

## ЗООЛОГИЯ

УДК 595.762.12

doi: 10.17223/19988591/43/6

**Н.В. Важенина, Е.В. Сергеева**

*Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия*

### **Структура и динамика населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) поймы Нижнего Иртыша**

Работа выполнена при финансовой поддержке ФАНО России в рамках темы ФНИ № 0408-2014-0025 «Современное состояние биологического разнообразия юга Западной Сибири как отражение антропогенной трансформации ландшафтов» (№ государственной регистрации 116020510081)

*Изучены особенности пространственного распределения жуужелиц по поперечному профилю пойменного рельефа в бассейне нижнего течения р. Иртыш на юге Уватского района Тюменской области. Изучен таксономический состав и выполнен сравнительный анализ экологической структуры населения жуужелиц трех высотных ярусов (высокого, среднего и низкого уровней) поймы левого берега р. Иртыш. Учет жуков проводили в 2008–2011 гг. методом почвенных ловушек Барбера. Установлена зависимость изменения структуры населения и динамики численности жуужелиц от расположения высотных уровней на профиле поймы. Ближе к руслу реки увеличиваются численные показатели видового богатства, разнообразия, выравнивания, доминирования и относительной численности. Высокий и средний уровень поймы занимают преимущественно мезофилы, лесолуговые виды, хищники, представленные подстилочными и подстилочно-почвенными формами. В нижнем уровне преобладают гигрофилы, прибрежные виды и виды открытых территорий, хищники поверхностно-подстилочные и подстилочные. Сезонная динамика жуужелиц в целом имеет три основных подъема активности, обусловленных фенологическими характеристиками доминирующего комплекса. Межгодовые изменения динамики жуужелиц зависят от степени и длительности затопления поймы, главным образом, влияющих на численность видов с осенне-летним типом размножения.*

**Ключевые слова:** высотные ярусы; разнообразие; относительная численность; экологические группы.

### **Введение**

Речная пойма представляет собой самую низкую часть дна речной долины, покрытую растительностью, и характеризуется особым микроклиматом и высоким биологическим разнообразием. Периодическое затопление поймы во время половодий и паводков обогащает сообщества биогенными элементами, ведущими к развитию богатой флоры и фауны [1].

В последнее время большое внимание уделяется изучению биоразнообразия речных пойм [2–3]. Исследования касаются не только выявления видового состава, но и биотопического распределения, численности, характеристики популяционной структуры, а также адаптивных способностей видов к перенесению временного подтопления [4]. В качестве объекта исследования часто выступают население почвенной мезофауны или отдельные группы наземных беспозвоночных [5–6], реагирующие на любые изменения условий среды. Удобной модельной группой среди них выступают жуужелицы (*Coleoptera*, *Carabidae*) [7]. Это одно из крупнейших семейств отряда Жесткокрылых, характеризующихся повсеместным распространением, высокой численностью, видовым и экологическим разнообразием [8].

Карабидофауна пойм речных долин Западной Сибири и сопредельных территорий изучена фрагментарно. На Урале и Приуралье жуужелицы береговых местообитаний рассмотрены в составе локальных фаун региона [9–10]. В Средней Сибири достаточно хорошо охарактеризованы состав, ландшафтное распределение и структура населения жуужелиц в Приенисейском районе [11–12]. Имеются данные о распределении видов в долинах рек Среднего и Нижнего Приобья [13–14].

В бассейне нижнего течения Иртыша таксономический состав *Carabidae* изучен достаточно полно [15–16], имеются сведения о сезонной и годовой динамике численности жуужелиц речных пойм [17]. Однако структура населения жуужелиц и экологические аспекты формирования пойменных сообществ практически не рассматриваются.

Речные долины, включая пойменные экосистемы, выступают в роли «экологических коридоров» в расселении видов в широтном направлении [18]. Поэтому особенно актуальным становится выявление ключевых факторов в пространственном распределении видов в достаточно динамичных речных поймах, подверженных регулярному воздействию водного режима реки. Изучению влияния временного подтопления пойменных биоценозов в результате паводков и половодий на численность и разнообразие жуужелиц посвящены работы С.М. Шафигуллиной [19], М. Герих с соавт. [20], П. Шинкевич, М. Махорски [21]. В низовьях р. Иртыш, где подъем уровня воды, главным образом, обусловлен только весенним половодьем [22], подобные исследования ранее не проводились.

Пойма Иртыша в пределах южной тайги Западной Сибири относится к сегментно-гривистому типу и представляет собой чередование грив и старичных понижений [22]. Разные уровни пойменного рельефа отличаются по длительности и степени затопления, влаго- и теплообеспеченности, структуре почвенного и растительного покрова. Эти факторы влияют на характер распределения жуужелиц и определяют толерантность видов к неустойчивым условиям поймы. Поэтому особый интерес представляет анализ видового состава, численности и экологической структуры населения жуужелиц на разных уровнях речной поймы.

Цель работы – выявить закономерности пространственно-временного распределения жужелиц на разных уровнях поймы р. Иртыш в пределах южной тайги Западной Сибири.

### Материалы и методики исследования

Работы проведены в бассейне нижнего течения Иртыша в окрестностях научно-исследовательского стационара «Миссия» на юге Уватского района Тюменской области ( $58^{\circ}43,210'$  с.ш.,  $68^{\circ}40,971'$  в.д.). Район расположен в подзоне южной тайги Западной Сибири.

Изучен участок поймы левого берега р. Иртыш. По геоморфологическому принципу и особенностям происхождения его рельефа определены три высотных яруса – низкого, среднего и высокого уровня [1, 19]. Выделены структурные элементы: 1 – хвощево-разнотравный участок на границе с пляжем, ежегодно затопливается в период половодья,  $58^{\circ}43,508'$  с.ш.,  $68^{\circ}41,412'$  в.д. (низкий уровень с высотой от 0,5 до 1,5 м); 2 – ивняк разреженный разнотравный на поверхности гривы,  $58^{\circ}43,540'$  с.ш.,  $68^{\circ}41,477'$  в.д. (участок среднего уровня с высотой 5,5–6 м); 3 – ивняк кустарниковый высокотравный, расположенный на вершине наиболее высокой гривы,  $58^{\circ}43,565'$  с.ш.,  $68^{\circ}41,453'$  в.д. (участок высокого уровня поймы, 6,5–7,5 м).

На участках средней и высокой поймы исследования проведены в 2008–2011 гг. На участке низкого уровня поймы в связи с продолжительным затоплением в 2010–2011 гг. (с третьей декады апреля по третью декаду июня) учет жуков проводили лишь в 2008–2009 гг.

Для сбора почвенной энтомофауны применяли метод почвенных ловушек Барбера [23]. В качестве ловушек использовали жестяные банки объемом 200 мл, на 1/3 заполненные 4%-ным раствором формалина. На участках поймы линейно устанавливали по 10 ловушек с интервалом 8–10 м. Выборка материала проводилась каждые десять суток. Время экспозиции ловушек в 2008, 2010, 2011 гг. – с первой декады июня по третью декаду августа, в 2009 г. – с первой декады мая по третью декаду августа. За период исследования отработано 8 699 ловушко-суток (без учета залитых водой банок) и отловлено 10 766 экземпляров имаго жужелиц.

Экологические группы жужелиц по биотопической приуроченности (лесная, лесоболотная, лесолуговая, луговая, полевая, лугополевая, околородная, прибрежная, прибрежно-луговая), по отношению к влажности (гигрофилы, мезофилы, ксерофилы), фенологические группы по отношению к срокам сезонного размножения (весенняя, осенняя, мультисезонная) определены на основе литературных источников [9, 24] и собственных наблюдений. По типу питания и занимаемому почвенно-растительному ярусу, согласно системе жизненных форм И.Х. Шаровой [25], жужелицы отнесены к двум классам (зоофаги и миксофитофаги) и 11 ярусным группировкам (эпигеобионты ходящие, бегающие, летающие; стратобионты поверхностно-подсти-

лочные, подстилочные и подстилочно-почвенные; геобионты роющие; фитодендробионты стволовые; геохортобионты гарпалоидные, стратобионты поверхностные; стратохортобионты подстилочные).

Для характеристики структуры населения жуужелиц применяли следующие показатели: видовое богатство ( $S$  – общее число видов в сообществе), динамическая плотность ( $D$  – величина, отражающая число экземпляров насекомых, попавших в ловчую банку, в перерасчете на 100 ловушко-суток, в тексте экз./100 лов.-сут [26]), численное обилие ( $p_i$  – доля особей одного вида, равная отношению числа особей одного вида  $n_i$  к общему количеству особей  $N$ ), коэффициент Жаккара ( $K_j = C/((A+B)-C)$ , где  $A$  и  $B$  – число видов в сравниваемых биотопах,  $C$  – число общих видов для данных биотопов), величина, обратная индексу доминирования Бергера–Паркера ( $d = N_{\max}/N$ , где  $N_{\max}$  – число особей самого обильного вида),  $C$  – число общих видов для

данных биотопов), индексы видового разнообразия ( $H' = - \sum p_i \times \ln p_i$ ) и выравненности Шеннона ( $E = \frac{H'}{\ln S}$ ) [27].

