

Влияние экологических факторов на структуру населения жуужелиц лугов города и пригорода Архангельска

Impact of environmental factors on the population structure of ground beetles in city and suburban meadows of Arkhangelsk, Russia

Д.В. Вихрева*, Н.А. Зубрий*, **, Б.Ю. Филиппов*, **, О.Д. Ковалёв*
D.V. Vikhрева*, N.A. Zubrii*, **, B.Yu. Filippov*, **, O.D. Kovalev*

* Северный (Арктический) федеральный университет, Набережная Северной Двины 17, Архангельск 163002 Россия. E-mails: dvihreva@gmail.com, 9052930111@mail.ru, b.filippov@narfu.ru, guksmersh@gmail.com.

* Northern (Arctic) Federal University, Nab. Severnoi Dviny 17, Arkhangelsk 163002 Russia.

** Российский музей центров биоразнообразия Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаверова РАН, Набережная Северной Двины 23, Архангельск 163000 Россия. E-mail: 9052930111@mail.ru.

** N.Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Nab. Severnoi Dviny 23, Arkhangelsk 163000 Russia.

Ключевые слова: жуужелицы, северная тайга, луга, экологические факторы, структура населения.

Key words: Carabidae, northern taiga, meadows, environmental factors, community structure.

Резюме. В статье обсуждается влияние экологических факторов на структуру населения жуужелиц лугов разного хозяйственного значения города Архангельска и посёлка Лапоминка. В период с мая по сентябрь 2016 года на 6 экспериментальных участках было собрано 56 видов жуужелиц. Установлено, что (1) структура фауны и альфа-разнообразия жуужелиц луговых участков города и посёлка не имеет значимых отличий; (2) значимые отличия бета-разнообразия жуужелиц и комплекса доминантных видов на лугах города и посёлка формируются за счёт разницы значений температуры почвенной подстилки и уровня освещённости; (3) за счёт увеличения уровня освещённости и температуры почвенной подстилки на лугах после сенокоса меняется комплекс доминантных видов жуужелиц.

Abstract. The main aim of the research was to define the environmental factors affecting the spatial structure of ground beetles (model taxa) in different meadow types in Arkhangelsk city and Lapominka settlement. The studies, conducted from May to September 2016 on six meadow sites, sampled 56 carabids species which showed that (1) there are no significant differences in the structure of Carabidae faunas and communities α -diversity, (2) differences in β -diversity of these communities are determined by soil litter temperature and illumination levels, and (3) due to haymaking, soil litter temperature and illumination levels are increased and dominant ground beetle species complex is changed.

Введение

Для экосистем Севера последствия антропогенной нагрузки и изменения вслед за «потеплением климата» проявляются в первую очередь [Chapin, Körner, 1994; Weider, Nobaek, 2000; Forbes et al., 2001].

Понимание механизмов, преимущественно формирующих природные сообщества высоких широт, необходимо при моделировании сценариев изменения их структуры в меняющихся условиях среды. Распространение большинства видов в пределах северной тайги в первую очередь происходит через интразональные типы сообществ, такие как луга [Kucherov, 2003; Filippov, Zezin, 2004]. В тайге луговые сообщества имеют как естественное, так и антропогенное происхождение. Оба варианта используются в хозяйственной деятельности человека, в качестве мест рекреации, сельскохозяйственных и сенокосных угодий. В этом случае луговые местообитания — наиболее удобные модельные объекты для изучения вариантов трансформации сообществ живых организмов при различных вариантах изменения условий среды. Для того, чтобы иметь представление об адаптационных возможностях разных таксонов, расширяющих свой ареал в северном направлении, необходимо определить факторы, лимитирующие их широтное распространение.

Поиску факторов, определяющих структуру населения разных таксонов беспозвоночных животных, уделено внимание в большинстве современных синэкологических исследований [Sroka, Finch, 2006; Maug et al, 2007; Fox et al., 2014; Vespalya, 2015]. В качестве модельной группы для нашего исследования выбрано семейство жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) — один из преобладающих таксонов жесткокрылых в составе почвенной биоты Арктики [Chernov et al., 2000, 2001]. В настоящее время довольно подробно изучены фауна и население жуужелиц

лиц европейского Севера, в том числе Архангельской области [Filiprov, Zezin, 2004, 2005; Sharova, Filiprov, 2004; Mokhnatkin et al., 2010]. Проведены исследования по адаптивным возможностям разных видов семейства к высоким широтам, через трансформацию их жизненного цикла [Filiprov, 2008]. Имеется ряд публикаций по изучению термopреферендумов и связанных с температурой эколого-физиологических адаптаций разных видов жуужелиц при их продвижении на Север [Saska, Honek, 2003; Balashov et al., 2011a,b; Lopatina et al., 2011, 2012; Saska et al., 2014].

Несмотря на большой объём проведённых исследований, отсутствуют данные об экологических факторах, влияющих на население жуужелиц в условиях северной тайги Архангельской области, в том числе в составе луговых местообитаний. Поэтому основной целью данной работы мы определили выявление экологических факторов, влияющих на структуру населения и состав доминантных видов жуужелиц лугов разного хозяйственного значения.

Материалы и методы

Методика постановки полевого эксперимента и сбора материалов. Для реализации основной цели работы нами были проведены полевые исследования в течение тёплого периода (с 25 мая по 4 сентября) 2016 года на шести модельных луговых участках в пределах двух локальных фаун [Penev, 1996] в черте города Архангельска и его пригорода. Три

участка, которые были выбраны в окрестностях посёлка Лапоминка, относятся к естественно зарастающим сельскохозяйственным угодьям, которые не возделываются более 20 лет. Участки, выбранные в черте города Архангельск, используются в качестве газонов и мест рекреации. Расположение участков приведено на карте (рис. 1).

