Трансформация экосистем
Ecosystem Transformation

ISSN 2619-0931 Online
www.ecosysttrans.com

DOI: https://doi.org/10.23859/estr-240501
EDN: https://elibrary.ru/rtrdlt
УДК 574.21

Научная статья

Экологические группы жужелиц (Carabidae, Coleoptera) по биотопическому референдуму в лесолуговом ландшафте Удмуртии

А.Г. Борисовский

Удмуртский государственный университет, 426034, Россия, г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1

borisovscky.alexander@yandex.ru

Аннотация. По результатам сборов жужелиц, проведенных в 2022 г. в лесолуговом ландшафте Удмуртии, проведено исследование биотопических преференций жуков с помощью индекса индикаторной ценности (IndVal). Метод позволяет выявлять виды-индикаторы для разных уровней иерархии местообитаний и оценивать статистическую значимость результатов. Ранее этот метод при исследовании жужелиц на территории республики не применялся. Обнаружено, что для большего числа исследованных видов биотопическая приуроченность в целом совпадает с известными по литературе особенностями. При этом для ряда видов выявлена местная специфика биотопических преференций. В том числе 9 видов из 56 использованных в анализе проявили себя как индикаторы лесных опушек.

Ключевые слова: виды индикаторы, IndVal, местообитания

Финансирование. Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках государственного задания FEWS-2024-0011 «Биоразнообразие природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны».

Благодарности. Автор признателен Б.М. Катаеву (Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург) за подтверждение идентификации видов и в ряде случаев ее коррекцию. Автор выражает благодарность С.В. Дедюхину (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за помощь в определении видов и ценные замечания при создании рукописи статьи. Автор благодарен Т.В. Борисовской (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за помощь в описании местообитаний и проведении полевого этапа работ. Значительный вклад в работу внесли рекомендации по обработке материала, полученные от А.Н. Созонтова (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург). Автор благодарен двум анонимным рецензентам за комментарии и предложения, позволившие значительно улучшить рукопись.

ORCID:
А.Г. Борисовский, https://orcid.org/0009-0008-5032-3461

Для цитирования: Борисовский, А.Г., 2025. Экологические группы жужелиц (Carabidae, Coleoptera) по биотопическому преферендуму в лесолуговом ландшафте Удмуртии. *Трансформация экосистем* **8** (4), 65–92. https://doi.org/10.23859/estr-240501

Поступила в редакцию: 01.05.2024
Принята к печати: 10.10.2024
Опубликована онлайн: 15.11.2025

DOI: https://doi.org/10.23859/estr-240501
EDN: https://elibrary.ru/rtrdlt
UDC 574.21

Article

Ecological grouping of ground beetles (Carabidae, Coleoptera) by biotopic preferences in the forest-meadow landscape of Udmurtia

A.G. Borisovskiy

Udmurt State University, Universitetskaya St. 1, Izhevsk, 426034 Russia

borisovscky.alexander@yandex.ru

Abstract. Ground beetles collected in 2022 in the forest-meadow landscape of Udmurtia were studied in terms of biotopic preferences via using the indicator value index (IndVal). This method provides the identification of indicator species for different hierarchal levels of habitats and the assessment of statistical significance of the obtained results. In the republic, the method was applied in the ground beetle investigations for the first time. It was found that for most studied species, the biotopic preferences generally coincided with those reported in the literature. However, some species were distinguished by a local specificity of biotopic preferences. In particular, 9 analyzed species out of 56 turned out to be the indicators of forest edges.

Keywords: indicator species, IndVal, habitats

Funding. This study was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (State Task FEWS-2024-0011, "Biodiversity of Natural Ecosystems of the Trans-Volga-Ural Region: History of Its Formation, Current Dynamics, and Conservation.").

Acknowledgements. The author is grateful to B.M. Kataev (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg) for the confirmation and some correction of species identification, as well as S.V. Dedyukhin (Udmurt State University, Izhevsk) for his assistance in species identification and valuable comments during the preparation of the manuscript. The author thanks T.V. Borisovskaya (Udmurt State University, Izhevsk) for her participation in habitat descriptions and fieldworks, A.N. Sozontov (Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg) for his significant contribution to the study and two anonymous reviewers for their comments and suggestions, which greatly contributed to the manuscript improvement.

ORCID:
A.G. Borisovskiy, https://orcid.org/0009-0008-5032-3461

To cite this article: Borisovsky, A.G., 2025. Ecological grouping of ground beetles (Carabidae, Coleoptera) by biotopic preferences in the forest-meadow landscape of Udmurtia. *Ecosystem Transformation* **8** (4), 65–92. https://doi.org/10.23859/estr-240501

Received: 01.05.2024
Accepted: 10.10.2024
Published online: 15.11.2025

Введение

Жуки-жужелицы (Carabidae) хорошо изучены на территории Европейской части России, в том числе в Удмуртской Республике (Дедюхин, 2012). Особенности биотопических преференций жужелиц на территории республики затронуты исследованиями в двух работах (Дедюхин, 2008, 2023).

Решающее значение при распределении видов жужелиц по местообитаниям имеют микроклиматические факторы (Thiele, 1977). Оптимальные для вида микроклиматические условия в зависимости от зональности или особенностей ландшафта могут формироваться во внешне различных местообитаниях. Поэтому в разных частях ареала у многих видов жужелиц, особенно широко распространенных, спектр заселяемых местообитаний может изменяться. К примеру, *Pterostichus melanarius* в условиях северной тайги проявляет себя как вид открытых пространств, а на юге, в степной зоне – как обитатель лесных участков в поймах рек (Шарова и Филиппов, 2004). Ряд широко распространенных видов жужелиц, характерных для открытых местообитаний Западной Европы, в лесостепной зоне России населяют сухие леса (Thiele, 1977). В Центральной Европе и Фенноскандии некоторые виды жужелиц также проявляют склонность заселять различающиеся биотопы (Lindroth, 1992b). Это пространственное варьирование в заселении местообитаний животными в части случаев попадает под правило зональной смены стаций (Бей-Биенко, 1966; Чернов, 1975). Ландшафты в пределах одной природной зоны также могут сильно различаться по условиям среды (Исаченко, 1991), что должно отражаться на биотопической преференции у жужелиц.

Принципы отнесения видов к экологическим группам по биотопическому преферендуму описаны в работах К.В. Арнольди и др. (1972), А.Г. Воронина (1999), В.Г. Мордковича и И.И. Любечанского (2010), И.Х. Шаровой и Б.Ю. Филиппова (2004). Чаще всего разделение жужелиц на экологические группы по биотопическому преферендуму проводится по обобщенным данным для обширных территорий: Фенноскандии (Lindroth, 1992a), лесной зоны Среднего Урала (Воронин, 1999), Белорусского Поозерья (Солодовников, 2008), Нидерландов (Turin et al., 1991). Известны работы, в которых данные по нескольким регионам объединяются для метаанализа (Magura and Lövei, 2020). В некоторых публикациях данные по принадлежности жуков к экологическим группам перерабатываются применительно к территории исследований (Алексанов и Алексеев, 2019; Солодовников, 2008; Шарова и Филиппов, 2004; Bieringer et al., 2013; Niemelä et al., 2007). При этом обычно указывается, что информация из справочников подвергнута обработке в соответствии с мнением авторов.

Выявление биотопических преференций видов может рассматриваться как самостоятельная задача. Кроме того, при проведении экологических исследований нередко возникает необходимость учета биотопической приуроченности как исходного параметра для анализа. При этом обычно ставится задача отнести вид к одной из трех категорий: лесные виды, виды открытых пространств, эвритопные виды. В подобной ситуации отнесение видов к той или иной экологической группе по биотопической приуроченности напрямую влияет на результаты расчетов. В качестве наиболее характерных примеров таких работ можно привести исследования влияния на комплексы жужелиц градиента промышленного загрязнения (Бельская и Зиновьев, 2007), градиента урбанизации (Magura et al., 2004), градиента условий в системе «лес-опушка-луг» (Magura and Lövei, 2019, 2020).

В тех случаях, когда обобщающая для некоторой территории информация используется в исследованиях без поправки на местные условия, возможно возникновение дефекта «аргументации, построенной на основе замкнутой логики» (Шитиков и др., 2012). К примеру, если конкретный вид в регионе отнесен к «лесным» видам, но локально проявляет себя как полевой или опушечный, включение этого вида в категорию «лесной» при проведении местных исследований

приведет к противоречивым результатам. Поэтому уточнение местной специфики биотопической преференции вида может иметь принципиальное значение.

Картина распределения видов по биотопам может осложняться возможностью сезонных и межгодовых изменений биотопических предпочтений видов. Следовательно, решение задачи по отнесению вида к той или иной экологической группе в зависимости от цели исследования можно проводить в нескольких пространственных и временных масштабах. Чем крупнее масштаб, тем более обобщенные данные могут быть получены.

Цель настоящей работы – выявление биотопических преферендумов видов жужелиц на локальном уровне с помощью вычисления индекса индикаторной ценности.

Материалы и методы

Территория исследований

Сбор материала проведен в 2022 г. в Завьяловском районе Удмуртской Республики, расположенном в подтаежной природной зоне (Атлас Удмуртской Республики, 2020). Территория исследований расположена в окрестностях д. Непременная Лудзя и представляет собой участок 1.7×1.7 км хозяйственно освоенного ландшафта (N 56.70398° E 53.06748º), включающего в себя лесной массив, прилегающие к нему луга и поле многолетних трав. Участок расположен на северо-восточном склоне увала. Перепад высот на участке составляет 47 м, уклон местности – около 4°. Почвы на всей территории легкосуглинистые. Рекреационная нагрузка на лугах и в лесах минимальна. Всего было заложено 15 линий ловушек (Рис. 1) в местообитаниях пяти типов: леса (4 линии), опушки (4 линии), луга (3 линии), поля (2 линии), берега (2 линии). Лесные опушки в настоящем исследовании рассматриваются как отдельные местообитания, так как на них возможно проявление экотонного эффекта (Одум, 1975). Расстояние между линиями ловушек было не менее 100 м. Линии ловушек в лесу и на лугах были удалены на 100 м и более от границы между лесом и лугом во избежание краевого эффекта (Murcia, 1995). Кроме того, расстояние между линиями ловушек более 25 м рекомендуется для получения статистически независимых выборок (Digweed et al., 1995). Расстояние между линиями ловушек на берегах рек и ближайшими линиями в лесу или на опушках составило 10–20 м.

