УДК 595.76:591.9(470)
DOI 10.52575/2712-9047-2026-8-3-431-440
EDN GPOBQZ

Особенности географического распространения жесткокрылых семейства Heteroceridae (Coleoptera) в России

А.С. Сажнев[1, 2]
[1] Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия, 152742, Ярославская обл., п. Борок, д. 101
[2] Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника
им. П.Г. Смидовича и национального парка «Смольный»,
Россия, 430005, г. Саранск, ул. Красная, д. 30
E-mail: sazh@list.ru

*Поступила в редакцию 03.08.2026; поступила после рецензирования 04.09.2026;
принята к публикации 07.09.2026*

Аннотация. Проведен анализ эколого-географического распределения и особенностей формирования фауны жесткокрылых семейства Heteroceridae (Coleoptera) России. Для выявления общих трендов проанализированы литературные, коллекционные и полевые данные для географических макрорегионов и административных единиц России. Главным «донором» аллохтонной фауны Heteroceridae России выступает Тетийский пустынно-степной пояс Палеарктики. Ранжирование данных показало выраженную географическую неоднородность, проявляющуюся в отчетливом тренде снижения видового богатства с юга на север и умеренном нелинейном снижении видового богатства Heteroceridae с запада на восток, с разделением макрорегионов на два кластера – «западно-центральный» и «восточно-северный». Основная особенность восточного кластера – резкая обособленность дальневосточных территорий за счет включения стенопейских элементов. Ведущим фактором сходства региональных фаун Heteroceridae служит не расстояние между территориями, а экологическая однородность ландшафтов и особенности фауногенеза.

Ключевые слова: ареал, биоразнообразие, гетероцериды, закономерности распространения, регионы России

Финансирование: работа выполнена в рамках государственного задания № 124032500016-4 и частично профинансирована грантом РНФ 22-14-00026-П.

Для цитирования: Сажнев А.С. 2026. Особенности географического распространения жесткокрылых семейства Heteroceridae (Coleoptera) в России. *Полевой журнал биолога*, 8(3): 431–440. DOI: 10.52575/2712-9047-2026-8-3-431-440 EDN: GPOBQZ

Features of the Geographical Distribution of the Heteroceridae (Coleoptera) Family in Russia

Alexey S. Sazhnev[1, 2]
[1] Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
101 Borok vill., Yaroslavl Region 152742 Russia
[2] Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park "Smolny",
30 Krasnaya St, Saransk 430005 Russia
E-mail: sazh@list.ru

Received August 3, 2026; Revised September 4, 2026; Accepted September 7, 2026

Abstract. The article discusses the results of an analysis into the ecological and geographical specificity of the formation and spatial distribution of the Heteroceridae (Coleoptera) beetle fauna in Russia.

© Сажнев А.С., 2026

To identify general trends, literature, collection, and field data on the geographical macroregions and administrative units of Russia were analyzed. The Tethyan desert-steppe belt of the Palearctic acts as the main "donor" of the allochthonous Heteroceridae fauna in Russia. Data ranking showed a pronounced geographical heterogeneity, manifested in a clear trend of decreasing species richness from south to north and a moderate, non-linear decrease from west to east. This is also reflected in the division of macroregions into two clusters: "west-central" and "east-northern". The main feature of the eastern cluster is the severe isolation of the Far Eastern territories due to the inclusion of stenopeic elements. The leading factor in the similarity of regional Heteroceridae faunas is not the distance between territories, but the ecological homogeneity of landscapes and the specifics of faunogenesis.

Keywords: biodiversity, distribution patterns, range, Russian Regions, variegated mud-loving beetles

Funding: the work was carried out within the framework of state assignment No. 124032500016-4 and funded by grant from the Russian Science Foundation No. 22-14-00026-P.

For citation: Sazhnev A.S. 2026. Features of the Geographical Distribution of the Heteroceridae (Coleoptera) Family in Russia. *Field Biologist Journal*, 8(3): 431–440 (in Russian). DOI: 10.52575/2712-9047-2026-8-3-431-440 EDN: GPOBQZ

Введение

Распределение насекомых на территории России подчинено фундаментальным законам широтно-зональной дифференциации, долготной асимметрии и историческим факторам формирования конкретных фаун. Виды семейства Heteroceridae (Insecta: Coleoptera), будучи околоводной группой стратобионтов, тесно привязаны к контурным биотопам на границе «вода – суша», в то же время они обладают высокой миграционной способностью, что может отразиться на характере их географического распределения на территории России. Небольшое число видов (372 вида в мировой фауне, из которых в России – 22), всесветное распространение в сочетании с локальным эндемизмом, четкая экологическая привязанность к контурным биотопам и доступность для сбора материала делают семейство Heteroceridae довольно удобным модельным объектом для зоогеографических исследований. Целью работы стало выявление современных эколого-географических закономерностей пространственного распределения и особенностей формирования фауны жесткокрылых семейства Heteroceridae России.

