УДК 595.762.12 (574.24)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ И РАЗМЕРОВ ЖУКОВ-ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В ГРАДИЕНТЕ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Р. А. Суходольская, Д. Н. Вавилов, Т. А. Гордиенко, Т. Р. Мухаметнабиев

Институт проблем экологии и недропользования
Академии наук Республики Татарстан
Россия, 420087, Казань, Даурская, 28
E-mail: sukhodolskayaraisa@gmail.com

Поступила в редакцию 14.12.2018 г., после доработки 29.05.2019 г., принята 29.10.2019 г.

Суходольская Р. А., Вавилов Д. Н., Гордиенко Т. А., Мухаметнабиев Т. Р. Изменчивость структуры сообществ и размеров жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте антропогенного воздействия // Поволжский экологический журнал. 2020. № 1. С. 99 – 114. DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-99-114

Исследованы сообщества жуков-жужелиц Carabidae промышленной, селитебной и рекреационной зон крупного промышленного центра (г. Нижнекамск, Республика Татарстан). Выявлен 31 вид, наибольшее видовое разнообразие и численность отмечены в рекреационной зоне (23 вида). В промышленной и рекреационной зонах доминировали сходные виды *Carabus cancellatus* Illiger, 1798, *Pterostichus niger* Schaller, 1783 и *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius, 1787, в селитебной зоне преобладал *Pterostichus versicolor* Sturm, 1824. Динамическая плотность жуков составила 12.1 экз./10 лов.-сут. в промышленной зоне, 7.5 экз./10 лов.-сут. – в селитебной и 16.4 экз./10 лов.-сут. – в рекреационной. Дискриминантный анализ показал существенные различия по структуре и динамической плотности жуков-жужелиц рекреационной зоны от двух других. Также многомерный анализ выявил отличия сообществ жужелиц хвойных лесов от лиственных лесов и лугов. Урбанизация также влияет на морфометрическую структуру жужелиц. Как объекты для морфометрического анализа были выбраны два вида – *Pterostichus melanarius* Ill., 1798 и *P. niger* – поскольку они входят как модельные в проект по морфометрической изменчивости жужелиц на Research Gates. Размеры жуков *P. melanarius* в рекреационной зоне меньше, чем таковых в промышленной. По морфометрической структуре популяции этого вида в исследованных зонах не различаются. Жуки *P. niger* увеличиваются в размерах от промышленной зоны к рекреационной. Морфометрическая структура популяций этого вида одинакова в селитебной и рекреационной зонах и значимо отличается в промышленной. Такие признаки, как ширина переднеспинки и расстояние между глазами вносят наибольший вклад в дискриминацию.

Ключевые слова: жуки-жужелицы, видовой состав, численность, морфометрические признаки, изменчивость размеров, антропогенное воздействие.

DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-99-114

ВВЕДЕНИЕ

Плотная застройка, сопровождающая урбанизацию, всегда связана с потерей, фрагментацией, изоляцией и загрязнением местообитаний, интродукцией и расселением новых видов, изменением климатических, эдафических и гидрологических

© Суходольская Р. А., Вавилов Д. Н., Гордиенко Т. А., Мухаметнабиев Т. Р., 2020

процессов (Frankie, Ehler, 1978; McIntyre et al., 2001). Все эти факторы оказывают воздействие на сообщества артропод и их вклад в функционирование экосистем. С другой стороны, разнообразие антропогенной активности создает возможности для процветания членистоногих в городах. Из-за присущих им важных экосистемных функций, включая разложение опада, опыление, взаимодействие в пищевых цепях и биоконтроль, артроподы отражают качество урбанизированной среды (Pompeo et al., 2017). Короткий жизненный цикл и способность быстро реагировать на изменения в среде определяют их как удобный объект при изучении влияния урбанизации на биоту (Pizzolotto et al., 2018). Это особенно правомерно для жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae), которые давно используются в качестве индикаторов антропогенной нагрузки на экосистемы (Rainio, Niemelä, 2003). Структура сообществ жужелиц достаточно хорошо изучена как в городах, так и на естественных природных территориях (Автаева, 2006; Семенова, 2008; Дорофеев, Евсюнин, 2013; McIntyre et al., 2001). Известно, что фауна жужелиц урбоценозов характеризуется видами с широкими ареалами и занимает промежуточное положение между таковыми в агроценозах и естественных лесах (Еремеева, 2006).

В работах европейских карабидологов большой акцент делается также на изучение популяционных характеристик жужелиц (Winqvist et al., 2014). Этот приоритет связан с тем, что именно популяционные параметры являются точкой приложения отбора, а структурные характеристики сообществ и составляющих их популяций могут иногда не совпадать (Schwarz et al., 2003; Tilman et al., 2007). Несмотря на богатый опыт исследований, проведенных на жужелицах в пределах бывшего СССР и России, работ, посвященных популяционной структуре отдельных видов и ее динамике в различных условиях среды, практически нет.

В мировой практике большое распространение получил подход оценки структуры популяций насекомых по морфометрическим признакам (Bulgarella et al., 2015; Rusynov, Brygadyrenko, 2017). Это связано, по-видимому, с тем, что естественный отбор действует на фенотип и фенотипические признаки, что, как следствие, выражается в морфологии и, в частности, в морфометрических признаках (Chown, Gaston, 2010). На них находят отражение действия остальных маркеров – биохимических, генетических, физиологических (Nicola et al., 2003; MacDonald et al., 2005). Многие жизненные функции и экологические характеристики животных связаны с размерами тела, которые, в свою очередь, во многом зависят от факторов среды (Smith, Lyons, 2013). Изменение морфологических и метрических параметров различных групп беспозвоночных в зависимости от антропогенного влияния позволяет говорить о морфометрической структуре как индикаторе среды обитания и использовать ее как удобный метод оценки состояния популяций (Гринько, 2002; Feliciangeli et al., 2007).

Таким образом, целью работы была оценка структуры сообществ карабид, а также некоторых популяционных характеристик двух доминантных видов жужелиц, обитающих в зонах города.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Город Нижнекамск представляет собой региональный промышленный центр возрастом 67 лет, имеет население более 200000 человек и

занимает площадь в 61 км^2 на берегу р. Камы. Исследования проводили во второй декаде июня 2015 г. в различных растительных ассоциациях (луга, сосняки, липняки и березняк) в санитарно-защитной зоне (СЗЗ) ОАО «Нижнекамскнефтехим» (промышленная зона), в г. Нижнекамске Республики Татарстан (селитебная зона) и его окрестностях (рекреационная зона, вблизи пос. Красный ключ и Корабельной рощи) (табл. 1).

