

ИССЛЕДОВАНИЕ ФОРМЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA: CARABIDAE) И ЕЕ СВЯЗИ С ВИДОВОЙ СТРУКТУРОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В СМЕШАННОМ ЛЕСУ (НА ПРИМЕРЕ ЗАКАЗНИКА «ПУСТЫНСКИЙ», НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2020

Чуева А.В., Исайкин Н.А., Зрянин В.А., Якимов В.Н.

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
(г. Нижний Новгород, Российская Федерация)

Аннотация. Изучена взаимосвязь формы тела имаго жуужелиц со структурой растительных ярусов смешанного леса в Государственном природном биологическом заказнике «Пустынский» Нижегородской области. Материал (представители 8 родов жуужелиц *Amara*, *Calathus*, *Carabus*, *Cymindis*, *Harpalus*, *Notiophilus*, *Pterostichus*, *Synuchus*) собран в июле 2019 г. на 23 пробных площадках, на которых проведены геоботанические описания трех ярусов растительности (древесного, кустарникового и травянистого). Анализ формы жуужелиц проведен методами геометрической морфометрии. В результате анализа сформировано единое морфопространство, на основе которого проведен дисперсионный анализ изменчивости формы и сделан вывод о превалировании межвидовой изменчивости над внутривидовой. Связь формы жуужелиц с видовой структурой растительности изучена с применением многомерного анализа избыточности. Статистически значимого влияния структуры древесного и кустарникового ярусов на форму жуужелиц не выявлено. С другой стороны, связь формы жуужелиц со структурой травянистого яруса растительности оказалась статистически значимой. Более гетерогенный травянистый ярус предпочитают виды с формой тела, характерной для зоофагов, а с упрощением структуры травянистой растительности преобладающей становится форма миксофитофагов.

Ключевые слова: жуужелицы; морфометрия; морфопространство; изменчивость формы; жизненные формы; ярусы растительности; геометрическая морфометрия; морфологическое разнообразие; метод главных компонент.

THE INVESTIGATION OF GROUND BEETLES SHAPE (COLEOPTERA: CARABIDAE) AND ITS RELATIONSHIP TO THE SPECIES STRUCTURE OF VEGETATION IN A MIXED FOREST (BY THE EXAMPLE OF THE PUSTYNSKY SANCTUARY, NIZHNY NOVGOROD REGION)

© 2020

Chueva A.V., Isaykin N.A., Zryanin V.A., Yakimov V.N.

National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Nizhny Novgorod, Russian Federation)

Abstract. This paper is devoted to the investigation of the relationship between the body shape of the imago of ground beetles and the structure of vegetation layers in the mixed boreal forest located in the State Natural Biological Sanctuary «Pustynsky», Nizhny Novgorod Region. The materials were collected in the July 2019. 23 sampling sites were established. Vegetation was described at each site and ground beetles were sampled. Representatives of 8 carabid genera were found (*Amara*, *Calathus*, *Carabus*, *Cymindis*, *Harpalus*, *Notiophilus*, *Pterostichus*, *Synuchus*). Ground beetles shape analysis was carried out with methods of geometric morphometry. As a result of the analysis, a morphospace was formed. The analysis of shape variability was carried out, which showed that interspecific variability prevailed over intraspecific variability. The relationship between ground beetles shape and species structure of vegetation layers was carried out with a multivariate redundancy analysis. We did not find statistically significant influence of the structure of tree and shrub layers on ground beetles shape, but found the impact of the herb layer. A more heterogeneous herbaceous layer is preferred by species with a body shape characteristic of zoophages, and simplification of the structure of herbaceous vegetation leads to the prevailing of mixophytophages shape.

Keywords: ground beetles; morphometry; morphospace; variability of form; life forms; vegetation layers; geometric morphometry; morphological diversity; method of principal components.

Введение

В настоящее время разнообразие рассматривается как характерное свойство биоты, а изучение морфологического аспекта разнообразия организмов является важной темой фундаментальной биологии. Исследованием разнообразия формы структур занимается морфометрия, включающая два системных подхода: традиционную морфометрию (линейные промеры в декартовой системе координат) и геометрическую морфометрию, методы которой основаны на анализе геометрических координат меток [1]. Во многих случаях использование геометрической мор-

фометрии оказывается предпочтительным по сравнению с традиционным подходом [2].