Материал и методы исследования

Для оценки общих трендов распространения были проанализированы обобщенные данные литературных, коллекционных и собственных материалов по составу фауны Heteroceridae России в целом и ее конкретных регионов. Статистическая обработка проведена в пакете «Анализ данных» программы Microsoft Excel, построение и оформление графиков осуществлено в среде Python.

Для статистического анализа использовали «усредненные» координаты регионов – широту и долготу их географических центров. Зоогеографическая терминология принята согласно работам по районированию Палеарктики [Старобогатов, 1970; Емельянов, 1974; Абдурахманов и др., 2016, 2017].

Общее распределение видов Heteroceridae России по макрорегионам и типы ареалов для всех видов российской фауны, учитывающиеся в данной работе, были опубликованы нами ранее [Сажнев, 2023] и здесь не дублируются.

Результаты исследования

Распределение числа видов Heteroceridae по регионам России с группировкой по макрорегионам представлено на рисунке 1, где макрорегионы обозначены двухбуквенными, а административные единицы – трехбуквенными аббревиатурами:

Северный Кавказ (CA): ADG – Республика Адыгея, CHE – Чеченская Республика, DAG – Республика Дагестан, ING – Республика Ингушетия, KAB – Кабардино-Балкарская Республика, KCH – Карачаево-Черкесская Республика, KRD – Краснодарский край, NOS – Республика Северная Осетия – Алания, STA – Ставропольский край, CRM – Республика Крым;

Юг европейской части России (ST): AST – Астраханская область, BEL – Белгородская область, KLM – Республика Калмыкия, KUR – Курская область, LIP – Липецкая область, ROS – Ростовская область, SAR – Саратовская область, VOL – Волгоградская область, VRN – Воронежская область;

Поволжье (VL): CHV – Чувашская Республика, KIR – Кировская область, MAR – Республика Марий Эл, MRD – Республика Мордовия, SAM – Самарская область, TAT – Республика Татарстан, UDM – Удмуртская Республика, ULY – Ульяновская область;

Центр ЕЧР (CT): BRN – Брянская область, IVA – Ивановская область, KLG – Калужская область, KON – Калининградская область, KOS – Костромская область, MOS – Московская область, NNO – Нижегородская область, NOV – Новгородская область, ORL – Орловская область, PEN – Пензенская область, PSK – Псковская область, RZN – Рязанская область, SMO – Смоленская область, TAM – Тамбовская область, TUL –Тульская область, TVR – Тверская область, VLD – Владимирская область, YAR – Ярославская область;

Север ЕЧР (NT): ARH – Архангельская область, KAR – Республика Карелия, MUR – Мурманская область, SPB – Санкт-Петербург (Ленинградская область), VLG – Вологодская область;

Урал (UR): BSH – Республика Башкортостан, CHL – Челябинская область, EKB – Свердловская область, KOM – Республика Коми, ORB – Оренбургская область, PER – Пермский край;

Западная Сибирь (WS): ALT – Алтайский край и Республика Алтай, HMY – Ханты-Мансийский автономный округ – Югра, KEM – Кемеровская область, KUR – Курганская область, NSB – Новосибирская область, OMS – Омская область, TMN – Тюменская область, TOM – Томская область, YMN – Ямало-Ненецкий автономный округ, NEN – Ненецкий автономный округ;

Восточная Сибирь (ES): BUR – Республика Бурятия, HAK – Республика Хакасия, IRK – Иркутская область, KRA – Красноярский край, TYV – Республика Тыва, YAK – Республика Саха (Якутия), ZAB – Забайкальский край;

Юг Дальнего Востока России (SE): AMU – Амурская область, HAB – Хабаровский край, JEW – Еврейская автономная область, KRL – Курильские острова (Сахалинская область), PRI – Приморский край, SAH – остров Сахалин (Сахалинская область);

Север Дальнего Востока (NE): CHU – Чукотский автономный округ, KAM – Камчатский край, MAG – Магаданская область.

Из анализа исключены регионы с нулевыми показателями, среди которых есть как неизученные (например, Чеченская Республика, Ингушетия или Брянская область), так и регионы, в которых обитание Heteroceridae в силу климатических условий маловероятно (например, Ямало-Ненецкий АО, Чукотка).

Для оценки наличия общих различий между всеми 10 макрорегионами одновременно был применен ранговый критерий Краскела – Уоллиса и попарный анализ (критерий Манна – Уитни). В первом случае полученное значение ($p = 0{,}0461$) находится на грани статистической значимости, но ниже классического порога ($\alpha = 0{,}05$). Это означает, что в масштабах всей страны структура фауны Heteroceridae относительно непрерывна, однако присутствуют локальные выраженные тренды обеднения и обогащения, которые детально раскрывает попарный анализ. И, если рассматривать локальные несгруппированные тренды (без поправки на множественные сравнения), статистически значимые отличия ($p < 0{,}05$) обнаружены между следующими макрорегионами (см. рис. 1): макрорегионы ST и VL демонстрируют статистически значимое превосходство над рядом умеренных и восточных территорий (NT, SE, NE), а дальневосточный север (NE) математически подтверждает статус самого бедного региона, значимо уступая не только южным регионам европейской части, но также Уралу (UR) и Западной Сибири (WS).

