

На правах рукописи

Зубрий Наталья Андреевна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ОСТРОВНОЙ ФАУНЫ
И НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) СЕВЕРНОЙ
ТАЙГИ И ТУНДРЫ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Архангельск – 2018

Работа выполнена в Институте биогеографии и генетических ресурсов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Российской академии наук

Научный руководитель:	доктор биологических наук Болотов Иван Николаевич
Официальные оппоненты	Макаров Кирилл Владимирович , доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский педагогический государственный университет», профессор кафедры зоологии и экологии Хрулева Ольга Артуровна , кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук, старший научный сотрудник лаборатории синэкологии
Ведущая организация	Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН ФИЦ Коми НЦ УрО РАН

Защита состоится «30» апреля 2019 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru/>.

Автореферат разослан «18» февраля 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Со времени появления первых фундаментальных работ Р. МакАртура и Э. Уилсона (1963, 1967) по островной биогеографии, прошло более 50 лет. В связи с большим объемом новых результатов в островной биологии международным научным сообществом была разработана дорожная карта «Теории островной биогеографии» (Patino et al, 2017). В области островной экологии сообществ было выделено шесть вопросов (Patino et al, 2017). Наиболее значимым оказался вопрос: «Как территория острова, высота над уровнем моря и степень изоляции влияют на структуру сообществ и динамику островных систем?».

Наибольшее число работ по островной экологии и биогеографии базируется на материале с тропических океанических островов (Triantis et al, 2015, 2016; Shaw, Gillespie, 2016). В этом отношении северные островные территории оказались менее изучены, так как исторически их молодая флора и фауна, за редкими исключениями, лишены эндемизма. Согласно классификации типов заселения островов по их геофизическому происхождению: острова континентального шельфа с типом заселения биоты через «недавно существовавший ледник» характерны только для высоких широт (Ali, 2017; Whittaker et al, 2017). В этом состоит их ценность и уникальность.

Насекомые – самая многочисленная группа беспозвоночных, чьи представители успешно осваивают высокие широты. В качестве модельного таксона насекомых во многих работах используются жужелицы, которые зарекомендовали себя одной из наиболее удобных групп для проведения экологических исследований в Арктике (Lindroth, 1992a, 1992b; Hodkinson et al, 2004; Bråten et al, 2012). Сведения о фауне жужелиц островных территорий европейской Арктики – Баренцева и Карского морей довольно скудны и большинству из них более ста лет (Böcher, 1988; Sahlberg, 1898; Coulson et al., 2014; Chernov, Makarova, 2008; Якобсон, 1898; Семенов, 1904). Недостаточная изученность фауны и населения жужелиц островов Северной Европы, а также

актуальные вопросы современной островной экологии определили фундаментальный характер и новизну результатов работы.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы было изучение экологических аспектов формирования островной фауны и населения жужелиц северной тайги и тундры Архангельской области.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Изучить локальные фауны жужелиц островов Соловецкого архипелага, Онежского полуострова, острова Вайгач и Югорского полуострова;
2. Исследовать состав и структуру населения жужелиц основных типов их местообитаний в районе исследования;
3. Выявить ключевые экологические факторы, влияющие на формирование населения жужелиц островов и материка северной тайги и тундры Архангельской области;
4. Установить влияние островной изоляции и низкого таксономического разнообразия на морфологию массовых видов жужелиц.

Научная новизна. Впервые изучены локальные фауны жужелиц северной тайги Соловецкого архипелага и Онежского полуострова, арктической тундры острова Вайгач и типичной тундры Югорского полуострова.

Получены данные о видовом составе и структуре населения жужелиц на изученных территориях. Установлено, что обеднение видового богатства жужелиц на островах северной тайги и тундры оказывает разное воздействие на структуру их фауны и населения. Для Соловецких островов доказано сохранение основных характеристик фауны и населения жужелиц, установленных для близлежащего района на материке. Для острова Вайгач установлено упрощение структуры фауны жужелиц, при одновременном сходстве характеристик населения Carabidae с материком.

Впервые установлены экологические факторы, оказывающие влияние на структуру населения жужелиц северной тайги, типичной и арктической тундры. Показано, что сходная структура населения жужелиц Соловецких островов и Онеги обусловлена схожим набором значений экологических факторов между

основными типами растительных сообществ острова и материка. Доказано, что сходство населений жуужелиц разных типов местообитаний в типичных и арктических тундрах обусловлено сужением диапазонов значений экологических факторов между участками.

Впервые изучена морфологическая изменчивость между островной и материковой популяциями трех видов жуужелиц: *Carabus glabratus*, *Pterostichus niger* и *Notiophilus aquaticus*. Установлено, что на морфологические параметры видов в большей степени влияют экологические условия, а не островная изоляция. Так, увеличение линейных размеров *P. niger* на Соловецких островах обусловлено более низкими значениями средней температуры почвенной подстилки по сравнению с Онежским полуостровом. Особи обоих полов вида *N. aquaticus* на лугах меньше, чем на тундровых участках. Размеры тела самок положительно коррелируют с микроклиматическими условиями участков.

Теоретическая и практическая значимость. Данные по видовому составу жуужелиц района исследования могут быть включены в кадастр карабидофауны России и каталог жуужелиц Архангельской области. Информация о структуре населения жуужелиц послужит эталоном при мониторинге состояния окружающей среды таежной и тундровой зоны. Результаты исследования используются в учебном процессе на биологических направлениях Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В зависимости от зональной принадлежности локальных фаун жуужелиц на островах проявляются разные тенденции формирования структуры их фауны и населения. В северной тайге – при обеднении видового состава жуужелиц островов – сохраняется структура фауны, и большинство характеристик населения жуужелиц таежной зоны. В тундровой зоне обеднение видового состава жуужелиц сопровождается изменениями в структуре фауны, при сохранении основных характеристик населения.

2. Высокое сходство населения жужелиц разных типов местообитаний в тундровой зоне, по сравнению с таежной, обусловлено сужением значимых для семейства Carabidae диапазонов экологических факторов среды.

3. Морфологическая изменчивость массовых видов жужелиц на островах северной тайги и тундры обусловлена в большей степени экологическими условиями, а не островной изоляцией.

Степень достоверности и апробация результатов. Надежность и обоснованность выводов и положений основывается на анализе значительного по объему фактического материала (56 281 экземпляров имаго жужелиц), собранного с 73 участков в 4 локальных фаунах. Применение статистических методов свидетельствует о достигнутой значимости полученных в диссертации результатов и сформулированных на их основе положений и выводов.