Требованиям изучения морфологического разнообразия живых объектов в рамках экологических исследований в достаточной степени соответствуют жуужелицы ввиду того, что они являются неотъемлемой частью многих биогеоценозов и весьма чувствительны к изменениям окружающей среды. Уже существуют работы, в которых методами геометрической морфометрии установлено влияние географической широты местообитания, антропогенного пресса и характера биотопа на изменчивость формы отдель-

ных видов жуужелиц [3–5]. Высказана гипотеза о том, что конкурирующие виды жуужелиц вырабатывают противоположно направленные стратегии изменчивости формы в ареале [6]. Однако работы, в которых описывается межвидовая изменчивость формы тела жуужелиц в условиях одного локалитета (одной экосистемы), нам неизвестны.

Отдельным направлением исследований является изучение взаимосвязи формы биообъектов с факторами окружающей среды. Классическим примером в этом отношении является клинальная изменчивость, установленная в разных таксонах и связанная в основном с изменениями климата как в широтном, так и в долготном направлении. Применительно к жуужелицам одним из факторов среды, определяющим условия их существования, является растительность. Установлено, что в зависимости от характера растительности биотопа отличаются линейные размеры некоторых массовых видов, причем в типичных для вида условиях наиболее четко выражены размерные отличия самцов и самок [7; 8]. Влияние растительности на размеры и форму жуужелиц, вероятно, не связано с непосредственным воздействием растительного покрова биотопа, поскольку эти жуки являются преимущественно хищниками. Однако растительный покров в целом и отдельные его элементы могут служить хорошими индикаторами биотопических (абиотических) условий, которые определяют структуру сообществ жуужелиц [9]. Ранее было показано, что на малых масштабах (10–100 м) наиболее выраженным влиянием на таксоцен жуужелиц обладает травянистый ярус, а при дальнейшем росте масштаба (более 250 м) более выраженным становится влияние древесно-кустарниково-го яруса [10].

Целью данной работы было изучение взаимосвязи формы жуужелиц со структурой трех ярусов растительности в экосистеме смешанного леса в Государственном природном биологическом заказнике «Пустынский» Нижегородской области.

Материалы и методы

Материал для исследования был отобран на трансекте протяженностью 5 км, заложенной в смешанном лесу на территории Пустынского заказника в Арзамасском районе Нижегородской области. Трансекта состоит из 23 пробных площадок размером 10 × 10 м, на которых в июле 2019 года были выполнены геоботанические описания трех ярусов растительности и осуществлен отлов жуужелиц. Описание древесного и кустарникового ярусов проводилось путем подсчета числа стволов древесных растений, при этом к кустарниковому ярусу относились все растения высотой менее 5 м. При описании травянистого яруса определялось проективное покрытие растений на пяти квадратах площадью 1 м², при дальнейшем анализе проективные покрытия в рамках одной пробной площади суммировались. Отлов жуужелиц осуществлялся с помощью ловушек Барбера (стаканы объемом 200 мл) с экспозицией 6–10 дней (по 5 ловушек на площадку, всего отработано 870 ловушко-суток). В ловушки на 1/3 объема в качестве фиксатора добавляли 4%-й уксус.

Форма жуков изучалась с применением геометрической морфометрии [11]. Каждый экземпляр был смонтирован и оцифрован путем фотографирования

в горизонтальной проекции. Для анализа формы была разработана система меток и аутлайнов, огибающих голову, переднеспинку и надкрылья. Метки представлялись по принципу биологической гомологии в наиболее характерных местах [12]: первая метка находится на переднем крае головы, вторая и третья – на переднем крае переднеспинки на границе с головой, четвертая и пятая – в основании надкрылий, где они соприкасаются с переднеспинкой, шестая метка находится на вершине сомкнутых надкрылий (рис. 1: а).

После расстановки меток, вдоль краевых и внутренних поверхностей были сформированы аутлайны (рис. 1: б). Расстановка меток и отрисовка аутлайнов проводилась с применением пакета stereomorph [13] среды R.