ПОЛЕВОЙ ЖУРНАЛ БИОЛОГА. 2026. Том 8, № 3 (431–440)
FIELD BIOLOGIST JOURNAL. 2026. Volume 8, No. 3 (431–440)

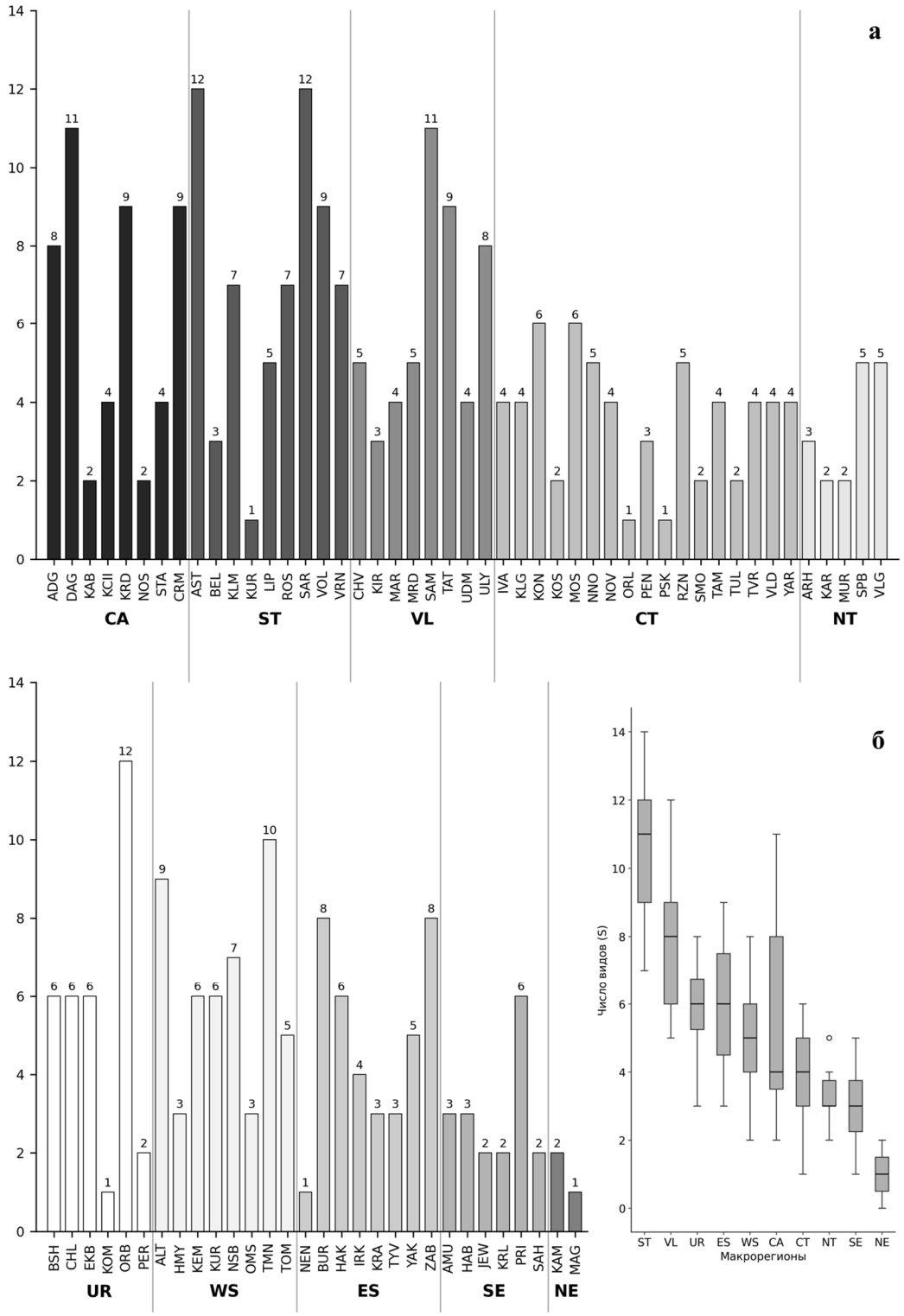


Рис. 1. Распределение видов Heteroceridae по регионам и макрорегионам России:
а – число видов по регионам и макрорегионам (регионы с нулевыми данными исключены);
б – распределение числа видов по макрорегионам (отсортировано по убыванию медианы): линия внутри ящика – медиана, «усы» (whiskers) – разброс минимальных и максимальных значений, круглые точки – выбросы. Обозначения см. в тексте

Fig. 1. Distribution of Heteroceridae species by regions and macroregions of Russia:
a – number of species by regions and macroregions (regions with zero data are excluded);
б – distribution of species richness across macroregions (ordered by decreasing median value): the line within the box represents the median, whiskers indicate the range of minimum and maximum values, and circular dots represent outliers. See text for details

При ранжировании данных по макрорегионам (см. таблицу) суммарное распределение числа видов Heteroceridae демонстрирует выраженную географическую неоднородность. Наблюдается отчетливый тренд снижения показателей с юга на север и умеренное снижение по вектору с запада на восток, что подтверждает сильную зависимость исследуемого признака от зонально-климатических факторов.

