

## Фауна и некоторые параметры структуры населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) национального парка «Нижняя Кама» (Республика Татарстан, Россия) на территориях, нарушенных газо- и нефтедобычей

### Fauna and population structure of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the «Nizhnyaya Kama» National Park territories, disturbed by production of gas and oil

Р.А. Суходольская, Т.А. Гордиенко, Д.Н. Вавилов,  
Т.Р. Мухаметнабиев, Р.Р. Шагидуллин  
R.A. Sukhodolskaya, T.A. Gordienko, D.N. Vavilov,  
T.R. Mukhametnabiev, R.R. Shagidullin

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, ул. Даурская 28, Казань 420087 Россия. E-mail: ra5suh@rambler.ru.  
Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, Daur'skaya Str. 28, Kazan 420087 Russia.

**Ключевые слова:** жужелицы, структура, биоразнообразие, нарушенные биотопы, краевой эффект, островной эффект.

**Key words:** Ground Beetles, structure, biodiversity, disturbed biotopes, edge effect, island effect.

**Резюме.** Исследование проводилось в 2016–2017 гг. на территории национального парка «Нижняя Кама» (Республика Татарстан), на части которой ведётся газо- и нефтедобыча. В общей сложности отловлено 1190 особей, зарегистрировано 43 вида карабид из 19 родов. Из них 4 занесены в Красную книгу Республики Татарстан. Наибольшим видовым разнообразием отличаются нарушенные участки под газопроводами, нефтепроводом и нефтекачалками, где отмечено 39 видов, в естественных лесных участках — 22 вида. На нарушенных территориях видовое богатство высокое, в основном, за счёт видов открытых пространств — *Harpalus rufipes*, *Bembidion lampros*, *Poecilus cupreus* и эвритопного *B. quadrimaculatum*. В то же время динамическая плотность жуковна большинстве участков ниже, чем в контроле. Как одномерный, так и многомерный анализы позволили выявить неоднородность структуры сообществ жужелиц, которая выражается в проявлении краевого и островного эффектов. Причиной этого также может служить разная степень антропогенного воздействия на исследуемых участках в виде мероприятий, связанных с нефтедобычей.

**Abstract.** Studies took place in 2016–2017 at the territory of «Nizhnyaya Kama» National Park (Tatarstan Republic, Russia). At some plots there intensive gas and oil production is proceeded. In total 1190 beetles were sampled, belonging to 45 species from 19 genera. Four of them were listed in the Red Book of Tatarstan Republic. The highest biodiversity was along oil- and gas pipes and around the pumpjacks. On the contrary, at the control territories biodiversity was lower, only 22 species of carabids were recorded, but their abundance was higher. Disturbed plots biodiversity was high primarily on account of open space species — *H. rufipes*, *B. lampros*, *P. cupreus*, and eurytopic *B. quadrimaculatum*. Beetles

density at disturbed plots was lower than in control ones. Univariate and multivariate analyze as wells revealed high heterogeneity of studied carabid assemblages structure. That was expressed in the appearance of the «margin» and «island» effects. To our view, oil production and concomitant events might determine occurred non-stability and heterogeneity of carabid communities.

## Введение

Лесные вырубки или «лесоразделительные коридоры» на прежде интактных территориях приводят к утере местообитаний и фрагментации лесных экосистем. Это формирует лесные опушки, влияние которых распространяется вглубь леса и снижает пригодность местообитаний лесных видов животных [Saunders et al., 1991]. На опушках кардинально меняются абиотические условия, такие как температура, влажность, ветровой режим, и биотические — болезни, хищничество, паразитизм [Didham, Lawton 1999], что влияет на фауну, ассоциированную с определёнными паттернами местообитания [Redding et al., 2003]. К примеру, негативное влияние окраины леса на лесные виды артропод выражается в усилении конкуренции со стороны видов открытых пространств и генералистов и в изменении микроклиматических условий обитания [Halme, Niemela, 1993]. Просеки также ограничивают движение организмов, ограничивая поток генов между островками леса, с одной стороны, а с другой, открывают пути для распространения видов с более высокими расселительными способностями [Pearcet et al., 2003].

Среди артропод хорошими индикаторами среды обитания считаются жужелицы (Coleoptera, Carabidae) [Niemela et al., 1993]. Они хорошо изучены в таксономическом и экологическом отношении, что позволяет использовать их в качестве модельного объекта при оценке влияния антропогенных факторов на окружающую среду.

Опубликовано достаточно много работ по влиянию дорожных «коридоров» на фауну карабид [Major et al., 1999; Haskell, 2000; Koivula et al., 2002; Koivula, Vermeulen, 2005]. Гораздо меньше исследований влияния такой быстро развивающейся отрасли, как нефтедобыча, на сообщества беспозвоночных, в частности, жужелиц. Проектирование и эксплуатация нефте- и газопроводов подразумевает строительство разветвлённой системы дорог и линий электропередач, что ведёт к эрозии почв, изменениям химии и толщины подстилки и т. д. Последние факторы неизбежно должны сказываться на структуре сообществ педобионтов [Bulavintseva, 2010].

Воздействие нефтяного загрязнения не приводит к исчезновению почвенной фауны, лишь меняет её структуру и снижает биоразнообразие [Mordkovich, 2004]. В отношении растительного покрова (в ряде случаев) эти изменения проявляются в появлении рудеральных видов и смены хвойных пород листовыми [Vasilyev, 1998], а восстановление почвы после загрязнения нефтепродуктами — многоступенчатый и продолжительный процесс, при этом мезофауна восстанавливается дольше, чем микрофауна [Artemieva, 1989].

Насколько влияет нефтедобыча на сообщества жужелиц изучалось в представляемом сообщении. Работа выполнена в рамках Договора о научном сотрудничестве с национальным парком «Нижняя Кама», который был создан в 1991 году для сохранения и восстановления уникального природного комплекса самых богатых флористически и типологически лесных массивов и пойменных луговых сообществ Республики Татарстан и использования их в научных, рекреационных, просветительских и культурных целях. На части территории парка осуществляется нефте- и газодобыча: нефтекачалки действуют 10 лет и более, газопроводы и нефтепроводы были проведены около 40 лет назад до образования национального парка. Как и в других национальных парках, где осуществляется нефтедобыча, прилегающие к нефтепроводам и нефтекачалкам участки периодически подвергаются антропогенному воздействию в виде вырубki древесно-кустарниковой растительности (поросли) [Bulavintseva, 2010], засыпания песком, выравнивания и т. д., что поддерживает территорию в состоянии гетерогенности условий и, как следствие, определяет наличие краевого эффекта [Gongalsky, 2014].

Целью настоящей работы была оценка фауны и некоторых параметров структуры населения сообществ

жужелиц (Coleoptera, Carabidae), обитающих на территориях, нарушенных нефтедобычей (нефтепровод, газопроводы и нефтекачалки) в национальном парке «Нижняя Кама». Наше исследование представляет собой первый систематический анализ фауны и населения карабид этого региона, которое направлено на изучение последствий трансформаций сообществ жужелиц, вызванных газо- и нефтедобычей.

## Материал и методы

Национальный парк «Нижняя Кама» расположен на северо-востоке Республики Татарстан в пределах двух природных регионов — Восточного Предкамья (бореальная ландшафтная зона) и Восточного Закамья (суббореальная северная семигумидная ландшафтная зона типичной и южной лесостепной подзоны). Площадь нацпарка составляет 26455 га и представлена обособленными природными участками: Большой Бор, Малый Бор, Танаевский лес, Боровецкий лес, Елабужские и Танаевские пойменные луга. Большой Бор, Малый Бор, Танаевский лес и пойменные луга расположены в бореальной ландшафтной зоне Елабужско-Предкамском возвышенном районе с Приуральскими широколиственно-пихтово-еловыми неморальнотравяными, сосново-широколиственными, сосново-травяными лесами на светло-серых лесных и дерново-подзолистых почвах. Боровецкий лес входит в состав суббореальной северной семигумидной ландшафтной зоны, типичной лесостепной ландшафтной подзоны Актаньшского низменно-равнинного района с лесами Приволжскими липово-дубовыми и закамско-заволжскими в сочетании с липово-дубовыми и липовыми лесами, а также окско-волжско-камскими дубовыми, вязовыми лесами на выщелоченных чернозёмах и серых лесных почвах [Stupishin 1964; Ermolaev et al., 2007].

