



ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Общие вопросы / General problems

Оригинальная статья / Original article

УДК 595.762.12

DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-9-45

ОЦЕНКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ОСТРОВА ЧЕЧЕНЬ В КАСПИЙСКОМ МОРЕ

¹Игорь А. Белоусов*, ¹Илья И. Кабак, ²Гайирбег М. Абдурахманов,

²Гульнара М. Мухтарова, ²Гульнара М. Нахибашева

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
Санкт-Петербург-Пушкин, Россия, ibelous@yandex.ru

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия.

Резюме. Цель. Изучение биологического разнообразия жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) острова Чечень Каспийского моря. **Материал.** В течение двух сезонов в пяти локалитетах острова Чечень было собрано 32799 имаго жуужелиц, относящихся к 123 видам. Проведен сравнительный анализ этих сборов с материалами с островов Нордовый и Тюлений, а также из прибрежных территорий Дагестана. **Результаты.** Установлено, что своеобразие видового состава жуужелиц острова по сравнению с прилегающими прибрежными регионами заключается в большем участии пустынных видов, что сближает фауну острова с фауной Калмыкии и Средней Азии. Отмечено отсутствие на острове ряда обычных для равнинной части Дагестана видов. Для количественной характеристики биоразнообразия в местах сбора были использованы различные методы: кривые ранг-обилие, индексы биоразнообразия и эффективное количество видов. Большая часть сборов лучше всего описывается распределением Ципфа-Мандельброта. В различных местах сбора количество обнаруженных видов менялось от 45 до 89. Хотя индексы видового богатства варьируют как на острове, так и на материке, биоразнообразие острова Чечень оказалось заметно меньше материкового, что было подтверждено с помощью кривых разрежения. Разложение γ -разнообразия на α - и β -компоненты в терминах эффективного числа видов показало, что α -разнообразие жуужелиц в прилегающих районах Дагестана только немного превышает таковое острова Чечень, в то время как β -разнообразие значительно больше. Сравнение сборов жуужелиц в различных местах сбора путем кластеризации дистанционных матриц позволяют описать сообщество жуужелиц острова Чечень как наиболее бедное и специфичное, сообщества жуужелиц в пределах Кизлярского района – как наиболее богатые, а сообщества островов Тюлений и Нордовый – как промежуточные. **Заключение.** Фауна жуужелиц отдельных островов Каспийского моря является относительно случайной и обедненной выборкой из единого регионального пула видов жуужелиц аридных территорий Прикаспия и Средней Азии.

Ключевые слова: фауна, биоразнообразие, индексы биоразнообразия, системы управления базами данных, жуужелицы, Каспийское море, остров Чечень, Дагестан, Россия.

Формат цитирования: Белоусов И.А., Кабак И.И., Абдурахманов Г.М., Мухтарова Г.М., Нахибашева Г.М. Оценка биоразнообразия жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) острова Чечень в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2016. Т.11, N4. С.9-45. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-9-45

ASSESSMENT OF BIODIVERSITY OF CARABID BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) OF THE TSHETSHEN ISLAND IN THE CASPIAN SEA

¹Igor A. Belousov*, ¹Ilya I. Kabak, ²Gayirbeg M. Abdurakhmanov,

²Gulnara M. Mukhtarova, ²Gyulnara M. Nakhibasheva

¹All-Russian Institute of Plant Protection,
St. Petersburg, Pushkin, Russia, ibelous@yandex.ru

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia



Abstract. Aim, material. Biodiversity of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) is studied for the Tshetshen Island in the Caspian Sea based on examination of 32799 adults belonging to 123 species collected during two seasons. **Results.** Five collecting sites on the Tshetshen Island were sampled and compared with data from the Nordovyi and Tiulenyi islands as well as from coastal areas of Dagestan. Carabid species composition of the Tshetshen Island differs in having a higher fraction of desert taxa. In this respect, it resembles more that of the Middle Asia and Kalmykia. Some species, common in the mainland, are not found on the island. Rank-abundance distributions, biodiversity indices and effective numbers of species were used to quantify differences among collecting sites. In most cases, the data obtained fit the best to the Zipf-Mandelbrot distribution. Numbers of carabid species in sites ranged from 45 to 89. Despite of variation, the richness indices are shown to be significantly lower for the Tshetshen Island. This conclusion was confirmed using rarefaction curves. Decomposition of γ -diversity into its α - and β -components in terms of effective numbers of species has shown that α -diversity of carabids in mainland areas exceeds that of the Tshetshen Island only marginally while β -diversity is significantly higher. Cluster analysis of distance matrices has shown that the carabid assemblages of the Tshetshen Island are the most poor and specific, those from the coastal areas – the most species-rich while those of the Tiulenyi and Nordovyi islands are intermediate. **Conclusion.** Carabid assemblages of each island in the Caspian Sea may be considered as a rather randomly impoverished subset from the regional species pool of the Middle Asia and Caspian lowland.

Keywords: fauna, biodiversity, biodiversity indices, Database Management System, Carabids, Caspian Sea, Tshetshen Island, Dagestan, Russia.

For citation: Belousov I.A., Kabak I.I., Abdurakhmanov G.M., Mukhtarova G.M., Nakhibasheva G.M. Assessment of biodiversity of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Tshetshen island in the Caspian Sea. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 4, pp. 9-45. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-9-45

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия островов – важная проблема современности, особенно обострившаяся в связи с усилением антропогенного воздействия на экосистемы. Флора и фауна островов обычно характеризуются меньшим разнообразием и одновременно наличием эндемичных или редких на материке видов. Особенно высока доля эндемиков в фаунах древних океанических островов. Острова Каспийского моря молоды и, по крайней мере, среди жуужелиц, эндемичные для них виды не известны, и их обнаружение в будущем маловероятно. Однако эти острова удобны для изучения первых этапов заселения и основных закономерностей формирования островной фауны. С этой точки зрения, важно наличие в достаточной близости от этих островов предгорий Восточного Кавказа, которые в периоды морских трансгрессий могли служить рефугиумом для многих видов, из которых впоследствии они могли расселяться по освобожденным от воды территориям. Выбор равнинного Дагестана с близлежащими островами в качестве модельного района особенно оправдан ввиду того, что частые и значительные по силе колебания уровня Палеокаспийского моря –

это именно тот фон, на котором происходило становление региональной фауны.

Жужелицы Восточного Кавказа и западной части Прикаспийской низменности последние десятилетия являются предметом особого внимания отечественных колеоптерологов. Наиболее значительный вклад в познание фауны жуужелиц региона внесли энтомологи Дагестанского Государственного Университета. В последнее время ими опубликовано более сотни работ, посвященных вопросам фаунистики и экологии жуужелиц, например, [1-5] и др. Это привело к тому, что степень изученности энтомофауны Дагестана на сегодняшний день одна из самых высоких среди регионов Кавказа. Тем не менее, работ по жуужелицам прибрежных и островных экосистем немного [6-10]. Самая значительная из них – сравнение фауны жуужелиц островов Каспийского моря с фаунами прибрежных регионов Западного Прикаспия от Астраханской области до Тальша [7]. В этой работе для острова Чечень приводится 88 видов. Хотя некоторые таксоны указаны явно ошибочно (например, “*Trechus fasciatus*” – стр. 398), работа представляет собой самый подробный на нынешний момент обзор фауны островов запада Каспийского моря.



МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалами для настоящей работы послужили богатейшие сборы сотрудников и студентов эколого-географического факультета Дагестанского государственного университета и Института прикладной экологии (г. Махачкала). Сборы проводились в течение двух сезонов – с 16 по 21 июня 2011 года и с 22 мая по 1 июня 2012 года. Основными полевыми методами были сборы при помощи светолушек (собрано 29240 экземпляра) и сбор при помощи почвенных ловушек (2512 экземпляров), включая ловушки, усиленные источником света (2444 экземпляра), а также ручной сбор. Всего на острове Чечень собрано 32799 экземпляров жужелиц, относящихся к 123 видам. Для сравнительных целей были изучены сборы с островов Тюлений и Нордовый, а также прибрежных территорий Кизлярского района Дагестана – всего еще 22 847 экземпляров. Таким образом, общий объем анализируемого материала составил 55 646

экземпляров жужелиц, принадлежащих к 263 видам. Для надежного определения у 377 самцов были сделаны и изучены препараты гениталий. Вся информация о собранных видах была внесена в базу данных (БД) по жужелицам Восточного Кавказа. В ее основу положена БД по жужелицам, структура которой и особенности программного интерфейса обсуждались авторами ранее [11-12]. Все процедуры формирования выборок и массивов данных, а также наиболее простые вычисления были запрограммированы в среде FoxPro, более сложные статистические расчеты и построение графиков проводились в среде R (<http://www.r-project.org/>) с использованием стандартных и специализированных экологических пакетов *vegan*, *simba* и *pvclust*. Некоторые процедуры кластерного анализа были проведены в пакете PAST 3.14 (folk.uio.no/ohammer/past).