Распределение числа видов (S) Heteroceridae и их средние значения ($S_{ср}$) для макрорегионов России
Distribution of Heteroceridae species richness (S) and their mean values ($S_{ср}$) across macroregions of Russia

Макрорегион / Macroregion	S	Scp	Число регионов / Regions number
Юг европейской части России (ST)	14	7,00	9
Поволжье (VL)	13	6,13	8
Урал (UR)	12	5,50	6
Восточная Сибирь (ES)	10	5,29	7
Западная Сибирь (WS)	11	5,00	10
Северный Кавказ (CA)	14	4,44	10
Центр ЕЧР (CT)	9	3,39	18
Север ЕЧР (NT)	7	3,40	5
Юг Дальнего Востока России (SE)	7	3,00	6
Север Дальнего Востока (NE)	2	1,00	3

Для более детальных и взвешенных выводов проведен анализ пространственного распределения Heteroceridae по географическим градиентам на основе количественных показателей видового богатства 46 наиболее исследованных регионов России различных географических зон: юг ЕЧР (включая Северный Кавказ) и Поволжье (10 регионов), центр и северо-запад ЕЧР (14), Урал, Западная Сибирь (15) и российский Дальний Восток (7).

В итоге выявлено три ключевых закономерности:

– градиент широтной зональности (север – юг) – четко прослеживается классическое правило увеличения биоразнообразия по мере продвижения от высоких к более низким широтам, что в условиях Палеарктики прослеживается для разных организмов: от растений до позвоночных [Чернов, 2002; Абдурахманов и др., 2016; Шереметьев, Чеботарева, 2025; Khlyap et al., 2025]. Максимум видового разнообразия Heteroceridae (11–12 видов) с увеличением доли видов рода *Augyles* наблюдается в южных степных и полупустынных районах с высоким уровнем инсоляции и эффективных температур: Астраханская, Саратовская, Оренбургская области, Дагестан (только здесь в России обнаружен малоазиатский вид *Augyles turanicus* (Reitter, 1887)). Минимум разнообразия Heteroceridae (0–2 вида) наблюдается в приполярных и арктических широтах с суровым климатом: Мурманская область, Коми, Ненецкий АО, включая север Дальнего Востока (Магаданская область и Чукотка). Северная граница распространения семейства (находки *Augyles intermedius* (Kiesenwetter, 1843) из Большеземельской тундры) определяется берегами морей Северного Ледовитого океана и находится на линии 68-й параллели. Как минимум для двух галотолерантных видов (*Heterocerus flexuosus* Stephens, 1828 и *H. obsoletus* Curtis, 1828) с преимущественно азиатским пустынно-степным распространением наблюдается проникновение вдоль морских побережий Европы высоко на север (65–66.5 °N);

– континентальный секторный эффект (запад – восток) – при продвижении на восток вглубь Евразии видовое разнообразие Heteroceridae на сходных широтах умеренно снижается до 3–4 видов (особенно в таежных и заболоченных районах Западной Сибири) с последующим ростом в степных и горно-степных районах Южной Сибири и Забайкалья (до 8 видов) и увеличением доли видов рода *Augyles* на Дальнем Востоке. Это связано с включением в фауну России центральноазиатских (*Augyles interspidulus* (Charpentier, 1979) и *Heterocerus kaszabi* (Charpentier, 1979)) и стенопейских видов;

– аномалии и зоогеографические оптимумы – в границах азиатской России по числу видов (10) выделяется Тюменская область, резко контрастируя с соседними Свердловской (6 видов) и Курганской (6), что может быть объяснимо как широким охватом природно-климатических подзон в пределах региона, так и более высокой степенью его изученности. В Приморье, несмотря на южную широту (43 ºN), наблюдается умеренное богатство Heteroceridae (6 видов) с преобладанием стенопейских (эвпацифических) неморальных видов (*Augyles holdhausi* (Mamitza, 1929), *A. japonicus* (Kono, 1931) и *A. tokejii* Nomura, 1958).