Исследования были выполнены в пределах Большого Бора, Танаевского (Елабужское участковое лесничество) и Боровецкого лесов (Челнинское участковое лесничество). Особенностью Большого Бора и Боровецкого леса является их фрагментация, связанная с хозяйственной деятельностью человека в середине прошлого столетия. Особенно сказались на обоих лесных массивах разработка нефтяных месторождений и прокладка сопутствующей инфраструктуры. Данные процессы сопровождались полным уничтожением растительного покрова в полосе отвода, снятием поверхностного плодородного слоя и дернины, и как следствие, увеличением мозаичности и синантропизацией растительности на прилегающих участках.

Современное состояние растительного покрова этих лесных массивов обусловлено эксплуатацией и техническим обслуживанием нефтедобывающих скважин и так называемых линейных объектов (ЛЭП, водоводы, нефте-газопроводы, автомобильные до-

роги спецназначения). Данные объекты характеризуются полным отсутствием на трассах и площадках древесной растительности, периодической перепашкой почво-грунта, что обусловлено техническими правилами эксплуатации. Одновременно с этим продолжается фрагментация растительных сообществ на смежных «опушка-лес» участках вследствие постоянного и временного отчуждения земель для технического обслуживания и ремонта объектов, образования дорог-«спутников». Стоит отметить, что охранные зоны линейных объектов входят в состав нацпарка, в то время как площадки под эксплуатируемыми и законсервированными нефтедобывающими скважинами в состав особо охраняемой природной территории не входят.

Описание точек взятия проб, растительность, количество ловушек и т.д. представлены в таблице 1 и на рисунке 1.

Участок «Контроль» располагался в Танаевском лесу, где не ведётся никакая хозяйственная деятель-

ность. Помимо этого были взяты контрольные участки в Боровецком лесу и Большом Бору, непосредственно прилегающие к импактным. Ловушки на участках «Нефтепровод», «Газопровод», «Газопровод 1», «Газопровод 2» устанавливались по 10 штук в линию на месте прокладки нефте- и газопроводов. На расстоянии 50–100 м от них в естественном участке леса устанавливали контрольную линию. Поскольку нефтекачалки расположены в 4 линии, ловушки на импактных территориях устанавливались тоже в четыре линии, по 10 штук в непосредственной близости от агрегатов, соответствующие контрольные участки располагались в лесу на расстоянии 50–100 м от линий нефтекачалок. Таким образом, в статье представлен материал по жукам, отловленным в «чистом» контрольном участке («Контроль»), «условных» контрольных участках («Контроль-Газопровод», «Контроль-Газопровод-1» и т. д.) и импактных территориях («Газопровод», «Газопровод-1» и т. д.). Поскольку газо-

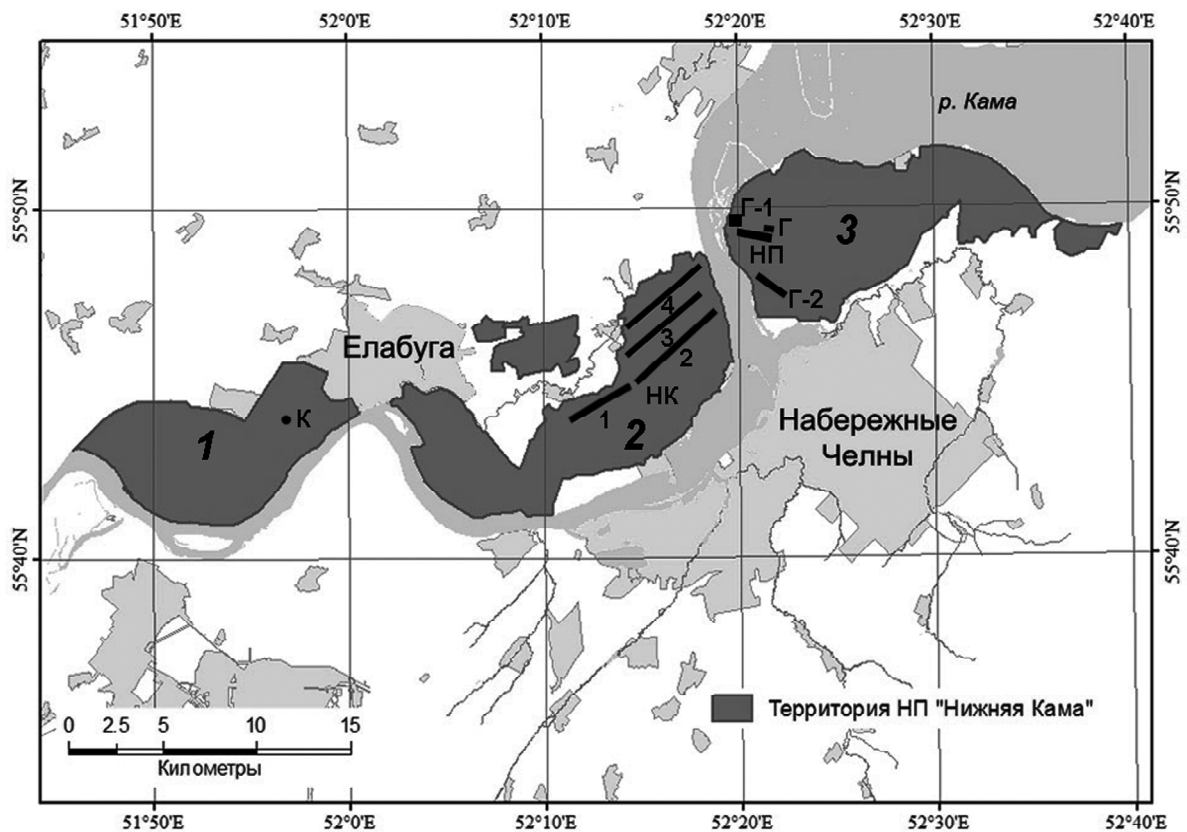


Рис. 1. Карта-схема района исследования на территории НП «Нижняя Кама»: 1 — Танаевский лес, 2 — Большой Бор, 3 — Боровецкий лес, К — контрольный участок, НП — «Нефтепровод», Г — «Газопровод», Г-1 — «Газопровод 1», Г-2 — «Газопровод 2», НК — «Нефтекачалки» Линии 1, 2, 3, 4.

Fig. 1. The map of investigation area in the National Park «Nizhnyaya Kama»: 1 — Tanaevskiy les, 2 — Bolshoy bor, 3 — Borovetskii les, К — control plot, НП — «Pipeline», Г — «Gas pipeline», Г-1 — «Gas pipeline 1», Г-2 — «Gas pipeline 2», НК — «Oil rocking machines» lines 1, 2, 3 and 4.

провод и нефтепровод проложены на одной просеке в непосредственной близости друг от друга (в 30 м) и идут параллельно, контрольный участок для них был общий (в табл. 1 обозначен как «Контроль-Нефтепровод»).

Учёты численности жуков-жужелиц проводили стандартным почвенно-зоологическим методом, почвенными ловушками [Gilyarov, 1987]. Ловушки выставляли на 3–6 дней по 10–20 штук в каждом плоте. Отработано 804 ловушко-суток. Общее коли-

Таблица 1. Краткая характеристика обследованных участков НП «Нижняя Кама»  
Table 1. Brief description of the surveyed sections of NP «Nizhnyaya Kama»