Сборы жуужелиц проводили при помощи почвенных ловушек [Heydemann, 1956]. В качестве ловушек использовали пластиковые стаканы с диаметром отверстия 87 мм. Для фиксации материала использовали 4 %-й формалин. На каждый из шести участков было установлено по 20 ловушек в две линии на расстоянии 10 м между соседними линиями и ловушками. Выемку материала и замену фиксатора осуществляли каждые 10–14 дней. За период проведения полевых работ собрано 3742 экземпляра имаго жуужелиц и отработано 9830 ловушко-суток (табл. 1). Видовую принадлежность жуужелиц определяли по О.Л. Крыжановскому [Kryzhanovsky, 1965] и К. Линдроту [Lindroth, 1985, 1986]. Латинские названия жуужелиц и их порядок принимаются по списку жуужелиц России и прилегающих территорий, а также каталогу жуужелиц Палеарктики [Makarov et al., 2016; Catalogue..., 2017].

Методики оценки экологических условий местообитаний жуужелиц. Для оценки значений экологических факторов на исследуемых участках мы применили методы фитоиндикации и инструментальные методы измерения температуры почвенной подстилки. Для этого на каждом изученном участке нами были проведены геоботанические описания методом закладки экспериментальной площадки размером 10 м² и с учётом обилия-покрытия каждого вида растения в её пределах по шкале Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1932; Ipatov, Mirin, 2008]. Всего на шести изученных участках было обнаружено 44 вида сосудистых растений и мхов. При обработке геоботанических описаний использовали экологические шкалы Д.Н. Цыганова [Tsiganov, 1983] и метод средневзвешенной середины интервала [Zubkova et al., 2008]. Кроме того, на каждом участке в подстилку на глубину 5 см было установлено по 2 автономных датчика температуры (ТР-1, производитель ООО «НПО «Инженерные технологии» г. Екатеринбург), которые проводили одновременные измерения каждые два часа весь период исследования. При обработке данных температуры для каждого участка были получены четыре показателя: средняя температура (T_M), средняя минимальная температура (T_{min}), средняя максимальная температура (T_{max}), среднесуточная амплитуда (T_{ampl}). Таким образом, для каждого участка мы рассчитывали 10 экологических шкал по составу растительности и 4 показателя температуры почвенной подстилки за период полевых работ (табл. 2).

На основе данных температуры и значений экологических шкал мы определяли величину сходства экспериментальных участков с точки зрения одно-

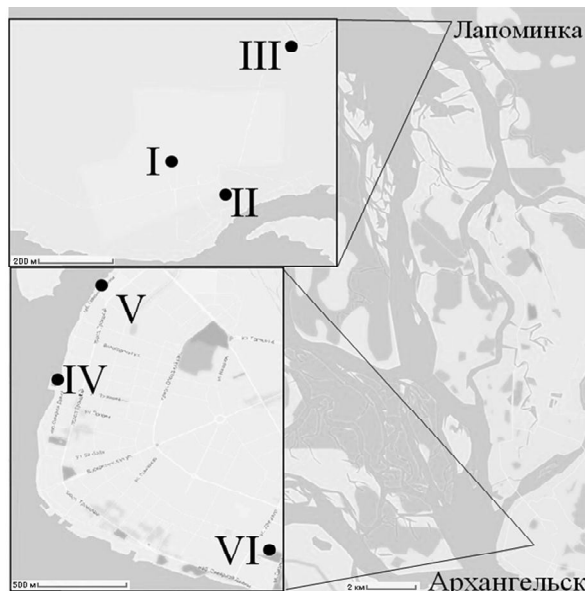


Рис. 1. Районы и участки исследования: чёрными рамками отмечены районы проведения работ в городе Архангельске и посёлке Лапоминка, точками указаны участки исследования.

Fig. 1. Locality map in Arkhangelskaya oblast, Arkhangelsk City and Lapominka territories studied are framed. Explanation see Table 1.

Таблица 1. Характеристика участков и материала исследования
Table 1. Characteristics of localities studied in Arkhangelskaya oblast

№ участка	Название участка	Географические координаты	Кол-во ловушко-суток	Кол-во экз. (N)
I	Залежь злаково-разнотравная (бобово-злаково-разнотравная растительность)	64°47' с.ш., 40°27' в.д.	2130	312
II	Залежь злаково-разнотравная (бобово-злаково-разнотравная растительность)	64°47' с.ш., 40°27' в.д.	1943	418
III	Залежь злаково-разнотравная (злаково-разнотравная растительность)	64°47' с.ш., 40°28' в.д.	2040	328
IV	Газон (злаково-разнотравная растительность)	64°33' с.ш., 40°30' в.д.	1320	884
V	Газон (злаково-бобово-разнотравная растительность)	64°33' с.ш., 40°31' в.д.	1521	1002
VI	Газон (бобово-разнотравно-злаковая растительность)	64°31' с.ш., 40°33' в.д.	876	798

родности экологических факторов. Для этого использовали метод ординации — анализ главных компонент (PCA). Расчёт проводили в программе PAST версии 3.06 [Hammer, 2015]. Предварительно сходство участков по видовому составу растительности оценивали при помощи индекса Жаккара с последующим построением дендрограммы методом среднего присоединения в программе BioDiversityPro [McAleece et al., 1997]. Экологические факторы, оказывающие влияние на формирование комплексов доминантных видов жуужелиц, определяли при помощи канонического анализа (CCA) в программе CaNOCO версии 4.5 [Ter Braak, Smilauer, 2002]. Для поиска связи уловистости массовых видов жуужелиц с экологическими факторами среды использовали множественные парные корреляции по Спирману. Поправку уровня достигнутой значимости осуществляли по методу Бенджамини-Хохберга [Benjamini, 1995].

Методы анализа фауны и населения жуужелиц. Зоогеографический анализ пойманных видов жуужелиц проведён на основе данных о географическом распространении жуужелиц в трудах О.Л. Крыжановского и К. Линдрота [Kryzhanovsky, 1965; Lindroth, 1985, 1986]. Установление спектра жизненных форм жуужелиц, собранных на экспериментальных участках, производили на основе классификации, разработанной И.Х. Шаровой [Sharova, 1981].