В соответствии со шкалой О. Ренконена [28] доминантами считались виды, численное обилие которых составляло более 5%, субдоминантами – от 2 до 5%, малочисленными или редкими – менее 2%. Номенклатура *Carabidae* приведена по «Каталогу жесткокрылых Палеарктики» [8].

### Результаты исследования и обсуждение

Пойменные экосистемы характеризуются особыми гидротермическими условиями, что определяет сложную структурно-функциональную организацию сообществ. Благодаря высокому уровню пространственно-временной неоднородности животное население пойм достаточно разнообразно, но в результате гидрологического режима рек не стабильно по своим экологическим параметрам и численности [29].

Известно, что в пойме подзоны южной тайги Западной Сибири сосредоточено более половины видового разнообразия карабидофауны, отмеченной С.П. Бухкало с соавт. для региона в целом [15]. На изученном участке поймы Иртыша отмечено 92 вида из 34 родов (табл. 1). Значительным числом видов представлены роды: *Bembidion* (12), *Amara* (10), *Pterostichus* (9), *Agonum* (7), *Harpalus* (6), *Dyschirius* (5), *Carabus* (4), *Badister* (4) и *Poecilus* (3).

По мере удаления от русла реки видовое богатство жуужелиц снижалось. Максимум отмечался на участке низкой поймы – 66 видов из 28 родов, среди которых 45,5% встречались только в пределах низкого уровня. К ним относились большинство прибрежных видов из родов *Acupalpus*, *Asaphidion*, *Bembidion*, *Dyschirius*, *Elaphrus*, *Oodes*, *Pelophila*, а также околотовные, прибрежно-луговые, лесоболотные, луговые и полевые представители родов *Agonum*, *Amara*, *Anisodactylus*, *Chlaenius*, *Cicindela*, *Cylindera*, *Harpalus*,

*Nebria*, *Pterostichus*, *Synuchus* (см. табл. 1). За период исследования (2008–2009 гг.) число видов варьировало незначительно (табл. 2), при этом 50% от выявленных здесь жуужелиц можно отнести к постоянным обитателям сообщества.

Таблица 1 [Table 1]

**Распределение видов жуужелиц по относительному обилию (%) в пойменном профиле левого берега р. Иртыш и их экологическая характеристика**  
**[Distribution of ground beetle species by relative abundance (%) in the floodplain profile of the Irtysh river left bank and their ecological characteristics]**

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Acupalpus meridianus</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	0,03	C	H	S	Mp	SSL
<i>Agonum dolens</i> (C. Sahlberg, 1827)	0,46	0,32	0,1	NW	H	S	Z	SL
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	0,67	0,24	0,03	FM	H	S	Z	SL
<i>Agonum impressum</i> (Panzer, 1797)	–	0,02	8,65	NW	H	S	Z	SSL
<i>Agonum micans</i> (Nicolai, 1822)	0,18	0,34	0,07	NW	H	S	Z	SL
<i>Agonum piceum</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,02	NW	H	S	Z	SL
<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,02	0,13	CM	H	S	Z	SSL
<i>Agonum versutum</i> (Sturm, 1824)	–	–	0,02	NW	H	S	Z	SL
<i>Amara aulica</i> (Panzer, 1796)	0,05	–	–	MF	M	A	Mp	GH
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	0,05	–	–	F	M	A	Mp	SSL
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	0,30	0,17	–	F	M	S	Mp	GH
<i>Amara famelica</i> Zimmermann, 1832	0,06	0,04	0,32	MF	M	S	Mp	GH
<i>Amara littorea</i> Thomson, 1857	0,03	–	–	MF	M	S	Mp	GH
<i>Amara majuscula</i> (Chaudoir, 1850)	–	–	0,07	Fd	M	A	Mp	GH
<i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792)	–	0,03	–	MF	M	S	Mp	GH
<i>Amara praetermissa</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	0,05	–	–	F	X	A	Mp	SSL
<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	–	–	0,97	MF	M	S	Mp	GH

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Amara spreta</i> Dejean, 1831	–	0,02	4,54	Fd	X	S	Mp	GH
<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	–	–	0,08	Fd	M	S	Mp	GH
<i>Anisodactylus signatus</i> (Panzer, 1796)	–	–	1,18	Fd	M	S	Mp	GH
<i>Asaphidion flavipes</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	0,03	C	H	S	Z	SSL
<i>Asaphidion pallipes</i> (Duftschmid, 1812)	–	0,02	–	C	H	A	Z	ER
<i>Badister dorsiger</i> (Duftschmid, 1812)	0,04	0,02	–	C	H	S	Z	SL
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	0,83	0,12	–	F	M	S	Z	SSL
<i>Badister peltatus</i> (Panzer, 1796)	–	0,03	–	C	H	S	Z	SL
<i>Badister unipustulatus</i> Bonelli, 1813	0,03	–	–	NW	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion andreae</i> (Fabricius, 1787)	–	–	0,06	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion argenteolum</i> Ahrens, 1812	–	–	0,45	C	H	S	Z	ER
<i>Bembidion dentellum</i> (Thunberg, 1787)	–	0,02	0,8	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm, 1825	0,05	0,62	0,02	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius, 1792)	–	0,02	0,06	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion litorale</i> (Olivier, 1790)	0,03	–	7,31	C	H	S	Z	ER
<i>Bembidion obliquum</i> Sturm, 1825	–	–	0,24	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion quadrifasciatum</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	2,92	CM	M	S	Z	SSL
<i>Bembidion ruthenum</i> Tschitrine, 1895	–	–	0,1	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion semipunctatum</i> (Donovan, 1806)	–	–	1,88	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion striatum</i> (Fabricius, 1792)	–	–	0,62	C	H	S	Z	ER
<i>Bembidion velox</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	0,19	C	H	S	Z	ER
<i>Blemus discus</i> (Fabricius, 1792)	–	0,05	0,11	C	H	A	Z	SL

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Bradycellus caucasicus</i> (Chaudoir, 1846)	0,05	–	–	MF	M	S	Mp	SSL
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	0,11	0,18	–	F	M	A	Z	SL
<i>Calosoma investigator</i> (Illiger, 1798)	0,05	0,28	7,98	F	M	S	Z	EL
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798	0,10	0,23	0,02	FMd	M	S	Z	EL
<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	0,06	0,02	–	MF	M	S	Z	EL
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	13,30	13,33	0,2	FMd	H	S	Z	EL
<i>Carabus menetriesi</i> Faldermann, 1827	–	0,06	–	NW	H	S	Z	EL
<i>Chlaenius nigricornis</i> (Fabricius, 1787)	0,14	0,25	2,97	NW	H	S	Z	SSL
<i>Chlaenius tristis</i> (Schaller, 1783)	–	–	0,02	NW	H	S	Z	SSL
<i>Cicindela campestris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,06	Md	M	S	Z	EF
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	6,88	9,66	11,00	MF	M	S	Z	GD
<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	0,53	0,26	–	F	M	A	Z	EL
<i>Cylindera germanica</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,02	Md	M	S	Z	EF
<i>Dromius quadraticollis</i> A. Morawitz, 1862	–	0,05	–	F	M	S	Z	PS
<i>Dyschirius globosus</i> (Herbst, 1783)	0,39	0,54	1,00	MF	M	S	Z	GD
<i>Dyschirius intermedius</i> (Putzeys, 1846)	0,05	–	0,43	C	H	S	Z	GD
<i>Dyschirius longicollis</i> (Motschulsky, 1844)	–	–	0,06	C	H	S	Z	GD
<i>Dyschirius nitidus</i> (Dejean, 1825)	–	–	0,43	C	H	S	Z	GD
<i>Dyschirius politus</i> (Dejean, 1825)	–	–	0,03	C	H	S	Z	GD
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid, 1812	0,05	–	0,05	C	H	S	Z	ER
<i>Elaphrus riparius</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,10	C	H	S	Z	ER
<i>Harpalus calceatus</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	0,02	Fd	X	A	Mp	GH

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Harpalus griseus</i> (Panzer, 1796)	–	–	0,03	Fd	X	A	Mp	ShL
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	1,67	1,91	0,03	FMd	M	S	Mp	GH
<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	0,20	–	–	MF	X	A	Mp	GH
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	0,21	0,35	0,40	MF	M	A	Mp	ShL
<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1796)	0,05	–	–	MF	X	S	Mp	GH
<i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,07	–	Md	M	A	Z	SL
<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig in Panzer, 1793)	0,23	0,61	–	F	H	A	Z	SL
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	–	0,04	0,09	FM	H	S	Z	SSL
<i>Nebria livida</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	6,78	NW	H	A	Z	SSL
<i>Oodes helopioides</i> (Fabricius, 1792)	–	–	0,02	C	H	S	Z	SSL
<i>Oxypselaphus obscurus</i> Herbst, 1784	7,77	5,34	0,54	NW	H	S	Z	SL
<i>Panagaeus cruxmajor</i> (Linnaeus, 1758)	0,08	0,04	0,03	NW	H	S	Z	SSL
<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir, 1844	0,46	0,55	0,03	FM	H	A	Z	SL
<i>Patrobus atrorufus</i> (Stroem, 1768)	0,47	0,09	–	FM	H	A	Z	SL
<i>Pelophila borealis</i> (Paykull, 1790)	–	–	0,02	C	H	A	Z	SSL
<i>Platynus assimilis</i> (Paykull, 1790)	3,50	4,45	21,18	FM	H	S	Z	SL
<i>Platynus longiventris</i> Mannerheim, 1825	0,22	0,07	0,25	FM	H	S	Z	SL
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	0,35	4,13	9,45	Fd	M	S	Z	SLC
<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	0,02	–	–	MF	X	A	Z	SLC
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	0,80	1,18	0,95	MF	M	S	Z	SLC
<i>Pterostichus akozyrevi</i> O.Berlov & E.Berlov, 1999	–	–	0,03	CM	M	S	Z	SL
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	0,97	1,16	1,51	NW	H	S	Z	SLC



Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Pterostichus gracilis</i> (Dejean, 1828)	–	0,03	–	NW	H	S	Z	SLC
<i>Pterostichus laticollis</i> (Motschulsky, 1844)	0,44	0,99	0,71	FM	H	S	Z	SLC
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	7,73	9,47	0,19	FMd	M	Ms	Z	SLC
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	9,28	13,42	0,68	FMd	M	Ms	Z	SLC
<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790)	–	0,02	–	FM	H	S	Z	SLC
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	7,66	4,63	–	F	M	S	Z	SLC
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	3,16	1,25	0,17	FM	H	S	Z	SL
<i>Synuchus vivalis</i> Illiger, 1798	–	–	0,03	MF	X	A	Z	SL
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	30,24	23,24	1,49	FMd	H	A	Z	SL

*Примечание* [Note]. BG – биотопические группы [Biotope groups]: F – лесная [Forest], FM – лесоболотная [Forest-swampy], FMd – лесолуговая [Forest-meadow], Md – луговая [Meadow], MF – лугополевая [Meadow-field], Fd – полевая [Field], NW – околотоводная [Near-water], C – прибрежная [Riverside], CM – прибрежно-луговая [Riverside-meadow]; HG – экологические группы по отношению к влажности [Ecological groups according to humidity]: H – гигрофилы [Hygrophils], M – мезофилы [Mesophylls], X – ксерофилы [Xerophiles]; FG – фенологические группы [Phenological groups]: A – осенняя [Autumn], S – весенняя [Spring], Ms – мультисезонная [Multiseasonal]; TG – трофические классы [Trophic classes]: Z – зоофаги [Zoophagous], Mp – миксофитофаги [Muxophytophagous]; LG – ярусные группировки [Layer groups]: EL – эпигеобионты ходячие, крупные [Epigeobionts walking, large], ER – эпигеобионты бегающие [Epigeobionts running], EF – эпигеобионты летающие [Epigeobionts flying], SSL – стратобионты-скважинки поверхностно-подстилочные [Stratobionts surface and litter-dwelling], SL – стратобионты-скважинки подстилочные [Stratobionts litter-dwelling], SLC – стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные [Stratobionts litter and crevice-dwelling], GD – герпетобионты роющие [Geobionts digging]; PS – фитодендробионты стволовые [Phytodendrobionts stem-dwelling hortobionts], GH – герпетобионты гарпалоидные [Geohortobionts harpaloid], ShL – стратохортобионты подстилочные [Stratohortobionts litter-dwelling].

В средней пойме зарегистрировано 50 видов из 24 родов. Только на участке среднего уровня встречались прибрежные виды *A. pallipes*, *B. peltatus*, околотоводные *C. menetriesi*, *P. gracilis*, лесоболотный *P. nigrita*, лесной *D. quadraticollis*, луговой *L. ferrugineus* и лугополевой *A. ovata*, составлявшие 16% от представленных здесь видов. Видовое богатство в разные годы представлено 27–33 видами, 36% составили постоянный компонент сообщ-

щества.

В высокой пойме отмечено минимальное число видов – 47 из 22 родов. Среди выявленных видов 19,2% жуужелиц отмечены только в пределах этого участка. Это преимущественно лугополевые миксофитофаги, приуроченные к определенной кормовой базе, почвенно-растительным условиям и не совершающие дальних миграций в поисках пищи: *A. brunnea*, *A. littorea*, *A. aulica*, *A. praetermissa*, *B. unipustulatus*, *B. caucasicus*, *H. rubripes*, *H. tardus* и *P. lepidus*. Показатель видового богатства варьировал по годам от 24 до 31. К постоянным обитателям относились 38,3%.

Общими для трех сообществ выступали 26 видов. Наибольший коэффициент сходства обнаружен между населением жуужелиц поймы высокого и среднего уровня ( $K_j = 0,5$ ). Их объединяет 34 общих вида, что определено близким расположением сообществ относительно друг друга и похожими микроклиматическими условиями. Менее сходно население жуужелиц низкой поймы с населением высокой ( $K_j = 0,3$ ) и средней поймы ( $K_j = 0,3$ ), резко отличающихся по почвенно-растительным условиям.

В целом за период исследования численность доминирующего комплекса населения жуужелиц на всем профиле поймы оставалась неизменной: доминанты составляли от 10 до 14%, субдоминанты – 4,5–6%, на долю малочисленных и редких видов приходилось до 84%.

Состав доминирующего комплекса на всех участках поймы достаточно динамичен. Лишь один вид – *C. fossor* – доминировал во всех сообществах, достигая максимальной численности 36,8 экз./100 лов.-сут. на участке низкой поймы в 2008 г. Вид относится к лугополевой экологической группе и предпочитает глинистые и суглинистые почвы. Он широко распространен в низовьях Иртыша, где массово встречается в прибрежных лесах и на лугах [15].

В пойме высокого и среднего уровня доминировали лесолуговые виды *C. granulatus*, *T. secalis*, *P. niger*, *P. melanarius*, лесной *P. oblongopunctatus* и околотовный *O. obscurus*, которые резко снижали свою численность при низком уровне (см. табл. 1). Характерно, что *C. granulatus* и *P. niger* – эврибионтные виды, широко распространенные в пойменных биотопах южной тайги Западной Сибири [15, 30], численно преобладали на протяжении всего периода исследований.

В населении жуужелиц низкой поймы в группу доминантов входили 7 видов, среди которых 4: лугополевой *C. fossor*, прибрежный *B. litorale*, полевой *P. cupreus* и лесоболотный *P. assimilis* – в сумме составляли половину (48,9%) численного обилия сообщества (см. табл. 1).

Среднепогодные показатели индексов обратного доминирования Бергера–Паркера, разнообразия и выравнивания Шеннона возрастали от высокого уровня поймы к низкому (см. табл. 2). Значения индексов существенно варьировали по годам. Для населения жуужелиц нижней поймы характерны наиболее высокие показатели индексов Шеннона, которые не менялись на протяжении двух лет:  $H = 2,6$ ,  $E = 0,6$ . Все это указывает

на относительно большое разнообразие (49–50 видов) и выравненность населения (6–7 доминантов). Индекс обратного доминирования варьировал от 4,3 до 5.

Таблица 2 [Table 2]

**Структура населения жуужелиц в сообществах пойменного рельефа  
левого берега р. Иртыш**  
[Structure of the ground beetle population in communities  
of the floodplain relief of the Irtysh river left bank]

Уровни поймы [Floodplain levels]	Показа- тели [Indicators]	Годы исследования [Years of research]				Всего [Total]
		2008	2009	2010	2011	
Высокий [High]	S	29	30	24	31	47
	D	70,68±3,2	78,17±3,4	74,98±5,6	121,29±9,1	86,28±4,71
	1/d	4,77	5,27	1,96	1,96	2,95
	H'	2,46±0,08	2,47±0,08	1,87±0,07	1,85±0,07	2,35±0,08
	E	0,73±0,03	0,72±0,03	0,59±0,02	0,53±0,02	0,61±0,02
Средний [Medium]	S	27	33	30	33	50
	D	138,45±6,7	111,7±4,5	79,88±4,4	153,40±10,9	120,86±5,44
	1/d	4,0	5,0	2,86	2,04	4,17
	H'	2,29±0,08	2,55±0,08	2,23±0,08	1,9±0,07	2,52±0,08
	E	0,69±0,03	0,73±0,03	0,65±0,03	0,57±0,02	0,64±0,02
Низкий [Low]	S	49	50	–	–	66
	D	263,63±9,8	135,6±5,2	–	–	199,62±7,33
	1/d	5	4,35	–	–	4,77
	H'	2,60±0,07	2,60±0,07	–	–	2,80±0,07
	E	0,66±0,03	0,66±0,03	–	–	0,66±0,03

*Примечание.* Показатели: S – видовое богатство, D – динамическая плотность, экз. на 100 лов.-сут, 1/d – индекс обратного доминирования Бергера–Паркера, H' – индекс разнообразия Шеннона, E – индекс выравненности Шеннона; данные для D, H' и E представлены в виде среднего арифметического и стандартного отклонения.