Таблица 1

Географические координаты мест сбора материала на о. Чечень

Table 1

Geographic coordinates of collecting sites on the Tshetshen Island

Местонахождение Collecting sites	Географические координаты Geographic coordinates	
	Широта Latitude	Долгота Longitude
T1	43°57'58" N	47°38'35" E
T2	43°58'17" N	47°42'55" E
T3	43°59'08" N	47°44'39" E
T4	43°57'27" N	47°45'05" E
Лагерь (campus)	43°58'11" N	47°38'46" E

Географические координаты всех местонахождений фиксировались с помощью GPS-навигатора (см. таблицу 1). Точки сборов показаны на рис. 1. Эта и все последующие карты сделаны в программе SAS Планета (версия 120808, сайт разработчика: <http://sasgis.ru>). Для картирования данных использована специально написанная программа в среде visual FoxPro 9.0. Предусмотрен вывод как в форматах kml и wpt файлов, широко используемых в целом ряде картографических программ, так и в виде

матрицы в формате, понятном для картографических функций языка R. В последнем случае растровая основа карты также готовилась в программе SAS Планета. Для сравнительного анализа фауны жужелиц острова Чечень со сходными прибрежными и островными территориями Дагестана были привлечены дополнительные данные по островам Тюлений и Нордовый, а также по нескольким локалитетам равнинного Дагестана – окрестностям населенных пунктов Комсомольский, Кизляр, Брянск и Крайновка.



Рис. 1. Карта районов сбора на острове Чечень
Fig. 1. Map of collecting sites on the Tshetshen Island

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Список видов жукелиц острова Чечень.

Ниже приведен список видов, выявленных на острове Чечень. Названия таксонов даны в соответствии с Каталогом жесткокрылых Палеарктики [13]. Таксоны перечислены в систематическом порядке, последовательность дана в соответствии с Чеклистом жукелиц России и сопредельных стран [14]. Подробно видовой состав жукелиц острова Чечень рассмотрен авторами в отдельной статье [15]. Здесь мы ограничимся кратким перечислением, чтобы дать читателю общее представление о предмете.

Подсемейство Cicindelinae Latreille, 1802.

Триба Cicindelini Latreille, 1802.

Cylindera (s. str.) *germanica* (Linné, 1758), *C. (Eugrapha) contorta* (Fischer von Waldheim, 1828).

Myriochila (Monelica) orientalis (Dejean, 1825).

Cephalota (Taenidia) deserticola (Faldermann, 1836), *Cephalota (Taenidia) elegans* (Faldermann, 1823).

Calomera littoralis ssp. *conjunctaepustulata* (Dokhtouroff, 1887).

Подсемейство Carabinae Latreille, 1802.

Триба Carabini Latreille, 1802.

Calosoma (Campalita) denticolle Gebler, 1833, *C. (Campalita) maderae* ssp.

dsungaricum Gebler, 1833, *C. (Caminara) imbricatum* ssp. *deserticola* Semenov, 1897.

Carabus (Limnocarabus) clathratus Linné, 1761.

Подсемейство Siagoninae Bonelli, 1813.

Триба Siagonini Bonelli, 1813.

Siagona europaea Dejean, 1826.

Подсемейство Scaritinae Bonelli, 1810.

Триба Scaritini Bonelli, 1810.

Distichus (s. str.) *planus* (Bonelli, 1813).

Scarites (s. str.) *angustus* Chaudoir, 1855,

S. (s. str.) salinus Dejean, 1825, *S. (Parallelomorphus) terricola* Bonelli, 1813.

Триба Clivinini Rafinesque, 1815.

Clivina collaris (Herbst, 1784), *C. fossor* (Linné, 1758), *C. laevifrons* Chaudoir, 1842, *C. ypsilon* Dejean, 1830.

Триба Dyschiriini W. Kolbe, 1880.

Dyschirius (Chiridysus) strumosus Erichson, 1837, *D. (Dyschiriodes) aeneus* ssp. *aeneus* (Dejean, 1825), *D. (Dyschiriodes) auriculatus* ssp. *auriculatus* Wollaston, 1867, *D. (Dyschiriodes) chaldeus* Erichson, 1837, *D. (Dyschiriodes) chalybeus* ssp. *gibbifrons* Apfelbeck, 1899, *D. (Dyschiriodes) cylindricus* ssp. *hauseri* A. Fleischer, 1898, *D. (Dyschiriodes) luticola* ssp. *luticola* Chaudoir, 1850, *D. (Dyschiriodes) pusillus* (Dejean, 1825), *D. (Dyschiriodes) salinus* ssp. *striatopunctatus* Putzeys, 1846, *D. (s. str.)*



caspius Putzeys, 1866, *D.* (s. str.) *humeratus* Chaudoir, 1850.

Clivinopsis conicollis (Reitter, 1909).

Подсемейство Broscinae Hope, 1838.

Триба Broscini Hope, 1838.

Broscus semistriatus (Dejean, 1828).

Подсемейство Trechinae Bonelli, 1810.

Триба Bembidiini Stephens, 1827.

Tachys (s. str.) *vibex* Копецкý, 2003.

Bembidion (*Notaphus*) *varium* (Olivier, 1795), *B.* (*Notaphemphanes*) *ephippium* (Marshall, 1802), *B.* (*Emphanes*) *latiplaga* Chaudoir, 1850, *B.* (*Emphanes*) *normannum* Dejean, 1831, *B.* (*Talanes*) *aspericolle* (Germar, 1829), *B.* (*Semicampa*) *heydeni* Ganglbauer, 1891, *B.* (s. str.) *quadripustulatum* Audinet-Serville, 1821, *B.* (*Asioperyphus*) *kazakhstanicum* Kryzhanovskij, 1979.

Триба Pogonini Laporte, 1834.

Cardioderus chloroticus (Fischer von Waldheim, 1823).

P. (*Pogonoidius*) *punctulatus* Dejean, 1828, *P.* (s. str.) *gilvipes* Dejean, 1828, *P.* (s. str.) *iridipennis* Nicolai, 1822, *P.* (s. str.) *luridipennis* (Germar, 1823), *P.* (s. str.) *orientalis* Dejean, 1828, *P.* (s. str.) *submarginatus* Reitter, 1908, *P.* (s. str.) *transfuga* Chaudoir, 1871.

Pogonistes rufoaeneus (Dejean, 1828).

Sirdenus (*Syrdenopsis*) *grayii* (Wollaston, 1862).

Подсемейство Harpalinae Bonelli, 1810.

Триба Pterostichini Bonelli, 1810.

Poecilus (s. str.) *cupreus* (Linné, 1758), *P.* (*Ancholeus*) *puncticollis* (Linné, 1758), *P.* (*Derus*) *advena* (Quensel, 1806).

Pterostichus (*Platysma*) *niger* ssp. *niger* (Schaller, 1783), *P.* (*Argutor*) *cursor* (Dejean, 1828), *P.* (*Argutor*) *leonisi* Apfelbeck, 1904, *P.* (*Adelosia*) *macer* (Marshall, 1802), *P.* (*Pseudomaseus*) *minor* (Gyllenhal, 1827).

Триба Sphodrini Laporte, 1834.

Calathus (*Neocalathus*) *ambiguus* Paykull, 1790.

Триба Platynini Bonelli, 1810.

Agonum (s. str.) *extensum* Menetries, 1849, *A.* (s. str.) *lugens* Duftschmid, 1812, *A.* (*Europhilus*) *thoreyi* Dejean, 1828.

Триба Zabryni Bonelli, 1810.

Amara (*Celia*) *ambulans* C. Zimmermann, 1832, *A.* (*Paracelia*) *saxicola* C. Zimmermann, 1832, *A.* (*Bradytus*) *apricaria* (Paykull, 1790).

Curtonotus propinquus (Ménétriés, 1832).

Триба Harpalini Bonelli, 1810.

Anisodactylus (*Pseudanisodactylus*) *signatus* (Panzer, 1796), *A.* (*Hexatrichus*) *poeciloides* ssp. *pseudaeneus* Dejean, 1829.

Dicheirotichus (s. str.) *desertus* (Motschulsky, 1849) этот вид был ранее ошибочно приведен авторами как *Dicheirotichus* (s. str.) *gustavii* Crotch, 1871 [15], *D.* (s. str.) *lacustris* L. Redtenbacher, 1858, *D.* (*Trichocellus*) *discolor* (Faldermann, 1836), *D.* (*Trichocellus*) *placidus* (Gyllenhal, 1827).

Stenolophus (s. str.) *mixtus* (Herbst, 1784), *S.* (s. str.) *abdominalis* ssp. *persicus* Mannerheim, 1844, *S.* (s. str.) *proximus* Dejean, 1829, *S.* (s. str.) *skrimshiranus* Stephens, 1828, *S.* (*Egadroma*) *marginatus* Dejean, 1829.

Idiomelas (s. str.) *nigripes* (Reitter, 1894).

Loxoncus procerus (Schaum, 1858).

Acupalpus elegans Dejean, 1829, *A.* *parvulus* Sturm, 1825.

Daptus vittatus Fischer von Waldheim, 1823.

Parophonus (*Ophonomimus*) *hirsutulus* (Dejean, 1829).

Harpalus serripes ssp. *serripes* (Quensel, 1806), *H.* *servus* Duftschmid, 1812, *H.* *froelichii* Sturm, 1818, *H.* *zabroides* Dejean, 1829, *H.* *pulvinatus lubricus* Reitter, 1900, *H.* *metallicus* Ménétriés, 1836, *H.* *circumpunctatus* Chaudoir, 1846.