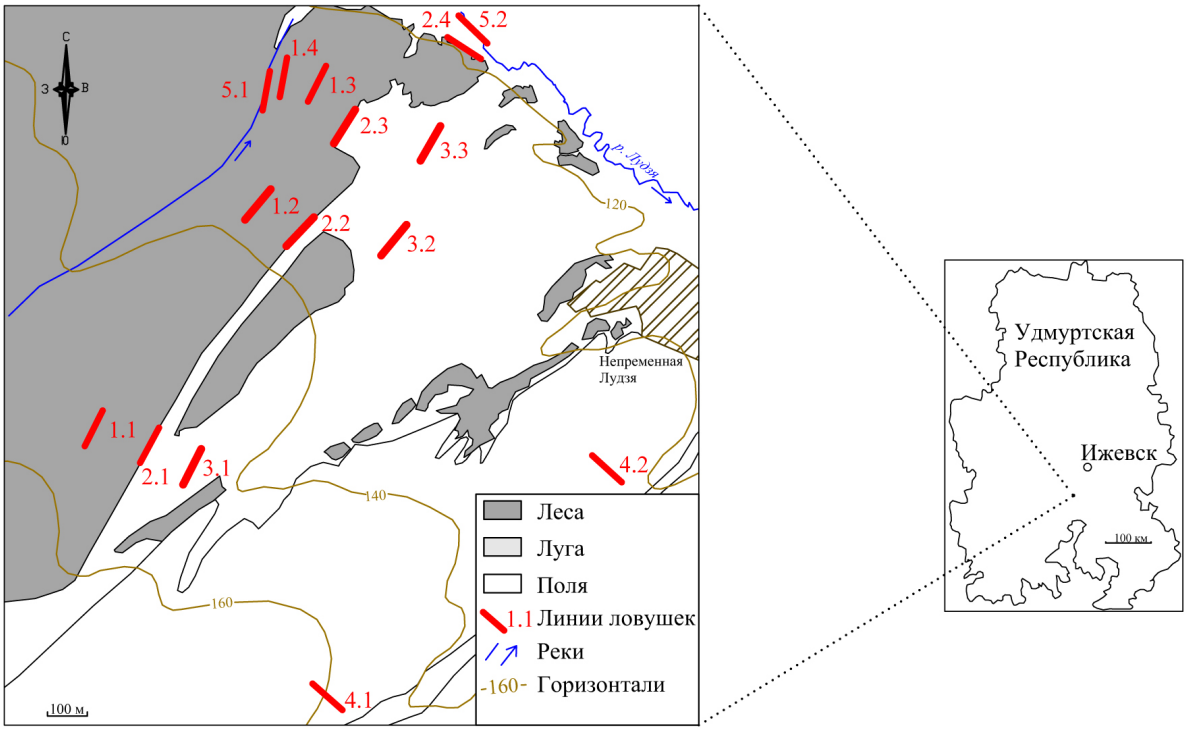

Рис. 1. Схема расположения линий ловушек.

Линии ловушек в лесу были заложены на участках приспевающего леса возрастом около 70 лет. Линия 1.1 расположена на плакорном участке в елово-липовом лесу; линия 1.2 – на склоновом участке в ельнике-кисличнике; линия 1.3 – в нижней части склона в ельнике-кисличнике; линия 1.4 – в ельнике-кисличнике в долине малой реки.

Лесная опушка в месте установки линии ловушек 2.1 была расположена на плакоре; в месте размещения линий 2.2 и 2.3 – на склоне; в месте размещения линии 2.4 – на речной террасе. Опушки граничат с лугами; на них сформированы сорно-рудеральные-разнотравные растительные сообщества.

Луга в местах установки линий 3.1–3.3 по происхождению относятся к зарастающим залежам. Их хозяйственное использование прекращено около 20 лет назад, сенокошение и выпас скота на лугах не производится. Здесь сформировались клубнично-бедренцовые и клубнично-разнотравные сообщества. В настоящее время луга зарастают сосной *Pinus sylvestris* L., большая часть деревьев имеет высоту 2–4 м.

Поле многолетних трав (линии 4.1, 4.2) более 10 лет назад было засеяно люцерной и с того времени не перепахивалось. На поле производится ежегодное сенокошение. Травостой представлен люцерно-злаковым сообществом.

Линии ловушек 5.1 (открытое пространство) и 5.2 (ельник приручьевый) были расположены на берегах малых рек на полосе влажного грунта вдоль уреза воды.

Сбор материала и анализ данных

На каждой линии было размещено 10 почвенных ловушек (Barber, 1931). Ловушки представляли собой одноразовые прозрачные пластиковые стаканчики объемом 320 мл и диаметром отверстия 75мм. Расстояние между ловушками было 10 м. В качестве фиксатора использовался 4% раствор формалина. Также добавлялось небольшое количество жидкого моющего средства без ароматизаторов для снятия поверхностного натяжения. Крышки для ловушек не использовались. Извлечение попавших в ловушки животных проводилось 1 раз в 7 дней.

Ловушки экспонировались с 1.05.2022 по 9.10.2022. Ловушки на берегах рек были установлены 7.05.2022, так как 1.05.2022 на берегах еще были остатки снежного покрова. В силу воздействия неконтролируемых факторов (деятельность диких животных, паводки, сенокошение) часть ловушек выпадала из работы. Поэтому количество отработанных ловушко-суток за сезон на разных линиях варьирует от 1368 до 1610 (см. Приложение). Для проверки влияния различий в выборочном усилии на результаты анализа был проведен проверочный расчет индекса индикаторной ценности (IndVal) с стандартизованными (экз. на 100 л.-с.) данными. Результаты проверочного расчета практически не отличались от результатов расчета по нестандартизованным данным, которые и использовались в настоящей работе. Всего отработано 23087 ловушко-суток. Данные по одной линии ловушек за сезон были объединены в одну выборку и приняты как экспериментальная единица (Козлов, 2015).

Все виды жужелиц были идентифицированы автором с использованием специальных определителей (Исаев, 2002; Крыжановский, 1965; Lindroth, 1974; Lompe, 2002). Научные названия таксонов приведены в соответствии с систематическими списками жужелиц Удмуртии (Дедюхин, 2012; Дедюхин и др., 2005;) и России (Макаров и др., 2020). Подтверждение корректности определения части видов (Amara, Harpalus) проведено Б.М. Катаевым (Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург), прочие виды проверены С.В. Дедюхиным (Удмуртский государственный университет, Ижевск). Виды *Pterostichus nigrita* (Paykull, 1790) и *P. raeticus* Heer, 1837 трудно различаются (Angus et al., 2000). Поэтому все данные по ним объединены под названием *P. nigrita* aggr. В Приложении приведен полный список выявленных видов жужелиц.

Выявление видов-индикаторов проведено по методу IndVal (Indicator Value Index), предложенному M. Dufrêne и P. Legendre (1997). Данный метод позволяет установить индикаторные виды и видовые комплексы, характеризующие группы местообитаний. Индекс IndVal может быть рассчитан для любой заданной типологии местообитаний или для любых уровней их иерархической классификации. В процессе расчета IndVal используется среднее число особей вида в каждой из выделенных групп местообитаний; это устраняет влияние количества участков в разных группах и различий в численности между участками, принадлежащими к одной группе.

С помощью IndVal можно выделять два типа видов-индикаторов. Асимметричные индикаторы (индекс менее 55%) предсказывают наличие видов только для отдельных местообитаний внутри группы, симметричные (индекс более 55%) – во всех.

На первом этапе применения метода IndVal необходимо получение классификации исследуемых единиц (выборок) с использованием любого походящего метода. В настоящей работе за выборку приняты данные по числу отловленных жужелиц разных видов из одного местообитания (одна линия ловушек), объединенные за весь сезон. Для классификации данных был применен алгоритм k-medoids (Kaufman and Rousseeuw, 1990). Выбор данного алгоритма обусловлен тем, что он не иерархический и дает пользователю задавать число кластеров. При этом он позволяет использовать меру расстояний Брея-Кёртиса, рекомендуемую для формирования матрицы дистанции при анализе экологических сообществ (Шитиков, 2019). В качестве критерия выбора «лучшего» уровня кластеризации для конкретного вида используется уровень, соответствующий наибольшему в иерархии местообитаний значению IndVal (Dufrêne and Legendre, 1997). Для оценки межгрупповых различий в классификации выборок, полученной с помощью k-medoids, был применен алгоритм ANOSIM в сочетании с попарным post-hoc тестом (Clarke, 1993). Статистическая значимость значений IndVal и результатов ANOSIM оценивалась с помощью процедуры рандомизации.

Всего в 15 линий ловушек за сезон исследований попало 19693 экземпляров жужелиц из 117 видов (см. Приложение). Чтобы уменьшить значение случайных особей в анализе, все численности, равные одной особи, были исключены, но только если эта особь представляла менее 1% от числа особей вида в экспериментальной единице. Также были исключены все виды, представленные менее чем 20 экземплярами в сумме во всех выборках (Dufrêne and Legendre, 1997). В результате количество видов, использованных в анализе, сократилось до 56, экземпляров– до 19256.

Для статистической обработки данных использовалась программа PAST 4.11 (Hammer et al., 2001).

Результаты

Результаты кластеризации выборок из 15 местообитаний методом k-medoids представлены на Рис. 2. На этапе выделения двух кластеров (k = 2) получено разделение местообитаний на две группы: первая включает открытые местообитания (луга и поля), вторая – все остальные. Прибрежные места обитания отделяются от лесов и опушек на стадии разбиения на три кластера (k = 3). На уровне выделения пяти (k = 5) групп местообитаний мы получили классификацию, совпадающую с априорной. Берега малых рек, облесенный и не облесенный, оказались разделены только на уровне выделения 6 кластеров (k = 6).