В целом более половины видов (54 %) Heteroceridae в фауне России составляют тетийские таксоны, находящиеся на северной периферии своих ареалов, а главным «донором» в фауногенезе выступает Тетийский пустынно-степной пояс, объединяющий гесперийскую и сетийскую фауны, сформировавшиеся на территориях, освободившихся после отступления морей-потомков Паратетиса. В то же время на юге Дальнего Востока наблюдается классическая картина обособленности фауны, а ее формирование связано с плейстоценовым рефугиумом на юге Приморья и последующей постледниковой экспансией сохранившихся видов. Можно предположить, что еще два вида Heteroceridae с широкими голарктическими ареалами *Heterocerus fenestratus* (Thunberg, 1784) (известен в плейстоценовых отложениях Сибири и Северной Америки) и *Augyles intermedius* имеют берингийское происхождение.

При анализе зависимости (коэффициент корреляции Пирсона) видового богатства Heteroceridae от географической широты выявлена высокая статистическая зависимость ($r = –0,78$; $R^2 = 0,61$; $p < 0,001$) – на каждый градус широты видовое богатство комплекса падает в среднем на 0,34 вида. Включение долготы в модель практически не увеличило объясняющую способность ($R^2 = 0,62$), следовательно широтный градиент (климатический и температурный) является ведущим фактором, определяющим видовое богатство Heteroceridae на территории России (рис. 2).

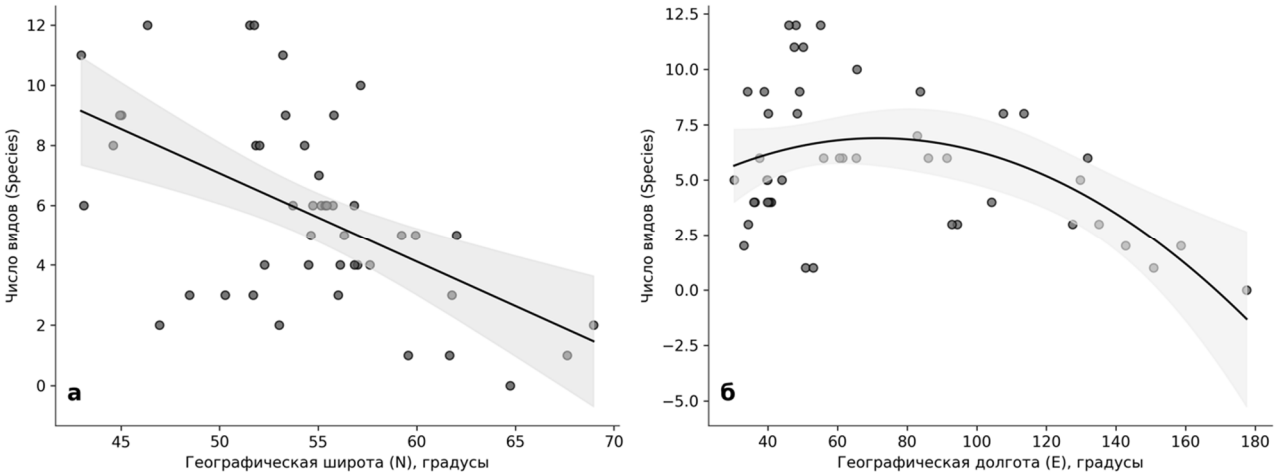


Рис. 2. Зависимость видового богатства Heteroceridae от базовых географических градиентов с 95 %-м доверительным интервалом:
а – линейный тренд широтного снижения биоразнообразия ($R^2 = 0,61$);
б – нелинейная (параболическая) аппроксимация долготных изменений фауны ($R^2 = 0,20$)
Fig. 2. Dependence of Heteroceridae species richness on basic geographic gradients with a 95 % confidence interval:
a – linear trend of latitudinal decline in biodiversity ($R^2 = 0.61$);
б – non-linear (parabolic) approximation of longitudinal changes in fauna ($R^2 = 0.20$)

Влияние долготы носит вторичный, нелинейный U-образный (вогнутый) характер (см. рис. 2). Падение видового богатства по мере продвижения вглубь континента (Западная и Восточная Сибирь) сменяется фаунистическим подъемом в регионах Южной Сибири и на периферии – на юге Дальнего Востока (Приморье). Главным ограничивающим фактором для

обитания Heteroceridae в северных районах Сибири кроме температуры служит наличие вечномерзлотных почв. Во внутренней тундре и районах Европы и Сибири с поверхностным горизонтом вечной мерзлоты и, вероятно, выше границы средних годовых температур не более –10 °C (изотерма взята по широте самой северной находки), как и на арктических островах, гетероцериды не встречаются [Сажнев, 2023].

Методом k-средних (k-means) на основе стандартизированных пространственно-экологических признаков (широта, долгота, число видов) вся совокупность регионов (n = 46) была разделена на 3 устойчивых кластера (рис. 3).