Microderes brachypus (Steven, 1809).

Acinopus (*Haplacinopus*) *striolatus* Zoubkoff, 1833, *A.* (*Osimus*) *ammophilus* Dejean, 1829.

Amblystomus niger (Heer, 1841).

Триба Panagaeini Bonelli, 1810.

Panagaeus cruxmajor (Linné, 1758).

Триба Chlaeniini Brullé, 1834.

Epomis circumscriptus Duftschmid, 1812.

Chlaenius (*Chlaenites*) *inderiensis* Motschulsky, 1850, *Ch.* (*Chlaeniellus*) *tristis* (Schaller, 1783), *Ch.* (*Chlaeniellus*) *vestitus* (Paykull, 1790), *Ch.* (*Agostenus*) *alutaceus* Gebler, 1829.

Триба Oodini Laferté-Sénéctère, 1851.

Oodes gracilis A. Villa et G.B. Villa, 1833.

Lachnocrepis prolixa (Bates, 1873).

Триба Licinini Bonelli, 1810.

Badister (*Trimorphus*) *sodalis* (Duftschmid, 1812), *B.* (*Baudia*) *collaris* Motschulsky, 1844.

Триба Cyclosomini Laporte, 1834.

Masoreus wetterhalli Gyllenhal, 1813.

Anaulacus (*Aephnidius*) *ruficornis* (Chaudoir, 1850).



Триба Corsyrini Ganglbauer, 1891.

Corsyra fusula (Fischer von Waldheim, 1820).

Триба Odacanthini Laporte, 1834.

Odacantha (s. str.) *melanura* (Linné, 1767).

Триба Lebiini Bonelli, 1810

Lebia (s. str.) *menetriesi* Ballion, 1869, *L.* (s. str.) *trimaculata* Villers, 1789.

Syntomus obscuropunctatus Duftschmid, 1812.

Cymindis (*Arrhostus*) *andreae* Ménétriés, 1832, *C.* (*Arrhostus*) *picta* Pallas, 1771.

Trichis maculata Klug, 1832.

Триба Zuphiini Bonelli, 1810.

Polystichus connexus (Geoffroy, 1785).

Zuphium (s. str.) *olens* (P. Rossi, 1790).

Подсемейство Brachyninae Bonelli, 1810.

Триба Brachynini Bonelli, 1810.

Brachinus (*Cnecostolus*) *cruciatulus* Quensel, 1806, *B.* (*Cnecostolus*) *hamatus* Fischer von Waldheim, 1828, *B.* (s. str.) *plagiatus* Reiche, 1868, *B.* (s. str.) *psophia* Audinet-Serville, 1821, *B.* *costatulus* Quensel, 1806.

2. Таксономическая структура фауны жужелиц острова Чечень

Из 49 выявленных на острове Чечень родов жужелиц 17 включают более двух видов, на их долю приходится 66% видового состава острова (распределение видов по родам показано на рис. 2). Еще 8 родов имеют в своем составе по 2 вида: *Acinopus*,

Acupalpus, *Anisodactylus*, *Badister*, *Cymindis*, *Lebia*, *Oodes* и *Pogonistes*. Остальные 26 родов представлены в регионе одним видом, на долю этих родов приходится 21% видового состава жужелиц острова.

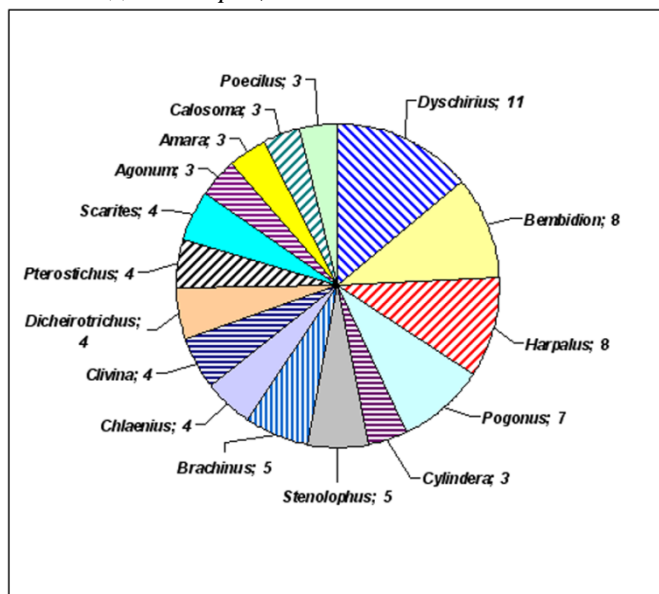


Рис. 2. Число видов в родах, представленных на острове Чечень более чем двумя видами

Fig. 2. Species number in genera represented by more than two species on the Tshetshen Island

По сравнению с примыкающей материковой фауной равнин Западного Прикаспия, фауна острова Чечень характеризуется бедностью видового состава: 123 вида из 49 родов против 206 видов из 53 родов, известных для Кизлярского района Дагестана (сравнение с учетом объемов выбоки смотри далее).

Среди не найденных на острове таксонов родового ранга необходимо упомянуть,

прежде всего, представителей родов *Ophonus* и *Microlestes*, обычных на материке (12 видов и 4 вида соответственно). Кроме того, на острове не обнаружены таксоны из родов: *Demetrius*, *Elaphropus* и *Trechus* (каждый представлен на материке двумя видами), *Apotomus*, *Trechoblemus*, *Diachromus*, *Parophonus*, *Carterus*, *Parazuphium*, *Drypta*, *Dromius*, *Paradromius* и *Cymindoidea* (на материке каждый из этих родов имеет по



одному виду). Некоторые виды из перечисленных родов хорошо летают и обычны в Прикаспийской низменности (виды родов *Ophonus* и *Microlestes*, *Apotomus testaceus*, *Trechus quadristriatus*, *Elaphropus diabrachys* и ряд других), что делает их отсутствие на острове труднообъяснимым. Бросается в глаза, что часть из упомянутых групп (*Demetrius*, *Dromius*, *Drypta*, *Paradromius*) представлены хортобионтами.

Рассмотрим теперь отличия видового состава фауны жужелиц острова Чечень и сопредельных равнинных территорий Западного Прикаспия по родам.

Род *Calosoma* Weber, 1801.

В отличие от большинства остальных родов, красотелы представлены на острове богаче, чем на прилегающих территориях – 3 вида против одного. Из видов, характерных для острова, особо следует упомянуть *C. (Caminara) imbricatum deserticola* Semenov, 1897, ограниченного пустынными районами Нижнего Поволжья, Казахстана и Средней Азии. В Дагестане этот вид был отмечен только для Кумских песков [1].

Род *Scarites* Fabricius, 1775.

На острове 4 вида, на прилегающей части материка – 3. Только на острове Чечень и острове Тюлений собран *S. (s. str.) salinus* Dejean, 1825 – вид, широко распространенный по Нижнему Поволжью, Казахстану, Закавказью, Передней и Средней Азии. Хотя вид отмечен также и для низменностей Дагестана [1; 4], он встречается там только спорадически.

Род *Dyschirius* Bonelli, 1810.

Самый богатый видами род на острове – 11 таксонов (на равнинах Западного Прикаспия – 16). Среди них только один вид, *D. (s. str.) caspius* Putzeys, 1866, регулярно ловившийся на острове Чечень, пока не был обнаружен в наших сборах из прибрежных территорий Восточного Дагестана. Зато он был собран на островах Нордовый и Тюлений. На Дагестанском побережье Каспийского моря *D. caspius* указан только для Сулака [16: карта на стр. 88], то есть также непосредственно для берега моря. Эти данные свидетельствуют в пользу приуроченности этого вида к береговым биотопам.

Род *Clivinopsis* Bedel, 1895.

Единственный указанный для России вид рода, *C. conicicollis* (Reitter, 1909), был собран на острове Чечень. Вид известен по единичным экземплярам из Нижнего По-

волжья и западной половины Казахстана. Таким образом, остров Чечень – самая южная из достоверно известных находок вида [17].

Род *Tachys* Dejean, 1821.

На острове род представлен необычно бедно, в сборах присутствует только один вид, общий с равнинами Прикаспия, – *T. (s. str.) vibex* Корецкий, 2003. На материке, помимо него, встречаются еще 3 вида. Отсутствие на острове массового *T. (Paratachys) micros* Fischer von Waldheim, 1828 и обычного *T. (Paratachys) fulvicollis* Dejean, 1831 не может быть полностью объяснено сезонной динамикой их численности и определенным несовпадением сроков учетов в сравниваемых регионах.

Род *Bembidion* Latreille, 1802.

Представителей этого рода на острове необычно мало, всего 8 видов (на равнинах Западного Прикаспия – 25). Среди островных видов нет ни одного, которого не было бы на материке.