Тест ANOSIM для уровня разбиения всех выборок на 5 кластеров (Рис. 3) дает значимые различия ($p = 0.0001$) между группами местообитаний. Попарный post-hoc тест выявил статистически значимые различия между лесными местообитаниями и опушками ($p < 0.05$), лесными и луговы-

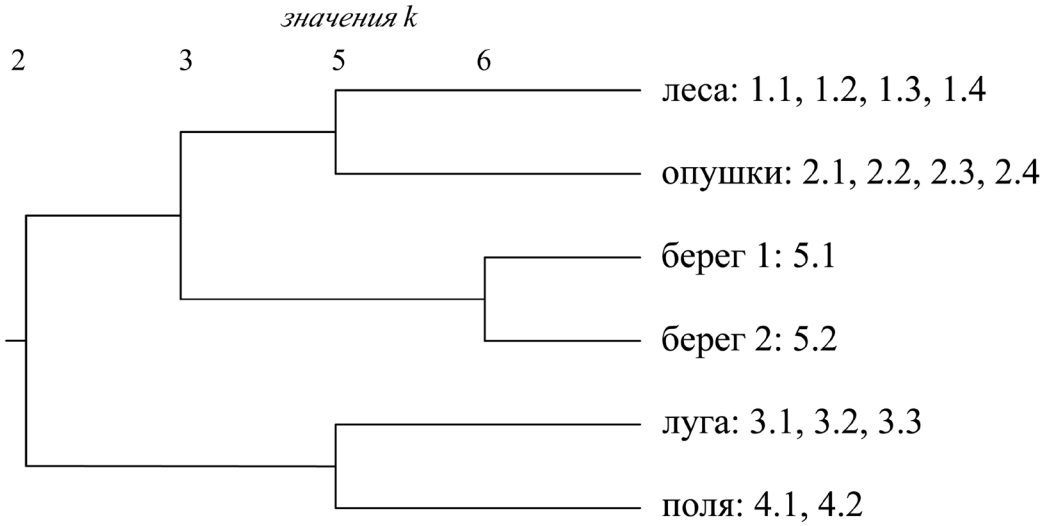

Рис. 2. Дендрограмма кластеризации местообитаний по методу k-medoids на основе матрицы сходства Брея-Кёртиса.

ми местообитаниями ($p < 0.05$), луговыми местообитаниями и опушками ($p < 0.05$). Различия по другим сочетаниям статистически не значимы.

Результаты расчета индекса индикаторной ценности приведены в Табл. 1. Кроме статистически значимых результатов, в таблицу включены незначимые результаты, превышающие величину 55%. Таким образом, из 56 видов, включенных в анализ, в Табл. 1 представлен 51 вид.

Процедура построения таблицы начинается с группы «все местообитания» (Dufrêne and Legendre, 1997). Поскольку метод вычисления IndVal подразумевает наличие не менее двух групп участков, для получения значений индекса индикаторной ценности для группы «все местообитания» была искусственно создана типология, наряду с указанной группой включающая группы «леса + опушки + берега» и «луга + поля». Далее в таблице приводятся результаты расчетов

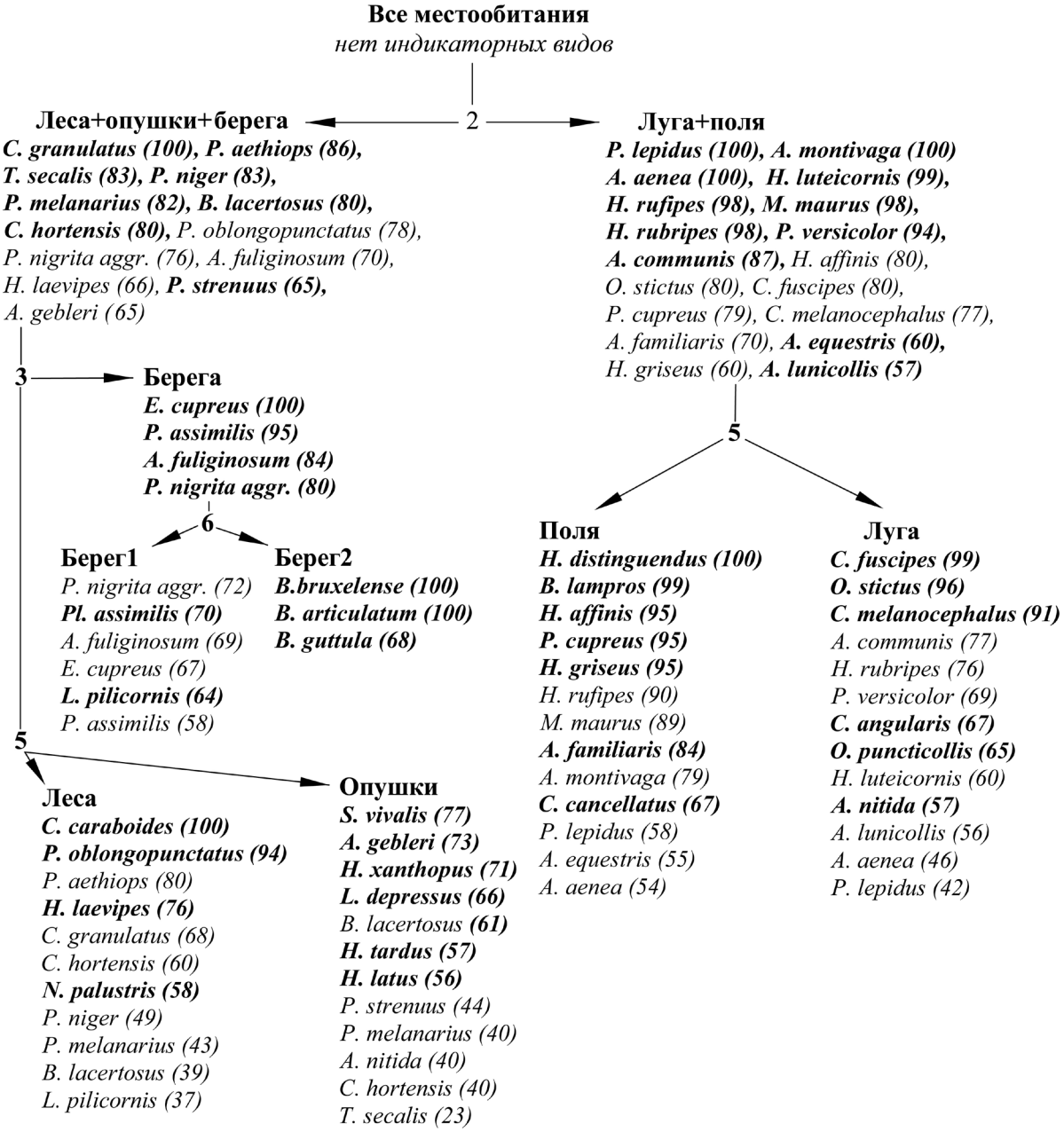

Рис. 3. Дендрограмма распределения индикаторных видов жужелиц по группам местообитаний. Группы местообитаний представлены в соответствии с кластеризацией местообитаний (см. Рис. 2). Максимальные значения IndVal для каждого вида показаны жирным шрифтом.

Табл. 1. Результаты расчета значений индекса индикаторной ценности для иерархии местообитаний. В столбцах для каждого вида числитель дроби обозначает количество отловленных экземпляров жужелиц, знаменатель – количество местообитаний в соответствующей группе, где вид был отловлен. Столбец IndVal показывает значение индекса индикаторной ценности для соответствующего уровня кластеризации. Уровни статистической значимости: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

Вид	IndVal	леса	опушки	берег 1	берег 2	луга	поля
Леса							
C. caraboides	100***	34/4					
P. oblongopunctatus	94***	907/4	36/3	6/1		8/1	
P. aethiops	80***	413/4	71/4	10/1		7/2	3/1
H. laevipes	76***	84/4	20/3				3/1
C. granulatus	68***	298/4	65/4	21/1	18/1		
C. hortensis	60**	94/4	63/4				
N. palustris	58**	39/3	7/2			3/1	
P. niger	49***	505/4	236/4	33/1	53/1	80/3	4/2
P. melanarius	43*	603/4	567/4	8/1	2/1	63/3	63/2
B. lacertosus	39*	29/4	45/4				
L. pilicornis	37*	25/3	2/1	12/1			
Опушки							
S. vivalis	77**		31/4			7/2	
A. gebleri	73*	22/4	140/4			13/2	6/1
H. xanthopus	71**	15/2	105/4			21/1	
L. depressus	66**		28/3				2/1
B. lacertosus	61**	29/4	45/4				
H. tardus	57*		33/3			5/2	2/1
H. latus	56**	33/3	205/4		2/1	81/3	7/1
P. strenuus	44*	49/3	86/3	21/1		5/2	
P. melanarius	40*	603/4	567/4	8/1	2/1	63/3	63/2
A. nitida	40*		50/4			53/3	2/1
C. hortensis	40*	94/4	63/4				
T. secalis	23*	65/4	197/4		3/1	7/2	4/1
Леса + опушки + берега							
C. granulatus	100***	298/4	65/4	21/1	18/1		
P. aethiops	86*	413/4	71/4	10/1		7/2	3/1
T. secalis	83*	65/4	197/4		3/1	7/2	4/1
P. niger	83***	505/4	236/4	33/1	53/1	80/3	4/2
P. melanarius	82*	603/4	567/4	8/1	2/1	63/3	63/2
B. lacertosus	80**	29/4	45/4				
C. hortensis	80**	94/4	63/4				