Методы геометрической морфометрии были реализованы с применением пакета geomorph [14]. На первом этапе вдоль аутлайнов автоматически были расставлены полуметки на одинаковом расстоянии друг от друга. При анализе формы использовался алгоритм прокрустова анализа с процедурой отображения парных меток и полуметок и вычислением симметричной и асимметричной компонент формы [15], реализованный в функции bilat.symmetry [16]. Для дальнейшего анализа использовалась симметричная компонента формы. Анализ межвидовой и межродовой изменчивости формы проводился с помощью прокрустова дисперсионного анализа с оценкой значимости на основе перестановочной процедуры рандомизации остатков (randomized residual permutation procedure) [17]. Доля объясненной дисперсии η^2 рассчитана как отношение межвидовой суммы квадратов к общей сумме квадратов. Полученные в результате прокрустова анализа координаты были задействованы в анализе главных компонент, которые были использованы для визуализации морфопространства, а также в качестве переменных, отражающих изменчивость формы жуужелиц.

Взаимосвязь между видовой структурой растительности и формой жуужелиц анализировалась на уровне пробных площадей, для каждой из которых были рассчитаны относительные представленности растений, а также средние значения главных компонент формы жуужелиц. Трансформированные по Хеллинджеру [18] представленности растений выступали в качестве многомерного предиктора в анализе избыточности [19], а в качестве многомерной зависимой переменной использовались переменные формы жуужелиц.

Результаты

Древесный и кустарниковый ярусы смешанного леса были представлены 21 видом, доминантами древесного яруса являлись *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Picea abies*, кустарникового яруса – *Frangula alnus*. В травянистом ярусе выявлено 67 видов с доминированием *Pteridium aquilinum*, *Convallaria majalis*, *Vaccinium myrtillus*. Всего было отловлено 80 экземпляров жуужелиц, относящихся к 16 видам 8 родов (*Amara*, *Calathus*, *Carabus*, *Cymindis*, *Harpalus*, *Notiophilus*, *Pterostichus*, *Synuchus*), доминантами являлись *Carabus glabratus* и *Calathus micropterus* (табл. 1).

При определении собранного материала был выявлен редкий вид жуужелиц *Miscodera arctica* (Paykull) (1 экз.), который не был задействован в анализе формы в целях обеспечения сохранности экземпляра. Этот вид приводится впервые для района исследования и лишь второй раз – для Нижегородской области [20] несмотря на довольно большое число сборов, проведенных с момента первой регистрации. Данный факт может свидетельствовать о достаточно полном учете видового состава жуужелиц в нашем исследовании, а низкая численность собранных жуков – об ограниченности ресурсов для жуужелиц в изученных биотопах.

По итогам прокрустового анализа координат меток было сформировано морфопространство, представ-

ленное на рис. 2. На плоскости отображены значения двух первых главных компонент, крайним значениям которых соответствуют вариации формы жуужелиц, визуализированные с помощью трансформационных решеток. При уменьшении значений первой главной компоненты (51,3% общей изменчивости формы) задняя часть тела укорачивается, а задний край переднеспинки заметно расширяется, при этом уменьшается глубина перетяжки между переднеспинкой и надкрыльями. Вторая главная компонента (20,6%) отражает форму головы и переднеспинки: при уменьшении значений голова становится более широкой, а максимальная ширина переднеспинки сдвигается ближе к голове.



Рисунок 1 – Система меток и аутлайнов, применяемая для описания формы жуужелиц на примере *Carabus glabratus*: а – метки, б – аутлайны

Таблица 1 – Видовой состав и экологическая структура изученного карабидокомплекса

Вид	Жизненная форма*	Количество площадок, на которых выявлен вид	Всего экземпляров
<i>Amara aenea</i> (De Geer)	мфит, геох	2	2
<i>Amara cf. consularis</i> (Duftschmid)	мфит, геох	1	3
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid)	зф, стр-скв	12	16
<i>Carabus coriaceus</i> Linnaeus	зф, эпигеоб	1	1
<i>Carabus glabratus</i> Paykull	зф, эпигеоб	10	25
<i>Carabus hortensis</i> Linnaeus	зф, эпигеоб	3	4
<i>Cymindis vaporariorum</i> (Linnaeus)	зф, стр-скв	2	2
<i>Harpalus atratus</i> Latreille	мфит, геох	1	1
<i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt	мфит, геох	2	4
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid)	зф, стр-скв	3	3
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger)	зф, стр зрв	1	2
<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm)	зф, стр-скв	1	6
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger)	зф, стр зрв	2	2
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller)	зф, стр зрв	1	1
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius)	зф, стр зрв	2	6
<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger)	зф, стр-скв	2	2
Всего:			80

Примечание. * Жизненные формы (по: [23]): зф, стр зрв – зоофаг, стратобионт зарывающийся; зф, стр-скв – зоофаг, стратобионт-скважник; зф, эпигеоб – зоофаг, эпигеобионт; мфит, геох – миксофитофаг, геохортобионт.