[Note. Indicators: S - Species richness; D - Dynamic density, specimens per 100 trap-nights; 1/d - the Berger-Parker index; H - the Shannon's diversity index; E - the Shannon's equalization index; the data for D, H' and E are presented as an arithmetic mean and standard deviation].

Наибольшие значения индексов для высокой и средней поймы отмечены в 2009 г., что связано с большим числом видов (30–33) и количеством доминантов (8–9) в сообществах в этот период. В 2010–2011 гг. резкое увеличение численности одного вида *T. secalis* (от 0,4% численного обилия в 2008 г. до 50% в 2011 г. в средней пойме и от 1,6 до 50,2% – соответственно в высокой) привело к снижению индекса выравненности сообществ. Наиболее низкие значения индексов в этих сообществах отмечены в 2011 г.

По мере приближения к руслу реки численное обилие (динамическая плотность) населения жуужелиц изменялось в среднем от 86,3 до 199,6 экз./100 лов.-сут (см. табл. 2). Относительно высокая численность жуужелиц в пойменных биоценозах, расположенных ближе к урезу воды, отмечали в своих работах А.Ю. Полежаева [31], Л.Б. Рыбалов с соавт. [12, 17, 32] и М. Гериш с соавт. [20].

Наиболее массовыми в низкой пойме оказались *P. assimilis* (до 51,4 экз./100 лов.-сут), *A. impressum* (до 37,4 экз./100 лов.-сут), *C. fossor* (до 36,8 экз./100 лов.-сут), *C. investigator* (до 30,6 экз./100 лов.-сут) и *B. litorale* (до 20,6 экз./100 лов.-сут). Значительное снижение уловистости этих видов в средней и высокой пойме определяет снижение относительной численности населения жуужелиц этих участков.

Показатели динамической плотности жуков значительно варьировали по годам (см. табл. 2). Максимум 263,6 экз./100 лов.-сут зарегистрирован в низкой пойме в 2008 г., в 2009 г. показатель сокращается в два раза – 135,6 экз./100 лов.-сут. В средней и высокой пойме уловистость в разные годы исследований изменялась от 79,8 до 153,4 экз./100 лов.-сут и от 70,6 до 121,3 экз./100 лов.-сут соответственно. Наибольшие показатели уловистости приходятся на 2011 г. и связаны с высокой активностью в сообществах *T. secalis* (60,9–76,7 экз./100 лов.-сут).

Биотопический спектр жуужелиц сформирован 9 экологическими группами (табл. 3). По числу видов в населении жуужелиц высокой поймы преобладала лугополевая группа (25,5%), средней – околотовдная и лесо-болотная (по 18%), низкой – прибрежная (33,3%). Основное численное обилие в ивняках составляли лесолуговые виды (62,3% в высоком и 61,6% в среднем уровне поймы). На участке низкой поймы соотношение обилия экологических групп жуужелиц менее резкое, однако даже на этом фоне выделялись лесоболотная (22,5%) и околотовдная группы (20,7%). Пограничное положение с песчаным пляжем и разнотравным ивняком, неравномерное увлажнение почвы за счет островков разреженной растительности (хвощ, череда, горец) определило обитание на этом участке видов с различными требованиями к экологическим условиям.

При переходе от верхнего уровня поймы к нижнему наблюдалось увеличение относительного обилия видов, тяготеющих к водоемам (прибрежных, околотовдных, лесоболотных, прибрежно-луговых), видов открытых травянистых биотопов (лугополевых и полевых) и значительное снижение обилия лесолуговых видов. Такое пространственное распределение биотопической структуры населения жуужелиц закономерно и коррелирует с изменением степени увлажнения, теплообеспеченности, характера растительного и почвенного покрова на протяжении всего профиля поймы.

Пространственное распределение экологических групп жуужелиц по отношению к влажности в пойменном профиле соответствует степени увлажнения и теплообеспеченности почвы трех изученных участков. В целом 56,6% видового состава представляли гигрофилы, 34,7% – мезофилы и 8,7% – ксерофилы. Согласно геоморфологическим особенностям, аллювиальные иловато-глиеые почвы нижнего яруса поймы обладают наибольшими показателями влагообеспеченности за счет стока грунтовых вод и весеннего половодья [1]. Поэтому на участке нижнего уровня отмечалась наибольшая концентрация гигрофильных видов – 65,2%, их количество снижалось к среднему (58%) и верхнему уровням (44%). При этом вверх по про-

филю поймы за счет понижения грунтовых вод возрастает мезофильность населения жужелиц: 28,7 – 40 – 42% соответственно. Ксерофилы менее разнообразны и представлены наибольшим числом видов (4) в высокой (8%) и низкой пойме (6%).

Таблица 3 [Table 3]

**Биотопическое распределение жужелиц по числу видов и относительной численности (%) в пойменном профиле левого берега р. Иртыш**  
**[Biotopic distribution of ground beetles by number of species and relative abundance (%) in the floodplain profile of the Irtysh river left bank]**

Биотопические группы [Biotope groups]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Всего видов [Total species]
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	
Прибрежная [Riverside]	5 (0,2)	7 (0,8)	22 (13,0)	25 (4,6)
Лугополевая [Meadow-field]	12 (8,8)	7 (11,8)	7 (14,7)	15 (11,8)
Околоводная [Near-water]	7 (9,6)	9 (7,6)	11 (20,7)	14 (12,6)
Лесная [Forest]	9 (9,8)	8 (6,3)	1 (8,0)	10 (8,0)
Лесоболотная [Forest-swampy]	7 (8,9)	9 (7,7)	7 (22,5)	9 (13,0)
Лесолуговая [Forest-meadow]	6 (62,3)	6 (61,6)	6 (2,6)	6 (42,3)
Полевая [Field]	1 (0,4)	2 (4,2)	7 (15,4)	7 (6,6)
Луговая [Meadow]	–	1 (0,1)	2 (0,1)	3 (0,1)
Прибрежно-луговая [Riverside-meadow]	–	1	3 (3,1)	3 (1,0)

*Примечание.* Относительное обилие с показателем ниже 0,1 в таблице не приводится.  
 [Note. Relative abundance with an indicator less than 0.1 is not shown in the Table].

Интересно, что изменение численного обилия экологических групп в отношении трех ярусов поймы не имеет общей направленности. Относительная численность гигрофилов варьировала от 53,3 до 62,5%, мезофилов – от 37,2 до 46,7%, ксерофилов – от 0,1 до 4,6%. Максимальное обилие ксерофильных видов отмечено в нижней пойме.

Основу трофической структуры поймы составляли зоофаги, преобладающие как по числу видов – 72, так и по численности – 96%. Миксофитофаги представлены 20 видами, не превышающими 4% численного обилия.

Класс зоофагов представлен 8 группами (табл. 4). Среди них по числу видов преобладали обитатели почвенной подстилки, скважин и трещин: стратобионты поверхностно-подстилочные (20), подстилочные (20) и зарывающиеся подститочно-почвенные (10). По численности на их долю приходилось 70,7% обилия.

В пространственном распределении жизненных форм жужелиц по профилю поймы выявлен ряд закономерностей. Среди стратобионтов поверхностно-подстилочные формы наиболее многочисленны в нижнем уровне, так как насыщение водой порового пространства аллювиальных почв препятствует заселению жуками более глубоких горизонтов почвы [30, 33]. Следует отметить массовые виды *N. livida*, *B. dentellum*, *B. quadrimaculatum*, *A. impressum*, *C. nigricornis*, предпочитающие суглинистые почвы с илом

и трещинами усыхания на хвощево-разнотравном участке. Зарывающиеся подстилочно-почвенные формы (*P. niger*, *P. melanarius*), тяготеющие к легким суглинкам и развитой подстилке, отличались высокой численностью на участке средней поймы. Подстилочные формы (наиболее многочисленными из которых *A. dolens*, *C. micropterus*, *O. obscurus*, *P. strenuus*, *T. secalis*) составляли значительную долю в ивняке кустарникового (высокая пойма) с подстилкой из ливы и ветоши. Исключение составил гидрофильный вид *P. assimilis*, по морфоадаптивным характеристикам относящийся к подстилочным формам [25], но при этом он встречался в больших количествах в нижнем уровне поймы и снижал свою численность к верхнему (см. табл. 1).

Геобионты представлены роющей группой, куда входят *C. fossor* и представители рода *Dyschirius*, предпочитающие песчано-глинистые почвы нижнего уровня поймы.

