитания (Лс1, Лс4, Лс5) также отличаются друг от друга по видовому богатству, так как доверительные интервалы значений индекса Менхиника по ним не перекрываются.

Значения индекса Шеннона (см. табл. 1) так же указывают на максимальное видовое богатство в выборках Лс2 и Лс3. Но к ним примыкает и выборка из соснового леса Лс5. Доверительные интервалы индекса по этим трём выборкам перекрываются между собой и не

пересекаются с остальными. Менее разнообразны комплексы жуžелиц в выборках Лс1 и Лс4. Значения индекса Шеннона по ним близки (см. табл. 1) и имеют пересекающиеся доверительные интервалы.

Значения индексов, связанных с выравненностью (доминирование D, Пилоу J'), указывают на следующие особенности. Минимальная выравненность и максимальное доминирование наблюдаются в берёзовом лесу Лс1, противоположная картина – в дубово-берёзовом лесу Лс2 (см. табл. 2). Указанные крайние значения индексов имеют не перекрывающиеся доверительные интервалы, то есть данные выборки значимо различаются. Значения индексов выравненности по оставшимся трём выборкам (Лс3, Лс4, Лс5) занимают промежуточное положение и имеют пересекающиеся между собой и выборками Лс1 и Лс2 доверительные интервалы.

Из приведённых данных можно сделать вывод о том, что максимальное видовое богатство наблюдается в дубово-берёзовом (Лс2) и берёзовом (Лс3) лесах. Дубово-берёзовый лес также характеризуется наиболее выровненным составом. В берёзовом лесу (Лс1) наблюдается наименьшее разнообразие и наибольшее доминирование. Последнее хорошо объясняется относительно высокой численностью здесь одного вида – *C. stscheglowi*. Его обилие в данном местообитании составляет 43 % от всех отловленных видов (см. табл. 1).

На лугах в урочище Алмалы на песчаных почвах сформировались специфические ксерофитные растительные сообщества (см. выше). Видовое богатство жуžелиц здесь относительно невелико (см. табл. 1) – от 16 до 21 вида. Вообще для сухих лугов юга лесной зоны и лесостепи указывалось от 14 до 44 видов жуžелиц [Воронин, 1999; Романкина, 2010; Алексанов, Алексеев, 2019; Ruchin et al., 2021; Гордиенко и др., 2024]. Комплекс жуžелиц, обитателей материковых песчаных дюн с вторичной (после сведения лесов) луговой растительностью, был исследован в Австрии [Kugler, 2008]. Здесь на двух участках, сходных по состоянию растительности с исследованными нами, отмечено 21 и 24 вида, а на всех (всего было исследовано 4 участка) – 33 вида. Данные по числу видов Carabidae, полученные в указанном исследовании, очень сходны с полученными нами в урочище Алмалы.

Значения индекса Минхеника (см. табл. 1) для лугов образуют относительно компактную группу, но доверительные интервалы по ним не перекрываются. При этом несколько обособленно стоит выборка Лг1, что, видимо, связано с наибольшим для лугов числом отловленных жуков в совокупности с наименьшим числом их видов (см. табл. 1). Доверительные интервалы значений индекса Шеннона всех луговых выборок пересекаются. Это указывает на однородность комплексов жуžелиц здесь по видовому разнообразию.

Значения индексов, характеризующих выравненность населения жуžелиц на лугах, относительно близки (см. табл. 1). Доверительные интервалы значений индекса доминирования D перекрываются для всех выборок, что говорит об однородности выборок по данному параметру. Выравненность проявляет себя сходно (см. табл. 1), но доверительные интервалы у крайних показателей (Лг1 и Лг3) не пересекаются, то есть здесь наблюдаются значимые различия в структуре доминирования.

Ординация данных по населению жуžелиц исследованных биотопов проведена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS). На рисунке 2 приведены результаты ординации на первые две оси из четырёх. Ординация показывает чёткое разделение всех выборок на две группы по оси № 2: лесные и луговые. При этом выборки жуžелиц из сосновых лесов (Лс4, Лс5) находятся на максимальном расстоянии от луговых выборок (Лг1–Лг4). Выборки жуžелиц из лиственных лесов (Лс1, Лс2, Лс3) отделяются от выборок из сосновых лесов по оси ординации № 2. Можно отметить некоторое обособление выборок Лс1 и Лг1 внутри групп, что соотносится с отмеченной выше их специфичностью по параметрам альфа-разнообразия. Таким образом, разделение местообитаний на группы можно обосновать как по составу растительности, так и по населяющим их жуžелицам (см. рис. 2).