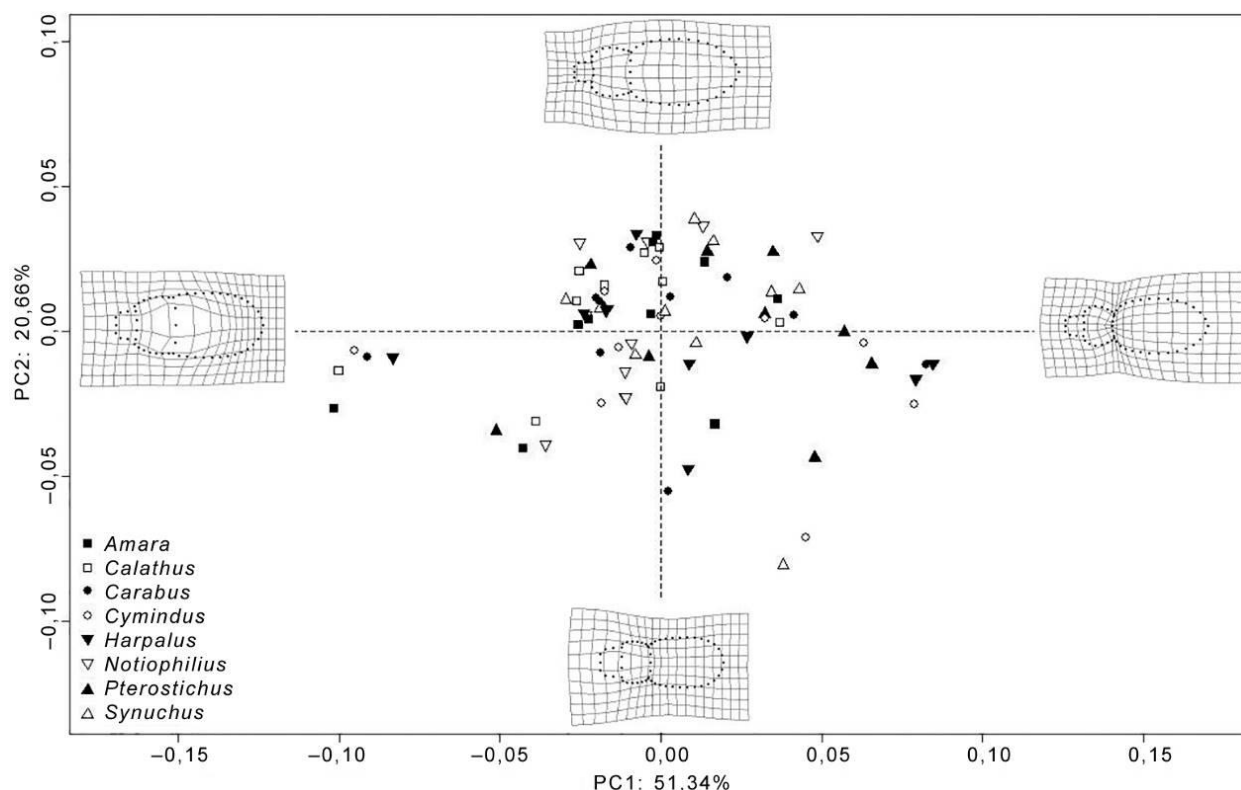


Рисунок 2 – Визуализация морфопространства жуужелиц, отловленных на территории государственного природного биологического заказника «Пустынский» (2019 г.)

Результаты прокрустового дисперсионного анализа межвидовой и межродовой изменчивости формы жуужелиц представлены в табл. 2. По показателю η^2 74,6% изменчивости формы приходится на отличия между видами, в то время как на внутривидовую приходится только 25,3%. Доля изменчивости формы, объясняемой межродовой изменчивостью, несколько ниже по сравнению с межвидовой и составляет 67,1%.