Бета-разнообразие жуужелиц на каждом из участков характеризовали индексами видового богатства и разнообразия, значениями уловистости и числом видов. Были рассчитаны: индекс Маргалефа, индекс Шеннона и выравненность, а также индекс Бергера-Паркера [Magurran, 2004]. Численность жуужелиц для каждого участка рассчитывали в единицах динамической плотности, или подекадной уловистости — числе экземпляров на 10 ловушек за сутки (экз./10 лов.-сут.). При сравнении числа видов между исследуемыми

Таблица 2. Бальные значения экологических шкал и температуры почвенной подстилки лугов г. Архангельск и пос. Лапоминка

Table 2. Environmental scales and litter temperatures in the localities studied for Arkhangelsk and Lapominka

Участок	TM	KN	OM	CR	HD	TR	NT	RC	LC	FH	T_M	T_min	T_max	T_ampl
I	7,80	8,64	7,23	7,02	11,93	7,97	6,40	6,88	3,35	6,02	14,04	12,87	15,38	2,51
II	7,88	7,81	7,56	7,15	12,10	8,09	7,32	6,41	3,37	6,54	15,21	13,65	16,75	3,10
III	6,96	7,46	6,83	6,04	10,21	7,08	5,94	5,63	2,92	5,60	12,42	12,00	14,04	2,04
IV	7,55	8,22	7,41	7,07	11,52	7,51	6,43	6,37	3,31	5,62	17,13	15,76	19,08	3,32
V	8,19	8,80	6,86	7,57	12,08	8,41	6,80	7,08	3,06	5,90	16,97	15,39	18,77	3,38
VI	7,78	8,6	7,42	6,89	12,31	8,45	6,28	7,32	3,03	5,74	16,33	15,14	17,51	2,38

Примечание. Аббревиатуры факторов приведены в таблице 4.
Note. Factor abbreviations see Table 4.

участками предварительно проводили процедуру разрежения, чтобы уравновесить выборки по объёму собранного материала [Magurran, 2004; Hammer, 2015]. Сравнение рассчитанных показателей альфа-разнообразия жужелиц между луговыми участками посёлка Лапоминка и города Архангельск проводили при помощи теста Манна-Уитни [Hammer, 2015]. Все расчёты по альфа-разнообразию проводили в программе PAST версии 3.06 [Hammer, 2015].

Бета-разнообразии жужелиц оценивали посредством сравнения населения жужелиц по уловистости собранных видов. Для этого использовали критерий Брея Кёртиса с последующим построением дендрограммы методом простого присоединения в программе BioDiversityPro [McAleece et al., 1997]. Оценку вклада видов в различие между отдельными кластерами проводили с помощью анализа SIMPER [Clarke, 1993].

Результаты

Всего на изученных участках было собрано 56 видов жужелиц, относящихся к 24 родам. Наибольшее число видов включают в себя роды *Pterostichus* (9 видов), *Amara* (9 видов) и *Bembidion* (8 видов). На газонах города Архангельска обнаружено 43 вида жужелиц, для луговых участков посёлка Лапоминка установлено обитание 38 видов жужелиц.

Зоогеографический анализ показал сходную структуру фауны жужелиц по набору ареалогических групп в составе обеих локальных фаун города и посёлка. На луговых участках дельты Двины преобладают палеарктические виды жужелиц (81,4 % в городе и 81,5 % — у посёлка). Голарктические и европейско-сибирские виды жужелиц составляют близкие доли как на лугах города Архангельска (по 9,3 %), так и посёлка Лапоминка (по 7,8 %). Только на лугах посёлка установлено обитание вида жужелиц из европейской ареалогической группы — *Philorhizus sigma* (P. Rossi, 1790).

Спектры жизненных форм жужелиц лугов города Архангельска и посёлка Лапоминка во многом сходны. В составе жизненных форм жужелиц по типу питания на луговых участках города и посёлка преобладают зоофаги (74,4 % и 65,8 % соответственно). Видымиксофитофаги составляют около трети фауны на лугах города (25,6 %) и посёлка (34,2 %). В спектре жизненных форм жужелиц по предпочтению яруса обитания в составе обеих локальных фаун обнаружено по 9 групп. На обоих типах лугов наибольшую долю составляют виды жужелиц, связанные с подстилкой: стратобионты подстилочные, поверхностно-подстилочные и подстильно-почвенные (58,1 % — в городе и 57,9 % — в посёлке). Также большая доля видов жужелиц на лугах города и посёлка относится к геохортобионтам (18,6 % и 15,8 %). На лугах посёлка Лапоминка большую долю составляют виды стратобионты-скважники (15,8 %). На остальные группы приходится от 2 % до 4 % состава локальных фаун жужелиц. Представитель группы стратобионтов подстильно-подкорных (*P. sigma*) найден только на лугах посёлка Лапоминка. Эпигеобионты бегающие обнаружены только на лугах города (*Elaphrus angusticollis* R.F. Sahlberg, 1844, *E. cupreus* Duftschmid, 1812, *E. riparius* (Linnaeus, 1758) и *Blethisa multipunctata* (Linnaeus, 1758)).

По альфа-разнообразию жужелиц экспериментальные участки города и посёлка схожи (табл. 3). При этом совокупная уловистость видов в четыре раза выше на городских участках по сравнению с посёлком.

Видовое богатство и разнообразие жужелиц между участками близки. Исключение составляют значения индекса Маргалефа, которые варьируют в пределах от 2,21 до 5,38. Причём максимальные показатели этого индекса отмечаются как на отдельных городских лугах, так и в посёлке.