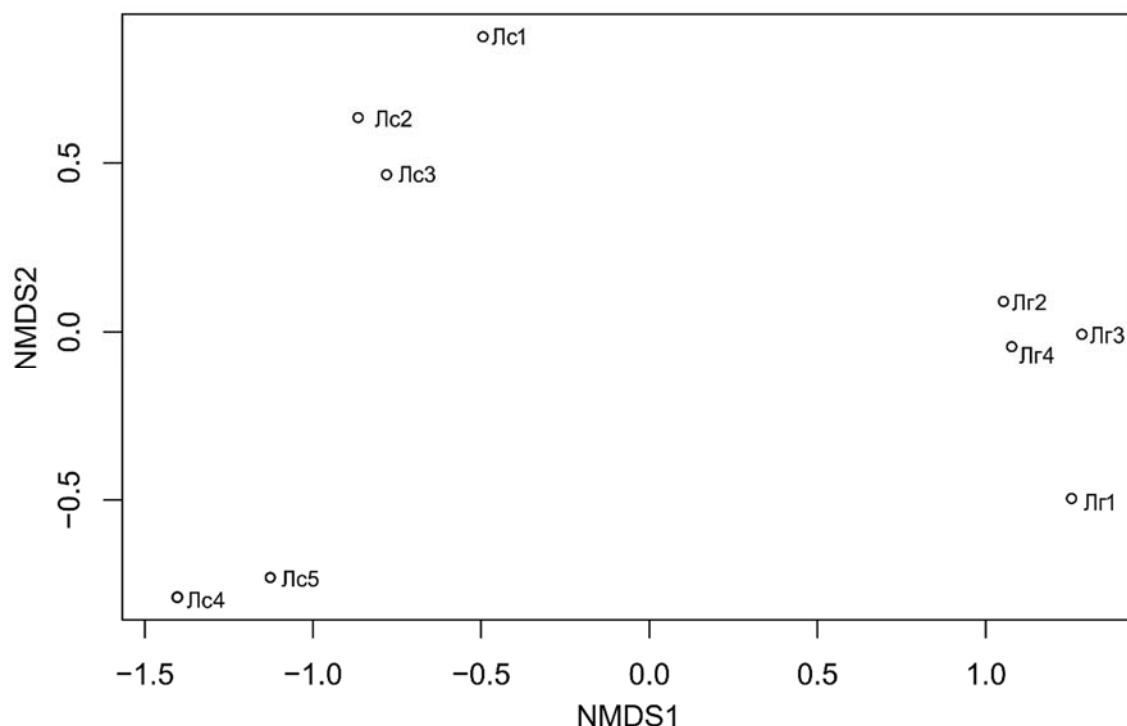


Рис. 2. Диаграмма NMDS ординации. Первые две оси четырёхмерной NMDS ординации девяти выборок жужелиц. Стресс = 0,0001

Fig. 2. NMDS ordination diagram. The first two axes of the four-dimensional NMDS ordination of nine ground beetle samples. Stress = 0.0001

Тест ANOSIM при разделении выборок на 3 кластера (Лс4 + Лс5; Лс1 + Лс2 + Лс3; Лг1 + Лг2 + Лг3 + Лг4) в соответствии с результатами ординации (см. рис. 2) даёт значимые различия в составе карабидокомплексов ($R = 1$, $p = 0,001$) между группами местообитаний. При разделении данных на две группы, леса и луга, также наблюдаются статистически значимые различия ($R = 0,98$, $p = 0,011$).

Результаты расчёта индекса индикаторной ценности IndVal приведены в таблице 3. В таблицу включены все статистически значимые результаты ($p < 0,05$; $p < 0,01$).

Анализ проведён для двух уровней иерархии местообитаний. На первом уровне рассмотрены группы «леса» и «луга». На втором уровне леса разделены на две группы: «лиственные леса» и «сосновые леса». Из 63 видов жужелиц, включённых в анализ (см. табл. 1), на первом уровне иерархии (разделение на «леса» и «луга») статистически значимые значения IndVal получены для 18 видов (см. табл. 3).