Таблица 1

Общая характеристика мест отлова жужелиц

№	Зона	Характеристика биотопа	Место отлова	Координаты
1	Промышленная	Луг разнотравно-злаковый	Пос. Строителей, г. Нижнекамск	N55°35'57.8", E51°49'31.5"
4	Промышленная	Сосняк средневозрастной злаково-разнотравный	Севернее промзоны, с. Соболеково	N55°37'02.2", E51°54'05.7"
6	Промышленная	Липняк с берёзой, осиной, клёном остролистным снытьево-волосистоосоковый	Западнее промзоны	N55°35'05.9", E51°53'47.9"
7	Селитебная (город)	Луг-газон разнотравно-злаковый	Разделительная полоса на просп. Химиков 14, г. Нижнекамск	N55°37'11.6", E51°47'15.7"
8	Селитебная (город)	Луг одуванчиково-люцерновый	Центральный парк, ул. Вахитова, г. Нижнекамск	N55°38'58.6", E51°49'36.5"
11	Селитебная (город)	Березняк злаково-разнотравный	Центральный парк, просп. Химиков, г. Нижнекамск	N55°38'39.7", E51°49'31.6"
13	Рекреационная	Луг злаковый	Корабельная роща, г. Нижнекамск	N55°37'05.6", E51°44'21.2"
14	Рекреационная	Сосняк остролистнокленовый разнотравный	Пос. Красный Ключ, г. Нижнекамск	N55°40'44.9", E51°47'31.4"
16	Рекреационная	Липняк волосистоосоковый	Пос. Красный Ключ, г. Нижнекамск	N55°40'46.4", E51°47'46.1"

Примечание. Нумерация участков соответствует цифрам, обозначающим их на рис. 1.

Методы исследования. Учеты численности беспозвоночных вели стандартным почвенно-зоологическим методом, ловушками Барбера. Ловушки выставляли на 4-5 дней по 10 шт. в каждом биотопе. Далее количество отловленных экземпляров жужелиц пересчитывалось на 10 ловушко-суток. Всего отработано 380 ловушко-суток, отловлено 417 экземпляров жужелиц.

Объекты и техника морфометрических исследований. Морфометрические промеры проводили у жуков, принадлежащих к двум видам: *P. melanarius* Ill., 1798 и *P. niger* Schall., 1783. Выбор обоснован достаточным количеством особей для проведения морфометрического анализа, а также включением видов в список модельных видов проекта «Morphometric variation in Ground Beetles» на портале ResearchGate (https://www.researchgate.net/project/Morphometric-variation-in-Ground-Beetles). В селитебной зоне было отловлено всего две особи *P. melanarius*, поэтому при статистических обсчетах и построении рисунков для данного вида эта зона не учитывалась.

P. melanarius – транспалеарктический полизональный, лесной, экологически пластичный вид, обитатель увлажненных лесов средней полосы России.

P. niger – европейско-сибирский лесной вид, встречающийся и в агроценозах. Вид с осенним размножением. Его считают положительным количественным показателем рекреации (Якушкина, 2001).

Морфометрические промеры проводили под бинокулярным микроскопом МБС-9 при увеличении 1×8. После определения пола у каждого жука оценивали с помощью окуляра-микрометра шесть мерных признаков (Гринько, 2002): 1) длина надкрылий – расстояние по шву от середины бортика до вершины, 2) ширина надкрылий – расстояние между плечевыми углами левого и правого надкрылий, 3) длина переднеспинки – расстояние по средней линии от основания до вершины, 4) ширина переднеспинки – ширина основания, 5) длина головы – расстояние от шеи до верхней губы, 6) расстояние между глазами (рис. 1). Всего было измерено 21 экземпляр *P. melanarius* и 73 экземпляра *P. niger*.

Рис. 1. Морфометрические признаки жужелиц: *1*, *2* (здесь и далее цифрами у точек обозначены терминальные концы промеров) – длина надкрылий; *3*, *4* – ширина надкрылий; *5*, *6* – длина переднеспинки; *7*, *8* – ширина переднеспинки; *9*, *10* – длина головы; *11*, *12* – расстояние между глазами

Статистическая обработка. Математическую обработку данных вели в ПП Excel и Statistica 7. Для оценки различий в структуре сообществ жужелиц был использован дискриминантный анализ по данным морфометрических промеров и динамической плотности многочисленных видов жужелиц. В качестве предиктора в первом случае было выбрано антропогенное воздействие, во втором – антропогенное воздействие и тип биотопа. Квадрат расстояния Махаланобиса в тексте представлен в виде MD.

В многомерный анализ были взяты виды, динамическая плотность которых была от 0.2 экз./10 лов.-сут. и выше: *Pterostichus oblongopunctatus* Fabr., 1787, *Poecilus versicolor* Sturm, 1824, *P. melanarius*, *Carabus cancellatus* Ill., 1798, *P. niger*, *Pterostichus mannerheimi* Dej., 1831, *Pseudophonus rufipes* Dej., *Harpalus latus* L., 1758, *Harpalus quadripunctatus* Dej., 1828. В анализе, где предиктором выступило антропогенное воздействие, участвовали все 9 видов, когда оценивали влияние биотопа – 5 видов с динамической плотностью от 0.9 экз./10 лов.-сут. и выше. При пошаговом анализе данных (метод исключения) в первом случае только пять из девяти видов участвовали в анализе: *P. oblongopunctatus*, *P. niger*, *P. mannerheimi*, *P. rufipes*, *H. latus.* Во втором – только три из

пяти видов приняли участие в дискриминации: *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *C. cancellatus*.

Для характеристики сообществ жужелиц использованы общепринятые параметры (Бигон и др., 1989) и рассчитаны в ПП Past-3.15: индексы видового разнообразия Шеннона, выравненности, видового богатства Маргалефа и доминирования Бергера – Паркера.

Для сравнения динамической плотности жужелиц из трех биотопов использовали непараметрический тест Краскела – Уоллиса с последующим Post-hoc-тестом (Hammer, 1999). При сравнении видового состава жужелиц использован коэффициент Жаккара. При проверке статистических гипотез за уровень значимости принята величина $p = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали, что в г. Нижнекамске и его окрестностях обитают 31 вид жуков-жужелиц, в промышленной зоне отмечены 12 видов, в селитебной – 11, в рекреационной – 23 (табл. 2). В первой зоне доминировали *C. cancellatus* (11%), *P. niger* (13.8%), *P. melanarius* (23.4%), *P. oblongopunctatus* (36.6%) и *H.quadripunctatus* (5.5%). В городе абсолютным доминантом был *P. versicolor* (73.3%). В зоне отдыха преобладали сходные с промышленной зоной виды: *C. cancellatus* (10.6%), *P. niger* (6.5%), *P. oblongopunctatus* (35.6%). Кроме них были отмечены *P. mannerheimi* (10.2%), *H. rufipes* Mot (7.9%) и *H. latus* (6%).