Уровень сходства бета-разнообразия населения жужелиц луговых участков города Архангельска и

Таблица 3. Результаты сравнительного анализа показателей альфа-разнообразия населения жужелиц лугов г. Архангельска и п. Лапоминка

Table 3. Summary of Mann-Whitney U-tests for diversity indexes and catchability of carabid specimens for Arkhangelsk and Lapominka meadows

Локальная фауна (кол-во участков)	Кол-во видов (S)	Индекс Шеннона, H'	Выравненность, E	Индекс Маргалефа, D_{Mg}	Индекс Бергера-Паркера, D_{B-P}	Уловистость (экз./10 лов.сут.)
Архангельск (3)	16,8 (13,7; 23,4) ¹	1,88 (1,8; 2,3)	0,37 (0,31; 0,38)	2,89 (2,21; 4,14)	0,36 (0,22; 0,37)	6,70 (6,69; 7,90)
Лапоминка (3)	22,0 (14,6; 24,7)	1,93 (1,8; 2,1)	0,36 (0,31; 0,37)	3,66 (2,49; 4,16)	0,33 (0,26; 0,34)	1,61 (1,60; 1,90)
Результаты теста Манна-Уитни	$U = 4,00, p = 0,83$	$U = 4,00, p = 0,51$	$U = 3,00, p = 0,82$	$U = 4,00, p = 0,83$	$U = 4,00, p = 0,83$	$U = 0,001, p = 0,04$

Примечание. Результаты представлены в виде Me (q_1 ; q_3), где Me — медиана, q_1 — 25 % процентиль; q_3 — 75 % процентиль.

Note. Results are Me (q_1 ; q_3), Me — median, q_1 — 25 % prcntil; q_3 — 75 % prcntil.

посёлка Лапоминка низкий и не превышает 20 % (рис. 2). На дендрограмме участки объединились в два кластера согласно приуроченности к локальной фауне города или посёлка. На основе анализа SIMPER нами установлено, что 80 % разницы между населением лугов города и посёлка формируется за счёт уловистости десяти видов жужелиц, из которых наибольший вклад вносят: *Amara communis* (Panzer, 1797) (25,8 %), *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) (12,3 %), *A. nitida* Sturm, 1825 (11,9 %), *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775) (6,6 %) и *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758) (3,7 %).

Комплекс доминантных видов жужелиц на газонах города отличается от лугов посёлка Лапоминка. Нами установлено, что на городских газонах доминирует *A. communis*, на долю которого приходится порядка 30 % от совокупной уловистости всех собранных видов. В число субдоминантов на изученных городских участках вошли виды *A. nitida* (15,9 %), *Pt. melanarius* (14,6 %) и *L. pilicornis* (7,6 %). На лугах окрестностей посёлка Лапоминка доминирует вид *C. melanocephalus*, доля от совокупной уловистости которого также составила 30 %. В числе видов-субдоминантов на луговых участках посёлка отмечены *A. communis* (18,1 %) и *Pt. strenuus* (Panzer, 1797) (11,4 %).

Разный комплекс доминантных видов на лугах города и посёлка может быть следствием разных экологических условий на экспериментальных участках. Так, сравнительный анализ видового состава растительности участков исследования по индексу Жаккара показал отсутствие различий между городскими и поселковыми лугами. На дендрограмме изученные участки сгруппировались в два кластера с низким уровнем сходства между ними (30 %), в состав каждого кластера вошли участки из обеих локальных фаун (рис. 3).

Все рассчитанные показатели экологических шкал и температуры почвенной подстилки влияют на группировку изученных участков (табл. 3). Первая и вторая оси анализа главных компонент описали 77 % распределения участков согласно тестируемым факторам (рис. 4).

Высокие значения согласованности с первой компонентой установлены для десяти из четырнадцати факторов (табл. 4). Положительная корреляция с данными факторами установлена для луговых участков в черте города и одним участком из посёлка Лапоминка. Со второй компонентой высокий уровень согласованности установлен с экологическими шкалами: богатство почв азотом, уровень освещённости-затенения, переменности увлажнения почв (табл. 4). При этом положительная корреляция с данными шкалами установлена для двух луговых участков посёлка Лапоминка.

К группирующим факторам луговых участков в черте города относятся показатели температуры почвенной подстилки, кислотность почв и континентальность климата. На графике газоны занимают близкое положение относительно друг друга (рис. 4).

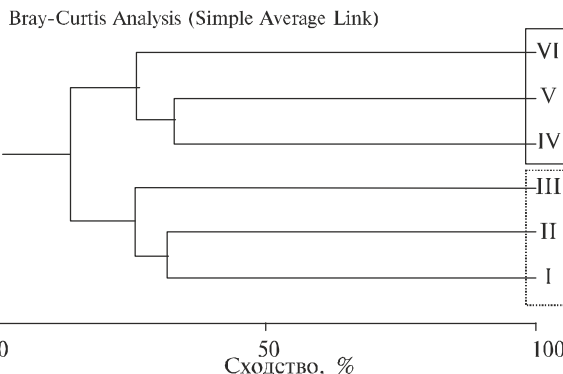
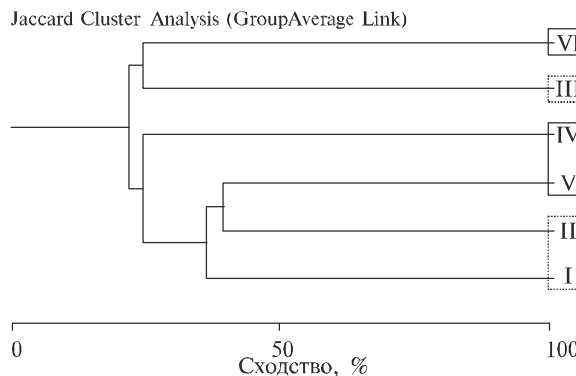


Рис. 2. Дендрограмма кластерного анализа сходства населения жужелиц (по критерию Брея-Кёртиса) луговых участков (сплошная рамка — участки г. Архангельска, пунктирная рамка — участки п. Лапоминка). Название участков см. таблица 1.

Fig. 2. Similarity dendrogram of the sites based on carabids specimens catchability (grouped by Bray-Curtis coefficient): dotted line - meadow sites in Lapominka settlement; solid line - meadow sites in Arkhangelsk city. Study sites see Table 1.