Таблица 2 – Результаты анализа межвидовой и межродовой изменчивости формы жуужелиц территории государственного природного биологического заказника «Пустынский» (2019 г.)

Фактор	df	SS	η^2	F	p
Межвидовая изменчивость					
Вид	15	0,176	0,746	12,569	<0,001
Остаточная изменчивость	64	0,059	0,253		
Межродовая изменчивость					
Род	7	0,158	0,671	20,934	<0,001
Остаточная изменчивость	72	0,001	0,329		

Примечание. df – число степеней свободы; SS – сумма квадратов; F – отношение средних квадратов; η^2 – доля объясненной дисперсии; p – уровень значимости.

Анализ взаимосвязи формы жуужелиц с видовой структурой растительности был проведен отдельно для древесного, кустарникового и травянистого ярусов. Результаты представлены в табл. 3. Из трех ярусов статистически значимым влиянием на форму жуужелиц обладает только структура травянистого яруса. Особенностью анализа избыточности для травянистого яруса является то, что в этом случае был проведен отбор видов для так называемой экономной модели. На предварительном этапе проводился анализ избыточности отдельно по каждому из видов растений для выявления набора переменных, которые обладают статистически значимым влиянием на форму жуужелиц, для чего была использована пошаговая процедура отбора переменных в экономную модель [21]. Необходимость построения экономной модели диктуется большим числом исходных переменных, число которых превышает число пробных площадей (в частности, травянистый ярус представлен 67 видами). В экономную модель для травянистого яруса были отобраны 8 видов (*Convallaria majalis* L., *Rumex acetosella* L., *Dryopteris carthusiana* Vill., *Angelica sylvestris* L., *Lonicera xylosteum* L., *Pyrola* sp., *Vaccinium myrtillus* L., *Molinia caerulea* L.), полученная модель объясняет около 62% изменчивости формы жуужелиц.

Таблица 3 – Результаты анализа трех ярусов растительности территории государственного природного биологического заказника «Пустынский» (2019 г.)

Ярусы растительности	df	F	p	R^2_{adj}
Древесный	5	0,472	0,956	-0,136
Кустарниковый	12	0,480	0,967	-0,396
Травянистый	8	5,502	<0,001	0,620

Примечание. df – число степеней свободы; F – отношение средних квадратов; R^2_{adj} – скорректированный коэффициент детерминации (доля объясненной дисперсии); p – уровень значимости.

Для визуализации результатов анализа избыточности была построена ординационная диаграмма, на которой точками отображены пробные площади, а стрелками – переменные формы и предикторы (рис. 3). Длина стрелок отражает степень влияния конкретной переменной, а направление указывает на скоррелированность переменных. Первая ось RDA1 отражает 58,8% объясненной изменчивости пробных площадей по форме отловленных на них жукелиц. Эта ось скоррелирована с первой главной компонентой формы жукелиц PC1, а также представленностями *Convallaria majalis* L., *Dryopteris carthusiana* Vill. и *Pyrola* sp. Таким образом, на пробных площадках с доминированием в травянистом ярусе *Convallaria majalis* L. преобладают жукелицы, форма которых соответствует отрицательным значениям по первой главной компоненте морфопространства, то есть жуки с относительно короткими надкрыльями и широкой переднеспинкой. Напротив, на пробных площадках с высокой представленностью *Dryopteris carthusiana* Vill. и *Pyrola* sp. преобладают жукелицы, форма которых соответствует положительным значениям первой главной компоненты морфопространства, то есть жуки с длинными надкрыльями, узкой переднеспинкой и выраженной перетяжкой между основаниями надкрыльев и переднеспинкой. Вторая ось ординации RDA2 отражает 28,1% изменчивости пробных площадей по форме жукелиц, она сильно скоррелирована со второй главной компонентой морфопространства жукелиц PC2 и представленностью *Rumex acetosella*, в меньшей степени – с представленностями *Vaccinium myrtillus* L., *Lonicera xylosteum* L., *Molinia caerulea* L., *Angelica sylvestris* L. Таким образом, на пробных площадках с доминированием в травянистом ярусе *Rumex acetosella* преобладают жукелицы, форма которых соответствует отрицательным значениям по второй главной компоненте морфопространства, то есть жуки с широкой головой и относительно короткой переднеспинкой. В свою очередь, на пробных площадках с высокой представленностью *Vaccinium myrtillus* L., *Lonicera xylosteum* L., *Molinia caerulea* L., *Angelica sylvestris* L. преобладают жукелицы, форма которых соответствует положительным значениям второй главной компоненты морфопространства, то есть жуки с узкой головой.