Материалы диссертационной работы обсуждались на одиннадцати научных конференциях и симпозиуме: XVI и XVII всероссийские молодежные научные конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2009 и 2010 гг.); IV и V всероссийские научные конференции «Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага» (Архангельск, 2009 и 2010 гг.); международный симпозиум «Экология арктических и приарктических территорий» (Архангельск, 2010 год); IV и V международные молодежные научные конференции «Экология – 2011» и «Экология – 2015» (Архангельск, 2011 и 2015 гг.); всероссийская конференция «Актуальные вопросы изучения, сохранения и использования природной среды и историко-культурных памятников Соловецкого архипелага» (Соловки, 2012 год); II всероссийская конференция с Международным участием "Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере" (Сыктывкар, 2013 год); всероссийская конференция молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 2017 год); международная конференция «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (Архангельск, 2017 год).

Личный вклад автора. Автор принимала участие в постановке цели и решении задач диссертационного исследования. Н.А. Зубрий организовала

экспедиционные полевые работы, сбор материала, провела его камеральную обработку, определение, а также осуществила статистическую обработку данных, обобщение и анализ собственных, фондовых и литературных материалов по теме исследования. На основании собранного материала оформлена систематическая коллекция жуужелиц в Российском музее центров биоразнообразия ФИЦКИА РАН.

Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами.

Исследования выполнены при поддержке программ ФАНО (№ 0409-2015-0143, № 0409-2016-0022), Президиума РАН № 55 «Арктика – научные основы новых технологий освоения, сохранения и развития», Министерства образования и науки РФ (№ 6.2343.2017/4.6), ФЦП "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" на 2009 – 2013 годы ГК № П269; гранта РФФИ «Фауна и население жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) типичных тундр Югорского полуострова».

Публикации. Всего автор имеет 29 научных публикаций, из них по теме диссертации опубликовано 16 работ, в том числе 2 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК при Минобрнауки РФ.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы и 6 приложений. Список литературы содержит 259 источников, из них 146 на иностранных языках. Диссертация изложена на 281 странице, основной текст включает 35 рисунков, 61 таблицу.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н. И.Н. Болотову, сотруднику САФУ д.б.н. Б.Ю. Филиппову за научные консультации, д.б.н. К.В. Макарову за помощь в определении жуужелиц, Ph.D. М.В. Козлову за консультации по статистической обработке данных, к.б.н. Е.Ю. Чураковой и к.б.н. О.В. Сидоровой за определение гербарных образцов, сотруднику ЗИН РАН д.б.н. Б.М. Катаеву за помощь по работе с коллекцией жуужелиц. Большое спасибо руководству Северного УГМС и Соловецкого музея-заповедника за помощь в организации экспедиционных работ на о. Вайгач, Югорском п-ве и Соловках. Спасибо коллективу Российского музея центров биоразнообразия за всестороннюю поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ИСТОРИЯ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ОСТРОВНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА И АРКТИКИ

В главе приводится анализ данных литературы о современном состоянии изученности жуужелиц Европейского Севера. Основное внимание уделено вопросам формирования сообществ жуужелиц островных территорий северной Европы (на примере островов Балтийского и Северного морей). В том числе показана значимость изучения экологических параметров в области моделирования взаимоотношений виды-пространство в условиях острова. Обосновывается применение экологических шкал для решения вопросов формирования сообществ жуужелиц и других таксонов насекомых островных и материковых территорий Европы. Проанализированы данные морфологической изменчивости жуужелиц в градиенте экологических факторов среды. Их анализ показал, что для северных островов рассмотрены только влияния размера острова и степени его изоляции, на изменения ряда морфологических характеристик видов жуужелиц, без учета иных экологических факторов.

Глава 2. ФИЗИКО–ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Территории исследования подобраны парами, исходя из общности их физико-географических характеристик, палеогеографии и природно-зонального районирования. Для подзоны северной тайги выбраны: Соловецкий архипелаг и Онежский полуостров; для тундровой зоны: остров Вайгач и Югорский полуостров. В главе для каждой территории исследования приводится палеогеография, характеристика геологического строения, типы рельефа, почвы, климатические условия, растительный покров.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для изучения жуужелиц северной тайги и тундры Архангельской области был выбран метод локальных фаун (Penev, 1996). В период летних сезонов 2008–2013 гг. проведен сбор жуужелиц в четырех районах от северной тайги до

арктических тундр (Таблица 1). Основным методом сбора жуков стали почвенные ловушки Барбера (Barber, 1931). В качестве почвенных ловушек использовали пластиковые стаканы объемом 0,5 л и диаметром отверстия 93 мм. На каждом участке устанавливали по 20–40 ловушек, по 10 в линии с расстоянием между соседними ловушками и линиями 10 м. В качестве фиксатора использовали 4%-ый раствор формалина. Выемку материала и замену фиксатора осуществляли раз в декаду. Латинские названия жужелиц и их порядок принимаются по списку жужелиц России и прилегающих территорий, а также каталогу жужелиц Палеарктики (Makarov et al, 2016; Löbl and Löbl, 2017).

Таблица 1 – Характеристика материала исследования

Локальная фауна, год	Число участков	Число ловушек	Ловушко-сутки	Число (N), экз.(ловушки)	Число (N), экз.(вручную)
Соловки, 2008, 2009, 2010	34	753	70 284	19 135	552
Онега, 2011, 2012	12	260	22 160	1380	334
Амдерма, 2012	14	460	35 860	30 396	146
Вайгач, 2013	13	360	7730	4292	46
Итого	73	1833	136 034	55 203	1078

Для оценки экологических условий обитания жужелиц использовали методы фитоиндикации. Для этого проводили геоботанические описания участков, выбранных для исследования. Описание растительности осуществляли путём закладки временных пробных площадей, на которых определены проективное покрытие растений по ярусам, высота каждого яруса, а также установлен видовой состав растений с указанием для каждого вида проективного покрытия с использованием шкалы облия-покрытия Браун-Бланке (Ипатов, Мирин, 2008; Plant Sociology..., 1932). Всего выполнено 73 геоботанических описания. При обработке результатов геоботанических описаний использовали диапазонные шкалы Д.Н. Цыганова (1983): ТМ – термоклиматическая компонента, КН – континентальность климата, ОМ – омброклиматическая компонента, СР – криоклиматическая компонента, НД – увлажнение почв, ТР – трофность/засоленность почв, NT – богатство почв азотом, РС – кислотность почв, LC – освещенность–затенение, FH – переменность увлажнения почв.