3

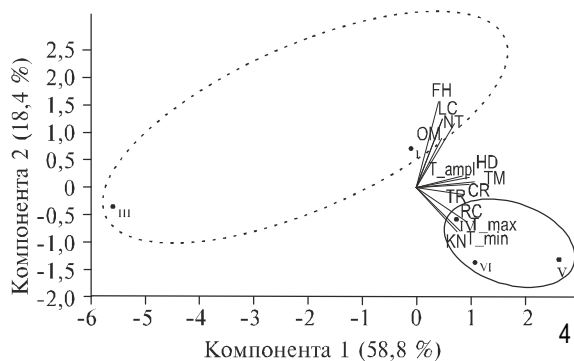


Рис. 3–4. Результаты анализа сходства луговых участков г. Архангельск (сплошная рамка) и п. Лапоминка (пунктирная рамка): 3 — по видовому составу растений; 4 — по значению экологических шкал и факторов на основе анализа главных компонент (название участков см. таблица 1; аббревиатура факторов см. таблица 4).

Fig. 3–4. Similarities of studied sites in Arkhangelsk city (solid line) and Lapominka settlement (dotted line) by: 3 — plants species; 4 — values of environmental factors from principal component analysis (sites see Table 1, factors see Table 4).

Таблица 4. Результаты анализа главных компонент
Table 4. Summary of principal component analysis

Код шкалы/фактора	Шкала/фактор	Ось 1	Ось 2
TM	Термоклиматическая шкала	0,94	0,05
KN	Шкала континентальности климата	0,74	-0,45
OM	Омброклиматическая шкала аридности-гумидности	0,46	0,49
CR	Криоклиматическая шкала	0,96	0,03
HD	Шкала увлажнения почв	0,93	0,09
TR	Шкала солевого режима почв	0,84	-0,08
NT	Шкала богатства почв азотом	0,68	0,63
RC	Шкала кислотности почв	0,80	-0,31
LC	Шкала освещённости-затенения	0,47	0,67
FH	Шкала переменности увлажнения почв	0,41	0,85
T_M	Средняя температура почвенной подстилки	0,86	-0,33
T_min	Средняя минимальная температура почвенной подстилки	0,78	-0,45
T_max	Средняя максимальная температура почвенной подстилки	0,82	-0,33
T_ampl	Средняя амплитуда температуры почвенной подстилки	0,76	0,09

Луговые участки посёлка Лапоминка, в отличие от городских газонов, не имеют близких значений тестируемых факторов и на графике не демонстрируют близкого положения друг к другу (рис. 4).

Согласно сравнительному анализу значимые отличия между луговыми участками города и пригорода установлены лишь для трёх показателей температуры почвенной подстилки: средней температуры ($t = -4,7$, $p = 0,04$, $n = 6$), средней максимальной ($t = -5,8$, $p = 0,03$, $n = 6$) и средней минимальной ($t = -6,01$, $p = 0,03$, $n = 6$) за период исследования.

Чтобы выяснить, какие факторы обуславливают распределение пяти доминантных видов жужелиц (более 80 % совокупной уловистости), был проведён канонический анализ [Ter Braak, Šmilauer, 2002]. Анализ описал 98,6 % распределения выбранных видов и 100,0 % связей данных видов и факторов среды. Значение собственного вектора первой оси (горизонтальной) составило 0,192, для второй оси (вертикальная) это значение составило 0,160, на третью и четвёртую ось приходится 0,011 и 0,002 дисперсии соответственно. Значимость собственных векторов канонического анализа установлена тестом Монте-Карло (Monte Carlo: 499 permutations, $F = 1,081$, $p = 0,012$ — первая ось и $F = 17,053$, $p = 0,002$ — все оси). Первые две канонические оси описали 95,1 % распределения выбранных видов жужелиц, все канонические оси описали 98,6 % распределения. Значения

достигнутой корреляции уловистости видов жужелиц и факторов составило 0,99 и с первой, и со второй каноническими осями.

Результаты канонического анализа показали, что из 14 тестируемых факторов, всего 4 фактора значительно влияют на распределение видов и формирование комплексов жужелиц луговых местообитаний города Архангельска и посёлка Лапоминка: средняя, средняя максимальная и средняя минимальная температуры почвенной подстилки и уровень освещённости. Наибольшие значения согласованности первой оси установлены с фактором уровень освещённости. Со второй осью высокие значения согласованности установлены с тремя показателями температуры почвенной подстилки.

Демонстрация положения видов жужелиц и участков относительно тех же экологических факторов приведена на рисунке 5. Крайнее положение вдоль первой оси демонстрируют виды *C. melanocephalus* и *L. pilicornis*. Вид *C. melanocephalus* предпочитает более затённые участки (полуткрытые пространства) с высоким травостоем. Поэтому наибольшая уловистость данного вида зарегистрирована на лугах в окрестностях посёлка Лапоминка, так как скашивание травостоя здесь либо не ведётся, либо осуществляется разово. Наибольшая уловистость вида *L. pilicornis* отмечена на участках с регулярным сенокосением, таких как городские газоны.