Обсуждение

В настоящем исследовании рассмотрена форма жукелиц смешанного леса Пустынского заказника. Для количественного описания формы головы, переднеспинки и надкрыльев жуков было сформировано морфопространство с использованием методов геометрической морфометрии. Статистический анализ изменчивости формы выявил высокую долю межвидовой изменчивости. Сформированное морфопространство было использовано для расчета средней формы для конкретных пробных площадей, что позволило задействовать полученные количественные переменные в анализе избыточности, который моделирует взаимосвязь между многомерным откликом (переменные формы) и многомерным предиктором (трансформированные представленности растений). Проведенный анализ не выявил взаимо-

связи между формой жуков и структурой древесного и кустарникового ярусов растительности. Это можно объяснить полученными ранее данными по влиянию видовой структуры конкретных ярусов леса на сообщество жукелиц [10]. Влияние древесно-кустарникового яруса оказалось выраженным начиная с масштаба 250 м, а в настоящем исследовании мы оперировали площадками 10 × 10 м. С другой стороны, взаимосвязь между структурой травянистого яруса растительности и формой жукелиц статистически значима, а полученная модель объясняет высокую долю изменчивости формы.

Если рассмотреть варианты формы жукелиц, которые соответствуют крайним значениям по осям главных компонент морфопространства (рис. 2), можно выявить 2 основных паттерна. Первый (PC1) заключается в переходе от формы зоофагов (*Carabus*, *Cymindis*, *Synuchus*) к форме миксофитофагов (*Amar*, *Harpalus*). Иными словами, основной паттерн изменчивости формы в изученном морфопространстве жукелиц отражает их принадлежность к классу жизненных форм. При этом переход к форме миксофитофагов совпадает с упрощением структуры травянистой растительности (в частности, в ассоциации с ландышем). Более гетерогенный травянистый ярус предпочитают виды с формой тела, характерной для зоофагов. Вероятно, здесь они получают преимущества в отношении охоты. С нашим предположением согласуются данные по структуре карабидокомплексов в градиенте упрощения ландшафтной структуры территории. Установлено, что в обедненных местообитаниях выровненность карабидокомплекса повышается за счет фитофагов [22].

Второй, менее значимый паттерн (PC2), вероятно, связан с изменением гидротермического режима и степенью нарушенности биотопа. В данном случае на разных концах оси оказываются крупные виды *Carabus*, предпочитающие более закрытые лесные биотопы, и *Notiophilus palustris*, который является наиболее влаголюбивым из выявленных видов жукелиц, но менее требователен к другим внешним условиям. Этим может объясняться его ассоциация с *Rumex acetosella*.

Ранее взаимосвязь между формой жукелиц и факторами среды рассматривалась скорее в рамках аутоэкологического подхода. Собственно, на нем основана хорошо известная система жизненных форм жукелиц И.Х. Шаровой [23]. В нашем исследовании анализ формы проведен на синэкологическом уровне, что потребовало задействовать современные методы многомерного статистического анализа данных.

Однако следует учитывать локальный характер настоящего исследования, которое охватывает только 16 видов жукелиц, обитающих в конкретной экосистеме. Сформированное морфопространство охватывает лишь небольшую часть полной вариативности формы жукелиц. Тем не менее даже в таких небольших масштабах удалось показать влияние травянистого яруса на форму жукелиц. При рассмотрении более крупных масштабов взаимосвязь должна быть еще более выраженной, что открывает перспективы для дальнейших исследований.