Количество встреченных видов жужелиц в зонах по участкам сильно варьировало: в промышленной зоне от 0 до 10 видов, в селитебной – от 0 – до 10 видов, в рекреационной – от 8 – до 17 видов. Также сильно колебалась динамическая плотность жуков: 0 – 21.0, 0 – 21.8 и 9.6 – 29.8 экз./10 лов.-сут. соответственно. В табл. 2 приведены также индексы видового разнообразия и выравненности жуков-жужелиц по зонам. Наибольшим богатством фауны характеризуется рекреационная зона, наименьшим – селитебная зона. Наименее выровненным сообществом карабид характеризуется селитебная зона.

Таблица 2

Динамическая плотность, индексы видового разнообразия и выравненности жужелиц различных зон антропогенного воздействия

Показатель	Промышленная зона	Селитебная зона	Рекреационная зона
Число видов	12	11	23
Среднее число жуков, экз. / 10 лов.-сут.	12.1±7.68	7.53±8.74	16.4±8.21
Индекс Шеннона	2.08	1.15	2.99
Выравненность	0.67	0.29	0.87
Индекс Маргалефа	5.29	6.21	9.55
Индекс Бергера – Паркера	0.50	1.00	0.50

Таким образом, в селитебной зоне количество видов и выравненность видового сообщества имеют низкие значения, а структура доминирования своеобразна – среди пойманных животных преобладает небольшое число видов. Это свидетельствует о нестабильности сообществ карабид и сильной антропогенной нагрузке в

указанной зоне. В небольших городах количество мест с благоприятными условиями обитания почвенных и наземных беспозвоночных невелико, что также влияет на видовое богатство и количество видов-доминантов (Do et al., 2014). При увеличении площади города увеличивается количество этих «островков» и тем самым возрастает биоразнообразие почвенных и наземных животных, к примеру, в г. Казань отмечено 93 вида жужелиц из 33 родов, в большинстве биоценозов наблюдается обеднение видового состава, численности и разнообразия форм жужелиц (Суходольская и др., 2009).

В свою очередь, рекреационная зона отличается бóльшим видовым разнообразием и численностью жужелиц (см. табл. 2). Индекс видового сходства Жаккара показал, что бóльшее сходство фауны карабид наблюдается у промышленной и рекреационной зон (0.40), видовой состав жужелиц селитебной зоны сильно отличается (сходство 0.15 и 0.17 соответственно).

При многомерном пошаговом анализе динамической плотности многочисленных видов жужелиц по зонам антропогенного воздействия было установлено, что наблюдаются существенные различия по зонам (Wilks' Lambda = 0.003, $p = 0.036$). Наибольший вклад в дискриминацию вносят *P. mannerheimi* ($p < 0.032$) и *P. rufipes* ($p < 0.015$). Статистически значимо отличается рекреационная зона от селитебной и промышленной (соответственно MD = 421.6 и MD = 487.6 при $p < 0.02$). Различий между последними не выявлено (MD = 7.9, $p < 0.64$).

Сходные результаты были получены Н. И. Савосиным (2010) при сравнении динамической плотности герпетобия на газонах с городскими суходольными лугами, которая в 4 раза была снижена в жилых застройках. По данным Н. И. Еремеевой (2006), видовой состав и численное обилие жужелиц на газонах снижены по сравнению с суходольными и лесными лугами. С зарастанием нарушенных почв и переходу к луговому сообществу происходит усложнение и реструктуризация карабидокомплексов (Будилов, 2002). При этом увеличивается видовое богатство, возрастает численность, изменяется состав доминантов, что также было отмечено нами.

Дискриминантный пошаговый анализ по типу биотопа также выявил различия в структуре доминирующих видов жужелиц и их динамической плотности (Wilks' Lambda = 0.06, $p = 0.035$). Отмечены различия структуры сообществ карабид хвойных участков от лиственных и лугов (соответственно MD = 24.7, $p < 0.05$ и MD = = 29.5, $p < 0.02$). Значимых отличий между лиственными участками и лугами не обнаружено (MD = 3.2, $p < 0.49$).

Урбанизация влияет также на морфометрическую структуру жужелиц. В популяциях *P. melanarius* в рекреационной зоне жуки по всем параметрам (за исключением параметров переднеспинки) меньше, чем в промышленной зоне (табл. 3). У *P. niger* по всем промерам жуков увеличивается в градиенте антропогенного воздействия от промышленной зоны к рекреационной.

Проведенный многомерный анализ по шести размерным признакам у жужелиц *P. melanarius* показал, что по структуре популяции промышленной и рекреационной зон не различаются (Wilks' Lambda = 0.400, $p = 0.07$). Квадрат расстояния Махаланобиса также статистически не значим.

Таблица 3

Морфометрические показатели жужелиц *P. melanarius* и *P. niger* (среднее, мм ± стандартная ошибка) с последующим анализом различий между зонами тест Краскела – Уоллиса)

Зона	Длина надкрылий	Ширина надкрылий	Длина переднеспинки	Ширина переднеспинки	Длина головы	Расстояние между глазами
Pterostichus melanarius						
Промышленная, *n* = 12	8.92±0,16[а]	3.68±0.12[а]	3.52±0.05[а]	3.52±0.04[а]	2.47±0.11[а]	2.19±0.02[а]
Рекреационная, *n* = 6	8.48±0.13[б]	3.13±0.18[б]	3.47±0.07[б]	3.63±0.06[б]	2.10±0.08[б]	2.05±0.03[б]
KW test	*H*=3.86, *p*=0.05	*H*=10.4, *p*=0.05	*H*=0.27, *p*=0.06	*H*=1.16, *p*=0.27	*H*=4.06, *p*=0.04	*H*=5.27, *p*=0.02
Pterostichus niger						
Промышленная, *n* = 18	9.88±0,17[а]	3.71±0.09[а]	3.73±0.07[а]	3.91±0.08[а]	2.32±0.05[а]	2.05±0.04[а]
Селитебная, *n* = 39	10.29±0,10[а]	3.95±0.05[а]	3.90±0.08[а]	4.17±0.05[а]	2.63±0.03[б]	2.26±0.02[б]
Рекреационная, *n* = 14	10.55±0.16[б]	4.13±0.11[б]	4.01±0.07[б]	4.20±0.07[а]	2.62±0.09[б]	2.29±0.05[б]
KW test	*H*=7.3, *p*=0.02	*H*=10.4, *p*=0.005	*H*=8.9, *p*=0.01	*H*=6.8, *p*=0.03	*H*=11.9, *p*=0.002	*H*=18.1, *p*=9.41E-05

Примечание. Статистически значимые различия средних между зонами отмечены разными буквами согласно данным Post-hoc-теста.