Лесной массив	Антропогенное воздействие	Дата	Тип сообщества растительности*. Напочвенные растительные ассоциации. Проективное покрытие.	Тип почвы**	Кол-во ловушек в линии	Удаленность контроля от опыта	Площадь нарушенного участка
Боровецкий лес	Охранная зона магистрального нефтепровода (МН), далее «Нефтепровод»	26.05–29.05.2016	Опушка. Травянистые ассоциации — рудерально-редкотравная (марь белая, полынь обыкновенная, молочай прутьевидный, клевер ползучий, бодяк щетинистый, хвощ полевой, вейник наземный и т.п.). Проективное покрытие (ПП) менее 5 %.	Дерново-подзолистая среднедерновая супесчаная	20	50 м	1,9 га
Боровецкий лес	Контрольный участок, «Контроль-Нефтепровод»	26.05–29.05.2016	Сосняк зеленомошный кустарничковый (чернично-брусничный) с елью, берёзой, осинкой, липой. Травянистые ассоциации — орляково-звездчатковая, хвощовая, злаково-разнотравная, хвощо-осоковая, хвощово-копытневая, страусниковая. ПП 55 %.	Дерново-подзолистая среднедерновая супесчаная	20	50 м	
Боровецкий лес	Охранная зона магистрального газопровода (МГ), «Газопровод».	26.05–29.05.2016	Луговина. Травянистые ассоциации — вейниковая, костровая. ПП 90 %.	Дерново-подзолистая легкосуглинистая (с перемешанными горизонтами)	10	100 м	1,9 га
Боровецкий лес	Охранная зона МГ, «Газопровод-1»	13.06 – 16.06.2017	Травянистые ассоциации — рудерально-редкотравная. ПП менее 1 %.	Дерново-подзолистая (с перемешанными горизонтами), супесчаная	10	20 м	0,16 га
Боровецкий лес	Контрольный участок, «Контроль-Газопровод-1»	13.06–16.06.2017	Березняк с осинкой, елью, сосной. Травянистые ассоциации — Орляково-костяничная, Сныте-хвощовая. ПП 65 %.	Дерново-подзолистая слабодерновая, супесчаная	10	20 м	
Боровецкий лес	Охранная зона газоведа «Газопровод-2»	16.06–22.06.2017	Травянистые ассоциации — сорно-рудерально-редкотравная. ПП 1–5 %.	Дерново-подзолистая (с перемешанными горизонтами), супесчаная	10	20 м	0,5 га
Боровецкий лес	Контрольный участок, «Контроль-Газопровод-2»	16.06–22.06.2017	Сосняк с берёзой, елью, липой и клёном. Травянистые ассоциации — страусниково-разнотравная, костяничная, коротконожковая, хвощово-разнотравная, чернично-брусничная, злаково-разнотравная. ПП 65 %.	Дерново-подзолистая слабодерновая, супесчаная.	10	20 м	
Танаевский лес	Контрольный участок, «Контроль»	12.06–16.06.2017	Сосняк зеленомошный кустарничковый (чернично-брусничный) с елью, рябиной. Сомкнутость полога 0,2–0,3. Травянистые ассоциации — бруснично-черничная. ПП 50 %.	Дерново-подзолистая глубокоподзолистая среднедерновая, суглинистая.	10		
Большой Бор	Участки под нефтедобывающим и скважинами, Линия 1, «Нефтекачалки-1»,	14.06–19.06.2017	Травянистые ассоциации — сорно-рудеральная (кострец безостый, молочай прутьевидный, полынь обыкновенная, полынь горькая, вейник наземный). ПП (в среднем) 50 %.	Дерново-подзолистая псевдофибровая, (с перемешанными горизонтами), супесчаная.	10	100 м	Около 3,6 га
Большой Бор	Участки под нефтедобывающим и скважинами, Линия 2, «Нефтекачалки-2».	14.06–20.06.2017	Травянистые ассоциации — сорно-рудеральная (кострец безостый, молочай прутьевидный, полынь обыкновенная, полынь горькая, вейник наземный). ПП (в среднем) 60 %.	Дерново-подзолистая псевдофибровая, (с перемешанными горизонтами), супесчаная.	10	100 м	Около 4,8 га
Большой Бор	Участки под нефтедобывающим и скважинами, Линия 3, «Нефтекачалки-3».	14.06–20.06.2017	Травянистые ассоциации — сорно-рудеральная (кострец безостый, молочай прутьевидный, полынь обыкновенная, полынь горькая, вейник наземный). ПП 27 %.	Дерново-подзолистая псевдофибровая, (с перемешанными горизонтами), супесчаная.	10	100 м	Около 4,8 га

Таблица 1. (продолжение)  
Table 1. (continuation)

Лесной массив	Антропогенное воздействие	Дата	Тип сообщества растительности*. Напочвенные растительные ассоциации. Проективное покрытие.	Тип почвы**	Кол-во ловушек в линии	Удаленность контроля от опыты	Площадь нарушенного участка
Большой Бор	Участки под нефтедобывающим и скважинами, Линия 4. «Нефтекачалки 4».	15.06–20.06. 2017	Травянистые ассоциации — сорно-рудеральная (кострец безостый, молочай прутьевидный, полынь обыкновенная, полынь горькая, вейник наземный). ПП (в среднем) 13 %.	Дерново-подзолистая псевдофибровая, (с перемешанными горизонтами), супесчаная	10	100 м	Около 6 га
Большой Бор	Контрольные участки Линии 1. «Контроль-Нефтекачалки 1»	14.06–19.06. 2017	Сосняк зеленомошный. Травянистые ассоциации — костянично-черничная, коротконожно-костяничная, орляковая, бруснично-костяничная. ПП (в среднем) 50 %.	Дерново-подзолистая псевдофибровая глубокоподзолистая слабодерновая, супесчаная	10	100 м	
Большой Бор	Контрольные участки Линии 2, «Контроль-Нефтекачалки 2»	14.06–20.06. 2017	Сосняк зеленомошный с елью, берёзой, липой. Травянистые ассоциации — чернично-брусничная, коротконожно-костяничная. ПП (в среднем) 27 %.	Дерново-подзолистая обычная глубокоподзолистая слабодерновая, супесчаная	10	100 м	
Большой Бор	Контрольные участки Линии 3. «Контроль-Нефтекачалки 3».	14.06–20.06. 2017	Сосняк зеленомошный с елью, с липой, с берёзой. Травянистые ассоциации — хвощово-осоковая, земляничная, костянично-орляковая. ПП (в среднем) 43 %.	Дерново-подзолистая контактно-глубокоглееватая глубокоподзолистая глубокодерновая, супесчаная	10	100 м	
Большой Бор	Контрольные участки Линии 4. «Контроль-Нефтекачалки 4».	15.06–20.06. 2017	Сосняк зеленомошный с берёзой, елью, липой. Травянистые ассоциации — звездчатковая, орляковая, земляничная, горошково-разнотравная. ПП (в среднем) 41 %.	Дерново-подзолистая псевдофибровая глубокоподзолистая слабодерновая, супесчаная	10	100 м	

Примечание: \* — по Ю.А. Лукьяновой [Lukyanova, 2015]. \*\*—Карта почв национального парка «Нижняя Кама» [Karta pochv..., 2016].

чество отловленных герпетобионтов составило 4291 экземпляр, из них 1190 — жуужелиц. Подсчёт и определение насекомых проводили при помощи бинокля МБС 10. Жуужков дифференцировали по определителю А.К. Жеребцова [Zherebtsov, 2000]. Обработку данных проводили в пакетах программ Microsoft Excel, Statistica-7, Past-3.17 [Borovikov, 2003].

При проведении многомерных анализов выборки были объединены по принципу: «Контроль» (в Танаевском лесу) и все соответствующие «условные» контрольные участки — в Боровецком («Нефтепровод-контроль и т.п.) и Большом Бору («Контроль-Нефтекачалки 1» и т.д.); все трубопроводы (поскольку степень трансформации биотопов на этих участках примерно одинакова); нефтекачалки (участки с уплотнённым верхним слоем почвы, загрязнённые нефтью).

Проведен многомерный анализ данных (дискриминантный анализ, кластерный по принципу «ближайшего соседа» в виде минимального расстояния между всеми парами точек из разных групп), подсчитаны коэффициенты видовой разнообразия Шеннона, Менхиника, Маргалёфа, выравненности, видовой сходства Жаккара [Pesenko, 1982; Lebedeva,

Krivolutsky, 2002]. В многомерном анализе использованы как качественные показатели жуужелиц — присутствие (1) и отсутствие (0) вида, так и количественные — обилие вида в экземплярах на 10 ловушко-суток. Проведён дискриминантный анализ по двум матрицам: первая включала виды, которые встречались не менее, чем в одной четверти исследованных биотопов (контроль, трубопроводы, нефтекачалки). Список этих видов представлен в соответствующем разделе «Результатов». Вторая матрица включала виды, со средней динамической плотностью (по всем исследованным биотопам) не менее 0,96 ос. на 10 лов. сут.

Зоогеографическая характеристика и жизненные формы жуужелиц даны согласно общепринятым источникам [Sharova, 1981; Kryzhanovsky et al., 1995; Voronin, 2000].

Выделение доминантных видов осуществлялось по процентной доле от общей уловистости видов в каждом отдельном участке согласно шкале О. Ренконена [Renkonen, 1938]. В состав доминантов включены виды с удельной долей более 5 % от суммарной динамической плотности; виды с долей от 1 до 5 % — субдоминанты, менее 1 % — рецеденты (редкие).

## Результаты и обсуждение

За время полевых исследований было отловлено 1190 особей жуужелиц, принадлежащих 43 видам и 19 родам (табл. 2). Из них 4 занесены в Красную Книгу Республики Татарстан [The Red Book..., 2016] — *Cicindela sylvatica* (Linnaeus, 1758), *Carabus stscheglovi* (Mannerheim, 1827), *Carabus schoenherrii* Fischer von Waldheim, 1822 и *Cychrus caraboides* (Linnaeus, 1758). Наиболее богаты видами роды *Harpalus* и *Carabus* (по 8 видов), *Pterostichus* (6 видов). Один род имеет в своём составе 3 вида, 3 рода содержат по 2 вида и 12 родов состоят всего из одного вида жуужелиц.