При разделении лесов на две группы, «лиственные леса» и «сосновые леса», и сохранении группы «луга» проявляют себя как характерные для разных типов леса ещё 7 видов. Также 6 видов (*H. picipennis*, *H. rubripes*, *H. smaragdinus*, *M. wetterhallii*, *C. erratus*, *A. aenea*) показывают себя как значимые индикаторы лугов (в таблице 2 не представлено).

Виды жужелиц, индицирующие леса в урочище Алмалы, можно разделить на две группы. К первой относятся (см. табл. 3) такие виды, как *C. glabratus*, *C. schoenherri*, *P. oblongopunctatus*, *B. lacertosus*, *N. palustris* [Воронин, 1999; Алексанов, Алексеев, 2019]. Они в большинстве случаев в лесной зоне встречаются в лесах. *P. niger* относят к «лесным пластичным» видам, так как он иногда встречается и в открытых местообитаниях [Шарова, Филиппов, 2004].

При разделении лесов на две группы, лиственные и сосновые, выявляются индицирующие их виды жужелиц. Лиственные леса индицируют *P. uralensis krasnobaevi* и *A. similata*. К ним можно добавить *C. stsche glowi* ($IV = 0,89$; $p = 0,053$), данные по которому не включены в таблицу 3. Из них *P. uralensis* обычно проявляет себя как лесной вид [Воронин, 1999; Леон-

тьева, Кривопапова, 1999]. *C. stscheglowi* характеризуется как луговой и лесной вид [Воронин, 1999; Алексанов, Алексеев, 2019]. *A. similata* – широко распространённый вид, встречающийся в открытых биотопах и лесах: сосновых, разреженных лиственных, широколиственных, пойменных ивняках [Воронин, 1999; Жесткокрылые насекомые..., 2010; Колесникова и др., 2017; Алексанов, Алексеев, 2019]. Вид характерен для мезофильных местообитаний [Алексанов, Алексеев, 2019] и, видимо, следствием этого является его наличие в лиственных лесах (берёзовых и дубово-берёзовых) и отсутствие на сухих лугах в урочище Алмалы (см. табл. 1).

Таблица 3
Table 3

Результаты расчёта значений индекса индикаторной ценности (IndVal) населения жуужелиц лугов и лесов урочища Алмалы (Агрызский район, Татарстан) на основе сборов 2023 года
Results of calculating the values of the indicator value index (IndVal) of the ground beetle population of meadows and forests of urochishche Almaly (Agryz district, Tatarstan) based on collections in 2023

Вид	Группы местообитаний	Значение IndVal	p-значение
<i>Carabus schoenherri</i>	леса	1,00	0,005
<i>Carabus hortensis</i>	леса	1,00	0,005
<i>Pterostichus niger</i>	леса	1,00	0,005
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	леса	0,89	0,042
<i>Notiophilus palustris</i>	леса	0,89	0,050
<i>Carabus glabratus</i>	леса	0,89	0,042
<i>Badister lacertosus</i>	леса	0,90	0,050
<i>Harpalus picipennis</i>	луга	1,00	0,005
<i>Harpalus smaragdinus</i>	луга	1,00	0,005
<i>Masoreus wetterhallii</i>	луга	1,00	0,005
<i>Calathus erratus</i>	луга	0,99	0,011
<i>Amara aenea</i>	луга	0,99	0,012
<i>Harpalus rubripes</i>	луга	0,98	0,011
<i>Harpalus rufipes</i>	луга	0,93	0,038
<i>Calathus melanocephalus</i>	луга	0,86	0,045
<i>Calathus fuscipes</i>	луга	0,86	0,039
<i>Amara bifrons</i>	луга	0,86	0,042
<i>Harpalus anxius</i>	луга	0,86	0,045
<i>Amara similata</i>	лиственные леса	1,00	0,009
<i>Pterostichus uralensis krasnobaei</i>	лиственные леса	0,93	0,032
<i>Carabus arvensis baschkiricus</i>	сосновые леса	1,00	0,026
<i>Carabus cancellatus</i>	сосновые леса	1,00	0,026
<i>Harpalus laevipes</i>	сосновые леса	0,99	0,033
<i>Badister lacertosus</i>	сосновые леса	0,97	0,047
<i>Cychrus caraboides</i>	сосновые леса	0,94	0,033

Из пяти видов жуужелиц, индицирующих на исследованном участке сосновые леса (*C. arvensis baschkiricus*, *C. cancellatus*, *B. lacertosus*, *H. laevipes*, *C. caraboides*), почти исключительно в лесах обычно обитают только последние три вида. Остальные в определённых условиях могут обитать и в открытых биотопах [Воронин, 1999; Алексанов, Алексеев, 2019].