Последующий расчет балльных значений шкал для каждого участка был проведен методом средневзвешенной середины интервала (Компьютерная обработка, 2008; Жукова, 2010). Особенности термического режима участков (TEMP – температура почвенной подстилки) устанавливали при помощи мобильных автономных регистраторов температуры (TermoReg v2.0.1). Экологически однородные участки выявляли по градиентам экологических шкал, значениям температуры почвенной подстилки с помощью анализа главных компонент - PCA (PAST v3.06) и кластерного анализа видового сходства растительности по индексу Жаккара (BioDiv v32). Основные (значимые) экологические факторы, влияющие на формирование комплексов видов жуужелиц разных типов местообитаний, определяли с помощью канонического анализа (CCA) в программе CaNOCO версии 4.5 (ter Braak, Smilauer, 2002).

Зоогеографический анализ видового состава фауны проведен на основе данных отечественных и европейских карабидологов (Крыжановский, 1965; Lindroth, 1992a; Kryzanovskij et al., 1995). При выделении биотопических групп принимали во внимание данные о распределении жуужелиц по биотопам в лесной зоне Европы и тундры (Lindroth, 1992a). Для определения отношения жуужелиц к влажности привлекали данные лабораторных исследований по определению гигропреферендума (Thiele, 1977; Россолимо, Рыбалов, 1979). Спектры жизненных форм имаго жуужелиц строили по классификации И.Х. Шаровой (1981). Видовое сходство островных и материковых локальных фаун, а также разных типов местообитаний в их составе, оценивали с помощью индекса Жаккара в программе BioDiv v32.

Альфа-разнообразие жуужелиц в каждом участке было охарактеризовано индексами видового богатства и разнообразия: Маргалефа, Шеннона и Бергера-Паркера, а также подекадной уловистостью. Для сравнения характеристик населения жуужелиц островов и материка на нескольких уровнях иерархии (локальная фауна остров/материк – тип местообитания – участок) использовали иерархический дисперсионный анализ (nested ANOVA) в программе Statistica v10. Для поиска уровня связи параметров населения жуужелиц и значений уловистости

массовых видов с тестируемыми экологическими факторами участков исследования использовали множественные парные корреляции по Спирману, с последующей корректировкой по методу Бенджамини-Хохберга. Для упрощения факторной структуры экологических условий участков исследования использовали факторный анализ в программе SPSS v22.

Бета-разнообразие жукелиц оценивали посредством сравнения населения жукелиц по уловистости всех видов. Для этого использовали критерий Брея-Кертиса (Bray-Curtis) и кластерный анализ с построением кладограммы методом простого среднего присоединения. Оценку вклада видов в различие между отдельными кластерами проводили с помощью анализа SIMPER (Clarke, 1993).

Для изучения морфологической изменчивости островных популяций жукелиц были выбраны наиболее массовые виды семейства для северной тайги: *Carabus glabratus* и *Pterostichus niger* и тундры – *Notiophilus aquaticus*. В качестве основных метрических показателей у собранных жуков выбраны: у обоих полов – длина тела (от основания наличника до вершины надкрыльев), у генеративных самок – число яиц и длина самого крупного яйца. Сравнительный анализ выбранных морфологических параметров видов жукелиц островной и материковой популяции проводили отдельно по каждому полу и году выборки. Для поиска факторов значимо влияющих на длину тела жуков мы выполнили многофакторный дисперсионный анализ. Для поиска связи длины тела жуков со значениями экологических факторов разных участков проводили корреляционный анализ (Пирсона или Спирмена). Влияние факторов на изменение длины тела жуков устанавливали линейным регрессионным анализом. Для тестирования влияния принадлежности выборок видов разным популяциям и типам растительных сообществ на длину и число яиц генеративных самок использовали общие линейные модели (GLM).

Глава 4. ОСТРОВНЫЕ ЛОКАЛЬНЫЕ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) СОЛОВЕЦКОГО АРХИПЕЛАГА И ОСТРОВА ВАЙГАЧ

Для локальной фауны жукелиц Соловецких о-вов установлено 80 видов, относящихся к 31 роду. Сокращение числа видов жукелиц в составе фауны

Соловецких о-вов в 1,1–1,7 раз по сравнению с сопредельными материковыми локальными фаунами семейства (Онежский п-ов, дельта Северной Двины, заповедник «Пинежский») не повлияло на ее структуру. Наборы и соотношения зоогеографических, биотопических, экологических групп и жизненных форм жуужелиц в составе на островах соответствуют европейским северотаежным материковым фаунам Carabidae. На Соловецких о-вах среди 6 зоогеографических групп жуужелиц преобладают палеарктические виды (71,3%). В спектре жизненных форм жуужелиц из 14 групп доминируют стратобионты поверхностно-подстилочные (30,0%) и геохортобионты (20,0%). Из 8-ми биотопических групп Carabidae, преобладают эвритопные виды (23,8%). Отличительной особенностью фауны жуужелиц Соловецких о-вов является сравнительно небольшая доля видов европейско-сибирской зоогеографической группы и низкая доля видов приводных местообитаний. Анализ видового сходства фаун жуужелиц бассейна Белого моря подкрепляет факт преемственности фауны Carabidae архипелага с материком через Онежский п-ов. На дендрограмме обе локальные фауны образуют отдельный кластер с видовым сходством жуужелиц порядка 50%.

Локальная фауна жуужелиц арктических тундр о. Вайгач включает 11 видов, относящихся к 5 родам. Для локальной фауны типичных тундр Югорского п-ва обнаружено 27 видов жуужелиц, относящихся к 11 родам. Для обеих территорий исследования отмечено 9 общих видов жуужелиц. При переходе из типичных тундр Югорского п-ва в арктические тундры о. Вайгач при сокращении числа видов на острове (в 2 раза по сравнению с Амдермой) упрощается зоогеографическая структура фауны жуужелиц за счет отсутствия видов европейско-сибирской группы и преобладания голарктических видов (66,7%). На Вайгаче наблюдается унификация ярусного распределения жуужелиц: все виды связаны исключительно с подстилкой. В составе фауны жуужелиц арктических тундр острова преобладают тундровые виды (30%) и не обнаружено эвритопных, лугово-болотных, лесных видов Carabidae. Палеогеографическая история о. Вайгач и высокое сходство видового состава локальных фаун жуужелиц арктических тундр с типичными тундрами, подтверждают факт формирования

островной фауны за счет комплекса видов прилежащего материкового района Югорского п-ва.