Обращает на себя внимание отсутствие на острове видов подрода *Philochthus* Stephens, 1828 (в прилегающей части Прикаспия – 4 вида, приуроченные преимущественно к заболоченным участкам). Богатый видами подрод *Ocydromus* Clairville, 1806 (в широком смысле, с включением *Peryphus*) также полностью отсутствует, что вполне ожидаемо, поскольку на острове нет проточной воды, в то время как на равнинах приморской части Дагестана вдоль рек обычны *B. atlanticum megaspilum* Walker, 1871 и *B. parallelipenne* Chaudoir, 1850. Кроме того, на острове не обнаружены представители подродов *Microserrullula* Netolitzky, 1921 (в равнинном Дагестане – *B. quadricolle* Motschulsky, 1844), *Notaphocampa* Netolitzky, 1914 (обладающий огромным ареалом *B. niloticum* Dejean, 1831) и некоторых других. Подрод *Asioperyphus* Vysoky, 1986 представлен на острове одним видом (*B. kazakhstanicum* Kryzhanovskij, 1979), а в Прикаспийской низменности – четыремя (добавляются *B. amnicola* J.R. Sahlberg, 1900, *B. lunatum* Duftschmid, 1812 и *B. ustum* Quensel, 1806).

Род *Poecilus* Bonelli, 1810.

На острове 5 видов, общих с материковой частью, на равнинах запада Прикаспийской низменности добавляется только *P. (s. str.) sericeus* Fischer von Waldheim, 1824, единичные находки которого отмечены для



окрестностей поселка Комсомольский. Этот вид более характерен для равнинных и горных степей.

Род *Pterostichus* Bonelli, 1810.

На острове пять видов, общих с материком (на материке – 8). Разница преимущественно за счет гигрофильных видов: *P. aterrimus* (Herbst, 1784), *P. elongatus* (Duftschmidt, 1812) и *P. longicollis* (Duftschmidt, 1812).

Род *Calathus* Bonelli, 1810.

На острове один широко распространенный вид – *C. (Neocalathus) ambiguus* Paucull, 1790, общий с Прикаспийской низменностью. На материковой части – 3 вида.

Род *Agonum* Bonelli, 1810.

Островная фауна включает три вида с широкими ареалами: *A. (s. str.) extensum* Ménériés, 1849, *A. (s. str.) lugens* Duftschmid, 1812 и *A. (Europhilus) thoreyi* Dejean, 1828. На материке, помимо этих таксонов, еще два вида: *A. (s. str.) viduum* Panzer, 1796, известный в сравниваемом регионе по единичным экземплярам, и *A. (s. str.) viridicupreum* Goeze, 1777, нередкий вид, встречающийся в течение всего лета.

Род *Acupalpus* Latreille, 1829.

Род представлен на острове необычно бедно – всего два вида с обширными ареалами: *A. elegans* Dejean, 1829 и *A. parvulus* Sturm, 1825. В Западном Прикаспии, помимо двух упомянутых видов, известно еще три широко распространенных вида.

Род *Stenolophus* Dejean, 1821.

На острове 5 видов, общих с западом Прикаспия, на материке – 6. На острове не найден *S. discophorus* Fischer von Waldheim, 1823.

Род *Harpalus* Latreille, 1802.

Один из самых богатых видами родов на острове – 8 видов (на материке – 15). Из островных 3 вида пока не обнаружены на прилегающих территориях западного Прикаспия: *H. metallinus* Ménériés, 1836 (ближайшие местонахождения на материке – Апшеронский полуостров и Сиазаньский район Азербайджана), *H. pulvinatus lubricus* Reitter, 1900 (отмечен для Сулака [18], для Калмыкии и Астраханской области [19]) и *H. servus* Duftschmid, 1812 (ближайший локалитет на материке – бархан Сарыкум [4]). Характерно, что на острове не были собраны представители подрода *Pseudoophonus* Motschulsky, 1844, в массе заселяющие рудеральные ландшафты во всем Палеаркти-

ческом регионе. Однако это может быть объяснено их сезонной активностью – на равнинах Дагестана начало лета приходится на середину июля, а массовый лёт – на август.

Род *Acinopus* Dejean, 1821.

A. (Haplacinopus) striolatus Zoubkoff, 1833. Вид указан для Калмыкии, Нижнего Поволжья, Закавказья (Армения и Азербайджан), обитает и в Средней Азии на восток до Синьцзяна [19-20]. Помимо о. Чечень, *A. striolatus* обнаружен на о. Тюлений.

A. (Osimus) ammophilus Dejean, 1829. На о. Чечень нередок. Распространен в южной части Европы от Италии до Нижнего Поволжья, в Закавказье, Турции, Иране, Туркмении и в Казахстане на восток до Приаралья [19-21]. Для Дагестана вид ранее был указан только для Махачкалы [4] и о. Тюлений [7].

Оба упомянутых вида пока не обнаружены на соседних с о. Чечень равнинах Западного Прикаспия. С другой стороны, на острове не найдены наиболее массовые виды рода, присутствующие на континенте – *A. (s. str.) laevigatus* Menetries, 1832, *A. (s. str.) picipes* Olivier, 1795 и *A. (Oedematicus) megacephalus* Rossi, 1794.

Род *Epomis* Bonelli, 1810.

На острове один вид – *E. circumscriptus* Duftschmid, 1812, широко распространенный по югу Европы, в Северной Африке, в Малой и Средней Азии, в Закавказье. В прилегающих прибрежных районах пока не отмечен, ближайшее нахождение вида – о. Тюлений.

Род *Chlaenius* Bonelli, 1810.

Островная фауна включает 4 вида, общих с материком (на материке – 9 видов).

Род *Badister* Clairville, 1806.

Род представлен на острове двумя видами, из которых *B. (Trimorphus) sodalis* (Duftschmid, 1812) не обнаружен на материке. В Западном Прикаспии 3 вида, помимо общего для материка и острова *B. collaris* Motschulsky, 1844, это *B. (s. str.) bullatus* (Schrank, 1798) и *B. (s. str.) meridionalis* Puel, 1925.

Род *Anaulacus* MacLeay, 1825.

В фаунистическом списке о. Чечень только один вид, не обнаруженный в Предкавказье – *A. (Aephtidius) ruficornis* (Chaudoir, 1850). Таксон распространен от Малой Азии и Аравийского полуострова до



Туркмении. Остров Чечень – самое северное из известных местонахождений вида [17].

Род *Lebia* Latreille, 1802.

Островная фауна включает два общих с материковой частью Дагестана вида: *L. (s. str.) menetriesi* Ballion, 1869 и *L. (s. str.) trimaculata* Villers, 1789. В сравниваемом регионе – 4 вида.

Род *Cymindis* Latreille, 1806.

На острове два вида, это не обнаруженный на материке *C. (Arrhostus) andreae* Ménétriés, 1832 и общий для обеих территорий *C. (Arrhostus) picta* Pallas, 1771. На материковой части, кроме того, еще один редкий вид, *C. (Neomenas) antonowi* Semenov, 1891, активность которого приходится на вторую половину лета (самые ранние находки – 18 июня).

Род *Trichis* Klug, 1832.

На острове один вид, не обнаруженный на равнинах Западного Прикаспия, – *Trichis maculata* Klug, 1832. Вид имеет обширный ареал, охватывающий Пиренейский и Балканский полуострова, весь север Африки и юго-запад Азии на восток до Пакистана. Ближайшие к Дагестану известные находки вида – Иран и Туркменистан [22].

Род *Brachinus* Weber, 1801.

Представителей этого рода на острове немного, 5 видов (на равнинах Западного Прикаспия – 13). Все виды, найденные на острове, присутствуют и на материке.

Среди видов семейства жужелиц, найденных на острове, но не обнаруженных

на прилегающих территориях равнинного Дагестана, выделяется значительное число таксонов, связанных с пустынями. Основная часть их ареала находится в Средней Азии и Казахстане или область их распространения занимает еще более обширное пространство вплоть до запада Средиземноморья, но виды эти не заходят или лишь едва проникают на восток Европы в Нижнем Поволжье или Предкавказье. Таковы *Calosoma imbricatum deserticola*, *Clivinopsis conicicollis*, *Scarites salinus*, *Sirdenus grayii*, *Acinopus striolatus*, *Anaulacus ruficornis*, *Cymindis andreae*, *Trichis maculata*.

С другой стороны, на острове отсутствуют многие группы, связанные с прибрежными биотопами стоячих и текущих вод. С экологической точки зрения это довольно разнородный комплекс жужелиц, представленный не только эпигеобионтами, но и хортобионтами, связанными с болотной растительностью. Вероятно, морские береговые биотопы существенно отличаются от таковых внутренних водоемов целым рядом особенностей: меньшей стабильностью (влияние волн, приливов и отливов, хотя и менее выраженных, чем в настоящих морях), менее развитым растительным покровом, большей степенью эрозии береговой линии и т.п. Одновременно, целый ряд видов, способных противостоять этим особенностям, обнаруживает на островах большую плотность (например, *Dyschirius caspius*, *D. humeratus*).

3. Анализ сообществ жужелиц. Графики ранг-обилие.