Таблица 4 [Table 4]

**Распределение жизненных форм жуужелиц по числу видов и относительной численности (%) в пойменном профиле левого берега р. Иртыш**  
[Distribution of life forms of ground beetles by number of species and relative abundance (%) in the floodplain profile of the Irtysh river left bank]

Жизненные формы [Life forms]		Уровни поймы [Floodplain levels]			Всего видов [Total species]
		Высо- кий [High]	Сред- ний [Medi- um]	Низкий [Low]	
Эпигеобионты [Epigeobionts]	Ходящие, крупные [Large walking]	5 (14,0)	6 (14,2)	3 (8,2)	6 (12,2)
	Бегающие [Running]	2	1	6 (8,8)	7 (3,0)
	Летающие [Flying]	—	—	2	2
Стратобионты [Stratobionts]	Поверхностно- подстилочные [Surface and litter-dwelling]	5 (1,2)	9 (1,5)	8 (24,9)	20 (9,2)
	Подстилочные [Litter-dwelling]	13 (47,2)	16 (36,9)	14 (24,1)	20 (36,0)
	Подстилочно-почвенные [Litter & crevice-dwelling]	8 (27,3)	9 (35,0)	6 (13,7)	10 (25,5)
Геобионты [Geobionts]	Роющие [Digging ]	3 (7,5)	2 (10,2)	6 (13,1)	6 (10,2)
Фитодендробионты [Phytodendrobionts]	Стволовые [Stem-dwelling hortobionts]	—	1	—	1
Всего зоофагов [Total zoophagous]		36 (97,2)	44 (97,8)	55 (92,8)	72 (96)
Геохортобионты [Geohortobionts]	Гарпалоидные [Harpaloid]	7 (2,7)	5 (2,2)	8 (7,2)	14 (4)
Стратобионты [Stratobionts]	Поверхностно- подстилочные [Surface and litter-dwelling]	3 (0,1)	—	1	4

Жизненные формы [Life forms]		Уровни поймы [Floodplain levels]			Всего видов [Total species]
		Высо- кий [High]	Сред- ний [Medi- um]	Низкий [Low]	
Стратохорто- бионты [Stratohortobionts]	Подстилочные [Litter-dwelling]	1	1	2	2
Всего миксофитофагов [Total myxophytophagous]		11 (2,8)	6 (2,2)	11 (7,2)	20 (4)

*Примечание.* Относительное обилие с показателем ниже 0,1 в таблице не приведены.

[Note. Relative abundance with an indicator less than 0.1 is not shown in the Table].

Эпигеобионты ходящие наиболее многочисленны в высокой и средней пойме (*C. granulatus*) и менее – в нижней (*C. investigator*). Эпигеобионты бегающие фиксировались в низкой пойме, и в основном представлены родами *Elaphrus* и *Bembidion*, среди которых *B. litorale* и *B. quadrimaculatum* более многочисленны. Эпигеобионты летающие *C. germanica* и *C. campestris* встречались только в нижнем участке поймы, хотя для исследованной территории они обычны на суходольных лугах и песках [15].

Фитодендробионты стволовые представлены одним видом – *D. quadraticollis*. Следует отметить, что метод сбора жуков, используемый в данной работе, не учитывает обитателей стволов и крон деревьев.

Класс миксофитофагов включал три группы. По числу видов и численности преобладали геохортобионты гарпалоидные (представители родов *Amara*, *Anisodactylus* и *Harpalus*) в низкой пойме. Менее обильны обитатели подстилки и травянистого яруса – группа стратобионтов (*A. brunnea*, *A. praetermissa*, *B. caucasicus*, *A. meridianus*) и стратохортобионтов (*H. griseus*, *H. rufipes*).

По фенологической характеристике населения жукелиц поймы большинство (75%) составляли виды весенней группы, период размножения которых приходится на весну и начало лета. Виды осенней группы, размножающиеся во второй половине лета и осенью, не превышали 22,8%. Мультисезонные виды, дающие поколения в течение всего вегетационного периода, представляли лишь 2,2%.

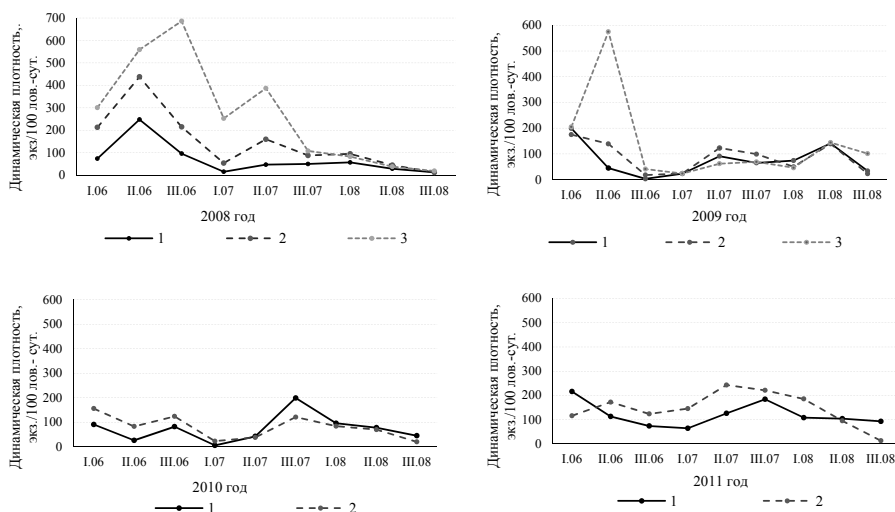
Сезонная динамика видов жукелиц изучена в период их наибольшей активности с июня по август (рис. 1). Выявлено три основных пика активности жукелиц. Первый (весенне-летний) подъем численности приходился на июнь. Второй (летний) подъем обусловлен активностью мультисезонных видов и наблюдался во второй декаде июля, третий (летне-осенний) – в отдельные годы приходился на вторую декаду августа (2009 г.) и третью декаду июля (2010 г.). В первой декаде июля отмечено общее снижение уловистости жуков.

За период исследования наиболее стабильным считался весенне-летний подъем активности жуков. Максимальные показатели регистрировались в 2008 г.: на участке низкой поймы в третьей декаде июня – 686,0 экз./100 лов.-сут, в средней и высокой пойме – во второй декаде июня, где составляли 438,0 и 248,0 экз./100 лов.-сут соответственно. В 2009 г. в низкой пойме также



отмечался значительный подъем активности видов во второй декаде июня (575,0 экз./100 лов.-сут). На остальных уровнях поймы, в последующие годы (2009–2011 гг.) весенне-летние пики активности видов, в основном, приходились на первую декаду июня и не превышали 199,0 экз./100 лов.-сут.

На всех уровнях поймы основу населения в первой половине лета составляли весенние виды *P. assimilis* (от 23,5 до 236,0 экз./100 лов.-сут) и *C. fossor* (от 19,3 до 130,0 экз./100 лов.-сут). Весенне-летний подъем активности жуков в нижней пойме также определили *A. impressum* (от 33,0 до 152,0 экз./100 лов.-сут), *B. litorale* (от 27,0 до 130,0 экз./100 лов.-сут), *C. investigator* (от 25,0 до 113,0 экз./100 лов.-сут), в июньских – *C. granulatus* (от 26,0 до 108,0 экз./100 лов.-сут) и *P. oblongopunctatus* (от 13,0 до 39,0 экз./100 лов.-сут). В средней пойме в этот период в 2010 г. значительной численностью отличались *P. cupreus* (59,0 экз./100 лов.-сут), в 2011 г. – *O. obscurus* (25,4 экз./100 лов.-сут).



**Рис. 1.** Сезонная динамика численности жуужелиц в сообществах трех уровней поймы левого берега р. Иртыш в июне–августе 2008–2011 гг.

(Уровни поймы: 1 – высокий, 2 – средний, 3 – низкий)

[Fig. 1. Seasonal dynamics of the abundance of ground beetles in communities of three floodplain levels of the Irtysh river left bank in June–August 2008–2011. Floodplain levels: 1 - High, 2 - Medium, 3 - Low. On the Y-axis - Dynamic density (specimens per 100 trap-nights); on the X-axis - Year]

Наиболее выраженный летний пик численности жуков (387,5 экз./100 лов.-сут) наблюдался в 2008 г. во второй декаде июля в низкой пойме, за счет повышения динамической плотности *B. quadrimaculatum* (62,5 экз./100 лов.-сут) и *P. cupreus* (33,7 экз./100 лов.-сут). Снижение динамической плотности этих видов определило отсутствие второго пика в 2009 г.

В населении средней и высокой поймы летний пик численности жуужелиц наблюдался во второй декаде июля в 2008 г. (в среднем уровне), в 2009 г.



и третьей декаде июня в 2010 г. Всплеск активности видов в этот период определили виды мультисезонной фенологической группы: *P. niger* (от 9,0 до 31,0 экз./100 лов.-сут.) и *P. melanarius* (от 8,7 до 30,0 экз./100 лов.-сут.).

Осенне-летние пики динамической плотности наблюдались в 2009 г. (вторая декада августа) и в 2010 г. (третья декада июля). В 2008 г. с третьей декады июля выявлена относительно низкая активность жужелиц на всех уровнях поймы. В 2011 г. со второй декады июля на среднем уровне поймы и с третьей декады июля в высоком отмечалось повышение уловистости жуков с медленным спадом ко второй декаде августа. Летне-осенние подъемы уловистости практически полностью связаны с массовым размножением «осенних» видов: *N. livida* (66,3 экз./100 лов.-сут в нижней пойме) и *T. secalis* (от 11,1 до 188,0 экз./100 лов.-сут.).