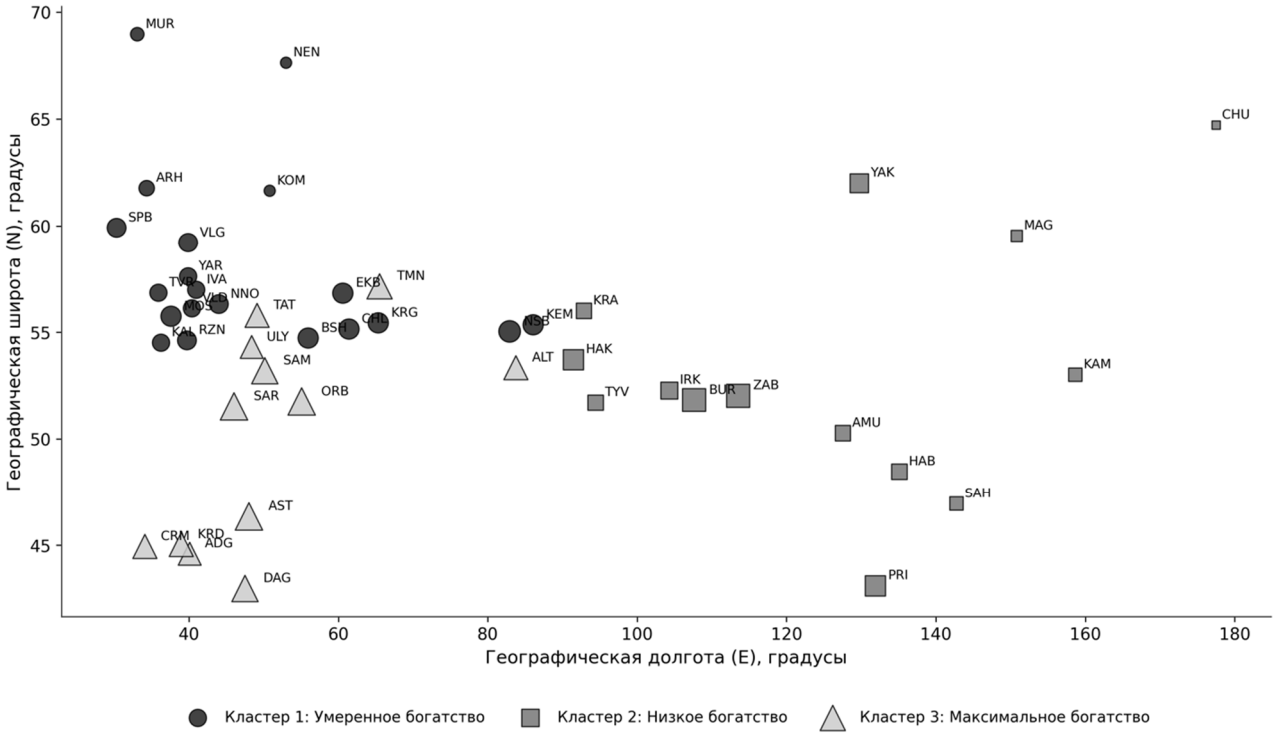


Рис. 3. Результаты кластеризации регионов методом k-средних в пространстве географических координат. Величина маркеров пропорциональна локальному видовому богатству Heteroceridae
Fig. 3. Results of regional clustering using the k-means method in the space of geographic coordinates. The marker size is proportional to the local species richness of Heteroceridae

Кластер 1 – охватывает регионы средней полосы Европейской России, Урала и Западной Сибири. Характеризуется умеренными широтами и стабильно средним уровнем видового богатства (4–7 видов).

Кластер 2 – Восточно-Сибирский гипоарктический сектор. Включает регионы резко континентальной Сибири, Крайнего Севера и Дальнего Востока. Данная группа строго обособлена из-за экстремальных долгот (>90 °E) и минимального видового разнообразия (0–4 вида), лимитированного условиями климата.

Кластер 3 – Южно-Европейский и Южно-Сибирский степной сектор – группа объединяет наиболее богатые фаунистические комплексы юга. Характеризуется наименьшими широтами (< 53 °N) и абсолютным максимумом биоразнообразия (8–12 видов).

Для выявления особенностей группировки региональных фаун по крупным географическим выделам России был применен метод UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean – непериодический метод попарного среднего связывания), широко применяемый в биогеографии, филогенетике и экологии [Sneath, Sokal, 1973; Holt et al., 2013; Borcard et al., 2018].

Иерархическая структура полученной дендрограммы (рис. 4) четко разделяет исследуемые макрорегионы на два крупных обособленных кластера, а также выявляет два региона с уникальным, резко изолированным профилем данных.