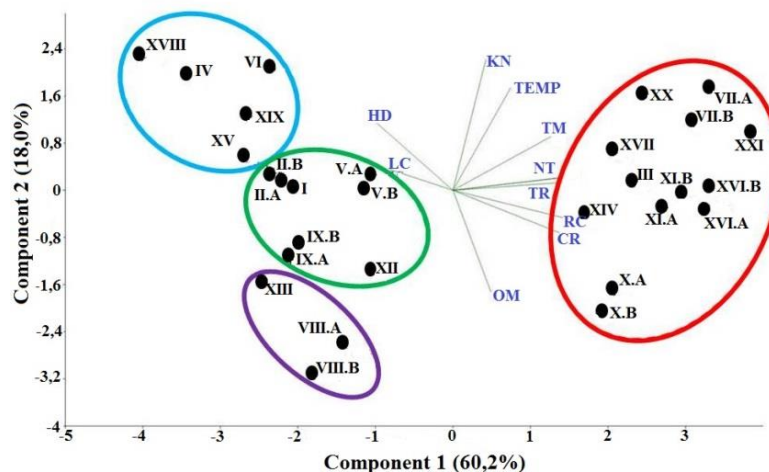
Глава 5. ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ ОСТРОВНЫХ ТЕРРИТОРИЙ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ И АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЫ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

В главе рассмотрено население жуужелиц северной тайги Соловецкого архипелага и арктических тундр о. Вайгач. Для выбранных островных территорий проанализированы альфа- и бета-разнообразие жуужелиц. Проанализировано сходство населения жуужелиц участков исследования в составе каждой локальной фауны. Для массовых видов Carabidae выявлены экологические факторы, оказывающие влияние на структуру населения жуужелиц северной тайги, типичной и арктической тундры.

Альфа-разнообразие жуужелиц Соловецких о-вов и материковых локальных фаун северной тайги (Онега, дельта Северной Двины, Пинега) сходно по средним значениям уловистости ($F_{3,8} = 2,96$, $p = 0,09$) и индексам биологического богатства и разнообразия (Шеннон: $F_{3,8} = 0,77$, $p = 0,54$; Маргалев: $F_{3,8} = 0,19$, $p = 0,90$; Бергер-Паркер: $F_{3,8} = 0,92$, $p = 0,47$). При этом установлены статистически значимые отличия значений данных параметров между разными типами местообитаний в пределах как островной, так и материковых территорий (уловистость: $F_{11,65} = 5,67$, $p < 0,001$; Шеннон: $F_{11,65} = 8,19$, $p < 0,001$; Маргалев: $F_{11,65} = 24,92$, $p < 0,001$; Бергер-Паркер: $F_{11,65} = 3,73$, $p < 0,001$).

Значения параметров населения жуужелиц лугов северной тайги редко совпадают с болотными и лесными местообитаниями, как в пределах одной территории, так и между анализируемыми локальными фаунами. Соловецкие болота и леса по тестируемым параметрам населения жуужелиц схожи с материковыми. Характеристики населения островных лугов отличаются от таковых на материке и имеют большее сходство с болотными и лесными участкам. Поэтому часть островных лугов показали сходство населения жуужелиц с лесными и болотными участками.

Анализы сходства растительности для Соловецких о-вов и окрестностей г. Онеги показали, что кластеры дендрограмм объединяют участки исследования из одинаковых типов растительных сообществ. Для северной тайги каждому типу растительного сообщества соответствует свой набор значений экологических факторов, что отражает результат анализа главных компонент (Рисунок 1).



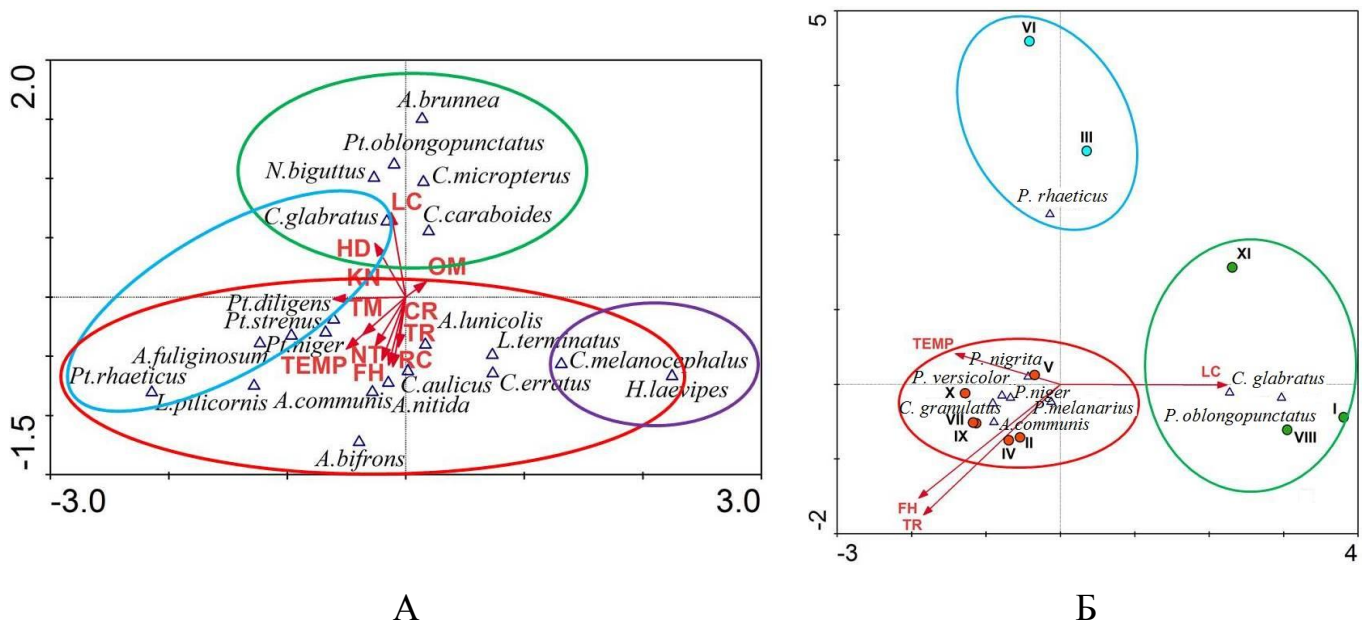
Цвета полигонов соответствуют результату кластерного анализа по растительности: зеленый – лесам, красный – лугам и антропогенным участкам, голубой – болотам, сиреневый – вороничным пустошам. Аббревиатуры факторов см. Глава 3.