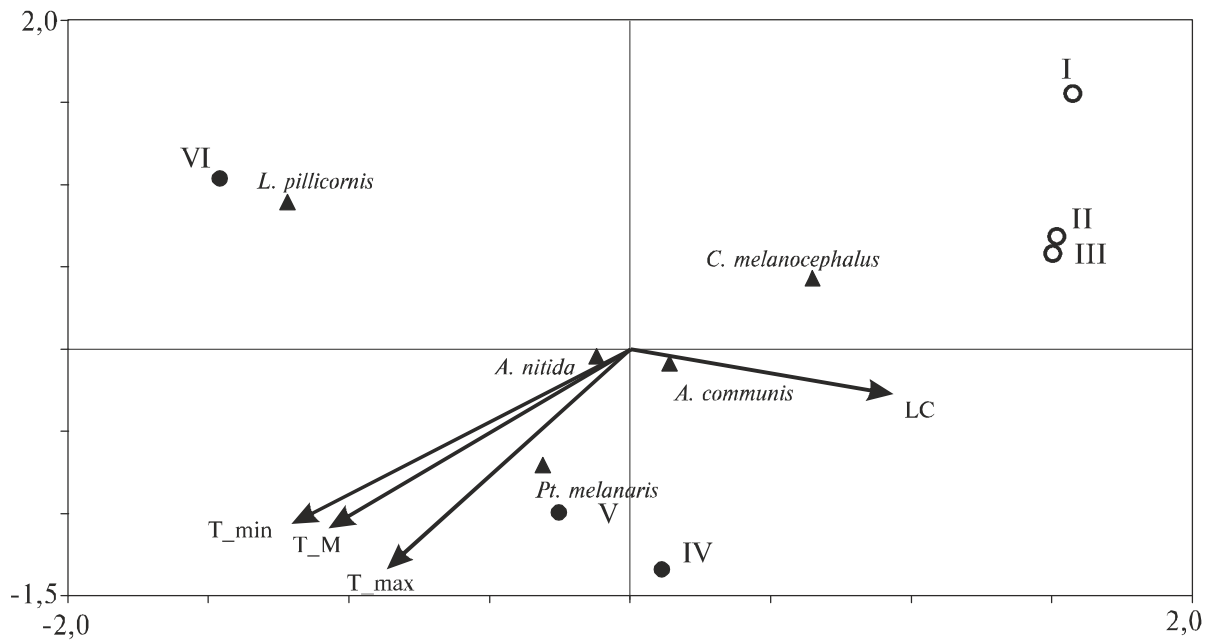


Рис. 5. График канонического анализа (CCA) распределения массовых видов жуужелиц (треугольники) луговых участков г. Архангельска (чёрные точки) и п. Лапоминка (белые точки). Название участков приведены в табл. 1, аббревиатура факторов — в табл. 4.

Fig. 5. Canonical correspondence analysis (CCA) tri-plot of carabids, environmental variables and study sites variables for meadow sites in Arkhangelsk city (black points) and Lapominka settlement (white points). Triangles represent catchability of specimens of carabids; abundances decrease with increasing distance from each point in unimodal fashion [Ter Braak & Smilauer, 2002]; (sites see Table 1, factors see Table 4).

Крайнее положение вдоль первой оси демонстрируют виды *Pt. melanarius* и *L. pilicornis*. Оба вида встречаются в составе населения как городских, так и пригородных луговых сообществ. Наибольшую уловистость вид *Pt. melanarius* демонстрирует на городских газонах. Для почвенной подстилки газонов установлено, что средняя температура за период исследования была на 3° C выше, чем на лугах посёлка Лапоминка. Для вида *L. pilicornis* не уста-

новлена приуроченность к участкам с определённым температурным режимом. Вид был обнаружен на луговых участках как с самой низкой температурой почвенной подстилки за период исследования (злаково-разнотравная залежь), так и на участках с её самыми высокими значениями (городские газоны).

Последующий корреляционный анализ продемонстрировал значимые связи уловистости трёх доминантных видов жуужелиц с пятью факторами

Таблица 5. Результаты корреляционного анализа Спирмена по связи уловистости массовых видов жуужелиц со значениями экологических шкал и факторов среды луговых участков г. Архангельск и п. Лапоминка (число участков n = 6)

Table 5. Summary of Spearman's correlation analysis for carabid species and environment factors of Arkhangelsk and Lapominka meadows (sites number n = 6)

Вид \ Фактор	T_M	T_min	T_max	LC	RC
<i>A. communis</i>	r = 0,88, p = 0,03 ³	r = 0,93 p = 0,025	r = 0,92 p = 0,045	—	—
<i>C. melanocephalus</i>	—	—	—	r = 0,83 p = 0,03	—
<i>L. pilicornis</i>	—	—	—	—	r = 0,94 p = 0,02

Примечание. Аббревиатуры факторов приведены в таблице 4. Для множественных сравнений применяли поправку Бенджамини-Хохберга

Note. Factor abbreviations are in Table 4. Benjamini-Hochberg method is used to counteract the problem of multiple comparisons

(табл. 5). В том числе с температурой почвенной подстилки установлен высокий уровень положительной корреляции уловистости вида *A. communis*. Вид обнаружен в составе населения жуужелиц всех изученных участков, но его уловистость на городских газонах в шесть раз выше, чем на лугах посёлка (6,4 и 1,0 экз./10 лов.сут., соответственно). Значимая положительная связь уловистости со значениями экологической шкалы уровня освещённости/затенения отмечена для вида *C. melanocephalus*. Как отмечалось ранее, вид предпочитает более затенённые участки, на которых не ведутся сенокосные работы, его совокупная уловистость на лугах посёлка в два раза выше, чем на городских газонах (1,5 и 0,8 экз./10 лов.сут., соответственно). Для вида *L. pilicornis* наибольшая уловистость установлена на участках со значениями шкалы кислотности почв порядка 7 баллов — слабокислые почвы. На участках, для которых установлены значения кислотности почв, близкие к 6 баллам и ниже (кислые/сильнокислые почвы), вид отсутствует.

Обсуждение

Структура фауны и населения жуужелиц экспериментальных участков сходна, полученные данные соответствуют ранее проведённым исследованиям для лугов северной тайги Архангельской области [Filippov, Zezin, 2004, 2005; Mokhnatkin et al, 2010].

В том числе выявлено сходство структуры фауны жуужелиц по типу питания и предпочтению яруса обитания изученных участков с лугами пригорода Архангельска [Filippov, Zezin, 2004] и заповедника «Пинежский» [Filippov, Zezin, 2005; Mokhnatkin et al, 2010]. На лугах во всех случаях доминируют виды зоофаги (65–75 %), на долю миксофитофагов приходится около трети обнаруженных видов жуужелиц (35–25 %). По предпочтению яруса обитания жуужелицами, на всех изученных лугах большая доля видов представлена стратобионтами подстилочными и поверхностно-подстилочным, на долю которых приходится от четверти до трети всех собранных видов [Filippov, Zezin, 2004, 2005; Mokhnatkin et al., 2010]. Также значительную долю (порядка 20 %) среди всех собранных видов составляют геохортобионты [Filippov, Zezin, 2004, 2005; Mokhnatkin et al., 2010].