Довольно низкая летне-осенняя численность некоторых видов жужелиц в 2008 г., вероятно, связана с аномальным весенним половодьем в 2007 г. Максимальный уровень подъема воды в р. Иртыш в этот год составлял 8,48 м, при этом все уровни поймы оказались затоплены не меньше месяца. Безусловно, это обстоятельство отразилось на развитии ряда видов, особенно, характеризующихся летне-осенним пиком размножения. Среди них наиболее четко выделялись *N. livida* и *T. secalis*, зимующие в почве на преимагинальных стадиях и отрождающиеся преимущественно во второй половине июня [34]. По-видимому, гибель основной массы личинок и куколок жуков в 2007 г. определила их очень низкую плотность популяций в 2008 г., где уловистость этих видов не превышала 4,0 экз./100 лов.-сут. В последующие годы наблюдалось восстановление численности отмеченных жужелиц, обилие которых возросло в сотни раз: *N. livida* до 63,3 экз./100 лов.-сут, *T. secalis* до 157,2 экз./100 лов.-сут.

Полученные результаты согласуются с ранее проведенными исследованиями. Негативное влияние временного подтопления пойменных биоценозов на численность популяции *T. secalis* отмечалось в работах П. Шинкевич, М. Змихорски [21] и Л.Б. Рыбалова, А.И. Бастракова [32]. В пляжной зоне поймы р. Иртыш А.И. Бастраков и Л.Б. Рыбалов (2008, 2012 гг.) также выявили наиболее высокую относительную численность жужелиц в весенне-летний период 2008 г., после воздействия длительного половодья в 2007 г. [17, 32].

Таким образом, наибольшее сходство эколого-фаунистической структуры и динамики населения жужелиц обнаружено между сообществами среднего и высокого уровня поймы, значительно отличающегося от населения низкой поймы. Согласно изменению влагообеспеченности почвы нижний уровень занимали преимущественно гигрофильные прибрежные виды и мезофильные виды открытых территорий, обитающие на поверхности, в скважинах и трещинах почвы. Более высокие уровни поймы, представленные ивняками, в основном, населяли мезофильные лесолуговые виды, обитающие в подстилке и верхних слоях почвы. Выявленные аспекты пространственно-вре-

менного распределения жуужелиц в исследованных пойменных сообществах Иртыша, в первую очередь, обусловлены их гигрофильностью (отношением к почвенно-влажностным условиям) и характером растительного покрова высотных ярусов пойменного рельефа.

### Выводы

1. Установлено, что показатели видового разнообразия и численности жуужелиц зависят от положения сообщества на пойменном профиле и уменьшаются по мере удаления от уреза воды.

2. В направлении от нижнего уровня поймы к верхнему выявлено снижение доли гигрофильных видов (околоводных, лесоболотных, прибрежно-луговых), видов открытых биотопов (полевых, лугополевых) и увеличение мезофитных лесолуговых видов.

3. На верхних пойменных уровнях увеличивается доля зоофагов, обитающих в подстилке (стратобионтов подстилично-почвенных и постиличных), и снижается доля зоофагов, обитающих на поверхности почвы (эпигеобионтов бегающих и стратобионтов поверхностно-подстильных). Основное численное обилие миксофитофагов сосредоточено в нижнем уровне поймы и представлено обитателями подстилично-почвенного яруса.

4. Сезонная динамика жуужелиц исследованных биотопов обусловлена, главным образом, фенологией размножения видов, а многолетняя – гидро-режимом реки.

*Авторы выражают благодарность с.н.с., канд. биол. наук Р.Ю. Дудко (Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия) за помощь в определении жуужелиц.*

### Литература

1. Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения пойм. М. : ВАСХНИЛ, 1936. 100 с.
2. Kooistra L., Wamelink W., Schaepman-Strub G., Schaepman M., Dobben H., Aduaka U., Batelaan O. Assessing and predicting biodiversity in a floodplain ecosystem: Assimilation of net primary production derived from imaging spectrometer data into a dynamic vegetation model // Remote Sensing of Environment. 2008. Vol. 112. PP. 2118–2130. doi: 10.1016/j.rse.2007.10.010
3. Schindler S., O'Neill F.H., Biro' M., Damm C., Gasso V., Kanka R., Sluis T., Krug A., Lauwaars S.G., Sebesvari Z., Pusch M., Baranovsky B., Ehlert T., Neukirchen B., Martin J.R., Euller K., Mauerhofer V., Wrbka T. Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: a knowledge synthesis for six European countries // Biodivers Conserv. 2016. Vol. 25. PP. 1349–1382. doi: 10.1007/s10980-014-9989-y
4. TufI.H., Dedek P., Jandova S., Tvardik D. Length of recovery of soil macrofauna communities (Coleoptera: Carabidae, Isopoda: Oniscidea) after an irregular summer flood // Peckiana. 2008. Vol. 5. PP. 65–75.
5. Adis J., Junk W.J. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. PP. 711–731. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00892.x

6. Horcicko I. Dominancy of beetles families and species recorded in floodplain forest ecotone // *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium. Biological.* 2002. Vol. 39–40. PP. 41–64.
7. Koivula M.J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) reflecting environmental conditions // *Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies.* Kotze D.J., Assmann T., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R., editors. *Zookeys.* 2011. Vol. 100. PP. 287–317. doi: [10.3897/zookeys.100.1533](https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533)
8. Catalogue of Palaearctic Coleoptera: Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Löbl I. & Löbl D., editors. 2017. Vol. 1. 1443 p.
9. Воронин А.Г. Фауна и комплексы жуужелиц (*Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae*) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). Пермь : Изд. -во Пермского университета, 1999. 244 с.
10. Козырев А.В., Козьминных В.О., Есюнин С.Л. Состав локальных фаун жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Урала и Приуралья // *Вестник Пермского университета. Биология.* 2000. Вып. 2. С. 165–215.
11. Rybalov L.B., Rossolimo T.E. Asian ecological transect: evaluation of biodiversity of soil animal communities in the Central Siberia // *Personal, societal, and ecological values of Wilderness: Sixth World wilderness Congress proceedings on research, management and allocation.* 1998. Vol. 1. PP. 49–54.
12. Рыбалов Л.Б., Воробьева И.Г., Макаров К.В. Состав и структура почвенного населения жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в среднетаежных ландшафтах центральной (Енисейской) Сибири // *Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир.* М. : РАСХН, 2002. С. 43–59.
13. Зиновьев Е.В. Локальные фауны жуужелиц (*Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae*) Среднего Приобья и прилегающих территорий // *Биологические ресурсы и природопользование : сб. научных трудов / под ред. Г.М. Кукуричкина, Л.Ф. Шепеловой, А.Н. Панькова, А.И. Шепелова, В.Н. Тюрина.* Сургут : Дефис, 2007. Вып. 10. С. 134–148.
14. Зиновьев Е.В., Акопян Э.К. Фауна напочвенных жесткокрылых (*Insecta: Coleoptera*) Березовского заказника (Нижнее Приобье) // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета.* 2013. № 2 (100). С. 60–66.
15. Бухкало С.П., Алемасова Н.В., Сергеева Е.В. Фауна и зоогеографическая характеристика жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) центральной части южной тайги Западной Сибири // *Евразийский энтомологический журнал.* 2010. № 9 (4). С. 616–624.
16. Бухкало С.П., Важенина (Алемасова) Н.В. Дополнения к фауне жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) низовий Иртыша // *Евразийский энтомологический журнал.* 2013. № 12. (3). С. 267–270.
17. Бастратов А.И., Рыбалов Л.Б. Сезонная и годовая динамика населения жуужелиц таежных и пойменных биоценозов района Среднего Иртыша // *Проблемы почвенной зоологии: материалы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии / под ред. Б.Р. Стригановой.* М. : КМК, 2008. С. 174–175.
18. Čurčić N., Đurđić S. The actual relevance of ecological corridors in nature conservation // *Journal Geogr. Inst. Cvijic.* 2016. Vol. 63 (2). PP. 21–34. doi: [10.2298/IJGI1302021C](https://doi.org/10.2298/IJGI1302021C)
19. Шафигуллина С.М. Влияние послепаводкового гидрорежима Куйбышевского водохранилища на прибрежные сообщества жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) // *Экология.* 2004. № 1. С. 56–60.
20. Gerisch M., Schanowski A., Figura W., Gerken B., Dziöck F., Henle K. Carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) as indicators of hydrological site conditions in floodplain grasslands // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2006. Vol. 91. PP. 326–340. doi: [10.1002/iroh.200610888](https://doi.org/10.1002/iroh.200610888)