Характерная особенность видов, индицирующих лесные местообитания в урочище Алмалы, заключается в том, что они не встречаются здесь на лугах (см. табл. 1) даже единично. Следовательно, на рассматриваемой территории сформировались очень контрастные условия между лесами и лугами. Поэтому здесь лесные, но потенциально менее специализированные виды жуужелиц, проявляют себя как стенотопы и не заселяют луга.

Виды жуžелиц, индицирующие луга на территории исследований (табл. 3), большей частью относятся к широко распространённым и часто встречающимся в открытых местообитаниях [Воронин, 1999; Жеребцов и др., 2014]. Значительно реже других и в основном для самых сухих и прогреваемых местообитаний указывается широко распространённый [Утробина, 1964; Дедюхин, 2008; Kugler et al., 2008] и характерный для лугостепей [Крыжановский, 1983] *M. wetterhallii*. В урочище Алмалы данный вид отмечен во всех четырёх исследованных луговых местообитаниях. В трёх из них его можно отнести к категории «многочисленный» («много») по шкале [Песенко, 1982]).

Из 11 видов жуžелиц, индицирующих луговые местообитания (см. табл. 3), только три (*A. aenea*, *H. rufipes*, *H. rubripes*) отмечены и в лесах, но в небольшом количестве (1–4 экз.). То есть виды, индицирующие луга, на участке исследований довольно редко проникают в лесные местообитания.

Поскольку в настоящем исследовании выделяется только два уровня иерархии местообитаний, то не представляется возможным формально, с помощью IndVal, обосновать наличие эвритопных видов. Однако, исходя из встречаемости видов в 9 исследованных местообитаниях (см. табл. 2), к самым эвритопным из исследованных видов можно отнести *A. communus*, *H. tardus* и *H. latus*. Указанные виды обычно встречаются в различных типах местообитаний, но первый чаще тяготеет к открытым пространствам [Воронин, 1999; Целищева, Алалыкина, 2005].

Для исследованных в урочище Алмалы лесных и луговых местообитаний наблюдается чёткое выделение «лесных» и «луговых» видов жуžелиц. Известны исследования [Magura, Lövei, 2017], в которых показано, что существует ассиметричный поток видов через лесные опушки вследствие экологической фильтрации. Ключевые факторы при этом – влажность и температура. Следствием является то, что виды открытых пространств и генералисты не могут проникать через опушки в леса. В то же время для лесных видов опушки проницаемы, и эти виды могут выходить на прилегающие луга. На территории наших исследований проникновение «лесных» видов на луга не наблюдается. Эту особенность распределения видов жуžелиц, видимо, можно объяснить тем, что в урочище Алмалы сложились очень контрастные условия в системе лес–луг. При этом даже те «лесные» виды жуžелиц, которые имеют относительно широкие пределы толерантности, не пересекают границу леса и луга. Виды, индицирующие луга, на территории исследований встречаются в небольшом числе и в лесах.

Заключение

Впервые исследованы жуžелицы урочища Алмалы. В результате сборов 2023 года в лесных и луговых биотопах выявлено 63 вида жуžелиц. Небольшие различия показателей α -разнообразия населения жуžелиц между лесами и лугами статистически незначимы. По значениям индексов разнообразия население жуžелиц лесов более гетерогенно, а жуžелицы лугов образуют относительно однородную группу.

В результате ординации выборок получено разделение исследованных выборок на три чётко отличающиеся группы: характерные для лиственных лесов, для сосновых лесов и для лугов. Различия между группами статистически значимы.

Анализ индикационных свойств исследованных видов позволил выделить жуžелиц, индицирующих луга и леса, а также лиственные и сосновые леса. Статистически значимые результаты (значения IndVal) получены для 25 видов. К эвритопным можно отнести 3 вида жуžелиц. Выявлена специфика биотопической приуроченности видов на исследованной территории. Она выражается в том, что жуžелицы-индикаторы лесов не проникают на луга, а индикаторы лугов встречаются в лесах единично. Жёсткое разграничение приуроченности, вероятно, связано с высоким контрастом условий в этих местообитаниях.