Данные промеров жужелиц *P. niger* указывают на статистически значимые различия в структуре популяций промышленной зоны от двух других (Wilks' Lambda = 0.627, *p* = 0.002). Такие признаки, как ширина переднеспинки и расстояние между глазами вносят наибольший вклад в дискриминацию. Между популяциями рекреационной и селитебной зон статистически значимых различий не выявлено (рис. 2).

Работы по изменчивости размеров жужелиц, как правило, выполняют на межвидовом уровне, когда просчитывается доля видов мелких, средних и крупных размеров в сообществе (Sustec, 1987; Martinson, Raupp, 2013). При мониторинговых исследованиях влияния возмущающих факторов на размеры жужелиц рассчитывают индекс «средняя индивидуальная биомасса», который считают ин-

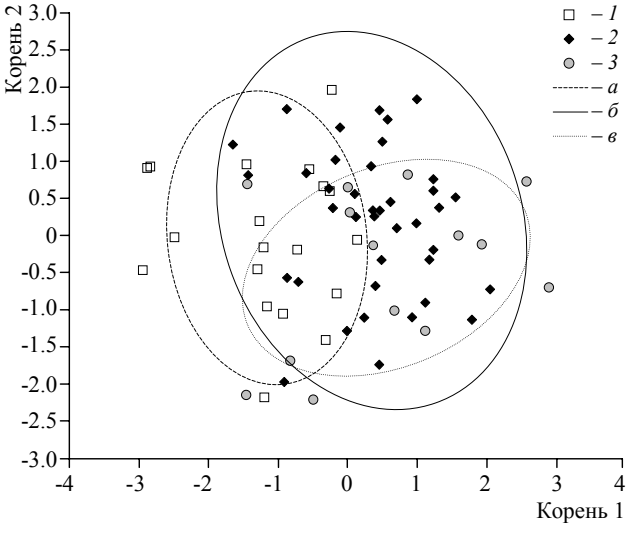

Рис. 2. Ординация популяций *Pterostichus niger* в плоскости двух дискриминантных осей: *1* – промышленная зона, *2* – селитебная зона, *3* – рекреационная зона; *а* – облако распределения в промышленной зоне, *б* – облако распределения в селитебной зоне, *в* – облако распределения в рекреационной зоне

дикатором сукцессионного состояния окружающей среды и применяют достаточно широко (Szyszko et al., 2005). Данных по внутривидовой изменчивости размеров жужелиц на антропогенно нарушенных территориях несравненно меньше. Наши результаты по изменчивости *P. melanarius* в промышленной и рекреационной зонах согласуются с ранее проведенными исследованиями, где показано, что размеры жуков в промышленной и селитебной зоне, городе и пригороде, а также на участках с различной рекреационной нагрузкой статистически значимо не различаются (Тимофеева, 2010). Уменьшенные размеры жуков *P. melanarius* в рекреационной зоне можно объяснить с позиций теории, трактующей уменьшение размеров жуков как результат сукцессий и межвидовой конкуренции (Lindenmayer, 2009). Также подобный результат был получен при оценке изменчивости этого вида в г. Казань, когда размеры надкрылий жуков значимо менялись в зависимости от степени увлажненности биотопа (Суходольская и др., 2009).

Результаты по изменчивости размеров *P. niger* согласуются с работами по той же теме у семи видов жужелиц, размеры отдельных органов которых уменьшаются под воздействием урбанизации (Суходольская и др., 2013).

В целом данные по изменчивости размеров жужелиц под влиянием обитания в антропогенно нарушенных территориях достаточно противоречивы. Так, отмечалось, что размеры *Carabus nemoralis* Müller, 1764 уменьшаются по направлению от периферии к центру города, что, по-видимому, связано с фрагментацией мест обитания (Braun et al., 2004). Однако у этого же вида карабид размер жуков, обитающих в пригородной зоне, меньше, чем у особей в городе и естественных ценозах (Weller, Ganzhorn, 2004). Авторы связывают уменьшение размеров жужелицы *C. nemoralis* в пригородах с тем, что антропогенный пресс в пригородах сильнее по сравнению с городскими или естественными местообитаниями. Причем в большей степени он сказывается на размерах самок. Авторы считают, что самки жужелиц более вариабельны в размерах в связи с большими затратами из-за продукции яиц. В подобной работе С. Венна (Venn, 2007) показано, что в нарушенных местообитаниях не самки становятся меньше, а увеличивают свой размер самцы. И в том, и в другом случаях стирается половой диморфизм по размерам, поскольку у жужелиц, как правило, самки больше самцов. Насколько уменьшение размеров жуков определяется загрязнением среды остается не выясненным, поскольку по данным одних авторов морфометрические признаки жужелиц не изменяются даже в условиях повышенной поллютантной нагрузки (Гонгальский и др., 2007), а по другим – выявлено, что кормление жуков куколками мух, которые питались пищей с тяжелыми металлами, приводит к уменьшению длины элитр и, по-видимому, на загрязненных территориях у жужелиц снижается сопротивляемость пестицидам и потребление пищи (Maryanski et al., 2002).

Такая противоречивость результатов разных авторов, оценивающих изменчивость размеров жужелиц в антропогенном градиенте, объясняется, на наш взгляд, несколькими причинами. Во-первых, реакция на антропогенный пресс видоспецифична. Как было показано, даже экологически близкие виды жужелиц по-разному реагируют на степень антропогенного воздействия. К примеру, *C. granulatus* уменьшается в размерах при обитании в пригороде, а *C. cancellatus* – в городе (Су-

ходольская, Савельев, 2012, 2014). Во-вторых, морфометристы-карабидологи при оценке изменчивости размеров берут в анализ, как правило, один признак – или длину элитр, или общую длину тела насекомого, не учитывая факт, что изменчивость отдельных органов жужелиц может быть разнонаправленной. В-третьих, не учитывается половая дифференциация фенотипической пластичности мерных признаков: реакция самок и самцов на действие какого-либо фактора среды у жужелиц одного и того же вида может быть различной (Sukhodolskaya, 2014), что приводит к артефактам при интерпретации данных о размерной изменчивости при наличии явных сдвигов в половой структуре популяций.

Изменения структуры популяций жужелиц на антропогенно нарушенных территориях подтверждены во многих исследованиях (Гелашвили и др., 2011; Sukhodolskaya, 2013; Sukhodolskaya, Eremeeva, 2013; Sukhodolskaya, Saveliev, 2017). Такие сдвиги в структуре популяций под антропогенным воздействием можно считать способностью вида адаптироваться к условиям среды при минимальных затратах на изменение размерных характеристик. Это было убедительно подтверждено в работе Г. А. Тимофеевой (Тимофеева, 2010), показывающей, что адаптация популяций карабид к условиям местообитания у всех исследованных видов жужелиц имеет единую стратегию: изменяются или размерные характеристики жуков, или морфометрическая структура их популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, факторы среды промышленной и селитебной зон для видов рассмотренного таксона в масштабах г. Нижнекамск оказывают влияние на параметры популяции и сообществ, в то время как рекреационная зона, характеризующаяся меньшим влиянием человека, демонстрирует условия, пригодные для большинства видов. Динамическая плотность и биоразнообразие жужелиц реагируют на антропогенное воздействие уменьшением этих показателей.