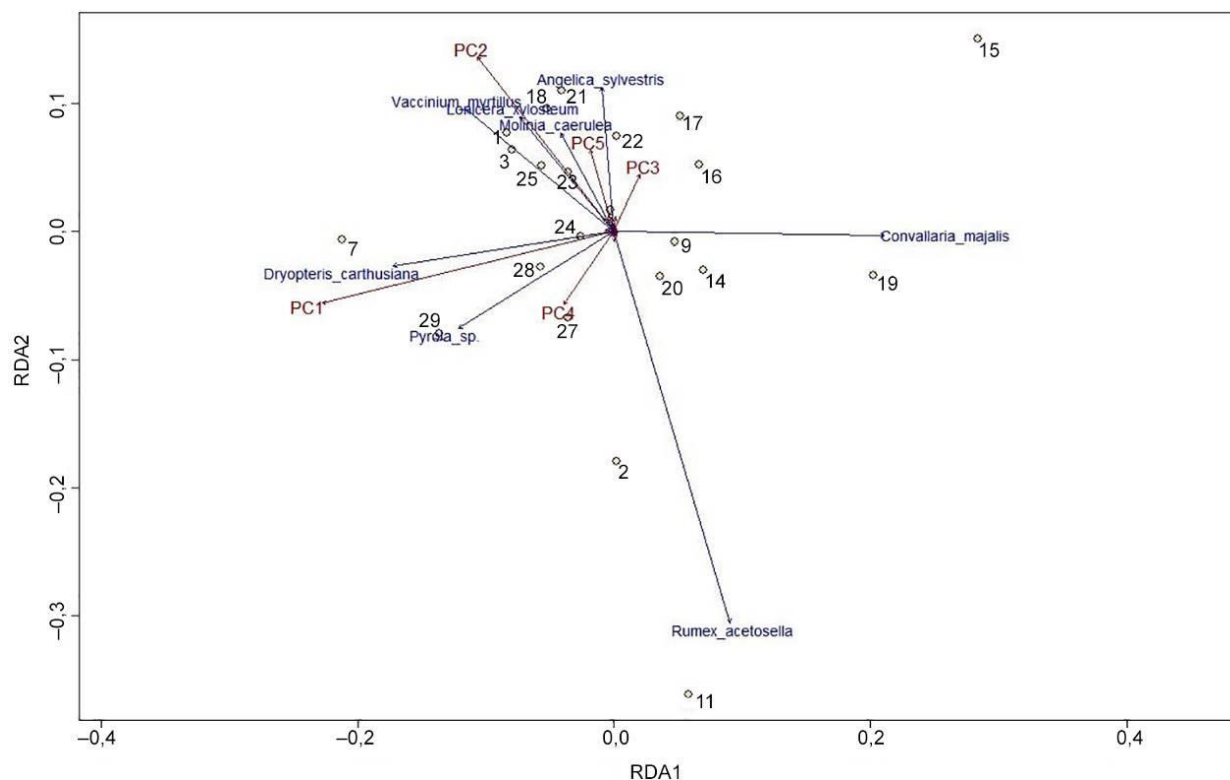


Рисунок 3 – Ординационная диаграмма результатов анализа избыточности

Благодарности

Авторы выражают благодарность И.Н. Маркелову и Д.Ю. Панову за помощь в разметке и геоботаническом описании пробных площадей.

Список литературы:

1. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Introduction // Geometric Morphometrics for Biologists. 2004. P. 1–20. DOI: 10.1016/B978-012778460-1/50003-X.
2. Чуева А.В., Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Брагазин А.А., Муханов А.В. Комплексный краниологический анализ географически удаленных популяций ондатры (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766) // Принципы экологии. 2020. № 1. С. 121–135.
3. Fuente H.B., Vidal M., Briones R., Jereze V. Sexual dimorphism and morphological variation in populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholnz, 1829) (Coleoptera: Carabidae) // Journal of the Entomological Research Society. 2010. Vol. 12, № 2. P. 87–95.
4. 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.
5. Суходольская Р.А., Ухова Н.Л., Воробьева И.Г. Изменчивость размеров и морфометрической структуры популяций жужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) в заповедниках // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2018. № 4 (28). С. 44–55.
6. Суходольская Р.А., Савельев А.А. Влияние экологических факторов на размерные признаки жужелицы *Carabus glabratus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Экология. 2014. № 5. С. 369–375.
7. Суходольская Р.А., Еремеева Н.И. Закономерности изменчивости размеров и формы жужелицы *Carabus aeruginosus* F.-W., 1822 (Coleoptera, Carabidae) // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 803–812.
8. Суходольская Р.А., Савельев А.А. Роль растительности биотопа в изменчивости размеров жуков-жужелиц (Coleoptera: Carabidae) // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: мат-лы V всерос. науч.-практ. конф. Нижний Тагил, 1–4 марта 2017 г. / отв. ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил: Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет», 2017. С. 311–316.
9. Сергеева Т.К. Трофические отношения, структура и механизмы устойчивости сообществ хищных беспозвоночных: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 61 с.
10. Якимов В.Н., Зрянин В.А. Зависимость сообщества почвенно-подстилочных жуков от видовой структуры ярусов широколиственного леса при разных масштабах анализа // XVIII всерос. совещание по почвенной зоологии: мат-лы докл. 22–26 октября 2018 г., Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2018. С. 233–234.
11. Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 471 с.
12. Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Сомов Н.В., Марычев М.О., Нижегородцев А.А., Маркелов И.Н., Якимов В.Н. Псевдосимметрия в живой природе: монография / под общ. ред. проф. Д.Б. Гелашвили и проф. Е.В. Чупрунова. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2016. 363 с.
13. Olsen A. StereoMorph: Stereo Camera Calibration and Reconstruction, 2019.
14. Adams D.C., Otárola-Castillo E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data // Methods in Ecology and Evolution. 2013. Vol. 4. P. 393–399.
15. Klingenberg C.P., Barluenga M., Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry // Evolution. 2002. Vol. 56, iss. 10. P. 1909–1920.

16. Adams D., Collyer M., Kaliontzopoulou A. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.2.1. 2020.

17. Collyer M.L., Sekora D.J., Adams D.C. A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data // *Heredity*. 2015. Vol. 115. P. 357–365.

18. Legendre P., Gallagher E.D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // *Oecologia*. 2001. Vol. 129. P. 271–280.

19. Borcard D., Gillet F., Legendre P. Numerical Ecology with R. Springer, 2018, 440 p.

20. Эстерберг Л.К. Интересные виды фауны жесткокрылых (Coleoptera) Горьковской и Кировской областей // *Энтомол. обозрение*. 1957. Т. XXXVI, № 1. С. 142–147.

21. Blanchet F.G., Legendre P., Borcard D. Forward selection of explanatory variables // *Ecology*. 2008. Vol. 89. P. 2623–2632.

22. Purtauf T., Dauber J., Wolters V. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups // *Oecologia*. 2005. Vol. 142. P. 458–464.

23. Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Чуева Анна Викторовна, аспирант, ассистент кафедры экологии; Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (г. Нижний Новгород, Российская Федерация). E-mail: anvchueva@gmail.com.</p> <p>Исайкин Никита Александрович, студент Института биологии и биомедицины; Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (г. Нижний Новгород, Российская Федерация). E-mail: aseout@gmail.com.</p> <p>Зрянин Владимир Александрович, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и зоологии; Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (г. Нижний Новгород, Российская Федерация). E-mail: zryanin@list.ru.</p> <p>Якимов Василий Николаевич, доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой экологии; Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (г. Нижний Новгород, Российская Федерация). E-mail: damselfly@yandex.ru.</p>	<p>Chueva Anna Viktorovna, postgraduate student, assistant of Ecology Department; National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Nizhny Novgorod, Russian Federation). E-mail: anvchueva@gmail.com.</p> <p>Isaykin Nikita Aleksandrovich, student of Institute of Biology and Biomedicine; National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Nizhny Novgorod, Russian Federation). E-mail: aseout@gmail.com.</p> <p>Zryanin Vladimir Aleksandrovich, candidate of biological sciences, associate professor of Botany and Zoology Department; National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Nizhny Novgorod, Russian Federation). E-mail: zryanin@list.ru.</p> <p>Yakimov Vasilii Nikolaevich, doctor of biological sciences, associate professor, head of Ecology Department; National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Nizhny Novgorod, Russian Federation). E-mail: damselfly@yandex.ru.</p>

Для цитирования:

Чуева А.В., Исайкин Н.А., Зрянин В.А., Якимов В.Н. Исследование формы жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) и ее связи с видовой структурой растительности в смешанном лесу (на примере заказника «Пустынский», Нижегородская область) // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9, № 4. С. 177–183. DOI: 10.17816/snv202094127.