Автор признателен Б.М. Катаеву (Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург) и С.В. Дедюхину (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за подтверждение идентификации видов и в ряде случаев её коррекцию. Автор благодарен Т.В. Борисовской (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за помощь в описании местообитаний. Автор благодарит Д.А. Адаховского (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за помощь в проведении полевого этапа работ.

Список литературы

- Алексанов В.В., Алексеев С.К. 2019. Кадастр жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) городского округа «Город Калуга». Ижевск, ООО Принт, 276 с.
- Атлас Республики Татарстан. 2005. М., ПКО «Картография», 300 с.
- Борисовский А.Г., Адаховский Д.А., Дедюхин С.В. 2024. Редкие и особо охраняемые виды насекомых на одном из участков правобережья Нижнекамского водохранилища (урочище Алмалы, Агрызский район, Республика Татарстан). *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле*, 34(3): 251–265. DOI: 10.35634/2412-9518-2024-34-3-251-265
- Воронин А.Г. 1999. Фауна и комплексы жужелиц (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). Пермь, издательство Пермского университета, 244 с.
- Воронин А.Г., Чумаков Л.Н. 2015. Распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) различных экологических групп по лесолуговому экотону. *Экология*, 6: 470–472. DOI: 10.7868/S0367059715060232
- Гордиенко Т.А., Суходольская Р.А., Вавилов Д.Н., Бакин О.В. 2024. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) открытых биоценозов Волжско-Камского государственного заповедника. *Российский журнал прикладной экологии*, 1: 4–16. DOI: 10.24852/2411-7374.2024.1.04.16
- Дедюхин С.В. 2008. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) национального парка «Нечкинский». *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле*, 2: 109–124.
- Жеребцов А.К., Артемьева Т.И., Сабиров Р.М., Шулаев Н.В. и др. 2014. Кадастр сообществ почвообитающих беспозвоночных (мезофауна) естественных экосистем Республики Татарстан. Казань, Казанский федеральный университет, 308 с.
- Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) (Конспекты фауны Адыгеи. № 1). 2010. Ред. А.С. Замотайлов, Н.Б. Никитский. Майкоп, Изд-во Адыгейского государственного университета, 404 с.
- Исаев А.Ю. 2002. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья (часть 1 – Aderphaga и Mухорhаgа). Серия "Природа Ульяновской области", выпуск 10. Ульяновск, 80 с.
- Исаченко А.Г. 1991. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М., Высшая школа, 365 с.
- Колесникова А.А., Долгин М.М., Конакова Т.Н. 2017. Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 8, ч. 4. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae). Сыктывкар, ИБ Коми НЦ УрО РАН, 340 с.
- Крыжановский О.Л. 1965. Сем. Carabidae – Жужелицы. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Том 2. Бей-Биенко Г.Я. (ред.). Москва, Ленинград, Наука: 29–77.
- Крыжановский О.Л. 1983. Фауна СССР. Новая серия, № 128. Жесткокрылые. Том 1. Выпуск 2. Жуки подотряда Aderphaga: семейства Physodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР). Л., Наука, 341 с.
- Леонтьева О.В., Кривопалова С.А. 1999. Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) склоновых местообитаний северо-востока Самарской области. *Известия Самарского научного центра РАН*, 2: 139–200.