Значения показателей оценки альфа-разнообразия жуужелиц участков нашего исследования, также близки к результатам предыдущих работ по лугам северной тайги Архангельской области [Filippov, Zezin, 2004, 2005; Mokhnatkin et al, 2010]. Несмотря на то, что уловистость жуужелиц на городских газонах выше, чем на лугах посёлка Лапоминка почти в пять раз, её значения соответствуют ранее установленным показателям уловистости жуков на лугах территории заповедника «Пинежский» [Filippov, Zezin, 2005; Mokhnatkin et al., 2010] и пригорода Архангельска [Filippov, Zezin, 2004]. Значения индексов видового богатства и разнообразия (Шеннона, Маргалес-

фа и Бергера-Паркера) жуужелиц изученных участков также соответствуют ранее полученным результатам для лугов северной тайги Архангельской области [Filippov, Zezin, 2004, 2005; Mokhnatkin et al, 2010].

Комплексы доминантных видов жуужелиц на лугах изученных локальных фаун северной тайги сходны, несмотря на численное преобладание в составе населения жуужелиц каждого участка разных видов жуужелиц. В состав доминирующих видов жуужелиц на всех изученных лугах северной тайги вошли: *C. melanocephalus*, *A. communis*, *A. nitida*, *P. melanarius*, *L. pilicornis* и *P. strenuus*. Для лугов пригорода Архангельска и заповедника «Пинежский» в составе доминантных видов отмечены также *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, *Trechus secalis* Paykull, 1790 и *Curtonotus aulicus* (Panzer, 1797) [Filippov, Zezin, 2004, 2005; Mokhnatkin et al., 2010].

Таким образом, фауну и население жуужелиц выбранных для исследования экспериментальных участков можно отнести к типичным северотаёжным луговым сообществам Carabidae.

При проведении работ нами установлено, что формирование различий в населении Carabidae луговых участков города и пригорода, происходит за счёт предпочтения массовыми видами жуужелиц определённых интервалов значений абиотических факторов среды. При этом значимые отличия значений тестируемых факторов между луговыми участками города и пригорода установлены лишь для показателей температуры почвенной подстилки. Значимая связь уловистости ряда массовых видов жуужелиц установлена не только с температурами почвенной подстилки (*A. communis*), но и такими характеристиками, как уровень освещённости/затенения (*C. melanocephalus*) и кислотности почв (*L. pilicornis*).

На состав комплекса доминирующих видов жуужелиц экспериментальных участков значимо влияет температура почвенной подстилки и уровень освещённости. Полученный результат согласуется с ранее проведёнными лабораторными экспериментами по термопреферендумам и влиянию фотопериода на развитие массовых видов жуужелиц в зональном распределении от широколиственных лесов до северной тайги [Balashov et al., 2011a, b; Lopatina et al., 2011, 2012]. Так, для видов *Poecilus versicolor* Sturm, 1824 и *A. communis* на северном краю ареала установлены предпочтения более высоких значений температур по сравнению с видом *P. melanarius* [Balashov et al., 2011a]. Обнаружено, что термопреферендумы у данных видов жуужелиц зависят от вариантов активности в течение суток и типов жизненного цикла [Balashov et al., 2011a, b]. Так, виды с преимущественно дневной активностью, одногодичным жизненным циклом и весенним типом развития (*A. communis*) предпочитают более высокую температуру [Balashov et al., 2011a]. В том числе установлено, что у вида *A. communis* скорость роста и развития зависят от температуры и фотопериода (форма

сезонной регуляции) — с увеличением температуры и при коротком дне данные показатели возрастают [Lopatina et al., 2011, 2012]. Виды жуужелиц с преимущественно круглосуточной и ночной активностью, возможностью двухгодичного жизненного цикла и осенним типом развития (*C. melanocephalus*, *P. melanarius*) имеют более низкие значения термопреферендума [Balashov et al., 2011a].

Соответственно, температура почвенной подстилки луговых участков влияет на формирование комплекса доминантных видов жуужелиц. Такое хозяйственное мероприятие, как сенокосные работы, меняет уровень освещённости участка и показатели температуры почвенной подстилки. Поэтому оказывает воздействие на видовой состав жуужелиц лугов северной тайги, увеличивая долю видов с одногодичным развитием.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 0409-2019-0042 и № 6.2343.2017/4.6 (№№ государственной регистрации АААА-А17-117033010132-2 и АААА-А17-117030110112-2).