Только на контрольных территориях («чистый» и «условные» контроли) было встречено 7 видов, а 21 — только на нарушенных (рис. 2). Наибольшим видовым разнообразием отличаются участки трубопроводов (28 видов). Общими для всех групп биотопов были 4 эвритопных вида (*C. arvensis*, *P. cupreus*, *H. rufipes*, *M. minutulus*). Данные по структуре сообществ в исследованных биотопах даны в табл. 2.

На трансформированных участках доминируют полевой *Harpalus rufipes* (DeGeer, 1774), эвритопный *Bembidion quadrimaculatum* (Linnaeus, 1761), лесной *Carabus cancellatus* (Illiger, 1798), лугово-полевые *B. lampros* (Herbst, 1784) и *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) (табл. 2, 3). В естественных фитоценозах преобладают лесные виды карабид *C. cancellatus*, *Pterostichus oblongopunctatus*

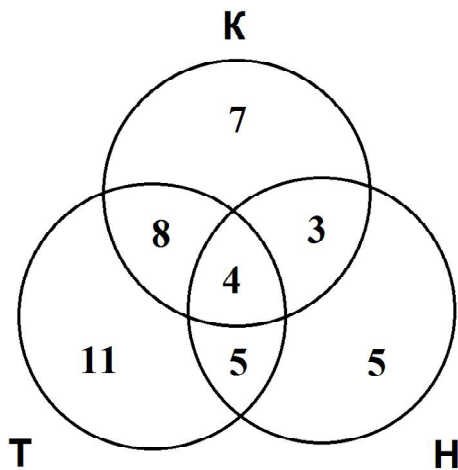


Рис. 2. Диаграмма Винера [Silverman et al., 2008], отражающая количество видов жуужелиц на контрольных участках (К), трубопроводах (Т) и нефтекачалках (Н). Цифры в местах перекрытия окружностей отражают количество общих видов между участками.

Fig. 2. Viner's diagram [Silverman et al., 2008], showing the amount of ground beetle species at control plots (K), gas and oil pipelines (T), and oil rigs (H). Numbers at the places of circles' intersections are amount of common species between plots.

(Fabricius, 1787), *Carabus stscheglovi* (Mannerheim, 1827), *C. arvensis* (Herbst, 1784) и *P. niger* (Schaller 1783). Динамическая плотность на нарушенных участках трубопроводов колебалась в пределах 2,3–31,2 экз./10 л.-с.

В естественных участках она варьировала от 3,7 до 30,3 экз./10 л.-с. (среднее значение составляет 17,5 экз./10 л.-с.). На «Нефтепроводе» различия обилия жуужелиц контрольного и нарушенного участка нет (соответственно 30,3 и 31,2 экз./10 л.-с.), количество видов карабид также примерно одинаковое (13 и 15 видов), однако коэффициент видового сходства Жаккара  $K_j$  невысокий и равен 0,21, общих для двух участков было 5 видов. На рядом расположенном «Газопроводе», который прокладывали несколько лет назад, поросшем лугово-рудеральной растительностью, видовое разнообразие и динамическая плотность жуужелиц выше (20 видов и 39,7 экз./10 л.-с.). На «Газопроводе 1» и близлежащих контрольных участках различий не наблюдается (соответственно, 3,3 и 3,7 экз./10 л.-с., 5 и 6 видов, общих из них 4 вида). Небольшие площади нарушения почвенного покрова практически не оказывают влияния на количественный и качественный состав карабид ( $K_j = 0,57$ ). «Газопровод 2» несколько отличается по видовому составу жуужелиц от своего контроля (8 и 11 видов, 4 из них общие,  $K_j = 0,27$ ) и почти в 4 раза ниже по динамической активности жуужков (5 и 19 экз./10 л.-с.).

На линиях нефтекачалок видовое богатство карабид почти одинаковое (7–12 видов) по сравнению с соответствующими естественными участками (6–11 видов), однако динамическая плотность отличается значительно (соответственно 2,3–3,9 и 14,6–27,7 экз./10 л.-с.). Постоянный антропогенный пресс на нефтекачалках отрицательно влияет на обилие жуужелиц. Видовой состав жуужелиц на линиях качалок отличается между собой, из 18 видов только один встречен на всех четырёх линиях ( $K_j$  варьирует 0,17–0,56). На контрольных участках сходная картина — из 18 два общих вида ( $K_j$  в пределах 0,25–0,45). Из 18 видов, обнаруженных в естественных биотопах, 6 видов отмечены на нарушенных участках ( $K_j$  от 0,06 до 0,13).

Анализ полученных результатов показывает, что видовое богатство, оценённое по коэффициенту Шеннона, выше на нарушенных территориях (табл. 3). Это же подтверждает индекс альфа-биоразнообразия, учитывающий видовое богатство и выравненность обилия видов. Наибольшее количество видов отмечено на близко расположенных «Нефтепроводе», «Газопроводе» (соответственно 15 и 20 видов), соответствующий контроль немного им уступает (14 видов), при этом их обилие на нарушенных участках несколько выше (31,2–39,7 против 30,3 экз./10 л.-с.), чем на естественном участке. На наш взгляд, эти нарушенные биотопы представляют собой экотон, территория, по которой проходят трубопроводы представляет собой прорезку, поросшую рудерально-ред-

Таблица 2. Видовой состав, динамическая плотность и экологические характеристики жужелиц нарушенных и сопредельных контрольных территорий национального парка «Нижняя Кама»

Table 2. Species composition, number and ecological characters in carabids at disturbed and adjacent control plots in «Nizhnyaya Kama» national park

№	Виды жужелиц	Контроль		Трубопроводы		Нефтекачалки		Ареал	Топический преферендум	Жизненная форма
		экз./10 л.-с.	%	экз./10 л.-с.	%	экз./10 л.-с.	%			
1	<i>Cicindela sylvatica</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,39	12,56	ТПл	лс	з.э.л.
2	<i>Cicindela campestris</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	4,90	ЕС	лг	з.э.л.
3	<i>Notiophilus</i> sp.	0,03	0,14	0,00	0,00	0,09	2,99	-	-	-
4	<i>Carabus arvensis</i> (Herbst, 1784)	1,87	10,54	0,00	0,00	0,10	3,12	ТП	лс	з.э.х.
5	<i>Carabus stscheglovi</i> (Mannerheim, 1827)	1,79	10,12	0,00	0,00	0,15	4,77	ВЗлс	лг-лс	з.э.х.
6	<i>Carabus cancellatus</i> (Illiger, 1798)	6,58	37,19	1,53	7,71	0,00	0,00	ЕС	лс	з.э.х.
7	<i>Carabus aeruginosus</i> (Fischer von Waldheim, 1822)	0,40	2,26	0,00	0,00	0,00	0,00	Ст	лс	з.э.х.
8	<i>Carabus glabratus</i> (Paykull, 1790)	0,10	0,59	0,00	0,00	0,00	0,00	ТПп	лс-б	з.э.х.
9	<i>Carabus hortensis</i> (Linnaeus, 1758)	0,54	3,04	0,12	0,62	0,04	1,21	Еюл	лс	з.э.х.
10	<i>Carabus convexus</i> (Fabricius, 1775)	0,46	2,59	0,13	0,63	0,00	0,00	ЕС	лс	з.э.х.
11	<i>Carabus schoenherri</i> (Fischer von Waldheim 1822)	0,12	0,67	0,00	0,00	0,00	0,00	Ст	лс	з.э.х.
12	<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	0,06	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	ЕЗл	лс	з.э.х.
13	<i>Brosicus cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,38	12,22	ЕС	лг-п	з.г.
14	<i>Asaphidion pallipes</i> (Duftschmid, 1812)	0,00	0,00	0,19	0,98	0,00	0,00	ЕС	лг	з.э.х.
15	<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)	0,00	0,00	2,38	12,00	0,04	1,21	ГА	лг-п	з.с.п.
16	<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761)	0,00	0,00	3,58	18,11	0,84	27,01	ГА	лг-п	з.с.п.п.
17	<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	0,17	0,94	0,73	3,70	0,33	10,46	ЕС	лг-п	з.с.п.пч
18	<i>Poecilus lepidus</i> (Leske 1785)	0,00	0,00	0,83	4,21	0,00	0,00	ЕС	лг-лс	з.с.п.пч
19	<i>Poecilus punctulatus</i> (Schaller, 1783)	0,00	0,00	0,08	0,42	0,00	0,00	ЕС	лг-п	з.с.п.пч
20	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller 1783)	1,00	5,66	0,17	0,84	0,00	0,00	ЕСн	лс	з.с.п.пч
21	<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1797)	0,02	0,11	0,08	0,42	0,00	0,00	ЕСлс	лг-лс	з.с.п.
22	<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger 1798)	0,13	0,71	0,00	0,00	0,00	0,00	ЕЗнс	лг-лс	з.с.п.пч
23	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger 1798)	0,00	0,00	0,05	0,23	0,00	0,00	ЕСЕЕСЕ Сп	лс	з.с.п.пч
24	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	3,54	20,00	0,26	1,33	0,00	0,00	ЕСл	лс	з.с.п.пч
25	<i>Pterostichus magus</i> (Mannerheim, 1825)	0,13	0,71	0,00	0,00	0,00	0,00	Ст	лг-лс	з.с.п.пч