В качестве начального этапа анализа биоразнообразия часто используется ранжирование видов по обилию. Различные формы графиков Ранг-Обилие (RAD, Rank-Abundance & Dominance) широко используются в экологических исследованиях при описании сообществ. Значение RAD анализа связано также с тем, что в его основе лежат теоретические распределения, связанные с различными типами освоения экологических ниш [23]. С точки зрения полноты информации кривые RAD выигрывают у индексов биоразнообразия и позволяют сравнивать сообщества по различным фрагментам кривой, например: самым массовым или редким видам, или видам средней встречаемости. Последний подход часто рассматриваются как наиболее оправданный с точки зрения

конкуренции и освоения ниш [24]. Несомненным плюсом RAD кривых является также возможность применения бустеппинга для количественной оценки достоверности отличий в структуре доминирования между сравниваемыми сообществами (там же).

Анализ графиков на Рис. 3-4 показывает, что для большинства точек сбора наиболее точное совпадение фактических данных было получено для модели Ципфа-Мандельброта (11 совпадений из 16), сборы из 3 точек дали максимальное совпадение с геометрической моделью Мотомуры (на графике обозначена как *preemption*, поскольку именно эта модель положена в основу соответствующей концепции о разделении ресурсов), далее следует распределение Ципфа и лог-нормальное распределение



Престона (по 2 совпадения). Наконец, в одном случае максимальное совпадение было получено для модели разломанного стержня (на графике обозначена как Null модель). Показательно, что в последнем случае речь идет о самой маленькой случайной выборке, всего четыре вида с максимальной численностью самого массового вида около 10 экземпляров. Здесь и далее эта выборка сохранена только для сравнительных целей. То же можно сказать о еще двух выборках очень небольшого объема с острова Тюлений (“blizhniaya” и “NE”). Обе выборки продемонстрировали максимальное совпадение с геометрической моделью.

Таким образом, за вычетом этих трех случаев, можно говорить о подавляющем преобладании двух версий распределения Ципфа-Мандельброта (поскольку распределение Ципфа является частным случаем

распределения Ципфа-Мандельброта, то два отмеченных выше случая распределения Ципфа являются одновременно и распределением Ципфа-Мандельброта). Наконец, для самых богатых точек сбора наиболее рандомизированного происхождения (много сборщиков, примененных методов, выборок) обнаружено логнормальное распределение Престона.

Выбор максимально подходящего распределения не всегда однозначен. Например, в локалитете ТЗ острова Чечень сборы одинаково хорошо соответствовали как геометрической модели, так и распределению Ципфа-Мандельброта. Важно отметить, что даже суммирование всех точек по острову Чечень не приводит к смещению в сторону логнормального распределения. Этот факт говорит о высокой степени равномерности материала с этого острова (рис. 3).

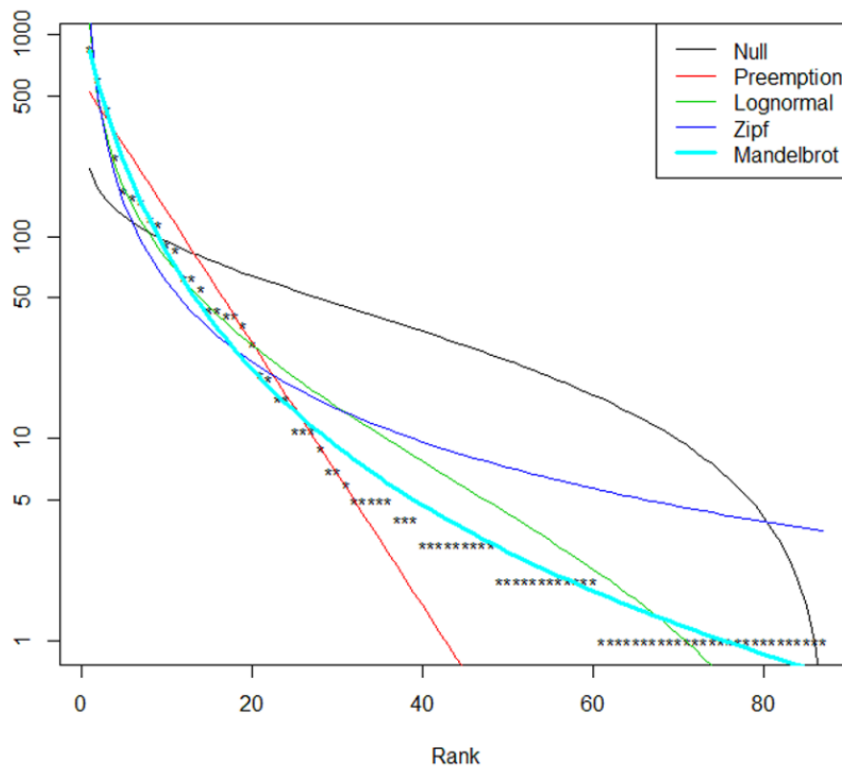


Рис. 3. Данные ранг-обилие и кривые распределений для всех мест сбора острова Чечень
Fig. 3. RAD (Rank-Abundance & Dominance) data and distribution curves for all collecting sites of the Tshetshen Island

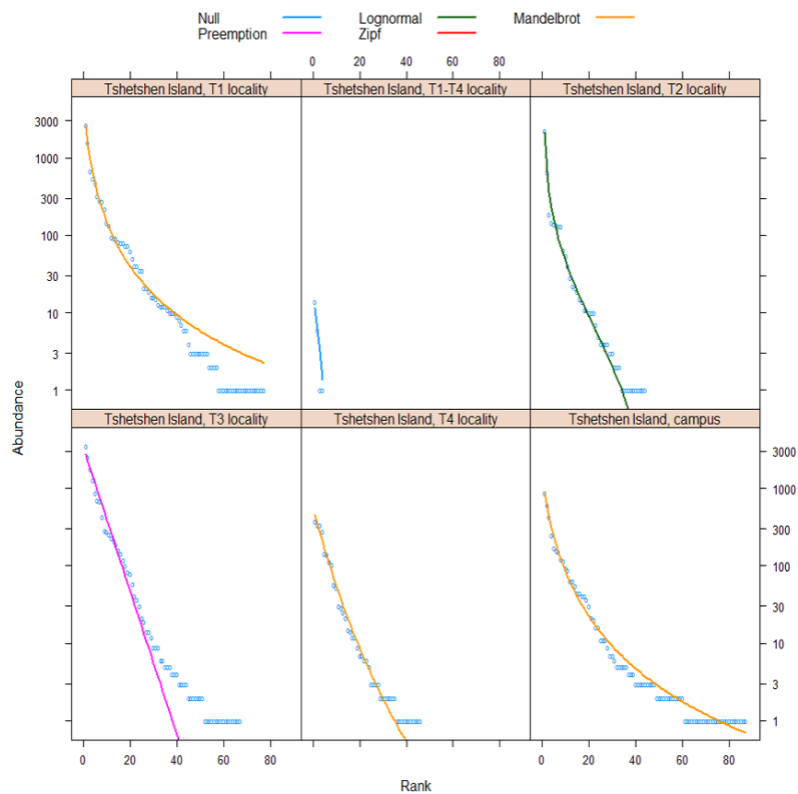


Рис. 4. Данные ранг-обилие и кривые «подогнанных» распределений для различных мест сбора острова Чечень

Fig. 4. RAD (Rank-Abundance & Dominance) data and curves of adjusted distributions for different collecting sites of the Tshetshen Island

4. Сравнительный анализ основных индексов биоразнообразия жужелиц острова Чечень

Сравнительное изучение видового состава жужелиц в сборах различными методами и в различных частях острова и прилегающих районах Прикаспийской низменности может помочь определить возможные направления основных миграций. Помимо возможного решения проблемы генезиса островных фаун, такой подход важен для оценки наиболее вероятных направлений в трансформации сообществ при различных внешних воздействиях, например, при изменении климата или возросшем антропогенном давлении. Использование для сравнительного анализа выборок жужелиц различных индексов биоразнообразия позволят сфокусировать внимание на двух аспектах биоразнообразия: видовом богатстве (в первую очередь, индексы видового богатства и другие индексы с высокой зависимостью от числа видов S) и видовой выравненности выборок (в первую очередь, индексы доминирования и

обратные им индексы выравненности). Если первая группа индексов особенно важна для решения проблем биоконсервации, то вторая позволяет выделить проблемные территории или сообщества с высоким антропогенным прессом и/или низкой степенью устойчивости.

Для наиболее полно изученных сообществ одной из лучших мер видового богатства является количество видов. Эта мера может успешно использоваться в случае, например, млекопитающих. Однако в применении к насекомым обычно имеются данные только по видовому составу отдельных выборок, причем по мере увеличения объема выборки увеличивается и количество видов. Поэтому при оценке биоразнообразия приходится опираться на индексы, которые различным образом связывают объем выборки N с количеством видов S . Причем индекс должен быть тем больше, чем больше S (в числителе) и тем больше, чем меньше N (различные функции от N в знаменателе)



при одинаковом S . Например, к простым для расчета и весьма популярным мерам биоразнообразия относятся два следующих индекса:

Индекс видового разнообразия

$$\text{Маргалефа } D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N}$$

Индекс видового разнообразия

$$\text{Менхиника } D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

Эти индексы подробно обсуждались многими авторами [23; 25-28].