21. Sienkiewicz P., Zmihorski M. The effect of disturbance caused by rivers flooding on ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) // Eur. Journal. Entomol. 2012. № 109 (4). PP. 535–541. doi: 10.14411/eje.2012.067
22. Южная тайга Прииртышья / под ред. Г.В. Бачурина, Е.Г. Нечаевой. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1975. 248 с.
23. Barber H.S. Traps for cave-inhabiting insect // J. Elisha Mitchell Science Soc. 1931. Vol. 46. PP. 259–266.
24. Маталин А.В. Типология жизненных циклов жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Западной Палеарктики // Зоологический журнал. 2007. № 86 (10). С. 1196–1220.
25. Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*). М. : Наука, 1981. 360 с.
26. Шиленков В.Г. Методы изучения фауны и экологии жесткокрылых на примере жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*). Методические рекомендации. Иркутск : Иркутский государственный университет, 1982. 30 с.
27. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии: сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова) / отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. С. 91–129.
28. Renkonen O. Dei Carabiden- und Staphyliniden- Bestande eines Seeufers in S-W Finland // Ann. Ent. Fenn. 1944. Bd. 9. (1/2). PP. 10–33.
29. Ward J.V., Tockner K., Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity // Regulated Rivers Research&Management. 1999. Vol. 15. PP. 125–139. doi: 10.1002/(SICI)1099-1646(199901/06)15:1/3%3C125::AID-RRR523%3E3.0.CO;2-E
30. Стриганова Б.Р., Порядина Н.М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М. : КМК, 2005. 234 с.
31. Полежаева А. Ю. Особенности фауны почвенных жесткокрылых (*Coleoptera*) в условиях неоднородной структуры рельефа речной поймы // Известия ПГПУ. Серия Естественные науки. 2011. № 25. С. 403–405.
32. Рыбалов Л.Б., Бахраков А.И. Таксономическая и функциональная структура населения почвенной мезофауны пойменных биоценозов // Проблемы региональной экологии. 2012. № 5. С. 111–116.
33. Kolesnikova A., Lapteva E., Taskaeva A. The Influence of ecological conditions of alluvial soils genesis on dynamic of the soil invertebrate communities // Soil Zool. Abstr. 11th Nordic Soil Zool. Symp. and PhD course. Akureyri : Agricultural University of Iceland, 2006. PP. 38–42
34. Matalin A.V. Evolution of biennial life cycles in ground-beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of the Western Palaearctic // Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology. Proc. XIII Eur. Carabidol. Meeting. Eds. L. Penev, T. Erwin, Th. Assman. SofiaMoscow : Pensoft Publ., 2008. PP. 259–284.

Поступила в редакцию 13.04.2018 г.; повторно 10.08.2018 г.;  
принята 15.08.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.

**Авторский коллектив:**

**Важенина Наталья Викторовна** – н.с. группы экологии живых организмов Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (626150, г. Тобольск, Россия, ул. Академика Юрия Осипова, 15).

E-mail: nataliavict@yandex.ru

**Сергеева Елена Викторовна** – н.с. группы экологии живых организмов Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (626150, г. Тобольск, Россия, ул. Академика Юрия Осипова, 15).

E-mail: elenatbs@rambler.ru

**For citation:** Vazhenina NV, Sergeeva EV. Structure and dynamics of the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the floodplain of the lower Irtysh river. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:111-135. doi: 10.17223/19988591/43/6 In Russian, English Summary

**Natalia V. Vazhenina, Elena V. Sergeeva**

*Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Tobolsk, Tyumen region, Russian Federation*

**Structure and dynamics of the population of ground beetles  
(Coleoptera, Carabidae) in the floodplain of the lower Irtysh river**

The carabidofauna of river floodplains in Western Siberia has not been adequately studied. More attention has been paid to the faunistic composition and abundance, while the ecological aspects of forming carabid beetle populations are practically not considered. Therefore, a complex study of ecological and faunistic structure of carabid population at different levels of the floodplain relief determines the relevance of this work. The aim of this research was to reveal the regularities of spatial-temporal distribution of ground beetles in the floodplain profile of the Irtysh river within the southern taiga of Western Siberia.

We carried out studies in the basin of the Irtysh river lower reaches in the south of Uvatsky district, Tyumen region. We studied the floodplain of the Irtysh river left bank, including three high layers: site with horsetail and motley grass, 58°43,508' N, 68°41,412' E (low level with height 0.5-1.5 m.), rare willow with different herbs, 58°43,540' N, 68°41,477' E (medium level with height 5.5-6 m), and willow with bushes and high grass, 58°43,565' N, 68°41,453' E (high level with height 6.5-7.5 m). We used Barber's method of soil traps to collect soil entomofauna in 2008-2011. As soil traps, we used 200 ml tin cans, 1/3 filled with 4% formalin solution. At the floodplain sites, we spaced 10 traps linearly with an interval of 8-10 m. The material was sampled every 10 days. Time of exposure of traps was from the first decade of June to the third decade of August in 2008, 2010 and 2011; in 2009 it was from the first decade of May to the third decade of August. During the study period, we worked 8699 trap-nights (excluding water-filled cans) and captured 10766 imago beetles. Ecological groups of carabid beetles were considered in terms of biotopic confinement, relation to humidity, phenology, type of nutrition and the soil-plant layer they occupy (life forms). Indicators of dynamic density (D - value that reflects the number of insect specimens caught in a trapping can in recalculation per 100 trap-nights), numerical abundance, Berger-Parker's index of inverse dominance, Shannon's indices of species diversity and equalization are shown. The nomenclature of Carabidae is given in accordance with the "Catalogue of Palearctic Coleoptera" (2017).

In the floodplain, we revealed 92 species of carabid beetles (See Table 1). As the distance from the riverbed grew, a decrease in species richness was noted (See Table 2). The greatest similarity was found between carabid beetle populations of high and medium floodplain level ( $K_j = 0.5$ ). The composition of dominants is represented by

6-7 species, only one species of *Clivina fossor* (Linnaeus, 1758) is distinguished by high abundance in all layers (See Table 1). Closer to the riverbed, the dynamic density of beetles increased from 86.3 to 199.6 specimens per 100 trap-nights; an increase in Shannon's indices of diversity and equalization (See Table. 2) was marked. In the floodplain of high and medium levels, *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, *Oxytelus obscurus* Herbst, 1784, *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798), *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), and *Trechus secalis* (Paykull, 1790) prevailed, in the low floodplain *Calosoma investigator* (Illiger, 1798), *C. fossor*, *Bembidion litorale* (Olivier, 1790) and *Platynus assimilis* (Paykull, 1790) were dominant. At high and medium level sites, among biotopic groups, forest-meadow species were the most abundant, at low level sites these were forest-swampy and near-water species (See Table 3). Towards the riverbed, there was an increase in the relative abundance of riverside and a decrease in the abundance of forest-meadow species. Hygrophilous species were represented by the largest number of species (56.6%), the number of which decreased up the profile from 65.2 to 58%, the number of mesophiles, on the contrary, increased from 28.8 to 42%. Xerophiles in the communities did not exceed 8%. The basis of the trophic structure was formed by zoophages (96%), mainly stratobionts, of which surface and litter-dwelling forms were the most numerous in the low level, litter-dwelling and litter and crevice-dwelling forms were in the medium and high levels (See Table 4). Mixophytophages were only 4% and mainly represented by geochortobionts harpaloid, the most numerous in the low floodplain. Most carabid species reproduce in the spring-summer period. In the seasonal dynamics of the number of ground beetles there were two (2010-2011) or three (2009-2010) increases in activity (See Figure). The maximum rates of ground beetles' activity were observed in the population of the low floodplain in the second and third decades of June (686.0 and 575.0 specimens per 100 trap-nights, respectively). In general, the seasonal dynamics of the number of beetles was determined by phenological features of dominant species' reproduction, as well as by the height and duration of the spring flood, affecting the abundance of species, mainly with the autumn type of reproduction (*Nebria livida* (Linnaeus, 1758), *T. secalis*). Thus, the structure and dynamics of population of carabid beetles in the high and medium floodplain was the most similar, significantly differing from the low floodplain population, due to changes in humidity and soil and plant conditions of the Irtysh floodplain relief.

*The paper contains 1 Figure, 4 Tables and 34 References.*

**Key words:** high layers; diversity; relative abundance; ecological groups.

**Acknowledgments:** The authors express their deep gratitude to RYu Dudko, Cand. Sci. (Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia) for help in determining the species of ground beetles.

**Funding:** This work was carried out with the financial support of the Federal Agency for Scientific Organizations of Russia within the framework of the topic of Fundamental Scientific Research No 0408-2014-0025 "The current state of the biological diversity in the south of Western Siberia as a reflection of anthropogenic transformation of landscapes" (No 116020510081).