Таблица 2. (продолжение)  
Table 2. (continuation)

№	Виды жужелиц	Контроль		Трубопроводы		Нефтекачалки		Ареал	Топический преферендум	Жизненная форма
		экз./10 л.-с.	%	экз./10 л.-с.	%	экз./10 л.-с.	%			
26	<i>Calathus erratus</i> (Sahlberg, 1827)	0,08	0,42	0,08	0,42	0,00	0,00	ЕС	лг-п	з.с.п.
27	<i>Amara eurynota</i> (Panzer, 1797)	0,00	0,00	0,25	1,26	0,00	0,00	ТПп	лг-п	м.г.г.
28	<i>Amara fulva</i> (Muller, 1776)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	1,34	ЕСп	лг	м.г.г.
29	<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1797)	0,00	0,00	0,05	0,23	0,08	2,55	ЕСп	лг	м.г.г.
30	<i>Harpalus rufipes</i> (DeGeer, 1774)	0,25	1,42	7,06	35,67	0,16	5,22	ЕСЕСп	лг-ст	м.г.г.
31	<i>Harpalus tenebrosus</i> (Dejean, 1829)	0,00	0,00	0,04	0,21	0,00	0,00	-	лс-лг	м.г.г.
32	<i>Harpalus laevipes</i> (Zetterstedt, 1828) (Dejean, 1828)	0,26	1,45	0,25	1,29	0,00	0,00	Цп	лс	м.г.г.
33	<i>Harpalus laevipes</i> (Hetterstedt, 1828)	0,00	0,00	0,25	1,26	0,00	0,00	ЕС	лс-лг	м.г.г.
34	<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	0,08	0,47	0,08	0,42	0,00	0,00	ТПн	лс-лг	м.г.г.
35	<i>Harpalus smaragdinus</i> (Duftschmid, 1812)	0,00	0,00	0,05	0,23	0,00	0,00	ЕС	ст	м.г.г.
36	<i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781)	0,00	0,00	0,54	2,74	0,06	2,00	ТПп	лг-п	м.г.г.
37	<i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812)	0,00	0,00	0,13	0,63	0,00	0,00	ТПп	лг	м.г.г.
38	<i>Harpalus saxicola</i> (Dejean, 1828)	0,00	0,00	0,50	2,53	0,00	0,00	Ст	лг-п	м.г.г.
39	<i>Ophonus puncticeps</i> (Stephens, 1829)	0,00	0,00	0,08	0,42	0,06	2,00	ЕСп	лс	м.с.с.
40	<i>Licinus depressus</i> (Paykull, 1790)	0,00	0,00	0,04	0,21	0,00	0,00	ЕЗнпЕЗнп	лс	з.с.п.п.
41	<i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798)	0,09	0,49	0,00	0,00	0,00	0,00	ТПп	лс	з.с.п.п.
42	<i>Syntomus truncatellus</i> (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	1,21	ЕСюс	лг-лс	з.с.п.т.
43	<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze, 1777)	0,02	0,12	0,25	1,26	0,16	5,22	ТПн	лг-п	з.с.п.т.
	Всего	17,70	100,00	19,79	100,00	3,12	100,00	-	-	-

**Условные обозначения:** тип ареала, ТЕ — трансевропейский, ЕС — европейско-сибирский, ВЗ — восточноевропейско-западносибирский, С — Сибирский, ТП — транспалеарктический, Е — Европейский, ЕЗ — Европейско-западносибирский, ГА — голарктический, Ц — циркумбореальный, З — Западносибирский; **экологические группы:** л — лесной вид, юл — южно-лесной юс — южно-лесостепной, лс — лесостепной, лг — луговой, б — болотный, п — полизональный, ст — степной, т — таёжный, нс — неморально-степной, нп — неморально-пустынный н — неморальный; **жизненные формы:** з.э.л. — зоофаги эпигеобионты летающие, з.э.х. — зоофаги эпигеобионты ходящие, з.г. — зоофаги геобионты, з.с.п. — зоофаги стратобионты подстилочные, з.с.п.п. — зоофаги стратобионты поверхностно-подстилочные, з.с.п.т. — зоофаги стратобионты подститочно-трещинные, з.с.п.л.ч. — зоофаги стратобионты подститочно-почвенные, м.г.г. — миксофитофаги геохортобионты гарпалоидные, м.с.с. — миксофитофаги стратобионты скважники.

**Symbols of distribution area types:** TE — Trans-European, EC — Euro-Siberian, B3 — East-European-West-Siberian, S — Siberian, TP — Transpaleartic, E — European, E3 — European-West-Siberian, GA — Holarctic, Ц — Circumboreal, З — West-Siberian; **ecological groups:** л — forest-species, юл — south-forest, юс — south-sores-steppe, лс — forest-steppe, лг — meadow, б — swamp, п — polyzonal, ст — steppe, т — taiga, нс — nemoral-steppe, нп — nemoral-desert, н — nemoral; **lifef orms:** з.э.л. — zoophages epigeobionts flying, з.э.х. — zoophages epigeobionts walking, з.г. — zoophages geobionts, з.с.п. — zoophages stratobionts litter dwellers, з.с.п.п. — zoophages stratobionts litter-surface dwellers, з.с.п.т. — zoophages stratobionts litter-crevice dwellers, з.с.п.л.ч. — zoophages stratobionts litter-soil dwellers, м.г.г. — myxophages geohortobionts harpaliform, м.с.с. — myxophages stratobionts pore dwellers.

котравной растительностью. В некоторых местах здесь даже идёт формирование луговых ценозов. Для экотонов характерен высокий уровень биологичес-

кого разнообразия и численности, особенно если он занимает значительные площади и достаточно стабилен в течение длительных промежутков времени



Таблица 3. Отдельные показатели структуры сообществ жужелиц нарушенных и сопредельных им территорий национального парка «Нижняя Кама»

Table 3. Ground beetle assemblages structure of disturbed areas and adjacent ones in the National Park «Nizhnyaya Кама»

Участок	Кол-во видов	Обилие, ос./10 лов.-сут.	Индексы							
			Шеннона, H	Симпсона	выравненности, E	Менхиника	Маргалефа	справедливости, Equitability J	Альфа-Фишера	Бергера-Паркера
1	15	31,2	1,65	<b>0,70</b>	0,35	0,86	2,45	0,61	3,31	0,46
2	13	30,3	<b>1,82*</b>	<b>0,75</b>	0,47	0,75	2,11	<b>0,71</b>	2,77	0,43
3	20	39,7	<b>1,94</b>	<b>0,71</b>	0,35	1,01	<b>3,19</b>	0,65	<b>4,46</b>	0,50
4	6	17,5	1,29	0,66	0,61	0,46	0,97	<b>0,72</b>	1,21	0,43
5	5	3,3	1,55	<b>0,77</b>	<b>0,94</b>	0,87	1,14	<b>0,96</b>	1,64	0,27
6	6	3,7	1,62	<b>0,74</b>	<b>0,84</b>	1,01	1,41	<b>0,90</b>	<b>2,08</b>	0,37
7	8	5,0	1,27	0,40	0,45	1,21	1,85	0,61	2,86	<b>0,75</b>
8	11	19,0	1,02	0,38	0,25	0,81	1,92	0,43	2,56	<b>0,78</b>
9	8	3,3	<b>2,03</b>	<b>0,80</b>	<b>0,95</b>	<b>1,46</b>	2,06	<b>0,98</b>	<b>3,57</b>	0,27
10	6	14,6	1,10	0,57	0,50	0,50	1,00	0,61	1,26	0,58
11	12	3,9	<b>1,90</b>	0,58	0,56	<b>2,06</b>	<b>3,12</b>	<b>0,76</b>	<b>6,61</b>	0,62
12	6	11,7	1,42	<b>0,70</b>	0,69	0,56	1,06	<b>0,79</b>	1,35	0,39
13	7	2,3	<b>1,84</b>	<b>0,71</b>	<b>0,90</b>	<b>1,57</b>	2,00	<b>0,94</b>	<b>3,83</b>	0,40
14	9	27,7	1,32	0,62	0,42	0,54	1,43	0,60	1,79	0,56
15	7	3,3	<b>1,79</b>	<b>0,74</b>	<b>0,86</b>	1,28	1,76	<b>0,92</b>	<b>2,87</b>	0,40
16	11	16,4	<b>1,79</b>	<b>0,78</b>	0,54	0,86	1,96	<b>0,75</b>	2,66	0,34

Условные обозначения участков: 1 — «Нефтепровод», 2 — «Контроль-Нефтепровод», 3 — «Газопровод», 4 — «Контроль», 5 — «Газопровод-1», 6 — «Контроль-Газопровод-1», 7 — «Газопровод-2», 8 — «Контроль-Газопровод-2», 9 — «Нефтекачалки-1», 10 — «Контроль-Нефтекачалки-1», 11 — «Нефтекачалки-2», 12 — «Контроль-Нефтекачалки-2», 13 — «Нефтекачалки-3», 14 — «Контроль-Нефтекачалки-3», 15 — «Нефтекачалки-4», 16 — «Контроль-Нефтекачалки-4»; \* — жирным шрифтом выделены высокие показатели индекса.