Рисунок 1 – График анализа главных компонент распределения участков по значениям экологических шкал и факторов среды Соловецкого архипелага.

С данными факторами установлены значимые связи массовых видов жуужелиц разных типов местообитаний (рисунок 2). Микроклиматические и почвенные условия луговых и антропогенно-преобразованных участков предпочитает большая часть видов жуужелиц как островной, так и материковой локальных фаун. К лесным и тундроподобным сообществам (вороничные пустоши на островах) тяготеет меньшее число видов жуужелиц.

При анализе бета-разнообразия населений жуужелиц островов и материка наблюдается их дифференцирование на лесной, болотный и луговой кластеры согласно экологическим предпочтениям видов. На Соловках участки разных типов растительных сообществ имеют большее сходство друг с другом по тестируемым факторам (от 30% до 50%). Поэтому населения жуужелиц ряда

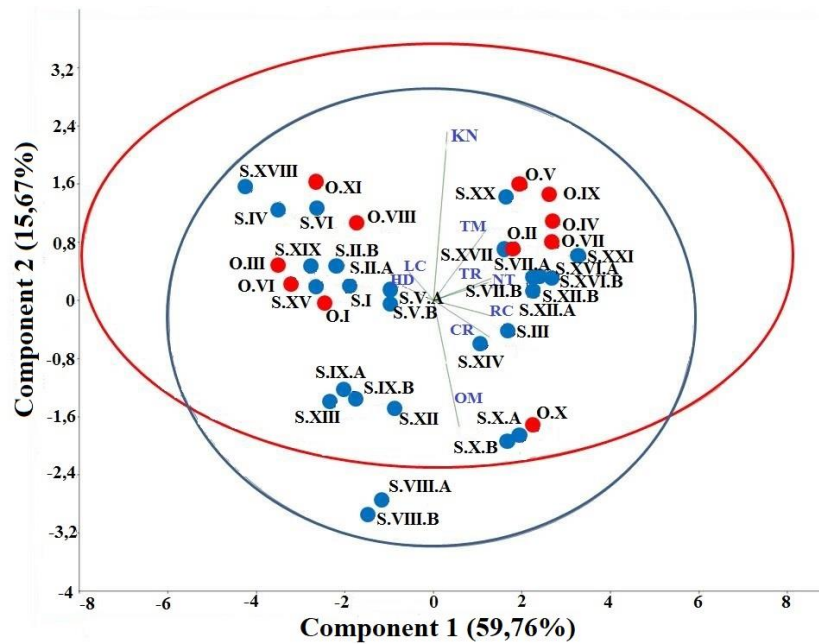
участков из разных типов сообществ на Соловках сходны. Причины данного сходства обусловлены мелкоконтурностью и мозаичностью большинства типов местообитаний Carabidae на островах, и, как следствие, усилением экотонного эффекта. В результате ряд массовых видов жуелиц архипелага встречаются не в типичных для своего местообитания растительных сообществах.



А – Соловецкие острова, Б – окрестности г. Онега (аббревиатуры факторов см. Глава 3, цвета полигонов см. Рисунок 1)

Рисунок 2 – График канонического анализа (ССА) распределения массовых видов жуелиц северной тайги по экологическим факторам

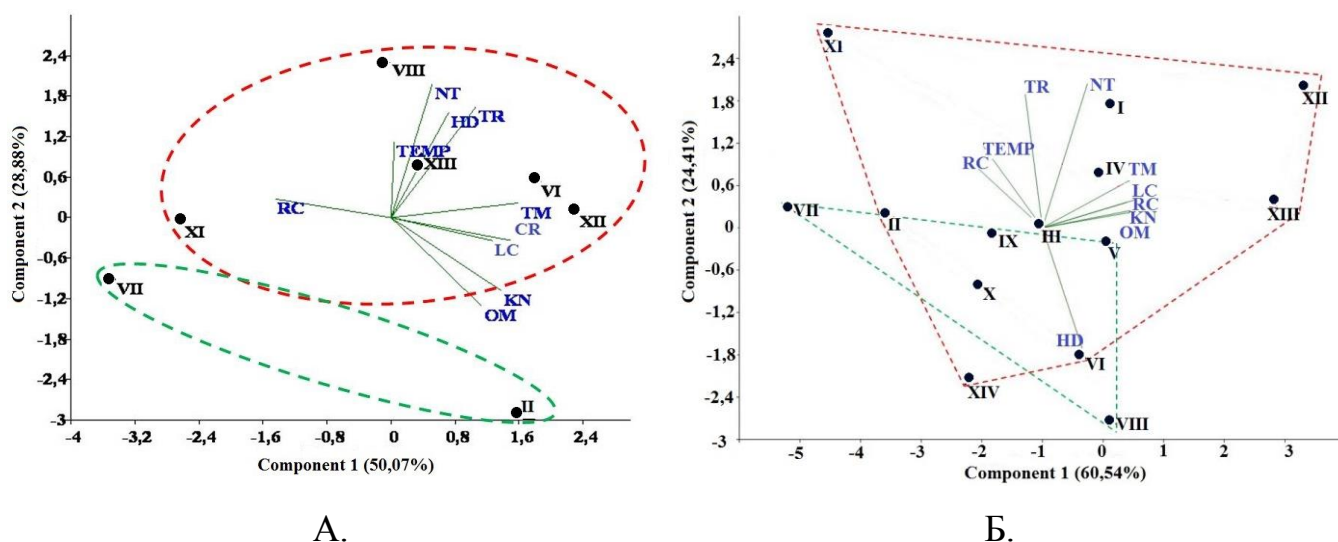
Также необходимо отметить, что средние значения и диапазоны экологических факторов на изученных участках Соловецких о-вов и окрестностей г. Онега схожи (Рисунок 3). Таким образом, климатические и почвенные условия не объясняют отсутствие ряда массовых видов жуелиц на островах, но обитающих на материковой части северной тайги. Причины отсутствия данных видов в локальной фауне Соловецких о-вов следует искать в первую очередь в процессах островной изоляции, фауногенеза и в миграционных способностях видов.