## References

1. Elenevskiy RA. Voprosy izucheniya i osvoeniya poym [Problems of studying and developing floodplains]. Moscow: Sel'khozizdat Publ.; 1936. 100 p. In Russian
2. Kooistra L, Wamelink W, Schaepman-Strub G, Schaepman M, Dobben HF van, Aduaka U, Batelaan O. Assessing and predicting biodiversity in a floodplain ecosystem: Assimilation



- of net primary production derived from imaging spectrometer data into a dynamic vegetation model. *Remote Sensing of Environment*. 2008;112:2118-2130. doi: [10.1016/j.rse.2007.10.010](https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.10.010)
3. Schindler S, O'Neill F.H, Biro' M, Damm C, Gasso V, Kanka R, Sluis T, Krug A, Lauwaars SG, Sebesvari Z, Pusch M, Baranovsky B, Ehlert T, Neukirchen B, Martin JR, Euler K, Mauerhofer V, Wrбка T. Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: A knowledge synthesis for six European countries. *Biodivers Conserv*. 2016;25:1349-1382. doi: [10.1007/s10531-016-1129-3](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1129-3)
  4. Tuf IH, Dedek P, Jandova S, Tvardik D. Length of recovery of soil macrofauna communities (Coleoptera: Carabidae, Isopoda: Oniscidea) after an irregular summer flood. *Peckiana*. 2008;5:65-75
  5. Adis J, Junk WJ. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: A review. *Freshwater Biology*. 2002;47:711-731. doi: [10.1046/j.1365-2427.2002.00892.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00892.x)
  6. Horcicko I. Dominancy of beetles families and species recorded in floodplain forest ecotone. *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium. Biological*. 2002;39-40:41-64.
  7. Koivula MJ. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. In: *Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies*. Proc. of the XIV European Carabidologists Meeting (Westerbork, 14-18 September, 2009). Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H and Vermeulen R, editors. ZooKeys. 2011;100:287-317. doi: [10.3897/zookeys.100.1533](https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533)
  8. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera: Archostemata - Myxophaga - Adephaga*. Vol. 1. Löbl I and Löbl D, editors. Netherlands: Leiden Publ.; 2017. 1443 p.
  9. Voronin AG. Fauna i komplekсы zhuzhelits (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) lesnoy zony Srednego Urala (ekologo-zoogeograficheskiy analiz) [Fauna and complexes of ground beetles (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) of the forest zone of the Middle Urals (ecological and zoogeographical analysis)]. Permian: Permian State University Publ.; 1999. 244 p. In Russian
  10. Kozyrev AV, Koz'minykh VO, Esyunin SL. Sostav lokal'nykh faun zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) Urala i Priural'ya [Composition of local faunas of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Urals and the Cisurals]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya = Bulletin of Perm University. Biology*. 2000;2:165-215. In Russian
  11. Rybalov LB, Rossolimo TE. Asian ecological transect: Evaluation of biodiversity of soil animal communities in the Central Siberia. In: *Personal, societal, and ecological values of Wilderness: Sixth World Wilderness Congress proceedings on research, management and allocation*. 1997 October; Bangalore, India. Proc. RMRS-P-4. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 1998;1:49-54.
  12. Rybalov LB, Vorob'eva IG, Makarov KV. Sostav i struktura pochvennogo naseleniya zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v srednetazhnykh landshaftakh tsentral'noy (Eniseyskoy) Sibiri [Composition and structure of soil populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the middle taiga landscapes of central (Yenisei) Siberia]. In: *Izuchenie biologicheskogo raznoobraziya na Eniseyskom ekologicheskom transekte. Zhivotnyy mir*. [Study of biological diversity on the Yenisei ecological transect. Animal world]. Syroechkovskogo EE and Rogachevoy YeV, editors. Moscow: Russian Academy of Agricultural Sciences; 2002. pp. 43-59. In Russian
  13. Zinov'ev EV. Lokal'nye fauny zhuzhelits (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) Srednego Priob'ya i priliegayushih territorij [Local faunas of ground beetles (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) of the Middle Ob and adjacent areas]. In: *Biologicheskie*

- resursy i prirodopol'zovanie. Sbornik nauchnykh trudov* [Biological resources and nature management. Proceedings]. Kukurichkin GM, Shepelov LF, Pan'kov AN, Shepelov AI and Tyurin VN, editors. Surgut: Defis Publ.; 2007;10:134-148. In Russian
14. Zinov'ev EV, Akopyan EK. Herpetobiont beetle fauna (*Insecta: Coleoptera*) of the Beryozovskiy wildlife preserve (The lower Ob river). *Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2013;2(100):60-66. In Russian
  15. Bukhkalov SP, Alemasova NV, Sergeeva EV. Fauna and zoogeographic analysis of the ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of the central part of southern taiga in Western Siberia. *Euroasian Entomological Journal*. 2010;9(4):616-624. In Russian
  16. Bukhkalov SP, Alemasova (Vazhenina) NV. Additions of the ground beetle fauna (*Coleoptera, Carabidae*) of the Low Irtysh valley. *Euroasian Entomological Journal*. 2013;12(3):267-270. In Russian
  17. Bastrakov AI, Rybalov LB. Seasonal and annual dynamics of ground beetle populations in taiga and flood-plain biocoenoses of the middle Irtysh region. In: *Problemy pochvennoy zoologii. Materialy XV Vserossiyskogo soveshchaniya po pochvennoy zoologii*. [Problems of Soil Zoology. Proc. of the XV All-Russian Meeting on Soil Zoology (Moscow, Russia, 17-21 November 2008)]. Striganovoy BR, editor. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2008. pp. 174-175. In Russian
  18. Ćurčić N, Đurđić S. The actual relevance of ecological corridors in nature conservation. *Journal Geogr. Inst. Cvijic*. 2016;63(2):21-34. doi: [10.2298/IJGI1302021C](https://doi.org/10.2298/IJGI1302021C)
  19. Shafigullina SM. Influence of postflood hydrologic conditions in the Kuibyshev reservoir on coastal communities of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Ekologiya = Ecology*. 2004;1:56-60. In Russian
  20. Gerisch M, Schanowski A, Figura W, Gerken B, Dziöck F, Henle K. Carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) as indicators of hydrological site conditions in floodplain grasslands. *Internat. Rev. Hydrobiol*. 2006;91:326-340. doi: [10.1002/iroh.200610888](https://doi.org/10.1002/iroh.200610888)
  21. Sienkiewicz P, Zmihorski M. The effect of disturbance caused by rivers flooding on ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Eur. Journal. Entomol*. 2012;109 (4):535-541. doi: [10.14411/eje.2012.067](https://doi.org/10.14411/eje.2012.067)
  22. *Yuzhnaya tayga Priirtysh'ya* [Southern taiga of the Irtysh region]. Bachurin GV and Nechaeva EG, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. 248 p. In Russian
  23. Barber HS. Traps for cave-inhabiting insect. *J. Elisha Mitchell Science Soc*. 1931;46:259-266.
  24. Matalin AV. Typology of life cycles of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) from Western Palearctic. *Zoologicheskyy Zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2007;86(10):1196-1220. In Russian, English Summary
  25. Sharova IKh. Zhiznennyye formy zhuzhelits (*Coleoptera, Carabidae*) [Life forms of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*)]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 360 p. In Russian
  26. Shilenkov VG. Metody izucheniya fauny i ekologii zhestkokrylykh na primere zhuzhelits (*Coleoptera, Carabidae*) [Methods for studying the fauna and ecology of beetles (the example of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*))]. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 1982. 30 p. In Russian
  27. Shitikov VK, Rozenberg GS. Otsenka bioraznoobraziya: popytka formal'nogo obobshcheniya [Biodiversity assessment: an attempt of formal generalization]. In: *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii* (Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyy pamyati AI Bakanova [Quantitative methods of ecology and hydrobiology. Proceedings]). Rozenberg GS, editor. Tolyatti: Samara Science Center RAN Publ.; 2005. pp. 91-129. In Russian
  28. Renkonen O. Dei Carabiden- und Staphyliniden- Bestände eines Seeufers in S-W Finnland. *Ann. Ent. Fenn*. 1944;9(1/2):10-33. In German
  29. Ward JV, Tockner K, Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers Research & Management*. 1999;15:125-139. doi: [10.1002/\(SICI\)1099-1646\(199901/06\)15:1/3%3C125::AID-RRR523%3E3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1646(199901/06)15:1/3%3C125::AID-RRR523%3E3.0.CO;2-E)



30. Striganova BR, Poryadina NM. Soil animal population in boreal forests of West-Siberian Plain. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2005. 234 p. In Russian
31. Polezhaeva AY. Features of the fauna of soil beetles (Coleoptera) in a heterogeneous structure of the relief in a floodplain. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni V.G. Belinskogo*. 2011;25:403-405. In Russian
32. Rybalov LB, Bastrakov AI. Taxonomic and functional structure of soil dwelling macrofauna in floodplain of the lower Irtysh river. *Problemy regional'noy ekologii*. 2012;5:111-116. In Russian
33. Kolesnikova A, Lapteva E, Taskaeva A. The Influence of ecological conditions of alluvial soils genesis on dynamic of the soil invertebrate communities. In: *Soil Zoology*. Abstr. 11th Nordic Soil Zool. Symp. and PhD course (Akureyri, Iceland 28 – 31 July 2006). Akureyri: Agricultural University of Iceland; 2006. pp. 38-42
34. Matalin AV. Evolution of biennial life cycles in ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palaearctic. In: *Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology*. Proc. XIII Eur. Carabidol. Meeting. Penev L, Erwin T and Assman Th, editors. Sofia-Moscow: Pensoft Publ.; 2008. pp. 259-284.

*Received 13 April 2018; Revised 10 August 2018;  
Accepted 15 August 2018; Published 12 October 2018.*

**Author info:**

**Vazhenina Natalia V**, Researcher, Group of Ecology of Living Organisms, Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 15 Osipova Str., Tobolsk 626150, Tyumen region, Russian Federation.

E-mail: [nataliavict@yandex.ru](mailto:nataliavict@yandex.ru)

**Sergeeva Elena V**, Researcher, Group of Ecology of Living Organisms, Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 15 Osipova Str., Tobolsk 626150, Tyumen region, Russian Federation.

E-mail: [elenatbs@rambler.ru](mailto:elenatbs@rambler.ru)