Symbols of plots: 1 — «Oil pipeline», 2 — «Control-Oil pipeline», 3 — «Gas pipeline», 4 — Control, 5 — «Gas pipeline 1», 6 — «Control — Gas pipeline 1», 7 — «Gas Pipeline-2», 8 — «Control-Gas pipeline-2», 9 — «Oil spillway-1», 10 — «Control-Oil spillway-1», 11 — «Oil spillway-2», 12 — «Control-Oil spillway-2», 13 — «Oil spillway-3», 14 — «Control-Oil spillway-3», 15 — «Oil spillway-4», 16 — «Control-Oil spillway-4»; \* — the highest levels if indices are in bold.

[Odum, 1975]. Наиболее отчётливо экотонный эффект проявляется между экологически контрастными поселениями — чем различнее условия заселения фитоценозов, тем более разнятся композиции видов экотона. В частности, индекс Шеннона растёт в практике сочетания выкашивания травы с выпасом скота на лугах [Twardowski et al., 2017], а также в полосах травы и лесополосах, сохраняющихся после выкоса [Mazalova et al., 2015].

В случае с экотонами наблюдается явление «краевой эффект» — смешение видов луговых и лесных фитоценозов. В нашем случае в большей степени он проявляется на «Газопроводе 1» (коэффициент видового сходства Жаккара  $K_j$  составляет 0,57). При этом количество видов жуке-

лиц и их обилие примерно одинаковое (табл. 3). Вблизи нефтекачалок сообщества жужелиц обладают своеобразными чертами, их видовой состав сильно отличается от контрольных участков ( $K_j$  варьирует в пределах 0,06–0,13), и на них проявляется «островной эффект». Насколько они разнообразны генетически покажут дальнейшие исследования, однако уже сейчас можно сказать, что «краевые эффекты» вдоль нефтепровода и газопроводов различаются.

Разная структура сообществ в контрольных участках с одной стороны, и в нарушенных, с другой, может объясняться различиями в истории формирования экотонов, поскольку нефтепровод, газопроводы и нефтекачалки монтировались в разное время

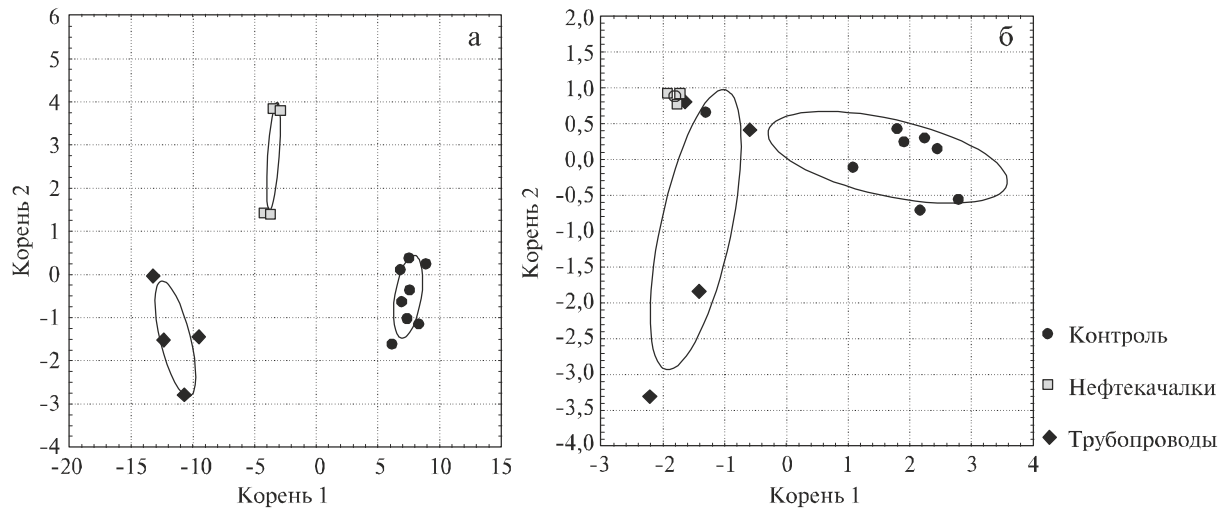


Рис. 3. Ординация по видовому составу (а) и обилию (б) сообществ жуков-жужелиц национального парка «Нижняя Кама» в плоскости двух дискриминантных осей.

Fig. 3. Ordination by species composition (a) and abundance (b) of Ground beetles assemblages in the National Park «Nizhnyaya Kama».

и в разных условиях. Так, при исследовании влияния строительства нефтепровода спустя всего год после его прокладки видовой состав жужелиц чётко различается в трёх грациях — коридор, экотон, прилегающий лес [Silverman et al., 2008]. Наибольшее видовое разнообразие — в коридоре, численность там наименьшая, сравнимая с лесом. О необходимости учёта этого фактора говорят также другие исследователи [Magura et al., 2017].

Различия в структуре сообществ, обитающих на нарушенных участках, могут объясняться тем, что население жужелиц здесь из-за постоянного стресса изменяется, и большую роль в формировании сообществ играет лабильный компонент [Trushitsina et al., 2017].

Аналогичные результаты получены с применением дискриминантного анализа (рис. 3, табл. 4, 5). Видовой состав жужелиц контрольных участков, трубопроводов и нефтекачалок статистически значимо отличается (рис. 3а, табл. 4), лямбда Уилкса имеет низкое значение 0,003 при  $p < 0,03$ .

Наибольшую роль в дискриминации населения исследованных участков играют часто встречающиеся лесные виды *C. cancellatus* и *P. niger* (табл. 5).

Обилие многочисленных видов жуков-жужелиц также отличается в контроле и нарушенных участках (рис. 3б, табл. 6), лямбда Уилкса имеет низкое значение 0,154 при  $p < 0,02$ .

Однако между нарушенными участками трубопроводов с нефтекачалками статистически значимых различий не наблюдается. Наибольший вклад в дискриминацию вносят многочисленные лесные виды *C. cancellatus* и *Pt. oblongopunctatus* (табл. 6).

Кластерный анализ показал, что по видовому сходству в один кластер выделяются участки трубопроводов и нефтекачалок (рис. 4, а), что объясняется тем, что там преобладают виды открытых пространств. В то же время при оценке сходства по обилию видов в один кластер объединились плоты контрольных участков и нефтекачалок. Такой факт, на наш взгляд, можно объяснить тем, что динамичес-

Таблица 4. Квадрат расстояния Махаланобиса, рассчитанный по встречаемости определённых видов жужелиц (Wilks' Lambda: 0,003 approx.  $F(20, 8) = 4, 51, p < 0,034$ )

Table 4. The square of the Mahalanobis distance, counted by species occurrence of Ground beetles (Wilks' Lambda: 0,003 approx.  $F(20,8) = 4,51, p < 0,034$ )

n = 16	Контроль	Трубо-проводы	Нефтекачалки
Контроль	0	129,13	<b>355,34</b>
Трубопроводы	129,13	0	79,01
Нефтекачалки	<b>355,34</b>	79,01	0

Примечание: \* — жирным шрифтом указаны статистически значимые результаты при  $p < 0,05$ .

Note: \* — statistically significant results with  $p < 0,05$  are in bold.