- Любечанский И.И., Беспалов А.Н. 2011. Пространственная гетерогенность населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте леса и степи: локальный уровень рассмотрения. *Сибирский экологический журнал*, 18(4): 517–525.
- Макаров К.В., Крыжановский О.Л., Белоусов И.А., Замотайлов А.С., Кабак И.И., Катаев Б.М., Шиленков В.Г., Маталин А.В., Федоренко Д.Н., Комаров Е.В. 2020. Систематический список жуужелиц (Carabidae) России. Available at: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm (accessed: 02.03.2025).
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., Наука, 287 с.
- Романкина М.Ю. 2010. Эколого-фаунистическая структура населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) суходольных лугов в центре Европейской части России и их роль как биоиндикаторов почвенно-растительных условий. *Вестник ЧГПУ*. 2: 298–312.
- Сушко Г.Г., Лакотко А.А., Литвенкова И.А., Новикова Ю.И. 2023. Видовой состав и биоразнообразие жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков вересковых в Белорусском Поозерье. *Вестник Гродненского государственного университета имени Янки Купалы. Серия 5. Экономика. Социология. Биология*, 13(1): 107–114.
- Суходольская Р.А., Гордиенко Т.А., Вавилов Д.Н., Мухамметбиев Т.Р., Шагидулин Р.Р. 2018. Фауна и некоторые параметры структуры населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) национального парка «Нижняя Кама» (Республика Татарстан, Россия) на территориях, нарушенных газо- и нефтедобычей. *Евразийский энтомологический журнал*, 17(3): 223–235.
- Ступишин В.М. 1964. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья. Казань, Издательство КГУ, 194 с.
- Целищева Л.Г., Алалыкина Н.М. 2005. Фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Кировской области и возможность использования данных в оценке экологического состояния ее территории. Труды Коми научного центра УрО РАН, 117: 189–205.
- Утробина Н.М. 1964. Обзор жуужелиц Среднего Поволжья. В кн.: Почвенная фауна Среднего Поволжья. М., Наука: 93–119.
- Шарова И.Х., Филиппов Б.Ю. 2004. Экология жуужелиц лесов в дельте Северной Двины. Архангельск, Издательский центр Приморского университета, 114 с.
- Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325–349. DOI: 10.2307/1942268
- Clarke K.R., Green R.H. 1988. Statistical design and analysis for a "biological effects" study. *Marine ecology – progress series*, 46: 213–226. DOI: 10.3354/meps046213
- De Cáceres M. and Legendre P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90: 3566–3574. DOI: 10.1890/08-1823.1
- Dufrene M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3): 345–366. DOI: 10.2307/2963459
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1–9.
- Kruskal J.B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29: 115–129.
- Kugler K., Waitzbauer W. & Ćurčić S. 2008. Ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) in a drift sand area system in Eastern Lower Austria. In: Advances in Arachnology and Developmental Biology. Papers dedicated to Prof. Dr. Božidar Ćurčić. 2008. Inst. Zool., Belgrade; BAS, Sofia; Fac. Life Sci., Vienna; SASA, Belgrade & UNESCO MAB Serbia. Vienna – Belgrade – Sofia, Monographs, 12: 485–508.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T., 2000. Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 46: 1–17.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T. 2001. Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation*, 10: 287–300. DOI: 10.1023/A:1008967230493
- Magura T. & Lövei G.L. 2017. Environmental filtering is the main assembly rule of ground beetles in the forest and its edge but not in the adjacent grassland. *Insect Science*: 1–30. DOI: 10.1111/1744-7917.12504
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed March 3, 2025).

- Ruchin A., Alekseev S., Khapugin A., Esin M. 2021. Fauna and Species Diversity of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Meadows. *Entomology and Applied Science Letters*, 8(3): 28–39. DOI: 10.51847/Nv94GSLSkN
- Sushko G., Lakotko A., Miakinikova A. 2020. Diversity patterns of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in the pine forests of Northern Belarus. *Baltic Journal of Coleopterology*, 20(2): 225–234.