В предыдущих разделах мы убедились, что, несмотря на сравнительно однообразную структуру ландшафтов острова Чечень (полупустынные биотопы), сборы, проведенные в различных локалитетах острова, существенно отличаются друг от друга. Особенно бросается в глаза большая разница в уловистости светоловушек и, соответственно, в объеме полученных выборок. В связи с этим, встает вопрос о влиянии объема выборок или так называемого выборочного усилия [29] (последнее может быть выражено как в количестве проб, так и в количестве экземпляров, причем второй подход предпочтительней) на количество собранных видов. Это вопрос уже обсуждался нами в связи со всей территорией Дагестана [28]. Аналогичный подход, реализованный в отношении сборов на острове Чечень, с одной стороны, подтверждает уже сделанные выводы, с другой, позволяет впервые оценить локальную вариацию основных индексов биоразнообразия. На рис. 5 приведены соответствующие данные, рассчитанные для накопленных выборок переменного объема для двух основных индексов видового богатства (*Маргалефа* и *Менхинника*). На графиках особый интерес представляют кривые накопленного обилия видов. Эти данные приведены к числу проб (одна проба соответствует определенному методу сбора, дате сбора, локалитету), отложенных по оси абсцисс, но в качестве меток на оси абсцисс показано не количество проб, а совокупный объем накопленной выборки. Это позволяет оценить зависимость кривых накопления как

от числа проб, так и от числа собранных экземпляров жужелиц.

Полученные результаты позволяют подтвердить несколько выводов, полученных при анализе аналогичных данных для других территорий Восточного Кавказа [28]. 1) Ни один, ни другой индекс видового богатства не справляются с задачей нивелирования влияния объема выборки (выборочного усилия). Это особенно касается индекса Маргалефа, форма зависимости которого от накопленной выборки мало отличается от формы кривой накопленного видового богатства. 2) В зависимости от локалитета относительная стабилизация значений индекса происходит при объеме накопленной выборки в 1 000-3 000 экземпляров, а сравнительно полная – при 5 000-11 000 экземпляров или вообще не наступает при данном объеме сборов. Суммарная рандомизация всех выборок для всех локалитетов острова Чечень дает наиболее выраженный перегиб кривой динамики обоих индексов в районе накопленной выборки в 16 000 экземпляров (рис. 5).

Сравнивая данные по всем пяти локалитетам между собой (см. таблицу 2) (ручной сбор вдоль транссекты, обозначенный как Т1-Т4 из-за очень ограниченного размера выборки здесь отдельно не рассматривается, но эти данные включены в строку «все локалитеты»), легко заметить, что количество обнаруженных видов и индекс Маргалефа варьирует в пределах кратности 2 (от 45 до 89 видов и от 5.3 до 11 единиц соответственно), а индекс Менхиника чуть больше – около 2.5 (от 0.57 до 1.46). При этом два близко расположенных локалитета Т1 и лагерь (campus) характеризуются максимальным количеством обнаруженных видов. В локалитете Т2 было собрано минимальное количество видов, для него также показано самое маленькое значение индекса Маргалефа и одно из самых низких значений индекса Менхиника. В целом, в ряде случаев наблюдается несовпадение оценок видового богатства с помощью индексов Менхиника и Маргалефа, что отражает различный характер их зависимости от размера выборки.

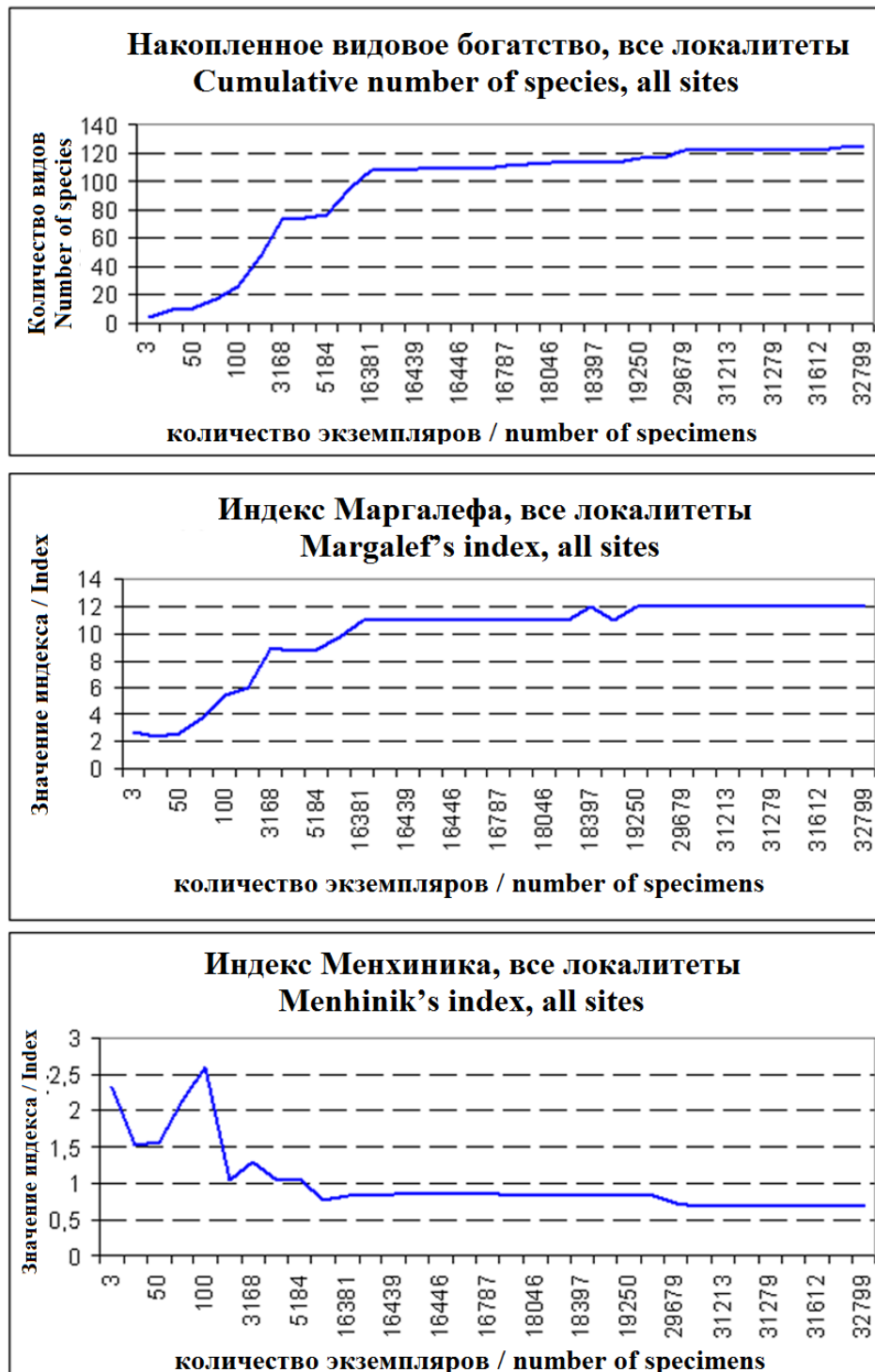


Рис. 5. Зависимость накопленного видового богатства, индексов Маргалефа и Менхиника от объема выборки для всех мест сбора острова Чечень
Fig. 5. Cumulative number of species, species richness indices (Margalef's and Menhinik's indices) against the cumulative sample size for all collecting sites of the Tshetshen Island



Таблица 2

Значения индексов видового богатства по местонахождениям острова Чечень

Table 2

Species richness indices for different collecting sites of the Tshetshen Island

Местонахождения Localities	К-во проб Number of samples	К-во экземпляров Number of specimens	К-во видов Number of species	Индекс Маргалефа Margalef's index	Индекс Менхиника Menhinik's index
О. Чечень, Т1 Tshetshen Island, T1 locality	18	8 531	78	8.5	0.84
О. Чечень, Т2 Tshetshen Island, T2 locality	11	4 144	45	5.3	0.7
О. Чечень, Т3 Tshetshen Island, T3 locality	11	14 203	68	7	0.57
О. Чечень, Т4 Tshetshen Island, T4 locality	9	2 172	47	6	1.01
О. Чечень, лагерь Tshetshen Island, campus	9	3 727	89	11	1.46
О. Чечень, все локалитеты Tshetshen Islands, all localities	59	32 799	123	12	0.69

Динамика индекса Менхиника в зависимости от объема выборки в различных локалитетах острова Чечень показана на рис. 6.