S – Соловецкий архипелаг (синие точки), O – окрестности г. Онега (красные точки). Цветными полигонами показана ординация участков (аббревиатуры факторов см. Глава 3)

Рисунок 3 – График анализа главных компонент распределения участков по значениям экологических шкал северной тайги

В изученных локальных фаунах тундры значения индексов видового богатства и разнообразия населения жуужелиц значительно отличаются между островом и материком и выше на Югорском п-ве, чем на о. Вайгач (уловистость: $F_{1,6}=0,41$, $p<0,54$; Шеннон: $F_{1,6}=14,09$, $p=0,006$; Маргалев: $F_{1,6}=32,77$, $p<0,001$; Бергер-Паркер: $F_{1,6}=5,15$, $p=0,06$). При сравнении аналогичных типов местообитаний на острове и материке, большинство значений параметров альфа-разнообразия имеют сходные значения (уловистость: $F_{6,17}=2,73$, $p=0,048$; Шеннон: $F_{6,14}=0,89$, $p=0,53$; Маргалев: $F_{6,14}=1,08$, $p=0,42$; Бергер-Паркер: $F_{6,14}=1,57$, $p<0,23$). В результате анализов сходства растительности, участки исследования на острове и материке объединились схожим образом. В образованные кластера вошли участки разных типов растительных сообществ. Отсутствие древесного яруса приводит к выравниванию экологических условий в пределах тундрового биома, при которых растительные сообщества не имеют четких границ, что отражает анализ главных компонент (Рисунок 4).

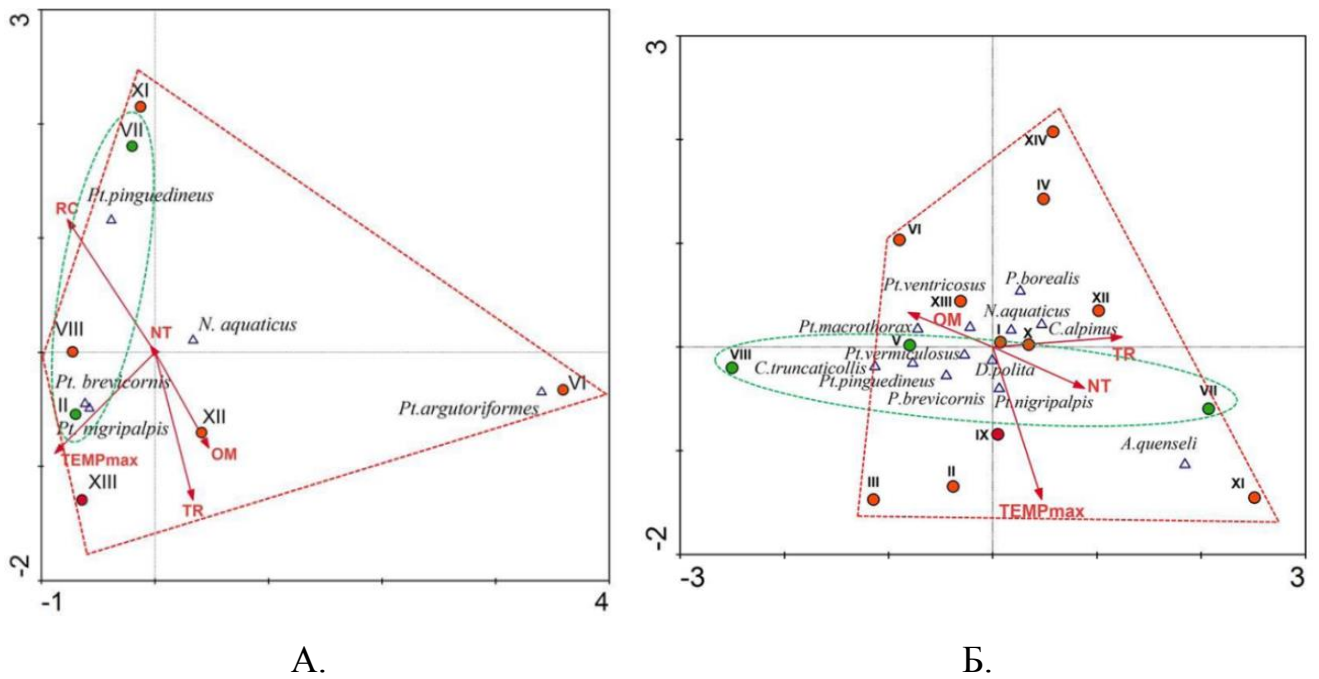


А – арктические тундры о. Вайгач; Б – типичные тундры Югорского п-ва (Цвета полигонов соответствуют результату кластерного анализа по растительности: зеленый – каменистые тундры и болота, красный – альпийским лугам, болотам и мохово-кустарничковым тундрам, аббревиатуры факторов см. Глава 3).

Рисунок 4 – Графики анализа главных компонент распределения тундровых участков по факторам среды

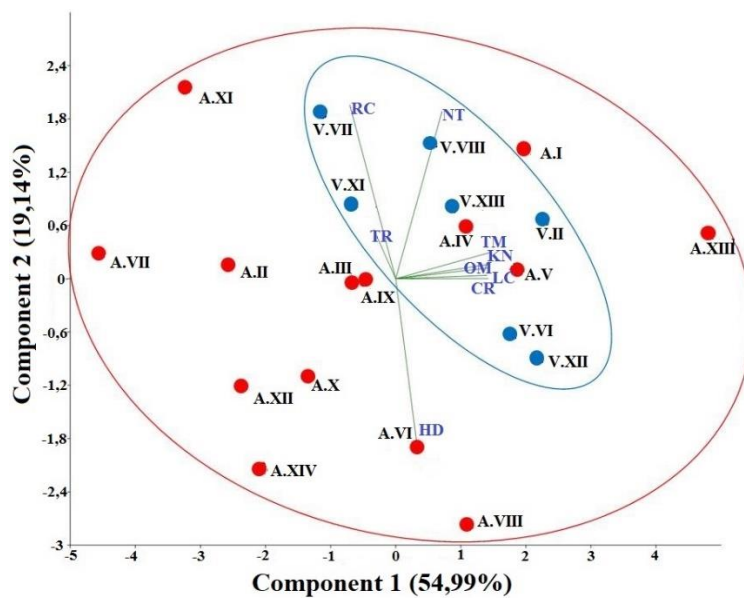
Соответственно в тундре практически отсутствуют значимые отличия значений показателей альфа-разнообразия населения *Carabidae*. По этой же причине бета-разнообразие населения жужелиц на острове и материке не имеет четких привязок к выделенным типам растительных сообществ. При этом значения уловистости массовых видов жужелиц обеих территорий имеют значимые связи с почвенными и микроклиматическими факторами участков исследования (Рисунок 5).