References

- Aleksanov V.V., Alekseev S.K. 2019. Kadastr zhukov zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) gorodskogo okruga "Gorod Kaluga" [Cadastr of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the urban district "City of Kaluga"]. Izhevsk, LLC Print, 276 p.
- Atlas of the Republic of Tatarstan. 2005. Moscow, PKO "Kartografiya", 300 p. (in Russian).
- Borisovskiy A.G., Adakhovskiy D.A., Dedyukhin S.V. 2024. Rare and specially protected species of insects on one of the sections of the right bank of the Nizhnekamsk reservoir (Almaly area, Agryz district, Republic of Tatarstan). *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*, 34(3): 251–265 (in Russian). DOI: 10.35634/2412-9518-2024-34-3-251-265
- Voronin A.G. 1999. Fauna i komplekсы zhuzhelits (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) lesnoy zony Srednego Urala (ekologo-zoogeograficheskiy analiz) [Fauna and complexes of ground beetles (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) of the forest zone of the Middle Urals (ecological and zoogeographical analysis)]. Perm, Perm University Publishing House, 244 p.
- Voronin A. G., Chumakov L.N. 2015. Distribution of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) from different ecological groups in the forest-meadow ecotone. *Russian Journal of Ecology*, 46 (6): 589–591 (in Russian). DOI: 10.1134/S1067413615060235
- Gordienko T.A., Sukhodolskaya R.A., Vavilov D.N., Bakin O.V. 2024. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of open biotopes in the Volga-Kama state reserve. *Russian Journal of Applied Ecology*, 1: 4–16 (in Russian). DOI: 10.24852/2411-7374.2024.1.04.16
- Dedyukhin S.V. 2008. Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of the National Nechkin Park. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*, 2: 109–124 (in Russian).
- Zherebtsov A.K., Artemyeva T.I., Sabirov R.M., Shulaev N.V. et al. 2014. Kadastr soobshchestv pochvoobitayushchikh bespozvonochnykh (mezofauna) estestvennykh ekosistem Respubliki Tatarstan [Cadastr of communities of soil-dwelling invertebrates (mesofauna) of natural ecosystems of the Republic of Tatarstan]. Kazan, Kazan Federal University, 308 p.
- Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Respubliki Adygeya (annotirovannyi katalog vidov) (Konspekty fauny Adygei. № 1) [Coleoptera insects (Insecta, Coleoptera) of the Republic of Adygea (annotated catalog of species) (Summaries of the fauna of Adygea. No. 1)]. 2010. Eds. A.S. Zamotailov, N.B. Nikitsky. Maykop, Publishing House of Adyghe State University, 404 p.
- Isaev A.Yu. 2002. Opredelitel' zhestkokrylykh Srednego Povolzh'ya (chast' 1 – Adephaga i Myxophaga). Seriya "Priroda Ulyanovskoy oblasti", vypusk 10 [Key of Coleoptera of the Middle Volga Region (Part 1 – Adephaga and Myxophaga). Series "Nature of the Ulyanovsk Region", Issue 10]. Ulyanovsk, 80 p.
- Isachenko A.G. 1991. Landshaftovedenie i fiziko-geograficheskoe rayonirovanie [Landscape science and physical-geographical zoning]. Moscow, Vysshaya shkola, 365 p.
- Kolesnikova A.A., Dolgin M.M., Konakova T.N. 2017. Zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae). (Fauna evropeyskogo severo vostoka Rossii. Zhuzhelitsy; t. 8, ch. 4) [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) (Fauna of the European north-east of Russia. Ground beetles; Vol. 8, Part 4)]. Syktyvkar, Publ. Komi NTs UrO RAN, 340 p.
- Kryzhanovskiy O.L. 1965. Sem. Carabidae – zhuzhelitsy [Family Carabidae – ground beetles]. In: Opredelitel' nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR. Tom 2 [Key of insects of the European part of the USSR. Vol. 2]. Bey-Bienko G.Ya. (ed.). Moscow, Leningrad, Publ. Nauka: 29–77.
- Kryzhanovskiy O.L. 1983. Fauna SSSR. Novaya seriya, № 128. Zhestkokrylye. Tom 1. Vypusk 2. Zhuki podotryada Adephaga: semeystva Physodidae, Trachypachidae; semeystvo Carabidae (vvodnaya chast', obzor fauny SSSR) [Fauna of the USSR. New Series, No. 128. Coleoptera. Vol. 1. Iss. 2. Beetles of the suborder Adephaga: families Physodidae, Trachypachidae; family Carabidae (introductory part, review of the fauna of the USSR)]. Leningrad, Publ. Nauka, 341 p.
- Leontyeva O.V., Krivopalova S.A. 1999. Komplekсы zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) sklonovykh mestoobitaniy Severo-Vostoka Samarskoy oblasti [Ground beetle complexes (Coleoptera, Carabidae)