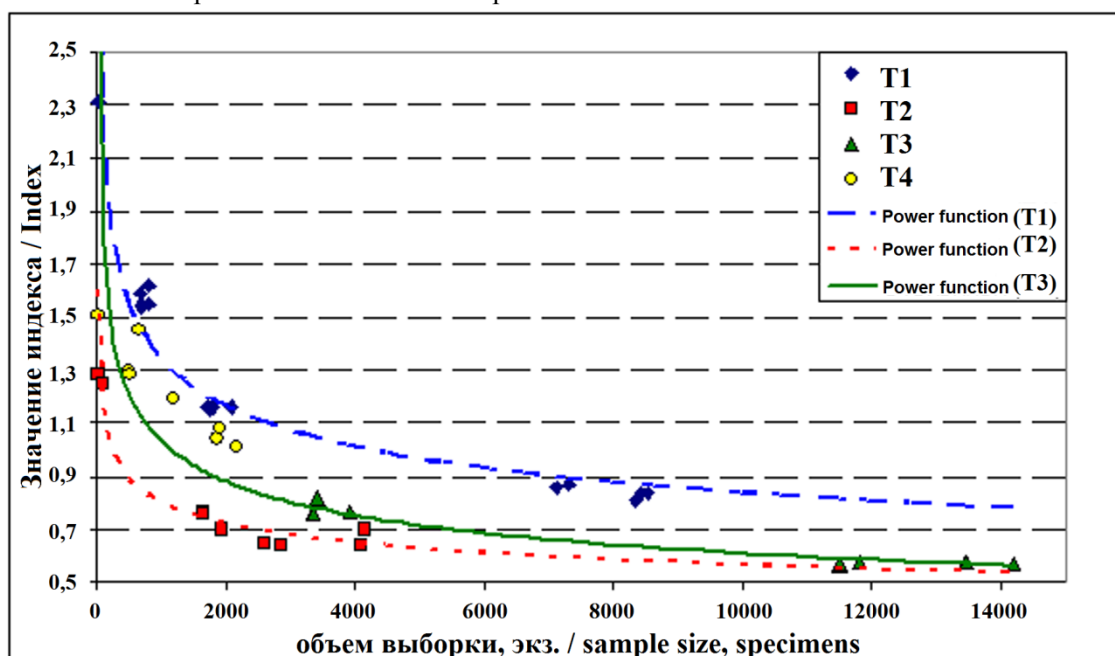


Рис. 6. Зависимость индекса Менхиника от объема выборки в различных географических точках острова Чечень. Для мест сборов с объемом выборки свыше 2000 экземпляров добавлена линия тренда (степенная функция)

Fig. 6. Menhinik's index as a function of the cumulative sample size in different collecting sites of the Tshetshen Island. Trend line (power function) is shown for sites with sample size more than 2000 specimens



Дальнейший анализ проводился на основе стандартной матрицы, где строки соответствовали местам сборов, колонки – видам, а в ячейке приведены данные встречаемости соответствующего вида в данном месте. Вычисления проводились преимущественно в среде языка программирования R (<http://www.r-project.org/>) с использованием стандартных и специализированных экологических пакетов *vegan*, *simba* и *pvclust*.

Попробуем проанализировать эти данные с помощью наиболее популярных индексов биоразнообразия. Большое число предложенных для этого индексов и различные принципы, положенные в их основу, делают сравнительный анализ индексов достаточно нетривиальной задачей. Однако существует общий подход, позволяющий придать такому анализу логическую целостность [30]. Рассмотренные выше коэффициенты (в том числе и индексы видового богатства) опирались на бинарные данные, то есть на наличие-отсутствие вида в выборках, и так или иначе в качестве основного аргумента имели количество обнаруженных видов. Оставляя в стороне их эффективность с точки зрения коррекции этого числа в зависимости от объема выборки, мы должны признать, что большая часть фактических данных о реальной встречаемости вида при таком подходе игнорируется. Таким образом, основная парадигма данного подхода лежит в плоскости только одного свойства биоразнообразия – количества видов и совершенно не затрагивает их выравнивания (напомним, что при одинаковом количестве видов сообщество считается тем более разнообразным, чем сильнее оно выравнено по численности слагающих его видов). Однако количество видов в сообществе, несмотря на кажущуюся простоту и интуитивность этого показателя, в реальной жизни оказывается трудно определяемым свойством. Это происходит по целому ряду причин, таких как: зависимость количества видов от объема выборки, миграция видов из внешних сообществ, отсутствие резких границ между экосистемами и сообществами, их пространственная протяженность и т.п. Перенос акцента на выравнивание, то есть на количественный аспект встречаемости видов, позволяет

решить часть из перечисленных проблем. В рамках этой второй парадигмы, однако, возникают другие сложности. Математически они связаны, прежде всего, с показателем степени, с которым встречаемость входит в соответствующий индекс биоразнообразия. Поскольку встречаемость P – это дробная величина (доля особей вида от общего числа особей сообщества), то увеличение показателя степени q в выражении P^q приводит к резкому уменьшению роли редких видов в соответствующем индексе. Большинство биологических процессов в экосистемах лучше всего описываются при $q=1$ или $q=2$ [29], что отражается и на преимущественном использовании этих степеней встречаемости в индексах биоразнообразия. Отметим, что качественные бинарные данные также являются частным случаем такого подхода при $q=0$. В каждой из этих групп индексов, соответствующих $q=0$, $q=1$, $q=2$, предложено много различных индексов биоразнообразия, причем часть из них используется под разными, иногда похожими названиями. С биологической точки зрения, часто более важен показатель степени встречаемости, чем сам тип индекса. Так, индекс Шеннона использует встречаемость видов в первой степени, где роль доминантных и редких видов берется пропорционально их встречаемости. Из других широко применяемых мер биоразнообразия индекс Симпсона пропорционален квадрату встречаемости, то есть он в значительно большей степени определяется численностью доминантных видов и меньше зависит от редких видов. Несмотря на то, что многие популярные индексы биоразнообразия и сходства (отличий) фаун были первоначально разработаны в других областях знания (например, индекс Шеннона пришел из информатики, индекс Симпсона может рассматриваться как производный от дисперсии и связан с понятиями статистики, некоторые бинарные индексы первоначально использовались в лингвистике для оценки степени совпадения строковых величин; ряд индексов был разработан в связи с различными моделями математических распределений или моделями конкурентного освоения ниш), приведенный выше подход, при котором индексы рассматриваются как производные от встречаемости видов, взятой

в различной степени, позволяет рассматривать все это разнообразие в едином ключе [30].

Поэтому, строго говоря, выбор индекса, с помощью которого определяется биоразнообразие, может быть достаточно произвольным, но желательно использовать не один индекс, а целый набор с различной степенью чувствительности к биологически значимым показателям биологических систем. Как минимум, должны быть представлены индексы, основанные на различных значениях q (показателя степени встречаемости вида).

Для $q=0$, то есть бинарной формы матрицы встречаемости, индекс вырождается в число обнаруженных видов, для $q=1$ мы использовали индекс Шеннона, для $q=2$ – индекс Симпсона. Использование каждого из этих индексов оправдано для определенных задач. Так, индексы с $q=0$ значительно больше подходят для задач зоогеографического анализа и

биоконсервации, поскольку в этом случае роль редких видов значительно выше. Напротив, индексы, основанные на $q=2$, усиливают роль доминантных видов в конечной оценке и лучше подходят для описания некоторых количественных характеристик сообществ, в частности, испытываемого ими антропогенного пресса. Промежуточное (а по мнению ряда авторов наименее искаженное) положение индексов на основе первой степени встречаемости обладает своими сильными сторонами, которые обсуждаются ниже.

На рис. 7 приведен график попарных зависимостей основных индексов биоразнообразия для всех локалитетов на острове Чечень и близких локалитетов на островах и в прибрежной части Дагестана. Эти данные говорят о сопряженности значений основных индексов биоразнообразия и возможности использовать любой из них.

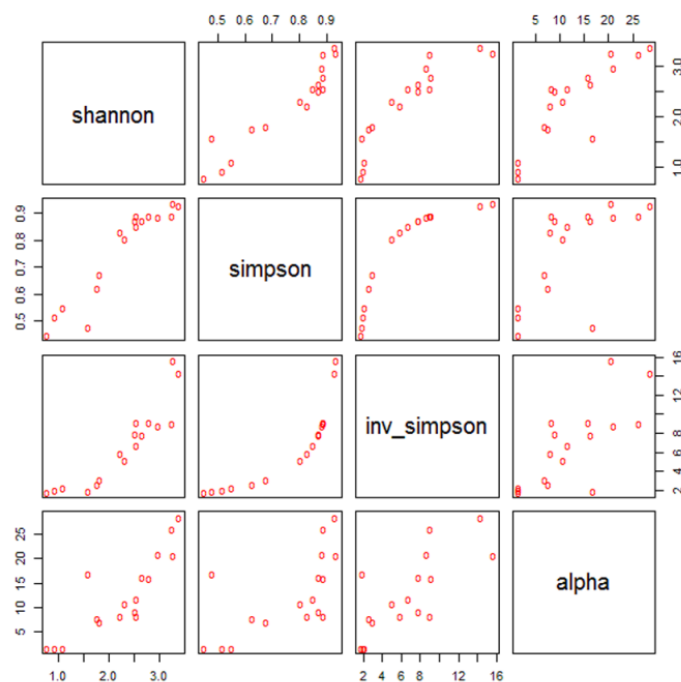


Рис. 7. Основные индексы биоразнообразия для островных и прибрежных мест сбора Прикаспийской части Дагестана. *Shannon* – индекс Шеннона (по натуральному логарифму); *simpson* – обычная форма индекса Симпсона ($1-D$); *inv_simpson* – обратная форма индекса Симпсона ($1/D$), где $D = \sum p_i^2$; *alpha* – параметр alpha распределения Фишера.

Fig. 7. Major biodiversity indices for collecting sites of the coastal area of Dagestan and islands of the Caspian Sea. *Shannon* – the Shannon’s index (based on natural logarithm); *simpson* – the Simpson’s index ($1-D$); *inv_simpson* – the reciprocal Simpson’s index ($1/D$), where $D = \sum p_i^2$; *alpha* – alpha parameter of the Fisher distribution.