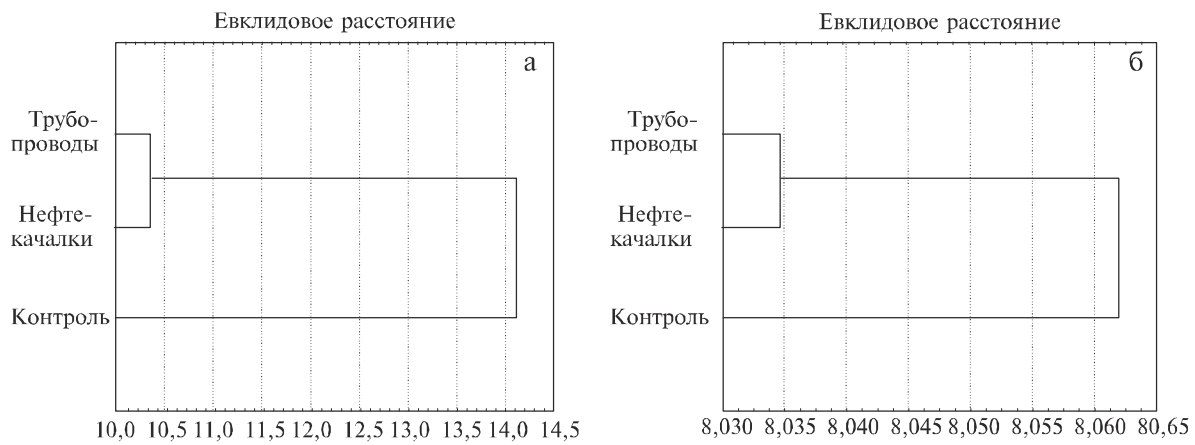


Рис. 4. Диаграммы видового сходства (а) и обилия (б) жужелиц национального парка «Нижняя Кама».  
 Fig. 4. Diagrams of species similarities (a) and abundance (b) of Ground beetles of the National Park «Nizhnyaya Kama».

кая плотность жужелиц там примерно одинакова (контрольные участки — это лес поздних стадий сукцессий, а нефтекачалки — сильно нарушенные биотопы). В отличие от них на трубопроводах, которые представляют собой экотон, численность значительно выше.

Видовое сходство по Жаккару сообществ жуков-жуелиц контрольных участков варьирует в пределах 0,15–0,47; в пределах нарушенных участков коэффициент видового сходства изменялся от 0,04 до 0,56. Наибольшей частотой (мода) для естественных и нарушенных участков был коэффици-

ент Жаккара, равный, соответственно, 0,33 и 0,29, середина ранжированных рядов коэффициентов видового сходства (медиана) соответственно равна 0,33 и 0,15. Таким образом, сходство внутри естественных и нарушенных участков сильно варьирует и достаточно низкое, т.е. в каждом нарушенном участке формируется характерное для него сообщество жуков-жуелиц («островной эффект»). Различия между контрольными участками может быть обусловлено особенностями рельефа, древесно-кустарниковой и травяной растительности, микроклиматическими условиями и т.п.

Таблица 5. Вклад определенных видов жужелиц в дискриминацию по принципу «присутствие – отсутствие» вида (Wilks' Lambda: 0,00324 approx. F (22,6) = 4,5150, p < 0,0344)  
 Table 5. Discriminant function analysis summary (Wilks' Lambda: 0,00324 approx. F (22, 6) = 4,5150 p < 0,0344)

	Wilks'-Lambda	Partial-Lambda	F-remove (2, 3)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
<i>Carabus cancellatus</i>	0,041	0,079	17,39	0,022	0,141	0,859
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,006	0,505	1,47	0,359	0,456	0,544
<i>Harpalus rufipes</i>	0,011	0,289	3,68	0,156	0,045	0,955
<i>Poecilus cupreus</i>	0,011	0,287	3,72	0,154	0,094	0,906
C???	0,007	0,466	1,72	0,318	0,123	0,877
<i>Pterostichus niger</i>	0,029	0,111	12,06	0,037	0,075	0,925
<i>Carabus hortensis</i>	0,004	0,880	0,20	0,826	0,315	0,685
<i>Harpalus laevipes</i>	0,013	0,252	4,45	0,126	0,033	0,967
<i>Carabus stscheglovi</i>	0,004	0,775	0,44	0,682	0,237	0,763
<i>Carabus convexus</i>	0,007	0,441	1,90	0,293	0,056	0,944
<i>Harpalus latus</i>	0,004	0,841	0,28	0,772	0,273	0,727

Таблица 6. Вклад определенных видов жужелиц в дискриминацию по принципу обилия вида (Wilks' Lambda: 0,0025 approx.  $F(10,18) = 2,85$ ,  $p < 0,025$ )Table 6. Discriminant function analysis summary (Wilks' Lambda: 0,14957 approx.  $F(10,18) = 2,85$ ,  $p < 0,025$ )

	Wilks'-Lambda	Partial-Lambda	F-remove — (2,9)	p-level	Toler.	1-Toler. — (R-Sqr.)
<i>Bembidion lampron</i>	0,227131	0,658515	2,333557	0,152597	0,980476	0,019524
<i>Carabus cancellatus</i>	0,331317	0,451439	5,468134	0,027906	0,423900	0,576100
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,317151	0,471602	5,041939	0,033970	0,310992	0,689008
<i>Carabus stscheglovi</i>	0,232848	0,642347	2,505558	0,136447	0,687711	0,312290
<i>Carabus arcensis</i>	0,195581	0,764744	1,384324	0,299104	0,370452	0,629548

Контрольные участки вблизи нефтекачалок отличаются по видовому составу жужелиц от нарушенных площадок, коэффициент видового сходства по Жаккару крайне низкий и варьирует в пределах 0,06–0,13. Фауна жуков-жуелиц на газопроводе 2 и нефтепроводе также отличается от естественных участков ( $K_j = 0,27$  и  $0,21$ ). Естественные участки вблизи «Газопровода 1» сходны по видовому разнообразию карабид с трансформированными участками ( $K_j = 0,57$ ). По-видимому, это связано с небольшими площадями нарушения, на которые жуелицы мигрируют с соседних естественных участков.

Влияние «краевого эффекта» зависит от структуры растительного покрова, времени нарушения биотопа и особенностей экотона как барьера для миграций жуков. Дороги часто полностью фрагментируют ландшафт, и их влияние может распространяться на 100 м вглубь леса. Последнее объясняется изменением ветрового и температурного режимов, что сказывается на формировании подстилки и влияет в первую очередь на стенотопные неафобные виды [Plat et al., 1995]. Это было показано при исследовании влияния лыжных трасс на сообщества жуелиц [Strong et al., 2002], влияния степени сомкнутости крон кустарников [Liu et al., 2017]. В Канаде изучали ширину экотонной зоны между сосновым лесом и гарью. В этих исследованиях показано, что максимальная ширина зоны влияния леса на гари в бореальной зоне составляет 50 метров [по: Gongalsky, 2014]. На гарях, окруженных полями и дорогами, численность видов открытых пространств была намного выше, тогда как на гарях окруженных исключительно лесами, их доля была минимальна [Potarova, 1984, 2002].

Краевые эффекты, создающиеся в результате вырубок, обладают меньшим травмирующим действием, особенно если на местах вырубок остаются островки нативной растительности, пенки и пр. Причём фауна жуелиц здесь может сильно отличаться, даже если вырубки расположены в одном лесном массиве, особенно если вырубки располо-

жены в хвойных лесах [Pearce et al., 2003]. Численность здесь восстанавливается на 3–4 год после вырубки [Antsiferov, 2017]. В этом отношении наши результаты аналогичны. Уловистость жуелиц больше на контрольных участках (табл. 2). При этом на нарушенных участках индексы доминирования и Симпсона не всегда высоки (табл. 3), что говорит о достаточной степени стабильности сообществ, обитающих на них. Перечень доминирующих видов, как облигатных, так и факультативных в исследованном диапазоне нарушенных территорий представлен 5 видами (табл. 2).

Таким образом, на контрольных и нарушенных нефтедобычей участках национального парка «Нижняя Кама» в целом выделено 6 видов-доминантов, составляющих 71,6 % от общего обилия, 9 видов — субдоминантов (19,3 %) и 28 видов рецедентов (9 %).

## Выводы

На исследуемых участках обнаружены 43 вида жуелиц. При этом в естественных биотопах 22 вида, в нарушенных — 39. Видовое богатство выше на нарушенных территориях, в основном, за счёт видов открытых пространств — *H. rufipes*, *B. lampros*, *P. cupreus*, и эвритопного *B. quadrimaculatum*. Сходство по коэффициенту Жаккара между естественными и нарушенными участками низкое и варьирует. При помощи двух методов многомерного анализа показана неоднородность сообществ жуелиц на нарушенных территориях и различие их обилия и видового состава по сравнению с контрольными участками. Краевой эффект проявляется везде в большей или меньшей степени. Островной эффект проявляется главным образом на нефтекачалках. Отсутствие стабильности и однородности в сообществах жуелиц может, по нашему мнению, зависеть от степени и продолжительности антропогенного воздействия в виде нефтедобычи и сопутствующих ей мероприятий.