Разнонаправленность изменчивости размеров жуков говорит о видоспецифичности действия этих факторов. В целом антропогенный пресс больше влияет на структуру сообществ популяций жужелиц, а не на размерные характеристики.

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного контракта «*Оценка и прогноз негативного техногенного воздействия Нижнекамского промышленного узла на состояние окружающей среды и здоровье населения с целью управления экологическими рисками в условиях интенсификации промышленного производства*» (*№ 15 МЭ-18с от 19.06.2015 г.*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Автаева Т. А. Влияние разных типов загрязнения почв на структуру населения жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях города Грозного : дис. … канд. биол. наук. М., 2006. 158 с.

Бигон М., *Харпер Дж.*, *Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества : в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 2. 467 с.

Будилов П. В. Формирование населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на посттехногенных территориях на примере Урейского щебнодобывающего карьера : дис. … канд. биол. наук. М., 2002. 17 с.

Гелашвили Д. Б., *Солнцев Л. А.*, *Якимов В. Н.*, *Суходольская Р. А.*, *Хабибуллина Н. Р.*, *Иудин Д. И.*, *Снегирева М. С.* Фрактальный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере г. Казани) // Поволж. экол. журн. 2011. № 4. С. 407 – 420.

Гонгальский К. Б., *Филимонова Ж. В.*, *Покаржевский А. Д.*, *Бутовский Р. О.* Различия реакции герпетобионтов и геобионтов на воздействие Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) // Экология. 2007. № 1. С. 55 – 60.

Гринько Р. А. Динамика экологической структуры популяции жужелиц зональных и интразональных экосистем при разной степени их изоляции : дис. … канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002. 179 с.

Дорофеев Ю. В., *Евсюнин А. А.* Влияние рекреации на популяции жужелиц (Coleoptera, Carabidae) широколиственных лесов Тульской области : численность и половая структура // Изв. Тульск. гос. ун-та. Естественные науки. 2013. № 3. С. 276 – 286.

Еремеева Н. И. Структура и экологические механизмы формирования мезофауны членистоногих урбанизированных территорий (на примере г. Кемерово) : автореф. дис. … д-ра биол. наук. Новосибирск, 2006. 38 с.

Савосин Н. И. Эколого-фаунистическая характеристика герпетобионтного населения членистоногих крупного промышленного центра (город Кемерово) : дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2010. 23 с.

Семенова О. В. Структура и динамика населения жужелиц парковой зоны крупного промышленного города на примере Нижнего Тагила : дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 117 с.

Суходольская Р. А., *Савельев А. А.* Влияние экологических факторов на морфометрическую изменчивость и половой диморфизм жужелиц (на примере *Carabus cancellatus* Ill.) // Прикладная энтомология. 2012. Т. 3, № 2. С. 28–38.

Суходольская Р. А., *Савельев А. А.* Влияние экологических факторов на размерные признаки жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Экология. 2014. № 5. С. 369 – 375.

Суходольская Р. А., *Тимофеева Г. А.*, *Хабибуллина Н. Р.* Фауна и популяционные характеристики жужелиц города Казань // Учен. зап. Казан. ун.-та. Сер. Естеств. науки. 2009. Т. 151, кн. 2. С. 145 – 150.

Тимофеева Г. А. Морфометрическая структура популяций жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в антропогенных ландшафтах : автореф. дис. … канд. биол. наук. Казань, 2010. 24 с.

Якушкина М. Н. Влияние рекреации на структуру и динамику населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесных фитоценозов Среднего Поволжья : дис. … канд. биол. наук. М., 2001. 202 с.

Braun S. D., *Jones T. H.*, *Perner J.* Shifting Average Body Size During Regeneration After Pollution – A Case Study Using Ground Beetle Assemblages // Ecological Entomology. 2004. Vol. 29. P. 543 – 554.

Bulgarella M., *Trewick S. A.*, *Godfrey A. J.*, *Sinclair B. J.*, *Morgan-Richards M.* Elevational Variation in Adult Body Size and Growth Rate but Not in Metabolic Rate in the Tree Weta *Hemideina crassidens* // J. of Insect Physiology. 2015. Vol. 75. P. 30 – 38.

Chown S. L., *Gaston K. J.* Body Size Variation in Insects : A Macroecological Perspective // Biological Reviews. 2010. Vol. 85, № 1. P. 139 – 169.

Do Y., *Lineman M.*, *Joo G. L.* Carabid Beetles in Green Infrastructures : The Importance of Management Practices for Improving the Biodiversity in a Metropolitan City // Urban Ecosystems. 2014. Vol. 17. P. 661 – 673.

Feliciangeli D., *Sanchez-Martin M.*, *Marrero R.*, *Davies C.*, *Dujardin J. P.* Morphometric Evidence for a Possible Role of *Rhodnius prolexus* from Palm Trees in House Re-infestation in the State of Barinas (Venezuela) // Acta Tropica. 2007. Vol. 101, № 2. P. 167 – 177.

Frankie G. W., *Ehler L. E.* Ecology of Insects in Urban Environments // Annual Review of Entomology. 1978. Vol. 23. P. 367 – 387.

Hammer Ø. PAST Paleontological statistics version 3.0 : reference manual. Oslo, University of Oslo, 1999.

Lindenmayer D. V., *Likens G. E.* Adaptive Monitoring : A New Paradigm for Long – Term Research and Monitoring // Trends of Ecology and Evolution. 2009. Vol. 24, № 9. P. 482 – 486.

MacDonald S. J., *Pastinen T.*, *Long A. D.* The Effect of Polymorphisms in the Enhancer of Split Gene Complex on Bristle Number Variation in a Large Wild-Caught Cohort of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 2005. Vol. 171, № 4. P. 1741 – 1756.

Martinson H. M., *Raupp M. J.* A Meta-analysis of the Effects of Urbanization on Ground Beetle Communities // Ecosphere. 2013. Vol. 4. P. 1 – 24.

Maryanski M., *Kramarz P.*, *Laskowski R.*, *Niklinska M.* Decreased Energetic Reserves, Morphological Changes and Accumulation of Metals in Carabid Beetles (*Poecilus cupreus* L.) Exposed to Zinc- or Cadmium-Contaminated Food // Ecotoxicology. 2002. Vol. 11, № 2. P. 127 – 139.