Вид	IndVal	леса	опушки	берег 1	берег 2	луга	поля
P. oblongopunctatus	78*	907/4	36/3	6/1		8/1	
P. nigrita aggr.	76	138/3	10/3	150/1	16/1	3/1	6/2
A. fuliginosum	70	7/3	3/3	14/1	3/1	1/1	1/1
H. laevipes	66*	84/4	20/3				3/1
P. strenuus	65*	49/3	86/3	21/1		5/2	
A. gebleri	65	22/4	140/4			13/2	6/1
Берег 1							
P. nigrita aggr.	72	138/3	10/3	150/1	16/1	3/1	6/2
Pl. assimilis	70	40/1		23/1			
A. fuliginosum	69	7/3	3/3	14/1	3/1	1/1	1/1
E. cupreus	67			14/1	7/1		
L. pilicornis	64	25/3	2/1	12/1			
P. assimilis	58	10/1	2/1	33/1	21/1		
Берега							
E. cupreus	100**			14/1	7/1		
P. assimilis	95**	10/1	2/1	33/1	21/1		
A. fuliginosum	84*	7/3	3/3	14/1	3/1	1/1	1/1
P. nigrita aggr.	80*	138/3	10/3	150/1	16/1	3/1	6/2
Берег 2							
B.bruxelense	100				127/1		
B. articulatum	100				29/1		
B. guttula	68*		9/2		16/1	5/2	7/1
Все местообитания *Нет индикаторных видов*							
Луга							
C. fuscipes	99**					545/3	2/1
O. stictus	96**					99/3	3/1
C. melanocephalus	91**		16/4			201/3	6/1
A. communis	77**	3/1	124/3			404/3	16/2
H. rubripes	76**		8/3			159/3	29/2
P. versicolor	69**	2/1	659/4		5/1	4549/3	1039/2
C. angularis	67*					29/2	
O. puncticollis	65*		2/1			64/2	
H. luteicornis	60*		13/4			448/3	190/2
A. nitida	57**		50/4			53/3	2/1
A. lunicollis	56*		3/1			29/2	2/1

Вид	IndVal	леса	опушки	берег 1	берег 2	луга	поля
A. aenea	46*					486/3	374/2
P. lepidus	42*					133/3	122/2
Луга + поля							
P. lepidus	100***					133/3	122/2
A. montivaga	100***	2/1	4/2			269/3	677/2
A. aenea	100***					486/3	374/2
H. luteicornis	99***		13/4			448/3	190/2
H. rufipes	98***		9/2		11/1	18/3	248/2
M. maurus	98***		27/3			113/3	748/2
H. rubripes	98*		8/3			159/3	29/2
P. versicolor	94***	2/1	659/4		5/1	4549/3	1039/2
A. communis	87*	3/1	124/3			404/3	16/2
H. affinis	80**					16/2	203/2
O. stictus	80**					99/3	3/1
C. fuscipes	80**					545/3	2/1
P. cupreus	79**		4/2			9/2	168,2
C. melanocephalus	77*		16/4			201/3	6/1
A. familiaris	70	2/1	21/3			6/2	79/2
A. equestris	60*					27/1	22/2
H. griseus	60*					2/1	26/2
A. lunicollis	57*		3/1			29/2	2/1
Поля							
H. distinguendus	100**						29/2
B. lampros	99**		2/1				81/2
H. affinis	95**					16/2	203/2
P. cupreus	95*		4/2			9/2	168/2
H. griseus	95**					2/1	26/2
H. rufipes	90*		9/2		11/1	18/3	248/2
M. maurus	89**		27/3			113/3	748/2
A. familiaris	84**	2/1	21/3			6/2	79/2
A. montivaga	79*	2/1	4/2			269/3	677/2
C. cancellatus	67*	2/1	16/3		7/1		33/2
P. lepidus	58*					133/3	122/2
A. equestris	55*					27/1	22/2
A. aenea	54*					486/3	374/2

значений индекса индикаторной ценности для иерархии групп местообитаний в соответствии с результатами кластеризации (см. Рис. 2).

Совмещение результатов кластеризации групп местообитаний (Рис. 2) и соответствующих им значений индекса индикаторной ценности для видов жужелиц (Табл. 1) представлено в виде дендрограммы на Рис. 3. Максимальные значения IndVal во всей типологии специально выделены. Уровень кластеризации, характеризующийся максимальным значением индекса индикаторной ценности, авторы метода предлагают оценивать как наиболее подходящий для данного вида (Dufrêne and Legendre, 1997). Исходя из этого критерия, виды, выделенные на рисунке жирным шрифтом, можно считать индицирующими для местообитаний на разных уровнях их иерархии. Большая часть этих видов относится к симметричным индикаторам, и значения индекса индикаторной ценности по ним статистически значимы.

Среди видов, индицирующих открытые местообитания (поля + луга) и имеющих высокое значение IndVal, можно выделить две четко отличающиеся группы. В одну из них входят виды жужелиц, строго приуроченные к лугам и полям, и лишь единично встречающиеся на опушках, в лесу и на берегах. Это *Poecilus lepidus*, *Amara aenea*, *Harpalus affinis*, *Ophonus stictus*, *Calathus fuscipes*, *Amara equestris*, *Harpalus griseus*. Во вторую группу входят виды, в общем характерные для открытых местообитаний (луга + поля), но при этом встречающиеся в меньшем числе на опушках и единично в лесах и на берегах. Это *Poecilus versicolor*, *P. cupreus*, *Calathus melanocephalus*, *Amara montivaga*, *A. lunicollis*, *A. communis*, *Harpalus luteicornis*, *H. rufipes*, *H. rubripes*, *Microlestes maurus*. Также выявляется характерная особенность видов открытых местообитаний – они практически (за редким исключением в виде единичных особей) не встречаются по берегам водотоков (Табл. 1, Приложение). Только два вида, *H. rufipes* и *P. versicolor*, отмечены в уловах на берегах.

При снижении уровня иерархии и разделении открытых биотопов на поля и луга (Табл. 1, Рис. 3) для некоторых видов наблюдается повышение значения индекса индикаторной ценности и (или) повышение его уровня статистической значимости. Так, к луговым видам можно отнести *C. fuscipes*, *O. stictus*, *C. melanocephalus*, *Cymindis angularis*, *Ophonus puncticollis*, *Amara nitida*. Перечисленные виды практически не отмечены в лесах (за редким исключением в виде единичных особей), а на опушках встречаются единично. Исключением является *A. nitida*, который в равной мере относится к опушечным и луговым видам. Только в полях отмечен *Harpalus distinguendus*, которого можно без оговорок отнести к полевым видам, так как в других биотопах он не был отмечен. К нему близки *Bembidion lampros* и *H. griseus*, отловленные единично в других местообитаниях. Такие виды, как *H. affinis*, *P. cupreus*, *Carabus cancellatus*, *Amara familiaris* хорошо индицируют полевые биотопы, но при этом достаточно часто обитают и в других стациях.

Группа местообитаний, включающая леса, опушки и берега в иерархии кластеров противостоит открытым местообитаниям и характеризуется в первую очередь относительно большей влажностью условий обитания. Наиболее характерный для этих условий вид – *Carabus granulatus*. Данный вид жужелиц отмечен во всех биотопах рассматриваемой группы и не был добыт на лугах и полях. Аналогично, максимальное значение IndVal во всей иерархии проявляется здесь у *Carabus hortensis*, *Trechus secalis*, *Pterostichus niger*, *P. melanarius*, *P. aethiops*, *Badister lacertosus*.

При отделении от предыдущей группы местообитаний (k = 5, см. Рис. 2) лесов и опушек выявлены следующие тенденции. Единственным встречающимся только в лесах видом жужелиц является *Cychrus caraboides*. Преимущественно как лесные виды проявляют себя (т.е. имеют максимальное в классификации значение IndVal) *Notiophilus palustris*, *Pterostichus oblongopunctatus* и *Harpalus laevipes.*

Виды, характерные только для опушечных местообитаний, не выявлены. Однако ряд видов жужелиц проявляет себя как специфичные для опушек: значение IndVal в группе местообитаний «опушки» для них максимально во всей типологии и статистически значимо (Рис. 3). Из них *Synuchus vivalis* и *Harpalus tardus* в основном отмечены на опушках и в относительно небольшом количестве добыты на прилегающих лугах и полях. Такие виды, как *Harpalus xanthopus* ssp. *winkleri* и *Harpalus latus*, кроме открытых биотопов многочисленны в лесу.

Околоводные биотопы в настоящей работе рассматриваются большей частью для выяснения разнообразия местообитаний, заселяемых характерными для лугов, полей и лесов видами. Однако специфичность прибрежных видов при этом вполне проявляется. Виды, индицирующие берега малых рек, по нашим данным можно разделить на две группы. В первую входят виды, населяющие только полосу влажного грунта по берегам водотоков и не встречающиеся в других местообитаниях. В наших сборах эти виды немногочисленны. К ним относятся *Elaphrus cupreus,*

встречающийся в обоих береговых местообитаниях, а также *Bembidion bruxelense* и *Bembidion articulatum*, отмеченные только на открытом берегу реки. К другой группе относятся виды, встречающиеся и в прочих типах исследованных местообитаний. Часть из них характерна только для относительно влажных местообитаний (*Patrobus assimilis*, *Loricera pilicornis*), другие встречаются повсеместно (*Pterostichus nigrita* aggr., *Agonum fuliginosum)* либо населяют только открытые местообитания (*Bembidion guttula*).

Полученные результаты показывают, что при разделении выборок на 2–6 кластеров наибольшего значения IndVal достигают 46 видов из 56 анализируемых (Табл. 1, Рис. 3).

Используемый метод выявления видов-индикаторов предполагает проведение разделения групп выборок до уровня, когда в группе остается по одной выборке, то есть в нашем случае можно получить 15 кластеров. При разделении местообитаний на 7 кластеров (на рисунках не отражено) проявляется самое высокое во всей иерархии значение IndVal у следующих видов, все из которых являются индикаторами опушек: *Bembidion gilvipes* (IndVal – 100; $p < 0.01$); *Amara convexsior* (IndVal – 77; $p < 0.01$); *Harpalus tardus* (IndVal – 76; $p < 0.05$); *Licinus depressus* ((IndVal – 80; $p < 0.05$); *Syntomus truncatellus* (IndVal – 69; $p < 0.05$). При разделении набора местообитаний на 8 кластеров проявляет себя *Notiophilus palustris* (IndVal – 50; $p < 0.05$; индикатор лесов); при разделении на 10 кластеров – *Amara aulica* (IndVal – 77; $p < 0.01$; индикатор опушек); при разделении на 11 кластеров – *Amara lunicollis* (IndVal – 85; $p < 0.01$; индикатор лугов) и *Cymindis angularis* (IndVal – 96; $p < 0.05$; индикатор лугов); при разделении на 12 кластеров – *Amara equestris* (IndVal – 71; $p < 0.05$; индикатор лугов). При разделении набора данных на 9, 13, 14 кластеров максимальные уровни индекса не достигаются.