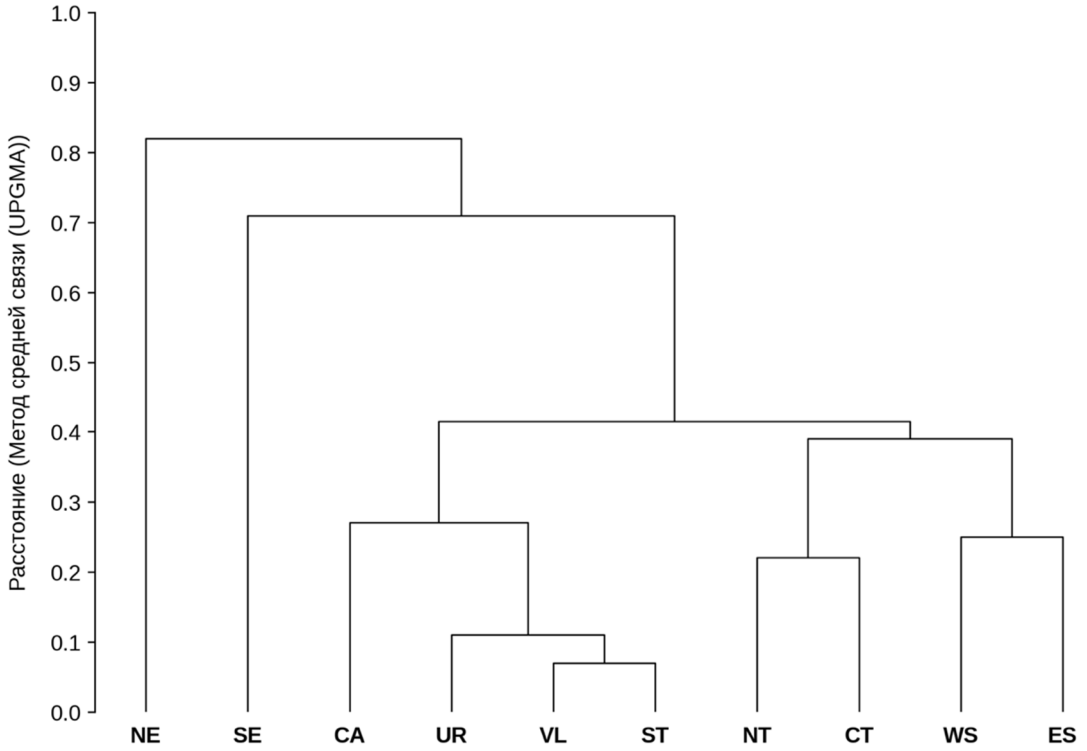


Рис. 4. Результаты кластерного анализа макрорегионов России по сходству состава фауны Heteroceridae (метод средней связи, UPGMA). Обозначения как на рисунке 1
Fig. 4. Dendrogram of cluster analysis of Russian macroregions based on faunal similarity (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, UPGMA). Designations as in Figure 1

Крупный консолидированный «западно-центральный кластер» – блок объединяет регионы ЕЧР, Урал и Северный Кавказ. Он демонстрирует ступенчатую структуру и распадается на две контрастные группы: группа максимального сходства (VL + ST + UR) с высокой степенью однородности условий и субкластер Северного Кавказа (CA), проявляющий самобытную структуру, но, ввиду географической близости к югу ЕЧР, существующий в рамках крупного биогеографического блока.

«Восточно-северный кластер» (Сибирь + CT + NT) – объединяет обширные территории Сибири и северные/центральные районы ЕЧР. Он также состоит из двух четких пар: группа NT + CT, имеющая непрерывный градиент перехода условий от центральных областей к таежному северу Европейской России, и пара WS + ES, демонстрирующая тесную связь, несмотря на существенные различия в рельефе и климате.

Главной особенностью структуры является резкая обособленность дальневосточных территорий от остальной материковой части России за счет включения в фауну стенопейских элементов на юге и общей обедненности фауны Heteroceridae северных регионов Дальнего Востока (в широком смысле).

Главным фактором сходства региональных фаун Heteroceridae в России служит не физическое расстояние между регионами, а экологическая однородность ландшафтов. Именно поэтому лесной север и центр европейской части страны (CT, NT) объединяются с Сибирью (WS, ES), а не с югом ЕЧР (ST), который, в свою очередь, демонстрирует глубокое родство с Кавказом (CA). Окраинные макрорегионы Дальнего Востока (SE, NE) за счет изоляции и уникальной истории фауногенеза представляют собой на дендрограмме полностью автономные фаунистические узлы.

Заключение

Обладая всесветным распространением, Heteroceridae практически полностью выпадают из высокоширотных арктических и высокогорных биомов, демонстрируя классическое увеличение видового богатства по градиенту «север – юг», что предопределяет термофильный характер группы.

На территории России семейство представлено аллохтонными элементами и характеризуется отсутствием эндемизма, подчеркивая миграционный характер формирования региональных фаун, главными «донорами» которых выступают Тетийский пустынно-степной пояс Палеарктики и плейстоценовый рефугиум на юге Приморья. Для двух голарктических видов в фауне России предполагается берингийское происхождение.

Распределение Heteroceridae в России обусловлено географическими факторами. Характер совместного влияния широты и долготы на распределение видов Heteroceridae в границах России указывает на сокращение видового богатства по градиенту с юго-запада на северо-восток с ведущей ролью широтного вектора. Долготный тренд не линеен благодаря фаунистическому подъему на Дальнем Востоке.