В арктических тундрах о. Вайгач ряд массовые видов жужелиц (*Pterostichus brevicornis*, *P. pinguedineus*, *P. nigripalpis*) демонстрируют связи с экологическими факторами (температура почвенной подстилки и кислотность почв), которые не были установлены для типичных тундр материка. Значения только трех из десяти факторов значимо отличаются между островом и материком. При этом в арктических тундрах наблюдается сокращение диапазонов значений экологических факторов между участками в 2 раза по сравнению с типичными тундрами материка (Рисунок 6).



А. – арктические тундры о. Вайгач; Б. – типичные тундры Югорского п-ва (аббревиатура факторов см. Глава 3; цвета полигонов см. Рисунок 4)

Рисунок 5 – График канонического анализа (ССА) распределения массовых видов жужелиц и участков исследования тундры по факторам среды



V – арктические тундры о. Вайгач (синие точки), А - типичные тундры Югорского п-ва (красные точки). Цветными полигонами показана ординация участков каждой территории (расшифровка аббревиатуры экологических факторов см. Глава 3)

Рисунок 6 – График анализа главных компонент распределения участков тундры по экологическим факторам среды

Следовательно, экологические условия участков в арктических тундрах становятся ближе. Таким образом, отсутствие ряда видов в составе локальной фауны жужелиц Вайгача может быть обусловлено экологическими условиями острова.

Глава 6. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МАССОВЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ СОЛОВЕЦКОГО АРХИПЕЛАГА И ОСТРОВА ВАЙГАЧ

В главе рассмотрен вопрос влияния островной изоляции на морфологические характеристики (длина тела, число и размеры яиц) массовых видов жужелиц северной тайги Соловецких островов (*Carabus glabratus* и *Pterostichus niger*) и арктических тундр о. Вайгач (*Notiophilus aquaticus*).

Для *C. glabratus* не установлено отличий в длине тела особей, числе яиц между островной и материковой популяциями вида. Также не обнаружено связей исследованных морфологических параметров вида с экологическими факторами среды. Вид *C. glabratus* показал экологическую пластичность к обитанию в островных условиях северной тайги, где он успешно освоил большинство типов растительных сообществ.

Для *P. niger* найдены значимые отличия в размерах тела особей и числе яиц между островной и материковой популяциями вида. Особи обоих полов *P. niger* соловецкой популяции крупнее, но у самок обнаружено меньше число яиц по сравнению с Онежской популяцией. Установлено, что данные изменения обусловлены микроклиматическими условиями участков. Размеры тела имаго имеют отрицательную зависимость с температурой почвенной подстилки на участках (для самок: $F_{1,11}=10,1$, $p=0,03$, $R^2=0,42$; для самцов: $F_{1,11}=9,7$, $p=0,01$, $R^2=0,52$). Число обнаруженных у самок яиц положительно связано с теплообеспеченностью участков (ТМ) ($r=0,69$, $p=0,009$, $n=13$).

При переходе от типичных тундр Югорского п-ва к арктическим тундрам о. Вайгач морфологические характеристики вида *N. aquaticus* меняются в зависимости от пола. Выборки самок *N. aquaticus* островной и материковой популяций не имеют значимых отличий в длине тела имаго и числе яиц. Размеры

тела самок положительно коррелируют с «микrokлиматическими условиями» участков обеих территорий ($r=0,67$, $p=0,024$, $n=11$). Размеры яиц у генеративных самок на острове значимо меньше чем на материке, но зависят только от размера тела особи и числа обнаруженных яиц. Самцы *N. aquaticus* островной популяции Вайгача имеют меньшие размеры тела, по сравнению с особями типичных тундр Югорского полуострова. При этом основные отличия в размерах особей установлены между выборками луговых и тундровых участков острова и материка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сокращение числа видов жуелиц на островах по сравнению с материком оказывает разное воздействие на изменение структуры фауны Carabidae в пределах северной тайги и тундры. Средние значения уловистости, индексов видового богатства и разнообразия Соловецких о-вов и материковых локальных фаун жуелиц северной тайги сходны. При этом установлены статистически значимые отличия значений данных параметров между разными типами местообитаний в пределах как островной, так и материковых территорий.

Средние значения параметров видового богатства и разнообразия населения жуелиц на Югорском п-ве значимо выше, чем на о. Вайгач. При сравнении параметров альфа-разнообразия населения жуелиц между аналогичными типами местообитаний на острове и материке, большинство из них имеют сходные значения.

Средние значения и диапазоны экологических факторов на изученных участках Соловецких о-вов и окрестностей г. Онеги схожи. Таким образом, микrokлиматические и почвенные условия не объясняют отсутствие ряда массовых видов жуелиц на островах, обитающих на материковой части северной тайги. В арктических тундрах о. Вайгач установлено сокращение диапазонов значений экологических факторов между участками в 2 раза по сравнению с типичными тундрами Югорского п-ва. Соответственно, отсутствие ряда видов в составе локальной фауны жуелиц о. Вайгач может быть обусловлено экологическими условиями.

Морфологическая изменчивость видов жуужелиц на островах северной тайги и тундры связана с экологическими условиями в большей степени, чем с островной изоляцией.

ВЫВОДЫ

1. Локальная фауна жуужелиц Соловецких островов включает 80 видов, относящихся к 31 роду. Для локальной фауны Онежского полуострова обнаружено 86 видов Carabidae, относящиеся к 31 роду. При этом островная и материковые локальные фауны жуужелиц имеют сходную структуру по зоогеографической принадлежности видов, спектру жизненных форм, биотопической приуроченности и гигропреферендуму.
2. Локальная фауна жуужелиц арктических тундр острова Вайгач включает 11 видов, относящихся к 5 родам, для локальной фауны типичных тундр Югорского полуострова обнаружено 27 видов, относящихся к 11 родам. Показано, что вслед за сокращением числа видов на острове упрощаются зоогеографическая, биотопическая структуры фауны Вайгача, наблюдается унификация ярусного распределения жуужелиц и отсутствуют виды миксофитофаги.
3. Параметры альфа-разнообразия (значения уловистости, индексов биологического богатства и разнообразия) и структура бета-разнообразия населения жуужелиц Соловецкого архипелага и материка схожи. Для лесных, болотных и антропогенных типов местообитаний эти параметры значимо не отличается между собой на островах и материке. При этом для островных лугов установлены низкие значения индекса биологического богатства жуужелиц, а в их составе преобладают эвритопные и лесные виды.
4. Значения индексов видового богатства и разнообразия населения жуужелиц локальных фаун арктических тундр о. Вайгач значимо ниже типичных тундр Югорского полуострова. При этом те же параметры альфа-разнообразия имеют сходные значения для населения Carabidae разных типов местообитаний на острове и материке. Структура бета-разнообразия населения жуужелиц арктических тундр Вайгача сходна с типичными тундрами Югорского полуострова и не соответствует типам растительных сообществ.