Таким образом, при разделении местообитаний на 7 кластеров максимального значения IndVal во всей классификации достигают еще 5 видов, а оставшиеся 5 достигают данного уровня при разбиении выборок на 8, 10, 11 и 12 кластеров. При этом значения IndVal большей частью превышают пороговую величину (55), то есть виды на данных уровнях иерархии становятся симметричными индикаторами. Отметим, что *B. gilvipes*, *A. convexsior*, *H. tardus*, *L. depressus*, *S. truncatellus* проявляют себя как индикаторы опушек большей частью после того, как при разделении местообитаний на 7 кластеров опушки разделяются на 2 группы: «2.1 и 2.2» и «2.3 и 2.4». При этом *B. gilvipes* индицирует опушки в нижней части увала (линии 2.3 и 2.4), а оставшиеся виды наиболее характерны для опушек, расположенных выше (линии 2.1 и 2.2) по рельефу (Рис. 1, Приложение).

Обсуждение результатов

Полученные результаты по индикационным характеристикам жужелиц были сопоставлены с уже известными данными по Удмуртии (Дедюхин, 2008, 2023) и прилегающим к территории республики регионам (Воронин, 1999; Целищева и Алалыкина, 2005), а также с информацией по ряду других территорий (Алексанов и Алексеев, 2019; Белова, 2014; Ручин и др., 2015; Солодовников, 2008; Шарова и Филиппов, 2004; Lindroth, 1992a; Magura and Lövei, 2020). В большей части случаев выявленные нами особенности распределения видов по биотопам и их группам практически не отличаются от уже известных. То есть можно констатировать, что в основном каких-то специфических особенностей по биотопическому преферендуму на исследованной территории виды жужелиц не проявляют. Следовательно, их распределение по местообитаниям вполне прогнозируемо по уже опубликованным данным. Особенно указанная черта характерна для видов с относительно высокой степенью стенотопности. Так, *H. distinguendus*, *C. angularis*, *O. stictus* повсеместно в лесной зоне встречаются преимущественно в открытых местообитаниях, а *C. caraboides* является строго лесным видом.

В отношении более эвритопных видов возможно варьирование предпочтения местообитаний, которое, видимо, обусловлено разнообразными сочетаниями условий (температуры, влажности и т.д.) в различных ландшафтах и местообитаниях. Яркий пример – *Carabus cancellatus.* Данный вид описывается как лесолуговой для лесной зоны среднего Урала (Воронин, 1999), для Кировской области он указан как луговой и полевой (Целищева и Алалыкина, 2005), для Фенноскандии – как обитатель открытых местообитаний (Lindroth, 1992a), для северной тайги – как эврибионт (Шарова и Филиппов, 2004). На северо-востоке Европейской части России в тайге вид не встречается, а отмечен только в тундре (Колесникова и др., 2017). В западной части Русской равнины в подзоне смешанных лесов вид эвритопен (Алексанов и Алексеев, 2019; Солодовни-

ков, 2008). С.Ю. Грюнталь (2008) сообщил, что *C. cancellatus* в тайге и подзоне хвойно-широколиственных лесов обитает преимущественно на полях, в подзоне широколиственных лесов – в лесах. С.В. Дедюхин (2008, 2023) указывал на обитание вида в Удмуртии в разреженных лесах. По нашим неопубликованным данным, *C. cancellatus* в 80 км к югу от места проведения настоящего исследования был зафиксирован как многочисленный вид в сосняке сложном, а на прилегающих лугах-пустошах не был отмечен вовсе. По 30 опубликованным работам для разных регионов (Magura and Lövei, 2020) вид указан как генералист, т.е. эврибионт. По нашим результатам *Carabus cancellatus* проявляет себя большей частью как характерный для открытых биотопов, преимущественно полей (Табл. 1, Приложение), а в лесах он почти не встречается. Таким образом, в биотопической преференции вида проявляется местная специфика, при этом в целом укладывающаяся в известные тенденции.

Для некоторых других рассмотренных нами видов также можно проследить изменения в предпочтениях мест обитания. Так, *C. fuscipes* и *H. griseus*, по нашим данным, индицируют открытые местообитания и в лесу не отмечены. В других регионах они отмечались в лесах (Алексанов и Алексеев, 2019; Колесникова и др., 2017).

Одним из результатов нашего исследования стало выявление опушечных видов. В большинстве предшествующих работ опушки большей частью не выделялись как отдельные местообитания; соответственно, виды-опушечники специально не выявлялись. Даже в тех случаях, когда исследовались таксоцены жужелиц в градиенте лес–луг, не всегда ставилась задача по выявлению опушечных видов, и анализ проводился с использованием категорий «виды открытых местообитаний», «лесные виды» и «эвритопные или генералисты» (Воронин и Чумаков, 2015; Любечанский и Беспалов, 2011; Brigić et al., 2014; Koivula et al., 2004). По нашим данным, полученным с использованием подхода IndVal, виды, индицирующие опушки, объективно существуют. Так, если в нашей исходной таблице данных удалить группу местообитаний «опушки», то выделенные нами виды, характерные для опушек, больше себя не проявляют как индикаторы – величина индекса индикаторной ценности для них становится статистически не значима.

В ряде исследований сообщается о выделении видов жужелиц, индицирующих опушки (Magura and Tóthmérész, 1997; Magura et al., 2000, 2001; Yu et al., 2007). Для этих видов предпочтение опушек явно прослеживается по пространственной дифференциации численности уловов в почвенных ловушках. При этом на экотоне наблюдается не просто суммирование численностей видов из соседних местообитаний (лесов и открытых биотопов), а складывается их специфичный комплекс (Lacasella et al., 2015), что и подтверждают полученные нами данные. При этом часть видов жужелиц, индицирующих опушки в процитированных выше работах, отмечена и в наших уловах, но у нас они не проявляют себя как характерные для опушек. Можно заключить, что биотопическая приуроченность вида – это функция, зависящая от ряда факторов, и точное ее выявление на локальном уровне возможно только при проведении специальных исследований.

Таким образом, биотопическая приуроченность в отдельных случаях может проявляться как нестабильный параметр, видимо, зависящий от экологических предпочтений видов, с одной стороны, и градиентов условий, связанных с зональностью, секторностью и местными ландшафтными особенностями – с другой. Использование информации о связи видов с местообитаниями в локальных исследованиях по данным из других регионов или ландшафтов может привести к неточным результатам. Следовательно, при проведении экологических исследований целесообразно вести учет локальных биотопических предпочтений видов. Кроме того, полученные нами данные могут быть использованы при составлении региональной сводки по жужелицам.

Заключение

Проведено исследование биотопических преференций жуков-жужелиц в лесолуговом ландшафте Удмуртии с помощью вычисления индекса индикаторной ценности (IndVal). Всего исследовано 15 местообитаний пяти типов, отработано 23087 ловушко-суток, выявлено 117 видов жужелиц. Биотопическая приуроченность представителей семейства на исследованном участке в целом совпала с биотопическими преференциями видов, известными по литературным данным. То есть в сходных условиях заселяемые места обитания жужелиц в общем вполне прогнозируемы. В отдельных случаях выявились местные особенности в заселении биотопов, что было характерно большей частью для эвритопных видов. Строго опушечных жужелиц не было отмечено, однако 9 видов жужелиц из 56 показали себя как характерные преимущественно для опушек. Та-

ким образом, была выявлена местная специфика биотопических преференций жужелиц, которая может быть учтена в дальнейших исследованиях.

Список литературы

Алексанов, В.В., Алексеев, С.К., 2019. Кадастр жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) городского округа «Город Калуга». ООО Принт, Ижевск, Россия, 276 с.

Арнольди, К.В., Шарова, И.Х., Клюканова, Г.Н., Бутрина, Н.Н., 1972. Жужелицы (Carabidae, Coleoptera) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности. В: Наумов, С.П. (ред.), *Фауна и экология животных*. МГПИ, Москва, СССР, 215–230.

Атлас Удмуртской Республики, 2020. Рысин, И.И. (ред.). Феория, Москва; Удмуртия, Ижевск, Россия, 288 с.

Бей-Биенко, Г.Я., 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. *Журнал общей биологии* **57** (1), 5–21.

Бельская, Е.А., Зиновьев, Е.В., 2007. Структура комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно-нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области. *Сибирский экологический журнал* **4**, 533–543.

Белова, Ю.Н., 2014. Фауна и население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесных экосистем на территории Вологодской области. ВоГУ, Вологда, Россия, 124 с.

Воронин, А.Г., 1999. Фауна и комплексы жужелиц (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). Издательство Пермского университета, Пермь, Россия, 244 с.

Воронин, А.Г., Чумаков, Л.Н., 2015. Распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) различных экологических групп по лесолуговому экотону. *Экология* **6**, 470–472. https://doi.org/10.7868/S0367059715060232

Грюнталь, С.Ю., 2008. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесных биогеоценозов Восточно-Европейской (Русской) равнины. Галлея-Принт, Москва, Россия, 481 с.

Дедюхин, С.В., 2008. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) национального парка "Нечкинский". *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле* **2**, 109–124.

Дедюхин, С.В., 2012. Систематический список жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртской Республики. Интернет-ресурс. URL: https://www.zin.ru/animalia/Coleoptera/rus/udm_list.htm (дата обращения: 11.04.2024).

Дедюхин, С.В., 2023. Структура комплексов жужелиц (Carabidae, Coleoptera) водораздельных липняков на территории Удмуртии и ее изменение под антропогенным влиянием. *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле* **33** (3), 281–287. https://doi.org/10.35634/2412-9518-2023-33-3-281-288

Дедюхин, С.В., Никитский, Н.Б., Семенов, В.Б., 2005. Систематический список жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Удмуртии. *Евразиатский энтомологический журнал* **4** (4), 293–315.

Исаев, А.Ю., 2002. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья (часть 1 – Adephaga и Myxophaga). *Природа Ульяновской области* **10**, 1–80.

Исаченко, А.Г., 1991. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. Высшая школа, Москва, СССР, 365 с.

Козлов, М.В., 2015. Планирование экологических исследований: теория и практические рекомендации. КМК, Москва, Россия, 170 с.