Иерархический кластерный анализ разделил макрорегионы на два крупных обособленных кластера («западно-центральный» и «восточно-северный»), а также выявил фаунистическую автономность дальневосточных территорий. Основным фактором сходства региональных фаун Heteroceridae в России является не физическое расстояние между регионами, а экологическая однородность их ландшафтов и историческая общность фауногенеза.

Список литературы

Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Иванушенко Ю.Ю., Даудова М.Г. 2016. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором. *Юг России: экология, развитие*, 11(3): 35–89. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89

Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Теймуров А.А., Даудова М.Г., Магомедова М.З., Гасангаджиева А.Г., Гаджиев А.А., Иванушенко Ю.Ю., Клычева С.М. 2017. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 1. Наземная фауна. *Юг России: экология, развитие*, 12(2): 9–45. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45

Емельянов А.Ф. 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов. *Энтомологическое обозрение*, 53(3): 497–522.

Сажнев А.С. 2023. Состав фауны и изученность жесткокрылых семейства Heteroceridae (Coleoptera) России. *Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН*, 102: 47–54. DOI: 10.47021/0320-3557-2023-47-55

Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., Наука, 372 с.

Чернов Ю.И. 2002. Биота Арктики: таксономическое разнообразие. *Зоологический журнал*, 81(12): 1411–1431.

Шереметьев С.Н., Чеботарева К.Е. 2025. Широтный градиент таксономического разнообразия растений и животных. *Журнал общей биологии*, 86(6): 418–440. DOI: 10.7868/S3034543X25060028

Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2018. Numerical Ecology with R. 2nd Edition. New York, Springer, 435 p.

Holt B.G., Lessard J.-P., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C.H., Graves G.R., Jønsson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldså J., Rahbek C. 2013. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science*, 339(6115): 74–78. DOI: 10.1126/science.1228282

Khlyap L.A., Koblik E.A., Bobrov V.V., Varshavskiy A.A. 2025. Species Richness and Regions of High Diversity of Terrestrial Vertebrates in Russia. *Biology Bulletin*, 52(4): 420. DOI: 10.1134/S1062359025701316

Sneath P.H., Sokal R.R. 1973. Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification. San Francisco, W.H. Freeman, 573 p.

References

Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Ivanushenko Yu.Yu., Daudova M.G. 2016. Geographic relations of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of the Palaearctic Tethys desert-steppe region with the historical review. *South of Russia: ecology, development*, 11(3): 35–89 (in Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89

Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Teymurov A.A., Daudova M.G., Magomedova M.Z., Gasangadzhieva A.G., Gadzhiev A.A., Ivanushenko Yu.Yu., Klycheva S.M. 2017. Comparative analysis of the composition of the terrestrial fauna and flora of the Tethys desert-steppe region of Palaearctic, biogeographic boundaries of the Caucasus. Communication 1. Terrestrial fauna. *South of Russia: ecology, development*, 12(2): 9–45 (in Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45

Emeljanov A.F. 1974. Proposals on the classification and nomenclature of areals. *Revue d'Entomologie de l'URSS*, 53(3): 497–522 (in Russian).

Sazhnev A.S. 2023. Fauna composition and knowledge about the variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Russia. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 102: 47–54 (in Russian). DOI: 10.47021/0320-3557-2023-47-55

Starobogatov Y.I. 1970. Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoye rayonirovaniye kontinental'nykh vodoyemov [Molluscan fauna and zoogeographic zonation of continental freshwater bodies of the world]. Leningrad, Nauka, 372 p.

Chernov Yu.I. 2002. Biota of the Arctic: taxonomic diversity. *Zoologicheskiy Zhurnal*, 81(12): 1411–1431 (in Russian).

Sheremetev S.N., Chebotareva K.E. 2025. Latitudinal gradient of taxonomic diversity of plants and animals. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 86(6): 418–440 (in Russian). DOI: 10.7868/S3034543X25060028

Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2018. Numerical Ecology with R. 2nd Edition. New York, Springer, 435 p.

Holt B.G., Lessard J.-P., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C.H., Graves G.R., Jønsson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldså J., Rahbek C. 2013. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science*, 339(6115): 74–78. DOI: 10.1126/science.1228282

Khlyap L.A., Koblik E.A., Bobrov V.V., Varshavskiy A.A. 2025. Species Richness and Regions of High Diversity of Terrestrial Vertebrates in Russia. *Biology Bulletin*, 52(4): 420. DOI: 10.1134/S1062359025701316

Sneath P.H., Sokal R.R. 1973. Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification. San Francisco, W.H. Freeman, 573 p.

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

Сажнев Алексей Сергеевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославская обл., Россия; старший научный сотрудник, Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка «Смольный», г. Саранск, Республика Мордовия, Россия

INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

Alexey S. Sazhnev, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok vill., Yaroslavl Region, Russia; Senior Researcher, Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park "Smolny", Saransk, Republic of Mordovia, Russia
ORCID: 0000-0002-0907-5194