5. Экологические условия не могут объяснить отсутствие на Соловках ряда массовых видов жукелиц Онежского п-ва, так как средние значения и диапазоны климатических и почвенных факторов на участках островов и материка схожи. Причины отсутствия отдельных видов в локальной фауне Соловков связаны в первую очередь с процессами островной изоляции, фауногенезом и миграционными способностями видов.

6. Отсутствие ряда массовых видов жукелиц Югорского полуострова в составе локальной фауны Вайгача обусловлено как островной изоляцией, так и экологическими условиями. При схожих средних значениях большинства экологических факторов Вайгача и Амдермы, их диапазоны между участками в 2 раза меньше на острове по сравнению с материком. Поэтому микроклиматические и почвенные условия ограничивают обитание и распределение массовых видов жукелиц в системе ландшафтов арктических тундр острова.

7. Морфологическая изменчивость массовых видов жукелиц северной тайги Соловецких островов (*Carabus glabratus*, *Pterostichus niger*) и арктической тундры острова Вайгач (*Notiophilus aquaticus*) связана с экологическими условиями в большей степени, чем с островной изоляцией.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из перечня научных изданий, рекомендованных ВАК РФ:

1. Болотов И.Н. Видовой состав жукелиц (Coleoptera, Carabidae) Соловецких островов / И.Н. Болотов, **Н.А. Зубрий**, Е.П. Цыварева, Н.С. Христофорова // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. – 2011. – № 2. – С. 45–52.

2. **Зубрий Н.А.** Локальная фауна жукелиц (Coleoptera, Carabidae) типичных тундр Югорского полуострова / Н.А. Зубрий, Б.Ю. Филиппов // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. – 2015. – № 2. – С. 46–55.

Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:

3. **Зубрий Н.А.** Первые сведения о видовом составе жужелиц приводных мест обитания северной тайги Архангельской области / Н.А. Зубрий, Б.Ю. Филиппов // Экологические проблемы Севера. Межвуз. сб. научн. трудов. Архангельск. – 2006. – Вып. 9. – С. 127–130.
4. **Зубрий Н.А.** Сведения о видовом составе жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) островов Соловецкого архипелага / Н.А. Зубрий // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XVI всерос. молодежной науч. конф. – Сыктывкар, 2009 – С. 68-70.
5. **Зубрий Н.А.** Особенности биоценотического распределения доминантных видов жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Соловецких островов / Н.А. Зубрий // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага. Материалы докладов IV всерос. науч. конф. – Архангельск, 2009 – С. 28–29.
6. **Зубрий Н.А.** Фауна жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) островов Соловецкого архипелага / Н.А. Зубрий // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XVII всерос. молодежной науч. конф. – Сыктывкар, 2010 – С. 86–88.
7. **Зубрий Н.А.** Особенности фауны жуков жужелиц (Coleoptera, Carabidae) островов Соловецкого архипелага / Н.А. Зубрий // Экология арктических и приарктических территорий. Материалы междунар. симпозиума – Архангельск, 2010 – С. 343–345.
8. **Зубрий Н.А.** Особенности популяций жужелиц Соловецких островов / Н.А. Зубрий // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага. Материалы докладов V всерос. науч. конф. – Архангельск, 2010 – С. 27–28.
9. **Зубрий Н.А.** Экологические и морфологические перестройки в островных популяциях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) северной тайги (на примере Соловецкого архипелага) / Н.А. Зубрий // Экология –2011. Материалы докладов IV междунар. молодежной науч. конф. – Архангельск, 2011 – С.161–162.
10. Филиппов Б.Ю. Морфологические перестройки в соловецкой популяции *Pterostichus niger* (Coleoptera, Carabidae) / Б.Ю.Филиппов, И.Н. Болотов, **Н.А. Зубрий** // Актуальные вопросы изучения, сохранения и использования природной

среды и историко-культурных памятников Соловецкого архипелага. Материалы науч. конф. – Соловки, 2012 – С. 68–70.

11. **Зубрий Н.А.** Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) типичных тундр Югорского полуострова / Н.А. Зубрий // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: материалы докладов II всерос. конф. с междунар. участием – Сыктывкар, 2013. – С. 89.

12. Богданов В.Д. Биотическое разнообразие Европейского сектора Арктики и Ямала: первые итоги исследований в рамках междисциплинарного проекта УРО РАН / В.Д. Богданов, И.Н. Болотов, Ю.В. Беспалая, Е.Н. Богданова, **Н.А. Зубрий**, И.П. Мельниченко, Л.Н. Степанов, М.И. Ярушина // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Материалы докладов II всерос. конф. с междунар. участием – Сыктывкар, 2013 – С. 22–24.

13. **Зубрий Н.А.** Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) тундр Югорского полуострова и острова Вайгач / Н.А. Зубрий, Б.Ю. Филиппов // XVII Всероссийское совещание по почвенной зоологии. Материалы науч. конф. – Сыктывкар, 2014 – С. 103–105.

14. Филиппов Б.Ю. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Европейского сектора Арктики / Б.Ю. Филиппов, **Н.А. Зубрий** // XVII Всероссийское совещание по почвенной зоологии. Материалы науч. конф. – Сыктывкар, 2014 – С. 234–235.

15. **Зубрий Н.А.** Экологические шкалы как инструмент оценки условий местообитаний почвенной биоты в условиях северной тайги на примере семейства жужелицы (Coleoptera, Carabidae) / Н.А. Зубрий, Б.Ю. Филиппов // Экология – 2015. Материалы V междунар. молодежной науч. конф. – Архангельск, 2015 – С. 20–21.

16. **Зубрий Н.А.** Влияние островной изоляции на морфометрические параметры массового вида жужелицы *Notiophilus aquaticus* арктической тундры Архангельской области / Н.А. Зубрий, Б.Ю. Филиппов // Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию. Материалы I междунар. молодежной науч.-практ. конф. – Архангельск: Изд-во САФУ, 2018 – Т.2. – С. 253–256.

Подписано в печать 11.02.2019

Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»

Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт.л.

Заказ №___. Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии Издательский дом имени В.Н. Булатова

САФУ имени М.В Ломоносова

163060, г. Архангельск, ул. Урицкого, 56