Колесникова, А.А., Долгин, М.М., Конакова, Т.Н., 2017. Фауна европейского северо-востока России. Т. 8, ч. 4. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae). Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия, 340 с.

Крыжановский, О.Л., 1965. Сем. Carabidae – жужелицы. В: Бей-Биенко, Г.Я. (ред.), *Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2.* Наука, Москва, Ленинград, СССР, 29–77.

Любечанский, И.И., Беспалов, А.Н., 2011. Пространственная гетерогенность населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте леса и степи: локальный уровень рассмотрения. *Сибирский экологический журнал* **18** (4), 517–525. https://doi.org/10.1134/S1995425511040060

Макаров, К.В., Крыжановский, О.Л., Белоусов, И.А., Замотайлов, А.С., Кабак И.П. и др., 2020. Систематический список жужелиц (Carabidae) России. Интернет-ресурс. URL: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm. (дата обращения: 11.04.2024).

Мордкович, В.Г., Любечанский, И.И., 2010. Экологические группы жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae): сущность, принципы выделения, состав и востребованность. *Евразиатский энтомологический журнал* **9** (2), 195–202.

Одум, Ю., 1975. Основы экологии. Мир, Москва, СССР, 740 с.

Ручин, А.Б., Егоров, Л.В., Алексеев, С.К., 2015. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Мордовского заповедника. *Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича* **14**, 157–191.

Солодовников, И.А., 2008. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Белорусского Поозерья. С каталогом видов жужелиц Беларуси и сопредельных государств. ВГУ им. П.М. Машерова, Витебск, Беларусь, 325 с.

Целищева, Л.Г., Алалыкина, Н.М., 2005. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Кировской области и возможность использования данных в оценке экологического состояния ее территории. В: Естафьев, А.А. (ред.), *Закономерности зональной организации комплексов животного населения европейского Северо-Востока (Труды Коми НЦ УрО РАН. Т. 1, вып. 77).* Издательство Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия, 189–205.

Чернов, Ю.И., 1975. Природная зональность и животный мир суши. Мысль, Москва, СССР, 220 с.

Шарова, И.Х., Филиппов, Б.Ю., 2004. Экология жужелиц лесов в дельте Северной Двины. Поморский университет, Архангельск, Россия, 114 с.

Шитиков, В.К., 2019. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор). *Теоретическая и прикладная экология* **1**, 5–11.

Шитиков, В.К., Зинченко, Т.Д., Розенберг, Г.С., 2012. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Кассандра, Тольятти, Россия, 256 с.

Angus, R.B., Brown, R.E., Bryant, L.J., 2000. Chromosomes and identification of the sibling species *Pterostichus nigrita* (Paykull) and *P. rhaeticus* Heer. *Systematic Entomology* **25**, 325–337. https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2000.00108.x

Barber, H.S., 1931. Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* **46** (2), 259–266.

Bieringer, G., Zulka, K.P., Milasowszky, N., Sauberer, N., 2013. Edge effect of a pine plantation reduces dry grassland invertebrate species richness. *Biodiversity and Conservation* **22**, 2269–2283. https://doi.org/10.1007/s10531-013-0435-2

Brigić, A., Starčević, M., Hrašovec, B., Elek, Z., 2014. Old forest edges may promote the distribution of forest species in carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Croatian forests. *European Journal of Entomology* **111**, 715–725. https://doi.org/10.14411/eje.2014.090

Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**, 117–143. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x

Digweed, S.C., Currie, C.R., Carcamo, H.A., Spence, J.R., 1995. Digging out the digging-in effect of pitfall traps: influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia* **39**, 561–576.

Dufrêne, M., Legandre, P., 1997. Species assamblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67** (3), 345–366. https://doi.org/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), 9.

Kaufman, L., Rousseeuw, P.J., 1990. Partitioning around medoids (program PAM). Part 2. In: Gentle, J.E. (ed.), *Finding groups in data: An introduction to cluster analysis*. John Wiley, New York, USA, 68–125. https://doi.org/10.2307/2532178

Koivula, M., Hyyryläinen, V., Soininen, E., 2004. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland. *Journal of Insect Conservation* **8**, 297–309. https://doi.org/10.1007/s10841-004-0296-9

Lacasella, F., Gratton, C., De Felici, S., Isaia, M., Zapparoli, M., Marta, S., Sbordoni, V., 2015. Asymmetrical responses of forest and "beyond edge" arthropod communities across a forest-grassland ecotone. *Biodiversity and Conservation* **24**, 447–465. https://doi.org/10.1007/s10531-014-0825-0

Lindroth, C.H., 1974. Handbooks for the Identification of British Insects, Vol. IV, Part 2. Coleoptera. Carabidae. Royal entomological society of London, London, Great Britain, 148 p.

Lindroth, C.H., 1992a. Ground Beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographic Study: Part I. Specific knowledge regarding the species. Smithsonian Institution Libraries and The National Science Foundation, Washington, D.C., USA, 630 p.

Lindroth, C.H., 1992b. Ground Beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographic Study: Part III. General analysis with a discussion on biogeographic principles. Smithsonian Institution Libraries and The National Science Foundation, Washington, D.C., USA, 814 p.

Lompe, A., 2002. Die Käfer Europas, Ein Bestimmungswerk im Internet, Herausgegeben von Arved Lompe, Nienburg/Weser, Begründet im September 2002. Интернет-ресурс. URL: https://coleonet.de/coleo/texte/carabidae.htm (дата обращения: 10.04.2024).

Magura, T., Tóthmérész, B., Molnár, T., 2004. Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary. *Landscape Ecology* **19**, 747–759.

Magura, T., Lövei, G.L., 2019. Environmental filtering is the main assembly rule of ground beetles in the forest and its edge but not in the adjacent grassland. *Insect Science* **26**, 154–163.

Magura, T., Lövei, G.L., 2020. The type of forest edge governs the spatial distribution of different-sized ground beetles. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **66** (Suppl.), 69–96. https://doi.org/10.17109/AZH.66.Suppl.69.2020

Magura, T., Tóthmérész, B., 1997. Testing edge effect on carabid assemblages in an oak-hornbeam forest. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **43**, 303–312.

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 & Conservation* **10**, 287–300. https://doi.org/10.1023/A:1008967230493

Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**, 58–62. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6

Niemelä, J., Koivula, M., Kotze, J.D., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation.* **11**, 5–18. https://doi.org/10.1007/s10841-006-9014-0

Thiele, H.U., 1977. Carabid beetles in their environments, a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviore. Volume 10. Zoophysiology and ecology. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg, Germany; New York, USA, 369 p.

Turin, H., Alders, K., Den Boer, P.J., Van Essen, S., Heijerman, T.H., Laane W., Penterman E., 1991. Ecological characterization of carabid species (Coleoptera, Carabidae) in the Netherlands from thirty years of pitfall sampling. *Tijdschrift Voor Entomologie* **134**, 279–303.

Yu, X.D., Luo, T.H., Zhou, H.Z., Yang J., 2007. Distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) across a forest-grassland ecotone in Southwestern China. *Environmental Entomology* **36** (2), 348–355. https://doi.org/10.1603/0046-225x(2007)36[348:docbcc]2.0.co;2

References

Aleksanov, V.V., Alekseev, S.K., 2019. Kadastr zhukov zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) gorodskogo okruga «Gorod Kaluga» [Cadastre of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the urban district "City of Kaluga"]. LLC Print, Izhevsk, Russia, 276 p. (In Russian).

Angus, R.B., Brown, R.E., Bryant, L.J., 2000. Chromosomes and identification of the sibling species *Pterostichus nigrita* (Paykull) and *P. rhaeticus* Heer. *Systematic Entomology* **25**, 325–337. https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2000.00108.x

Arnol'di, K.V., Sharova, I.Kh., Klyukanova, G.N., Butrina, N.N., 1972. Zhuzhelitsy (Carabidae, Coleoptera) Streletskoy stepi pod Kurskom i ikh sezonnaya dinamika aktivnosti [Ground beetles (Carabidae, Coleoptera) of the Streletskaya steppe near Kursk and their seasonal activity dynamics]. In: Naumov, S.P. (ed.), *Fauna i ekologiya zhivotnykh [Fauna and ecology of animals].* Moscow State Pedagogical Institute Moscow, USSR, 215–230. (In Russian).

Atlas Udmurtskoy Respubliki [Atlas of the Udmurt Republic], 2020. Rysin, I.I. (ed.). Feoriya, Moscow: Udmurtia, Izhevsk, Russia, 288 p. (In Russian).

Barber, H.S., 1931. Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* **46** (2), 259–266.

Bieringer, G., Zulka, K.P., Milasowszky, N., Sauberer, N., 2013. Edge effect of a pine plantation reduces dry grassland invertebrate species richness. *Biodiversity and Conservation* **22**, 2269–2283. https://

doi.org/10.1007/s10531-013-0435-2

Belova, Yu.N., 2014. Fauna i naselenie zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) lesnykh ekosistem na territorii Vologodskoy oblasti [Fauna and population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of forest ecosystems in the Vologda region]. Vologda State University, Vologda, Russia, 124 p. (In Russian).

Bel'skaya, E.A., Zinoviev, E.V., 2007. Struktura kompleksov zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v prirodnykh i tekhnogenno-narushennykh lesnykh ekosistemakh na yugo-zapade Sverdlovskoy oblasti [Structure of the Complexes of Carabid Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Natural and Industry-Disturbed Forest Ecosystems in the South-West of the Sverdlovsk Region]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal [Contemporary Problems of Ecology]* **4**, 533–543. (In Russian).

Bey-Bienko, G.Ya., 1966. Smena mestoobitaniy nazemnymi organizmami kak biologicheskiy printsip [Habitat change by terrestrial organisms as a biological principle]. *Zhurnal obshchey biologii [Journal of General Biology]* **57** (1), 5–21. (In Russian).

Brigić, A., Starčević, M., Hrašovec, B., Elek, Z., 2014. Old forest edges may promote the distribution of forest species in carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Croatian forests. *European Journal of Entomology* **111**, 715–725. https://doi.org/10.14411/eje.2014.090

Chernov, Yu.I., 1975. Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyy mir sushi [Natural zonality and fauna of land]. Mysl', Moscow, USSR, 220 c. (In Russian).

Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**, 117–143. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x

Dedyukhin, S.V., 2008. Zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) natsional'nogo parka "Nechkinskiy" [Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of the National Nechkino Park]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle [Bulletin of Udmurt university. Series Biology. Earth Sciences]* **2**, 109–124. (In Russian).

Dedyukhin, S.V., 2012. Sistematicheskiy spisok zhestkokrylykh (Coleoptera) Udmurtskoy Respubliki [Systematic list of beetles (Coleoptera) of the Udmurt Republic.]. Web page. URL: https://www.zin.ru/animalia/Coleoptera/rus/udm_list.htm (accessed: 11.04.2024). (In Russian).

Dedyukhin, S.V., 2023. Struktura kompleksov zhuzhelits (Carabidae, Coleoptera) vodorazdel'nykh lipnyakov na territorii Udmurtii i ee izmenenie pod antropogennym vliyaniem [The structure of ground beetle complexes (Carabidae, Coleoptera) of watershed linden forests in the territory of Udmurtia and its change under anthropogenic influence]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle [Bulletin of Udmurt university. Series Biology. Earth Sciences]* **33** (3), 281–287. (In Russian). https://doi.org/10.35634/2412-9518-2023-33-3-281-288

Dedyukhin, S.V., Nikitskiy, N.B., Semenov, V.B., 2005. Sistematicheskiy spisok zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera) Udmurtii [Checklist of beetles (Insecta, Coleoptera) of Udmurti]. *Evraziatskiy entomologicheskiy zhurnal [Euroasian Entomological Journal]* **4** (4), 293–315. (In Russian).

Digweed, S.C., Currie, C.R., Carcamo, H.A., Spence, J.R., 1995. Digging out the digging-in effect of pitfall traps: influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia* **39**, 561–576.

Dufrêne, M., Legandre, P., 1997. Species assamblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67** (3), 345–366. https://doi.org/10.2307/2963459

Gryuntal', S.Yu., 2008. Organizatsiya soobshchestv zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) lesnykh

biogeotsenozov Vostochno-Evropeyskoy (Russkoy) ravniny [Organization of communities of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of forest biogeocenoses of the East European (Russian) Plain]. Galleya-Print, Moscow, Russia, 481 p. (In Russian).

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* **4** (1), 9.

Isachenko, A.G., 1991. Landshaftovedenie i fiziko-geograficheskoe rayonirovanie [Landscape science and physical-geographical zoning]. Vysshaya shkola, Moscow, USSR, 365 p. (In Russian).

Isaev, A.Yu., 2002. Opredelitel' zhestkokrylykh Srednego Povolzh'ya (chast' 1 – Adephaga i Myxophaga) [Key of Coleoptera of the Middle Volga Region (Part 1 – Adephaga and Myxophaga)]. *Priroda Ul'yanovskoy oblasti [Nature of the Ulyanovsk region]* **10**, 1–80. (In Russian).

Kaufman, L., Rousseeuw, P.J., 1990. Partitioning around medoids (program PAM). Part 2. In: Gentle, J.E. (ed.), *Finding groups in data: An introduction to cluster analysis*. John Wiley, New York, USA, 68–125. https://doi.org/10.2307/2532178

Koivula, M., Hyyryläinen, V., Soininen, E., 2004. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland. *Journal of Insect Conservation* **8**, 297–309. https://doi.org/10.1007/s10841-004-0296-9

Kolesnikova, A.A., Dolgin, M.M., Konakova, T.N., 2017. Fauna evropeyskogo severo-vostoka Rossii. T. 8, ch. 4. Zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) [Fauna of the European North-East of Russia. Vol. 8, part 4. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae)]. Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia, 340 p. (In Russian).

Kozlov, M.V., 2015. Planirovanie ekologicheskikh issledovaniy: teoriya i prakticheskie rekomendatsii [Planning of ecological research: theory and practical recommendations]. KMK, Moscow, Russia, 170 p. (In Russian).

Kryzhanovskiy, O.L., 1965. Sem. Carabidae – zhuzhelitsy [Family Carabidae – ground beetles]. In: Bey-Bienko, G.Ya. (ed.), *Opredelitel' nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR. T. 2 [Key of insects of the European part of the USSR. Vol. 2].* Nauka, Moscow, Leningrad, USSR, 29–77. (In Russian).

Lacasella, F., Gratton, C., De Felici, S., Isaia, M., Zapparoli, M., Marta, S., Sbordoni, V., 2015. Asymmetrical responses of forest and "beyond edge" arthropod communities across a forest-grassland ecotone. *Biodiversity and Conservation* **24**, 447–465. https://doi.org/10.1007/s10531-014-0825-0

Lindroth, C.H., 1974. Handbooks for the Identification of British Insects, Vol. IV, Part 2. Coleoptera. Carabidae. Royal entomological society of London, London, Great Britain, 148 p.

Lindroth, C.H., 1992a. Ground Beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographic Study: Part I. Specific knowledge regarding the species. Smithsonian Institution Libraries and The National Science Foundation, Washington, D.C., USA, 630 p.

Lindroth, C.H., 1992b. Ground Beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographic Study: Part III. General analysis with a discussion on biogeographic principles. Smithsonian Institution Libraries and The National Science Foundation, Washington, D.C., USA, 814 p.

Lompe, A., 2002. Die Käfer Europas, Ein Bestimmungswerk im Internet, Herausgegeben von Arved Lompe, Nienburg/Weser, Begründet im September 2002. *И*нтернет-ресурс. URL: https://coleonet.de/coleo/texte/carabidae.htm (дата обращения: 10.04.2024).

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. https://doi.org/10.1134/S1995425511040060

Magura, T., Tóthmérész, B., Molnár, T., 2004. Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary. *Landscape Ecology* **19**, 747–759.

Magura, T., Lövei, G.L., 2019. Environmental filtering is the main assembly rule of ground beetles in the forest and its edge but not in the adjacent grassland. *Insect Science* **26**, 154–163.

Magura, T., Lövei, G.L., 2020. The type of forest edge governs the spatial distribution of different-sized ground beetles. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **66** (Suppl.), 69–96. https://doi.org/10.17109/AZH.66.Suppl.69.2020

Magura, T., Tóthmérész, B., 1997. Testing edge effect on carabid assemblages in an oak-hornbeam forest. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **43**, 303–312.

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 & Conservation* **10**, 287–300. https://doi.org/10.1023/A:1008967230493

Makarov, K.V., Kryzhanovskiy, O.L., Belousov, I.A., Zamotaylov, A.S., Kabak I.P. et al., 2020. Sistematicheskiy spisok zhuzhelits (Carabidae) Rossii [Systematic list of ground beetles (Carabidae) of Russia]. Web page. URL: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm. (accessed: 11.04.2024). (In Russian).

Mordkovich, V.G., Lyubechanskiy, I.I., 2010. Ekologicheskie gruppy zhukov-zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae): sushchnost', printsipy vydeleniya, sostav i vostrebovannost' [Ecological groups of ground beetle species (Coleoptera, Carabidae): characteristics, principles of isolation, composition, and demand for environmental research]. *Evraziatskiy entomologicheskiy zhurnal [Euroasian Entomological Journal]* **9** (2), 195–202. (In Russian).

Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**, 58–62. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6

Niemelä, J., Koivula, M., Kotze, J.D., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation.* **11**, 5–18. https://doi.org/10.1007/s10841-006-9014-0

Odum, Yu., 1975. Osnovy ekologii [Fundamentals of Ecology]. Mir, Moscow, USSR, 740 p. (In Russian).

Ruchin, A.B., Egorov, L.V., Alekseev, S.K., 2015. Zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) Mordovskogo zapovednika [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Mordovian Nature Reserve]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha [Proceedings of the Mordovian State Nature Reserve named after P.G. Smidovich]* **14**, 157–191. (In Russian).

Solodovnikov, I.A., 2008. Zhuzhelitsy (Coleoptera, Sarabidae) Belorusskogo Poozer'ya. S katalogom vidov zhuzhelits Belarusi i sopredel'nykh gosudarstv [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Belarusian Poozerie. With a catalogue of ground beetle species of Belarus and adjacent countries]. Vitebsk State University named after P.M. Masherov, Vitebsk, Belarus, 325 p. (In Russian).

Sharova, I.Kh., Filippov, B.Yu., 2004. Ekologiya zhuzhelits lesov v del'te Severnoy Dviny [Ecology of ground beetles in forests of the Northern Dvina delta]. Pomor University, Arkhangelsk, Russia, 114 p. (In Russian).

Shitikov, V.K., 2019. Mnogomernyy statisticheskiy analiz ekologicheskikh soobshchestv (obzor) [Multivariate statistical analysis of ecological communities (review)]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]* **1**, 5–11. (In Russian).

Shitikov, V.K., Zinchenko, T.D., Rozenberg, G.S., 2012. Makroekologiya rechnykh soobshchestv: kontseptsii, metody, modeli [Macroecology of river communities: concepts, methods, models]. Kassandra, Tolyatti, Russia, 256 p. (In Russian).

Thiele, H.U., 1977. Carabid beetles in their environments, a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviore. Volume 10. Zoophysiology and ecology. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg, Germany; New York, USA, 369 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]. In: Estaf'ev, A.A. (ed.), *Zakonomernosti zonal'noy organizatsii kompleksov zhivotnogo naseleniya evropeyskogo Severo-Vostoka (Trudy Komi NTs UrO RAN. T. 1, vyp. 77)* [*Patterns of zonal organization of animal population complexes in the European North-East (Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Vol. 1, issue 77)*]. Publishing House of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia, 189–205. (In Russian).

Turin, H., Alders, K., Den Boer, P.J., Van Essen, S., Heijerman, T.H., Laane W., Penterman E., 1991. Ecological characterization of carabid species (Coleoptera, Carabidae) in the Netherlands from thirty years of pitfall sampling. *Tijdschrift Voor Entomologie* **134**, 279–303.

Voronin, A.G., 1999. Fauna i kompleksy 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 University Publishing House, Perm, Russia, 244 p. (In Russian).