McIntyre N. E., Rango J., Fagan W. F., Faeth S. H. Ground Arthropod Community Structure in a Heterogeneous Urban Environment // Landscape Urban Planning. 2001. Vol. 52. P. 257–274.

Nicola P., *Monteiro L.*, *Pessôa L.*, *Von Zuben F. J.*, *Rohlf F. J.*, *Furtado Dos Reis S.* Congruence of Hierarchical, Localized Variation in Cranical Shape and Molecular Phylogenetic Structure in Spiny Rats, Genus Trynomus (Rodentia: Echimyidae) // Biological J. of the Linnean Society. 2003. Vol. 80, iss. 3. P. 385 – 396.

Pizzolotto R., *Mazzei A.*, *Bonacci T.*, *Scalercio S., Iannotta N.*, *Brandmayr P.* Ground Beetles in Mediterranean Olive Agroecosystems : Their Significance and Functional Role as Bioindicators (Coleoptera, Carabidae) // PloS One. 2018. Vol. 13, № 3. P. 1 – 18.

Pompeo P. N., *Oliveira Filho L. C.*, *Santos M. A.*, *Mafra Á. L.*, *Klauberg Filho O.*, *Baretta D.* Morphological Diversity of Coleoptera (Arthropoda: Insecta) in agriculture and Forest Systems // Revista Brasileira de Ciência do Solo. 2017. Vol. 41. P. 1 – 15.

Rainio J., *Niemelä J.* Ground Beetles (Coleoptera : Carabidae) as Bioindicators // Biodiversity and Conservation. 2003. Vol. 12. P. 487 – 506.

Rusynov V. I., *Brygadyrenko V. V.* Morphological Variability of a Population of Anatolica Eremita (Coleoptera, Tenebrionidae) : Constancy of Morphometric Indices with Variation of Linear Parameters of the Body // Baltic J. Coleopterol. 2017. Vol. 17, № 2. P. 205 – 217.

Schwarz M. P., *Bull N. J.*, *Cooper S. J. B.* Molecular Phylogenetics of Allodapine Bees, with Implications for the Evolution of Sociality and Progressive Rearing // Systematic Biology. 2003. Vol. 52, iss. 1. P. 1 – 14.

Smith F. A., *Lyons S. K.* Animal Body Size : Linking Pattern and Process Across Space, Time and Taxonomic Group. Chicago : University of Chicago Press, 2013. 280 p.

Sukhodolskaya R. A. Intraspecific Body Size Variation in Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Urban – Suburban – Rural – Natural Gradient // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. 2013. Vol. 13, № 1. P. 121 – 128.

Sukhodolskaya R. Variation in Body Size and Body Shape in Ground Beetle *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) // J. of Agri-Food and Applied Sciences. 2014. Vol. 2, № 7. P. 196 – 205.

Sukhodolskaya R. A., *Eremeeva N. I.* Body Size and Shape Variation in Ground Beetle *Carabus aeruginosus* F.-W., 1822 (Coleoptera, Carabidae) // Contemprorary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, iss. 6. P. 609 – 615.

Sukhodolskaya R. A., *Saveliev A. A.* Impact of Environmental Factors on the Body Shape Variation and Sexual Shape Dimorphism in *Carabus granulatus* L. (Coleoptera : Carabidae) // Zoological Systematics. 2017. Vol. 42, № 1. P. 71 – 89.

Sustec Z. Changes in Body Size Structure of Carabid Communities (Coleoptera, Carabidae) Along An Urbanization Gradient // Biologia (Bratislava). 1987. Vol. 42, № 2. P. 145 – 156.

Szyszko J., *Gryuntal S.*, *Schwerk A.* Nocturnal Activity of *Carabus hortensis* L. (Coleoptera, Carabidae) in Two Forest Sites Studied with Harmonic Radar Method // Polish J. of Ecology. 2005. Vol. 53, № 1. P. 117 – 121.

Tilman D., *Fargione J.*, *Dybzinski R.*, *HilleRisLambers J.*, *Clark C.*, *Harpole W. S.*, *Knops J. M. H.*, *Reich P. B.*, *Loreau M.* From Selection to Complementarity : Shifts in the Causes of Biodiversity – Productivity Relationships in a Long-Term Biodiversity Experiment // Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B. 2007. Vol. 274. P. 871 – 876.

Venn S. Morphological Responses to Disturbance in Wing-Polymorphic Carabid Species Coleoptera : Carabidae) of Managed Urban Grasslands // Baltic J. of Coleopterology. 2007. Vol. 7, № 1. P. 51 – 59.

Weller B., *Ganzhorn J. U.* Carabid Beetle Community Composition, Body Size, and Fluctuating Asymmetry Along an Urban-Rural Gradient // Basic and Applied Ecology. 2004. Vol. 5. P. 193 – 201.

Winqvist C., *Bengtsson J.*, *Oèckinger E.*, *Aavik T.*, *Berendse F.*, *Clement L.* Species-traits Influence Ground Beetle Responses to Farm and Landscape Level Agricultural Intensification in Europe // J. of Insect Conservation. 2014. Vol. 18. P. 837 – 846.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ И РАЗМЕРОВ ЖУКОВ-ЖУЖЕЛИЦ

Variability of Assemblage Structure and Body Sizes in the Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) Along an Anthropogenic Impact Gradient

Raisa A. Sukhodolskaya, *https://orcid.org/0000-0002-6402-7152*; *sukhodolskayaraisa@gmail.com*
Dmitriy N. Vavilov, *https://orcid.org/0000-0002-2651-7978*; *Sabantsev.ipen@gmail.com*
Tatyana A. Gordienko, *t_a_gordienlo2015@mail.ru*
Timur R. Mukhametnabiev, *crtmatrix@gmail.com*

Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences
28 Daurskaya St., Kazan 420087, Russia

Received 14 December 2018, revised 29 May 2019, accepted 29 October 2019

Sukhodolskaya R. A., Vavilov D. N., Gordienko T. A., Mukhametnabiev T. R. Variability of Assemblage Structure and Body Sizes in the Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) Along an Anthropogenic Impact Gradient. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 1, pp. 99–114 (in Russian). DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-99-114

Carabus communities of the industrial, habitual and recreational zones in a large industrial center (Nizhnekamsk City, Republic of Tatarstan) were examined. 31 species were revealed, and the highest abundance and diversity was in the recreational zone (23 species). Similar species (*Carabus cancellatus* Illiger, 1798, *Pterostichus niger* Schaller, 1783 and *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius, 1787) predominated in the industrial and recreational zones, while *Pterostichus versicolor* Sturm, 1824 prevailed in the habitual zone. The dynamic density of beetles was 12.1, 7.5 and 16.4 per 10 trap-nights in the industrial, habitual and recreational zone, respectively. Discriminant analysis has shown significant differences of the carabids in the recreational zone from those in the other two zones ones by structure and dynamic density. In addition, multidimensional analysis has revealed differences of the carabid communities in conifer, deciduous and meadow biotopes. Urbanization also affects the morphometric structure of ground beetle populations. We chose two species – *Pterostichus melanarius* Ill., 1798 and *P. niger* as objects for morphometric analysis, because they had been included as model ones into the project on carabid morphometric variation on Research Gates. The body sizes of *P. melanarius* were smaller in the recreational zone than in the industrial one. By the morphometric structure, the populations of the species were similar in both zones explored. The beetles of *P. niger* increased in body size from the industrial zone to the recreational ones. The morphometric structure of populations of this species was similar in the habitual and recreational zones and differed significantly in the industrial one. Such traits as the pronotum width and the distance between eyes contributed much into discrimination.