- of slope habitats in the North-East of the Samara Region]. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2: 139–200.
- Lyubechanskii I.I., Bespalov A.N. 2011. Spatial heterogeneity of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) population along a forest-steppe transect: local level of consideration. *Contemporary Problems of Ecology*, 4(4): 388–395 (in Russian). DOI: 10.1134/S1995425511040060
- Makarov K.V., Kryzhanoskiy O.L., Belousov I.A., Zamotajlov A.S., Kabak I.I., Kataev B.M., Shilenkov V.G., Matalin A.V., Fedorenko D.N. 2020. Taxonomical list of ground beetles (Carabidae) of Russia. Available at: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm (accessed March 3, 2025).
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow, Publ. Nauka, 287 p.
- Romankina M.Yu. 2010. Ecological-and-Faunistic Structure of Coleoptera, Carabidae's Population Living in Dry Meadows in the Center of the European Part of Russia and Their Role as Bioindicators of Soil-Vegetative Conditions. *Vestnik ChGPU*, 2: 298–312 (in Russian).
- Sushko G.G., Lakotko A.A., Litvenkova I.A., Novikova Yu.I. 2023. Species composition and biodiversity of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in heather pine forests in the Belarusian Lakeland. *Vesnik of Yanka Kupala State University of Grodno. Series 5. Economics. Sociology. Biology*, 13(1): 107–114 (in Russian).
- Sukhodolskaya R.A., Gordienko T.A., Vavilov D.N., Mukhametnabiev T.R., Shagidullin R.R. 2018. Fauna and population structure of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the "Nizhnyaya Kama" national park territories, disturbed by production of gas and oil. *Euroasian Entomological Journal*, 17(3): 223–235 (in Russian).
- Stupishin V.M. 1964. Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie Srednego Povolzh'ya [Physical and geographical zoning of the Middle Volga region]. Kazan, Publishing House KGU, 194 p.
- Tselishcheva L.G., Alalykina N.M. 2005. Fauna zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) Kirovskoy oblasti i vozmozhnost' ispol'zovaniya dannykh v otsenke ekologicheskogo sostoyaniya ee territorii [Fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Kirov region and the possibility of using data in assessing the ecological state of its territory]. *Trudy Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*, 117: 189–205.
- Utrobina N.M. 1964. Obzor zhuzhelits Srednego Povolzh'ya [Review of ground beetles of the Middle Volga region]. In: *Pochvennaya fauna Srednego Povolzh'ya*. [Soil fauna of the Middle Volga region]. Moscow, Publ. Nauka: 93–119.
- Sharova I.Kh., Filippov B.Yu. 2004. Ekologiya zhuzhelits lesov v del'te Severnoy Dviny [Ecology of ground beetles of forests in the Northern Dvina delta]. Arkhangelsk, Publishing Center of Primorsky University, 114 p.
- Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325–349. DOI: 10.2307/1942268
- Clarke K.R., Green R.H. 1988. Statistical design and analysis for a "biological effects" study. *Marine ecology – progress series*, 46: 213–226. DOI: 10.3354/meps046213
- De Cáceres M. and Legendre P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90: 3566–3574. DOI: 10.1890/08-1823.1
- Dufrêne M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3): 345–366. DOI: 10.2307/2963459
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 1–9.
- Kruskal J.B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29: 115–129.
- Kugler K., Waitzbauer W. & Čurčić S. 2008. Ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) in a drift sand area system in Eastern Lower Austria. In: *Advances in Arachnology and Developmental Biology. Papers dedicated to Prof. Dr. Božidar Čurčić*. 2008. Inst. Zool., Belgrade; BAS, Sofia; Fac. Life Sci., Vienna; SASA, Belgrade & UNESCO MAB Serbia. Vienna – Belgrade – Sofia, Monographs, 12: 485–508.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T., 2000. Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 46: 1–17.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T. 2001. Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation*, 10: 287–300. DOI: 10.1023/A:1008967230493

- Magura T. & Lövei G.L. 2017. Environmental filtering is the main assembly rule of ground beetles in the forest and its edge but not in the adjacent grassland. *Insect Science*: 1–30. DOI: 10.1111/1744-7917.12504
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed March 3, 2025)
- Ruchin A., Alekseev S., Khapugin A., Esin M. 2021. Fauna and Species Diversity of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Meadows. *Entomology and Applied Science Letters*, 8(3): 28–39. DOI: 10.51847/Nv94GSLSkN
- Sushko G., Lakotko A., Miakinikova A. 2020. Diversity patterns of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in the pine forests of Northern Belarus. *Baltic Journal of Coleopterology*, 20(2): 225–234.

Конфликт интересов: о потенциальном конфликте интересов не сообщалось.

Conflict of interest: no potential conflict of interest related to this article was reported.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Борисовский Александр Геннадьевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, учебно-научная лаборатория прикладной экологии, кафедра ботаники зоологии и биоэкологии, Удмуртский государственный университет, г. Ижевск, Россия

INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

Alexander G. Borisovskiy, Candidate of Biology, Head of Laboratory, Educational and Scientific Laboratory of Applied Ecology, Department of Botany, Zoology and Bioecology, Udmurt State University, Izhevsk, Russia