Литература

- Balashov S.V., Filippov B.Yu., Kipyatkov V.E. 2011a. [A comparison of thermal preferences in five species ground beetle (Coleoptera: Carabidae) in the north of European part of Russia] // *Evrasiatskii Entomologicheskii Zhurnal* (Eurasian Entomological Journal). Vol.10. No.1. P.39–40. [In Russian].
- Balashov S.V., Filippov B.Yu., Kipyatkov V.E. 2011b. [Comparative studies of thermal conditions of ground beetles habitats (Coleoptera: Carabidae) in European part of Russia] // *Vestnik Sankt-Petersburgskogo Universiteta*. Vol.3. No.2. P.3–12. [In Russian].
- Benjamini Y.H. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*. Vol.57. No.1. P.289–300.
- Bespalaya Yu.V. 2015. Molluscan fauna of an Arctic lake is dominated by a cosmopolitan *Pisidium* species // *Journal of Molluscan Studies*. Vol.81.1.2. P.294–298.
- Braun-Blanquet J. 1932. *Plant sociology: The study of plant communities*. New York — London: McGraw-Hill book company. 439 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 2017. Löbl I., Löbl D. (Eds): Vol. 1. Revised and Updated Edition. Archostemata–Myxophaga–Adephaga. Leiden–Boston: Brill, XXXIV + 1443 p. DOI: 10.1163/9789004330290.
- Chapin F.S., Körner C. 1994. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol.9. P.45–47.
- Chernov Yu.I., Makarov K.V., Eremin P.K. 2000. Family of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Arctic Fauna: Communication 1 // *Entomological Review*. Vol.80. No.8. P.1009–1021.
- Chernov Yu.I., Makarov K.V., Eremin P.K. 2001. Family of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Arctic Fauna: Communication 2 // *Entomological Review*. Vol.81. No.8. P.108–117.
- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure // *Australian Journal of Ecology*. Vol.18. P.117–143.
- Filippov B.Yu. 2008. [Adaptations and ecological patterns of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) distribution to the North of Russian Plain] // *Abstract of Doctor Phd*. M. 41 p. [In Russian].
- Filippov B.Yu., Zezin I.S. 2005. [Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of meadows karst landscape of north taiga] // *Vestnik Pomor University. ser. Natural science*. Vol.1 No.7. P.72–83. [In Russian].
- Filippov B.Yu., Zezin I.S. 2004. [Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of meadows suburb of Arkhangelsk] // *Vestnik Pomor University, ser. Natural science*. Vol.2. No.6. P.40–52. [In Russian].
- Forbes B.C., Ebersole J.J., Strandberg B. 2001. Anthropogenic disturbance and patch dynamics in circumpolar tundra ecosystems // *Conservation Biology*. Vol.15. P.954–969.
- Fox R., Oliver T.H., Harrower C., Parsons M.S., Thomas C.D., Roy D.B. 2014. Long-term changes to the frequency of occurrence of British moths are consistent with opposing and synergistic effects of climate and land-use changes // *Journal of Applied Ecology*. Vol.51. P.949–957.
- Hammer Ø. 2015. *PAST: Paleontological Statistics Version 3.06: Reference manual*. Finland: Natural History Museum University of Oslo. 225 p.
- Heydemann B. 1956. Über die Bedeutung der «Formalinfallen» für die zoologische Landesforschung // *Faunistische Mitteilungen aus Norddeutschland*. Bd.6. P.19–24.
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. [Description of plant associations: Study methods. Study guide]. St. Petersburg: SPbSU. 71 p. [In Russian].
- Kryzhanovsky O.L. 1965. [Taxa Carabidae] // *A Check-list of the Ground-Beetles of European part of the USSR* Vol.2. P.29–77. [In Russian].
- Kucherov I.B. 2003. [Chorological pattern in plant affinity to different communities and its causes (by the example of North-European forests)] // *Biology Bulletin Reviews* Vol.64. No.6. P.479–500.
- Lindroth C.H. 1985. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // *Fauna Entomologica Scandinavica*. Vol.15. No.1. 226 p.
- Lindroth C.H. 1986. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // *Fauna Entomologica Scandinavica*. Vol. 15. No.2. 501 p.
- Lopatina E.B., Kipyatkov V.E., Balashov S.V., Dubovikoff D.A., Sokolova I.V. 2012. Adaptive latitudinal variation of the duration and thermal requirements for development in the ground beetle *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae) // *Entomological Review*. Vol.92. P.135–145.
- Lopatina E.B., Kipyatkov V.E., Balashov S.V., Kutcherov D.A. 2011. Photoperiod-temperature interaction—a new form of seasonal control of growth and development in insects and in particular a Carabid Beetle, *Amara communis* (Coleoptera: Carabidae) // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. Vol.47. No.6. P.578–592.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publ. 260 p.
- Makarov K.V., Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Shilenkov V.G., Matalin A.V., Fedorenko D.N., Komarov E.V. 2016. A Taxonomic List of the Ground-Beetles (Carabidae) of Russia. Last updated 8 November 2016. http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm.
- Mayr S., Wolters V., Dauber J. 2007. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in anthropogenic grasslands in Germany: effects of management, habitat and landscape on diversity and community composition // *Wiadomości Entomologiczne*. Vol.26. No.3. P.169–184.
- McAleece N., Gage J.D., Lamshead J., Patterson G.L.J. 1997. *Biodiversity Professional*. The Natural History Museum and The Scottish Association for Marine Science. <http://www.sams.ac.uk>

- Mokhnatkin A.S., Zezin I.S., Filippov B.Yu. 2010. [Ground Beetles community (Coleoptera, Carabidae) in karst landscape South-eastern part Belomor-Kuloi plato] // Vestnik Pomor University. Seriya Natural Science. Vol.4. P.59–64. [In Russian].
- Penev L. 1996. Large-scale variation in carabid assemblages, with special reference to the local fauna concept // Annales Zoologici Fennici. Vol.33. P.49–63.
- Saska P., Honek A. 2003. Temperature and development of central European species of *Amara* // European Journal of Entomology. Vol.100. P.509–515.
- Saska P., Vlach M., Schmidová J., Matalin A.V. 2014. Thermal constants of egg development in carabid beetles — variation resulting from using different estimation methods and among geographically distant European populations // European Journal of Entomology. Vol.111. No.5. P.621–630.
- Sharova I.Kh. 1981. Life forms of carabids (Coleoptera, Carabidae). M.: Nauka. 360 p. [In Russian].
- Sharova I.Kh., Filippov B.Yu. 2004. [Ecology of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of north taiga forests in delta of Severnaya Dvina]. Arkhangelsk: Pomor University. 116 p. [In Russian].
- Sroka K., Finch O.D. 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae) // Journal of insect conservation. Vol.10. P.335–350.
- Ter Braak C.J.F., Smilauer P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (ver. 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- Tsiganov D.N. 1983. [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-broadleaf forests]. M.: Nauka. 439 p. [In Russian]
- Weider L.J., Hobæk A. 2000. Phylogeography and arctic biodiversity: a review // Annales Zoologici Fennici. Vol.37. P.217–231.
- Zubkova E.V., Hanina L.G., Grohlina T.I., Dorogova Yu.A. 2008. [Computer processing of geobotanical descriptions on ecological scales using the Ecoscalewin program]. Ioshcor-Ola. 96 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 23.1.2018