Keywords: Carabids, taxonomic composition, abundance, morphometric traits, body size variation, anthropogenic influence.

DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-99-114

Acknowledgments: The work was supported by the state contract “Assessment and forecast of the negative technogenic impact of the Nizhnekamsk industrial unit on the state of the environ-

ment and public health in order to manage environmental risks in industrial production intensification conditions" (No. 15 ME-18c of 2015.6.19).

REFERENCES

Avtaeva T. A. *Vliianie raznykh tipov zagriazneniia pochv na strukturu naseleniia zhukov-zhuzhelits* (Coleoptera, Carabidae) *v usloviiakh goroda Groznogo* [The Influence of Different Types of Soil Pollution on the Population Structure of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in the City of Grozny]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2006. 158 p. (in Russian).

Begon M., Harper J., Townsend C. *Ecology. Individuals*, *Populations and Communities.* Moscow, Mir Publ., 1989, vol. 2. 467 p. (in Russian).

Budilov P. V. *Formirovanie naseleniia zhuzhelits* (Coleoptera, Carabidae) *na posttekhnogennykh territoriiakh na primere Ureiskogo shchebnodobyvaiushchego kar'era* [The Formation of the Ground Beetle Population (Coleoptera, Carabidae) in the Post-Technogenic Territories by the Example of the Urey Gravel Mining Quarry]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2002. 17 p. (in Russian).

Gelashvili D. B., Solntcev L. A., Yakimov V. N., Suhodol'skaya R. A., Habibullina N. R., Iudin D. I., Snegireva M. S. Fractal Analysis of the Specific Structure of Carabidaecomplexes Inurbanized Territories (with Kazan City as an example). *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2011, no. 4, pp. 407–420 (in Russian).

Gongalsky K. B., Filimonova Zh. V., Pokarzhevskii A. D., Butovsky R. O. Differences in responses of herpetobionts and geobionts to impact from the Kosogorsky metallurgical plant (Tula region, Russia). *Russian J. of Ecology*, 2007, vol. 38, iss. 1, pp. 52–57.

Grinko R. A. *Dinamika ekologicheskoi struktury populiatsii zhuzhelits zonal'nykh i intrazonal'nykh ekosistem pri raznoi stepeni ikh izoliatsii* [Dynamics of the Ecological Structure of the Ground Beetle Population of Zonal and Intrazonal Ecosystems With Varying Degrees of Isolation]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Nizhnii Novgorod, 2002. 179 p. (in Russian).

Dorofeev Yu. V., Evsyunin A. A. Influence of Recreation on the Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) Populations of Broad-leaved Forests of the Tula Region: Abundance and Sexual Structure. *News of the Tula State University*, *Natural Sciences*, 2013, no. 3, pp. 276–286 (in Russian).

Eremeeva N. I. *Struktura i ekologicheskie mekhanizmy formirovaniia mezofauny chlenistonogikh urbanizirovannykh territorii* (*na primere g. Kemerovo*) [The Structure and Environmental Mechanisms of the Formation of the Arthropod Macrofauna in Urbanized Territories (on example of Kemerovo)]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 2006. 38 p.

Savosin N. I. *Ekologo-faunisticheskaia kharakteristika gerpetobiontnogo naseleniia chlenistonogikh krupnogo promyshlennogo tsentra (gorod Kemerovo)* [Ecological and Faunistic Characteristics of the Herpetobiont Population of Arthropods of a Large Industrial Center (Kemerovo City)]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Barnaul, 2010. 23 p. (in Russian).

Semenova O. V. *Struktura i dinamika naseleniia zhuzhelits parkovoi zony krupnogo promyshlennogo goroda na primere Nizhnego Tagila* [The Structure and Dynamics of the Ground Beetle Population of the Park Zone of a Large Industrial City on the Example of Nizhny Tagil]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Ekaterinburg, 2008. 117 p. (in Russian).

Sukhodol'skaya R. A., Savel'ev A. A. The Impact of Environmental Factors on Morphometric Variability and Sexual Dimorphism of Ground Beetles (by the example of *Carabus cancellatus* Ill.)]. *Prikladnaya entomologiya*, 2012, vol. 3, no. 2, pp. 28–38 (in Russian).

Sukhodolskaya R. A., Saveliev A. A. Effects of Ecological Factors on Size-related Traits in the Ground Beetle *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae). *Russian Journal of Ecology*, 2014, vol. 45, iss. 5, pp. 414 – 420.

Sukhodolskaya R. A., Timofeeva G. A., Habibullina N. R. Fauna and Population Characteristics of Ground Beetles in Kazan. *Proceedings of Kazan University*, *Natural Sciences Ser.*, 2009, vol. 151, no. 2, pp. 145–150 (in Russian).

Timofeeva G. A. *Morfometricheskaia struktura populiatsii zhuzhelits* (*Coleoptera, Carabidae*) *v antropogennykh landshaftakh* [Morphometric Structure of Ground Beetle Populations (Coleoptera, Carabidae) in Anthropogenic Landscapes]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.), Kazan, 2010. 24 p. (in Russian).

Yakushkina M. N. *Vliianie rekreatsii na strukturu i dinamiku naseleniia zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) lesnykh fitotsenozov Srednego Povolzh'ia* [The Effect of Recreation on the Structure and Dynamics of the Ground Beetle (Coleoptera, Carabidae) Population of Forest Phytocenoses of the Middle Volga]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2001, 202 p. (in Russian).

Braun S. D., Jones T. H., Perner J. Shifting Average Body Size During Regeneration After Pollution – A Case Study Using Ground Beetle Assemblages. *Ecological Entomology*, 2004, vol. 29, pp. 543–554.

Bulgarella M., Trewick S. A., Godfrey A. J., Sinclair B. J., Morgan-Richards M. Elevational Variation in Adult Body Size and Growth Rate but Not in Metabolic Rate in the Tree Weta *Hemideina crassidens*. *J. of Insect Physiology*, 2015, vol. 75, pp. 30–38.

Chown S. L., Gaston K. J. Body Size Variation in Insects: A Macroecological Perspective. *Biological Reviews*, 2010, vol. 85, no. 1, pp. 139–169.