## Благодарности

Выражаем глубокую признательность и благодарность за ценные советы, исправления в написании статьи заместителю директора Национального парка «Нижняя Кама» Лукьяновой Ю.А.

## Литература

- Antsiferov A.L. 2017. [Changes in the structure of ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) of the forests of the Kostroma region during the multiyear natural reforestation of felling areas] // *EvrAziatskii entomologicheskii zhurnal*. Vol.16. No.3. P.228–238. [In Russian].
- Artemieva T.I. 1989. Complexes of soil animals and issues of reclamation of man-made territories. M.: Nauka. 111 p. [In Russian].
- Borovikov B. 2003. [Statistica: The Art of Data Analysis on the Computer]. St. Petersburg. 656 p. [In Russian].
- Bulavintseva A.D. 2010. [The influence of oil pipeline to the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve] // *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Prisurskii»*. Vol. 24. P.13–15. [In Russian].
- Didham R. K., Lawton J. H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments // *Biotropica*. Vol.31. P.17–30.
- Ermolaev O.P., Igonin M.E., Bubnov A.U., Pavlova S.V. 2007. [Landscapes of the Republic of Tatarstan]. Kazan: Slovo. 411 p. [In Russian].
- Gilyarov M.S., Striganova B.R. (eds). 1987. [Quantitative methods in soil zoology]. Nauka, Moscow 288 p. [In Russian].
- Gongalsky K.B. 2014. [Forest fires and soil macrofauna]. M.: KMK. 169 p. [In Russian].
- Halme E., Niemela J. 1993. Carabid beetles in fragments of coniferous forest // *Annales Zoologici Fennici*. Vol.30. P.17–30.
- Haskell D.G. 2000. Effects of forest roads on macroinvertebrate soil fauna of the southern Appalachian Mountains // *Conservation Biology*. Vol.14. P.57–63.
- Karta pochv nacionalnogo parka «Nizhnyaya Kama», 1:100 000. Executors: Sahabiev I.A., Rjazanov S.S., Kulagina V.I., Grigorjan B.R. OOO «Lesbjuro». 2016. [In Russian].
- Koivula M., Kukkonen J., Niemela J. 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient // *Biodiversity and Conservation*. Vol.11. No.7. P.1269–1288.
- Koivula M.J., Vermeulen H.J. 2005. Highways and forest fragmentation—effects on carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) // *Landscape Ecology*. Vol.20. No.8. P.911–926.
- Kryzhanovskiy O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. 1995. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia–M.: Pensoft. 271 p.
- Lebedeva N.V., Krivolutskiy D.A. 2002. [Biodiversity and methods of its assessment] // *Geografiyai monitoring bioraznoobraziya*. Koll. avtorov. M. Izd-vonauch. iucheb.-metod. Tsentra. 432 p. [In Russian].
- Liu R., Liu J., Zhao J., Xi W., Yang Z. 2017. Ground-active arthropod recovery in response to size of shrub plantations in a desertified grassland ecosystem // *Polish Journal of Ecology*. Vol.65. No.3. P.410–422.
- Lukyanova Yu.A. 2015. [To the study of the flora and vegetation of the Borovetskiy forest of the National Park «Nizhnyaya Kama»] // *Okhrana prirodnoy sredi i ekologo-biologicheskoe obrazovanie: sbornik materialov nauchno-practicheskoy konferentsii*. Elabuga. P.236–241. [In Russian].
- Magura T., Lovei G.L., Tothmeresz B. 2017. The history-based edge effect hypothesis: various responses of ground beetles in natural versus anthropogenic edges // *Proceedings of XVIII European Carabidologists Meeting France Rennes*. P.22.
- Major R.E., Smith D., Cassis G., Gray M., Colgan D.J. 1999. Are roadside strips important reservoirs of invertebrate diversity? A comparison of the ant and beetle faunas of roadside strips and large remnant woodlands // *Australian Journal of Zoology*. Vol.47. No.6. P.611–624.
- Mazalova M., Sipos J., Rada S., Kasak J., Sarapatka B., Kuras T. 2015. Responses of grassland arthropods to various biodiversity-friendly management practices: Is there a compromise? // *European Journal of Entomology*. Vol.112. No.4. P.734.
- Mordkovich V.G. 2004. Animal population as an indicator of the ecological state of soils West Siberian north under the influence of oil pollution // *Sibirskiy Ecologicheskii Zhurnal*. Vol.4. P.467–474. [In Russian].
- Niemela J., Spence J.R., Langor D., Haila Y., Tukka H. 1993. Logging and boreal ground-beetle assemblages on two continents: implications for conservation // *Gaston K.J., New T.R., Samways M.J. (Eds): Perspectives on insect conservation*. Intercept, Andover, Hampshire, England. P.29–50.
- Odum E.P. 1975. [Fundamentals of ecology]. M. Mir. 740 p. [In Russian].
- Pearce J. L., Venier L.A., McKee J., Pedlar J., McKenney D. 2003. Influence of habitat and microhabitat on carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in four stand types // *The Canadian Entomologist* Vol.135. No.3. P.337–357. [In Russian].
- Pesenko Yu.A. 1982. [Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunistic studies]. M.: Nauka. 288 p. [In Russian].
- Plat S., Vermeulen H.J.W., Kuivenhoven P. 1995. Verbindingsbanen voor loopkevers in versnipperd Nederland // *De Levende Natuur*. Vol.96. No.4. P.98–105.
- Potapova N.A. 1984. [Population of ground beetles at the recovering post-fire landscapes] // *Problemy pochvennoy zoologii*. Tez. docl. VIII Vsesoyuz. soveshch. Kn.2. Ashkhabad. P.60–61. [In Russian].
- Potapova N.A. 2002. [Soil invertebrates (macrofauna) — 20 years of observations in nature reserve «Okskii»] // *Monitoring soobshchestv nagaryah i upravlenie pozharami v zapovednikah*. VNI Priroda. P.57–65. [In Russian].
- Redding T. E., Hope G. D., Fortin M. J., Schmidt M. G., Bailey W.G. 2003. Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest-clearcut edges in the southern interior of British Columbia // *Canadian Journal of Soil Science*. Vol.83. No.1. P.121–130.
- Renkonen O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // *An. Zool. Societas zoologica-botanica Fennica Vanamo* Vol.6. P.1–231.
- Saunders D. A., Hobbs R. J., Margules C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review // *Conservation biology*. Vol.5. P.18–32.
- Sharova I.K. 1981. Life forms of Ground beetles (Coleoptera: Carabidae). M.: Nauka. 360 p. [In Russian].
- Silverman B., Horn D.J., Purrington F.F., Gandhi K.J.K. 2008. Oil pipeline corridor through an intact forest alters ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in southeastern Ohio // *Environmental entomology*. Vol.37. No.3. P.725–733.
- Strong A.M., Dickert C.A., Bell R.T. 2002. Ski trail effects on a beetle (Coleoptera: Carabidae, Elateridae) community in Vermont // *Journal of insect conservation*. Vol.6. No.3. P.149–159.
- Stupishin A.V. 1964. [Physico-geographical zoning of the Middle Volga region]. Kazan. 194 p. [In Russian].

- The Red Book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, mushrooms). Izdaniyetye. 2016. Kazan: Idel-Press. 760 p. [In Russian].
- Trushitsina O.S., Matalin A.V., Makarov K.V. 2017. Influence of different types of wildfire on the community structure of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in pine forests of the Meshchers Lowlands // Proceedings of XVIII European Carabidologists Meeting. France. Rennes. P.87.
- Twardowski J.P., Pastuszko K., Hurej M., Gruss, I. 2017. Effect of different management practices on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages of uphill grasslands // Polish Journal of Ecology. Vol.65. No.3. P.400–409.
- Vasilyev S.V. 1998. The impact of the oil and gas industry on forest and marsh ecosystems. Novosibirsk: Nauka. 136 p. [In Russian].
- Voronin A.G. 2000. Zoogeographical analysis of Ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of forest zone of the Middle Urals // Entomologicheskoe obozrenie. Vol.79. No.2. P.328–340. [In Russian].
- Zherebtsov A.K. 2000. Catalogue of Ground beetles of the Republic of Tatarstan. Kazan. 74 p. [In Russian].

*Поступила в редакцию 21.5.2018*