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. https://doi.org/10.1134/S1067413615060235

Yu, X.D., Luo, T.H., Zhou, H.Z., Yang J., 2007. Distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) across a forest-grassland ecotone in Southwestern China. *Environmental Entomology* **36** (2), 348–355. https://doi.org/10.1603/0046-225x(2007)36[348:docbcc]2.0.co;2

ПРИЛОЖЕНИЕ. Список видов и количество отловленных экземпляров жужелиц в окрестностях д. Непременная Лудзя. Удмуртия, Завьяловский район, 2022 г.

Виды	Число отловленных экземпляров														
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	5.1	5.2
Cylindera germanica (Linnaeus, 1758)								1	1	2		1	4		
Cicindela campestris Linnaeus, 1758					1		10								
Leistus ferrugineus (Linnaeus, 1758)		1			3	1	2	1		1		1			
Leistus terminatus (Panzer, 1793)	1	4	2	1		2		4						1	
Notiophilus biguttatus (Fabricius, 1779)												4	2		
Notiophilus palustris (Duftschmid, 1812)	15	9	15	1		2	1	5		3		1	1		
Notiophilus germinyi Fauvel, 1863									1			4			
Calosoma auropunctatum (Herbst, 1784)												1			
Calosoma denticolle Gebler, 1833												2			
Calosoma investigator (Illiger, 1798)									1						
Calosoma inquisitor (Linnaeus, 1758)			1												
Carabus schoenherri Fischer von Waldheim, 1820	1	1	4	3		4	1								
Carabus glabratus Paykull, 1790	2			1	1	1		1							
Carabus hortensis Linnaeus, 1758	44	27	19	4	29	19	7	8			1	1	1	1	
Carabus cancellatus Illiger, 1798	2	1			2		6	8		1	1	30	3		7
Carabus granulatus Linnaeus, 1758	51	33	70	144	3	5	37	20		1	1		1	21	18
Carabus henningi Fischer von Waldheim, 1817	6				1										

Виды	Число отловленных экземпляров														
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	5.1	5.2
Carabus nitens Linnaeus, 1758												1			
Cychrus caraboides (Linnaeus, 1758)	6	8	7	13											
Elaphrus riparius (Linnaeus, 1758)															9
Elaphrus cupreus Duftschmid, 1812														14	7
Loricera pilicornis (Fabricius, 1775)	1	5	2	18			2							12	1
Dyschiriodes nitidus (Dejean, 1825)															2
Broscus cephalotes (Linnaeus, 1758)												7			
Blemus discus (Fabricius, 1792)															2
Trechus secalis (Paykull, 1790)	23	10	18	14	6	9	2	180	4	1	3	4			3
Bembidion lampros (Herbst, 1784)					1		2		1			79	2		
Bembidion doris (Panzer, 1796)															1
Bembidion biguttatum (Fabricius, 1779)								1							
Bembidion bruxelense Wesmael, 1835														1	127
Bembidion gilvipes Sturm, 1825							1	16		1		1			
Bembidion mannerheimii C.R. Sahlberg, 1827								20							
Bembidion articulatum (Panzer, 1796)														1	29
Bembidion guttula (Fabricius, 1792)						2		7	1	2	3	7			16
Bembidion quadrimaculatum (Linnaeus, 1761)												1			

Виды	Число отловленных экземпляров														
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	5.1	5.2
Bembidion varium (Olivier, 1795)															1
Bembidion dentellum (Thunberg, 1787)														1	
Patrobus assimilis Chaudoir, 1844				10				2						33	21
Stomis pumicatus (Panzer, 1796)	1	1					2	4							
Poecilus versicolor (Sturm, 1824)		2		1	152	211	225	71	2488	976	1085	824	215		5
Poecilus cupreus (Linnaeus, 1758)							2	2	1	3	6	162	6		
Poecilus lepidus (Leske, 1785)									122	9	2	105	17		
Poecilus punctulatus (Schaller, 1783)												3			
Pterostichus strenuus (Panzer, 1796)	25	16	8	1	23	29	1	34	3	2		1		3	1
Pterostichus vernalis (Panzer, 1796)						2					3				2
Pterostichus minor (Gyllenhal, 1827)														15	
Pterostichus nigrita aggr.**	2	1	2	134	2	3	5	1	3		1	2	4	150	16
Pterostichus oblongopunctatus (Fabricius, 1787)	330	261	151	165	27	6	3	1	1	8				6	
Pterostichus aethiops (Panzer, 1796)	212	39	36	126	29	2	37	3	5	1	2		3	10	
Pterostichus macer (Marsham, 1802)												2			
Pterostichus melanarius (Illiger, 1798)	208	85	177	133	177	36	274	80	6	9	48	53	10	8	2
Pterostichus uralensis ssp. krasnobaevi O. Berlov et Tilly, 1998				1	5										
Pterostichus niger (Schaller, 1783)	132	114	113	146	32	56	117	31	23	29	28	2	2	33	53

Виды	Число отловленных экземпляров														
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	5.1	5.2
Calathus melanocephalus (Linnaeus, 1758)					5	5	3	3	170	26	5	6			
Calathus micropterus (Duftschmid, 1812)			1												
Calathus fuscipes Goeze, 1777						1	1		407	85	53	1	2		
Dolichus halensis (Schaller, 1783)												2			
Agonum gracilipes (Duftschmid, 1812)	3				3	2	5		1						
Agonum sexpunctatum (Linnaeus, 1758)								1							7
Agonum viduum (Panzer, 1796)														1	10
Agonum fuliginosum (Panzer, 1809)	1	1		5	1	1		1	1				1	14	3
Platynus assimilis (Paykull, 1790)	40													23	
Oxypselaphus obscurus (Herbst, 1784)															6
Anchomenus dorsalis (Pontoppidan, 1763)							1		2	1					
Synuchus vivalis (Illiger, 1798)	1				5	11	3	12	5	1	2	1			
Amara plebeja (Gyllenhal, 1810)															1
Amara familiaris (Duftschmid, 1812)	2				7	10	4		4		2	71	8		
Amara lunicollis Schioedte, 1837						3				21	8	2			
Amara montivaga Sturm, 1825			2		1	1	2	2	205	5	59	445	232		
Amara eurynota (Panzer, 1796)	1														
Amara nitida Sturm, 1825		1			13	21	9	7	23	6	24	2			1

Виды	Число отловленных экземпляров														
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	5.1	5.2
Amara similata (Gyllenhal, 1810)	1						1								
Amara aenea (DeGeer, 1774)		1			1				400	38	48	187	187		
Amara tibialis (Paykull, 1798)	2				3	3			2	1		3	1		
Amara communis (Panzer, 1797)				3	1	18	23	83	260	65	79	11	5		1
Amara equestris (Duftschmid, 1812)									27			19	3		
Amara consularis (Duftschmid, 1812)							1					2	2		
Amara bifrons (Gyllenhal, 1810)												1	2		
Amara municipalis (Duftschmid, 1812)	1				2		1				2				1
Amara convexsior Stephens, 1828					16	2			8	1	1		1		
Anisodactylus binotatus (Fabricius, 1787)															8
Amara gebleri Dejean, 1831	2	3	14	3	3	12	7	118	5		8	1	6		
Bradycellus caucasicus (Chaudoir, 1846)						1		1							
Stenolophus mixtus (Herbst, 1784)															8
Dicheirotrichus rufithorax (C.R. Sahlberg, 1827)															1
Acupalpus flavicollis (Sturm, 1825)															13
Harpalus laevipes Zetterstedt, 1828	21	12	38	13	8	10	2						3		
Harpalus rubripes (Duftschmid, 1812)					2	2	4		73	46	40	16	13		
Harpalus zabroides Dejean, 1829													1		

Виды	Число отловленных экземпляров														
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	5.1	5.2
Harpalus latus (Linnaeus, 1758)	24	2	7	1	34	21	73	77	9	31	41	7			2
Harpalus signaticornis (Duftschmid, 1812)									1				1		
Harpalus tardus (Panzer, 1796)					21	8	4		3	2		2			
Harpalus luteicornis (Duftschmid, 1812)					3	3	3	4	300	90	58	91	99		
Harpalus xanthopus ssp. *winkleri* Schauberger, 1923		2	13		67	21	13	4	21						
Harpalus affinis (Schrank, 1781)										11	5	94	109		1
Harpalus distinguendus (Duftschmid, 1812)												13	16		
Harpalus rufipes (DeGeer, 1774)						3	6	1	5	8	5	229	19		11
Harpalus calceatus (Duftschmid, 1812)												5			
Harpalus griseus (Panzer, 1796)										1	2	23	3		
Ophonus azureus (Fabricius, 1775)													1		
Ophonus rufibarbis (Fabricius, 1792)					1			17							
Ophonus stictus Stephens, 1828		1							81	16	2	3	1		
Ophonus puncticollis (Paykull, 1798)					2			1	61	3			1		
Panagaeus cruxmajor (Linnaeus, 1758)	2					1		2			2		1		3
Panagaeus bipustulatus Fabricius, 1775						1				2	1				
Chlaenius nitidulus (Schrank, 1781)															9
Licinus depressus (Paykull, 1790)	1	1			16	8		4		1	1		2		

Виды	Число отловленных экземпляров														
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	5.1	5.2
Badister lacertosus Sturm, 1815	14	5	8	2	15	14	3	13			1		1		
Badister bullatus (Schrank, 1798)					1	12		1	5	2					
Badister sodalis (Duftschmid, 1812)	1	1			1								1	7	
Lebia cruxminor (Linnaeus, 1758)					1	1	1		1	1	1	1	2		
Lebia chlorocephala (Hoffmann, 1803)					1	1							1		
Paradromius linearis (Olivier, 1795)												1			
Microlestes maurus (Sturm, 1827)					6	6	15	1	90	18	5	423	325		1
Syntomus truncatellus (Linnaeus, 1761)					4	18	1		6			4	2		
Cymindis angularis Gyllenhal, 1810									27	2					
Всего экземпляров	1179	648	708	943	738	611	923	854	4864	1533	1639	2965	1323	355	410
Всего ловушко-суток	1582	1596	1566	1533	1589	1610	1610	1568	1596	1546	1603	1519	1417	1421	1368
Всего видов	34	29	22	24	46	47	44	43	44	42	38	54	46	20	38