Do Y., Lineman M., Joo G. L. Carabid Beetles in Green Infrastructures: The Importance of Management Practices for Improving the Biodiversity in a Metropolitan City. *Urban Ecosystems*, 2014, vol. 17, pp. 661–673.

Feliciangeli D., Sanchez-Martin M., Marrero R., Davies C., Dujardin J. P. Morphometric Evidence for a Possible Role of *Rhodnius prolexus* from Palm Trees in House Re-infestation in the State of Barinas (Venezuela). *Acta Tropica*, 2007, vol. 101, no. 2, pp. 167–177.

Frankie G. W., Ehler L. E. Ecology of Insects in Urban Environments. *Annual Review of Entomology*, 1978, vol. 23, pp. 367–387.

Hammer Ø. *PAST Paleontological statistics version 3.0*: *reference manual*. Oslo, University of Oslo, 1999.

Lindenmayer D. V., Likens G. E. Adaptive Monitoring : A New Paradigm for Long – Term Research and Monitoring. *Trends of Ecology and Evolution*, 2009, vol. 24, no. 9, pp. 482–486.

MacDonald S. J., Pastinen T., Long A. D. The Effect of Polymorphisms in the Enhancer of Split Gene Complex on Bristle Number Variation in a Large Wild-Caught Cohort of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 2005, vol. 171, no. 4. pp. 1741–1756.

Martinson H. M., Raupp M. J. A Meta-analysis of the Effects of Urbanization on Ground Beetle Communities. *Ecosphere*, 2013, vol. 4, pp. 1–24.

Maryanski M., Kramarz P., Laskowski R., Niklinska M. Decreased Energetic Reserves, Morphological Changes and Accumulation of Metals in Carabid Beetles (*Poecilus cupreus* L.) Exposed to Zinc- or Cadmium-Contaminated Food. *Ecotoxicology*, 2002, vol. 11, no. 2, pp. 127–139.

McIntyre N. E., Rango J., Fagan W. F., Faeth S. H. Ground Arthropod Community Structure in a Heterogeneous urban Environment. *Landscape Urban Planning*, 2001, vol. 52, pp. 257–274.

Nicola P., Monteiro L., Pessôa L., Von Zuben F. J., Rohlf F. J., Furtado Dos Reis S. Congruence of Hierarchical, Localized Variation in Cranical Shape and Molecular Phylogenetic Structure in Spiny Rats, Genus *Trynomus* (Rodentia: Echimyidae). *Biological J. of the Linnean Society*, 2003, vol. 80, iss. 3, pp. 385–396.

Pizzolotto R., Mazzei A., Bonacci T., Scalercio S., Iannotta N., Brandmayr P. Ground Beetles in Mediterranean Olive Agroecosystems: Their Significance and Functional Role as Bioindicators (Coleoptera, Carabidae). *PLoS One*, 2018, vol. 13, no. 3, pp. 1–18.

Pompeo P. N., Oliveira Filho L. C., Santos M. A., Mafra Á. L., Klauberg Filho O., Baretta D. Morphological Diversity of Coleoptera (Arthropoda: Insecta) in agriculture and Forest Systems. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 2017, vol. 41, pp. 1–15.

Rainio J., Niemelä J. Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) as Bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 2003, vol. 12, pp. 487–506.

Rusynov V. I., Brygadyrenko V. V. Morphological Variability of a Population of Anatolica Eremita (Coleoptera, Tenebrionidae): Constancy of Morphometric Indices with Variation of Linear Parameters of the Body. *Baltic J. Coleopterology*, 2017, vol. 17, no. 2, pp. 205–217.

Schwarz M. P., Bull N. J., Cooper S. J. B. Molecular Phylogenetics of Allodapine Bees, with Implications for the Evolution of Sociality and Progressive Rearing. *Systematic Biology*, 2003. vol. 52, iss. 1, pp. 1–14.

Smith F. A., Lyons S. K. *Animal Body Size*: *Linking Pattern and Process Across Space*, *Time and Taxonomic Group*. Chicago, University of Chicago Press, 2013. 280 p.

Sukhodolskaya R. A. Intraspecific Body Size Variation in Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Urban – Suburban – Rural – Natural Gradient. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 2013, vol. 13, no. 1, pp. 121–128.

Sukhodolskaya R. Variation in Body Size and Body Shape in Ground Beetle *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae). *J. of Agri-Food and Applied Sciences*, 2014, vol. 2, no. 7, pp. 196–205.

Sukhodolskaya R. A., Eremeeva N. I. Body Size and Shape Variation in Ground Beetle *Carabus aeruginosus* F.-W., 1822 (Coleoptera, Carabidae). *Contemprorary Problems of Ecology*, 2013, vol. 6, iss. 6, pp. 609–615.

Sukhodolskaya R. A., Saveliev A. A. Impact of Environmental Factors on the Body Shape Variation and Sexual Shape Dimorphism in *Carabus granulatus* L. (Coleoptera : Carabidae). *Zoological Systematics*, 2017, vol. 42, no. 1, pp. 71–89.

Sustec Z. Changes in Body Size Structure of Carabid Communities (Coleoptera, Carabidae) Along An Urbanization Gradient. *Biologia* (Bratislava), 1987, vol. 42, no. 2, pp. 145–156.

Szyszko J., Gryuntal S., Schwerk A. Nocturnal Activity of *Carabus hortensis* L. (Coleoptera, Carabidae) in Two Forest Sites Studied with Harmonic Radar Method. *Polish J. of Ecology*, 2005, vol. 53, no. 1, pp. 117–121.

Tilman D., Fargione J., Dybzinski R., Hille Ris Lambers J., Clark C., Harpole W. S., Knops J. M. H., Reich P. B., Loreau M. From Selection to Complementarity: Shifts in the Causes of Biodiversity – Productivity Relationships in a Long-Term Biodiversity Experiment. *Proceedings of the Royal Society of London*, *Ser. B*., 2007, vol. 274, pp. 871–876.

Venn S. Morphological Responses to Disturbance in Wing-Polymorphic Carabid Species Coleoptera: Carabidae) of Managed Urban Grasslands. *Baltic J. of Coleopterology*, 2007, vol. 7, no. 1, pp. 51–59.

Weller B., Ganzhorn J. U. Carabid Beetle Community Composition, Body Size, and Fluctuating Asymmetry Along an Urban-Rural Gradient. *Basic and Applied Ecology*, 2004, vol. 5, pp. 193–201.

Winqvist C., Bengtsson J., Oèckinger E., Aavik T., Berendse F., Clement L. Species-traits Influence Ground Beetle Responses to Farm and Landscape Level Agricultural Intensification in Europe. *J. of Insect Conservation*, 2014, vol. 18, pp. 837–846.