В таблице 3 расшифрованы точки графика на рис. 7 (второй сверху квадрат левого столбца) для двух коэффициентов разнообразия. Эти данные показывают большой разброс по значениям индексов биоразнообразия внутри, казалось бы, достаточно однородных регионов. Например, индекс Шеннона варьирует в

диапазоне от 1.58 до 3.38 в Кизлярском районе, от 0.77 до 2.97 на острове Тюлений и от 0.92 до 2.79 на острове Чечень. Таким образом, складывается впечатление, что размах изменчивости биоразнообразия в пределах всех этих регионов вполне сопоставим.

Таблица 3

Значения двух индексов разнообразия в прибрежных и островных местонахождениях Дагестана

Table 3

Two indices of biodiversity in coastal and island sites of Dagestan

Район Region	Индекс Шеннона Shannon's index	Индекс Симпсона Simpson's index	Число экземпляров <i>n</i> Number of specimens, <i>n</i>
Kizlyarskiy District, N of Kizlyar, Kirova Village	3.3838554	0.9304376	5396
Kizlyarskiy District, E of Kizlyar, Krainovka Village	3.2380209	0.8895084	8918
Kizlyarskiy District, Kizlyar vicinity	2.3112882	0.8049441	718
Kizlyarskiy District, Komsomolskiy Village env.	1.5775562	0.4764664	2915
Nordoviy Island	3.2653400	0.9361637	1087
Tiulenyi Island, Meteostantsia	2.9684013	0.8855972	661
Tiulenyi Island, NW locality	2.2117497	0.8296002	1090
Tiulenyi Island, SW locality	1.7696338	0.6244063	1675
Tiulenyi Island, blizhniaya locality	1.0963119	0.5496781	89
Tiulenyi Island, NE locality	0.7737188	0.4480495	297
Tshetshen Island, campus	2.7930736	0.8909966	3727
Tshetshen_all	2.6576818	0.8728908	32799
Tshetshen Island, T1 locality	2.5494618	0.8507260	8531
Tshetshen Island, T4 locality	2.5490713	0.8899492	2172
Tshetshen Island, T3 locality	2.5115214	0.8734130	14203
Tshetshen Island, T2 locality	1.8113522	0.6756686	4144
Tshetshen Island, T1-T4 locality	0.9229807	0.5165289	22

Примечание: Залитым фоном выделены выборки ограниченного объема (менее 600 экземпляров).

Note: Collecting sites with sample sizes less than 600 carabid specimens indicated with filled background.

На рис. 8 округленные значения индексов Шеннона и Симпсона для упомянутых в таблице 3 локалитетов показаны на карте.

Тем не менее, анализ распределения индексов по рассматриваемой территории позволяет сделать несколько выводов. 1) Индексы на удаленных островах демонстрируют сходные значения, заметно меньшие, чем таковые для материковых

точек при условии достаточно больших выборок.

2) Неравномерность распределения значений индексов даже на территории сравнительно небольших по площади островов говорит о большой роли местных факторов, таких как мозаичный характер пустынных биотопов, локальные особенности рельефа и т.п. 3) Небольшой размер выборок провоцируют случайные, трудно интерпретируемые результаты.



Рис. 8. Карта индексов Шеннона (первая цифра) и Симпсона (вторая цифра) для различных островных и прибрежных локалитетов Прикаспийской части Дагестана
Fig. 8. Map of the Shannon's (first number) and Simpson's (second number) biodiversity indices for different coastal and island localities of Dagestan

Для более точной оценки зависимости числа обнаруженных видов от накопленного объема выборки были использованы кривые разрежения (rarefaction curves) [23; 31]. В определенном смысле эти кривые напоминают кривые накопленного богатства, использованные выше (см. рис. 5). Несмотря на сходный вид и одинаковые задачи, между обоими подходами существуют значительные отличия. Формально, кривая разрежения может быть определена как усредненная кривая накопленного видового богатства при серии рандомизаций исходного материала. Однако алгоритмы расчета кривых разрежения построены на численности особей, поэтому

для их получения достаточно ввести только матрицу, где для каждого локалитета приведены суммарные показатели встречаемости видов. Другими словами, здесь отсутствуют данные по распределению видов по выборкам, на основании которых построены кривые накопленного видового богатства. В силу большей степени выравненности выборок кривые накопленного видового богатства обычно расположены чуть ниже соответствующих им кривых разрежения.

Применение к нашим данным функции rarefaction(*rarecurve()*) из пакета *vegan* среды R позволяет получить кривые разрежения, приведенные на рис. 9.

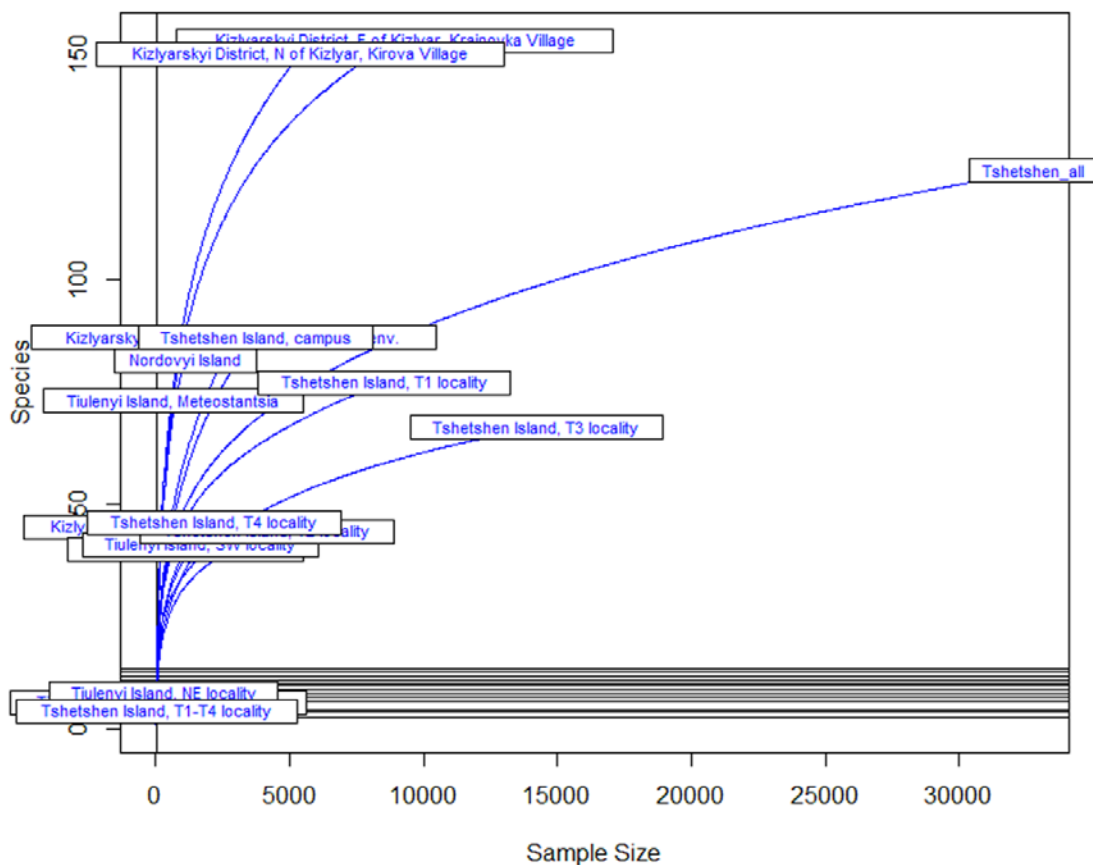


Рис. 9. Кривые rarefaction (разрежения) для различных островных и прибрежных локалитетов Прикаспийской части Дагестана. *Species* – количество видов, *Sample Size* – объем выборки, экз.

Fig. 9. Rarefaction curves for different coastal and island localities of Dagestan. *Species* – number of species, *Sample Size* – sample size, specimens.

Эти кривые позволяют в значительной степени избежать зависимости от объема выборки и показывают меньшее видовое богатство островных сообществ жуэлиц (за исключением острова Нордовый). Однако в последнем случае мы имеем дело с единственным локалитетом, для которого объем выборки едва превышает 1000 экземпляров жуэлиц. Поэтому данный результат требует дополнительного изучения.

Для кривых разрежения существуют методы оценки стандартной ошибки для предсказания числа видов в пробе определенного объема. Однако в ряде программных реализаций при приближении к максимальному накопленному объему выборки ошибка, вопреки здравому смыслу,

начинает уменьшаться (рис. 10, функция *rarefy* пакета *vegan* языка R). Интересно, что, если строить кривую rarefaction на основании рандомизации компьютерных выборок, то мы также получим этот эффект, поскольку при исчерпании фактической информации, внесенной в базу данных, вероятность получения кривой заданной формы постоянно увеличивается, пока не становится равной единице для последней присоединяемой выборки. Поэтому надо помнить, что более или менее реалистические оценки стандартной ошибки для предсказанного числа видов по объему выборки можно получить только для выборок, объем которых значительно меньше всего накопленного пула данных.

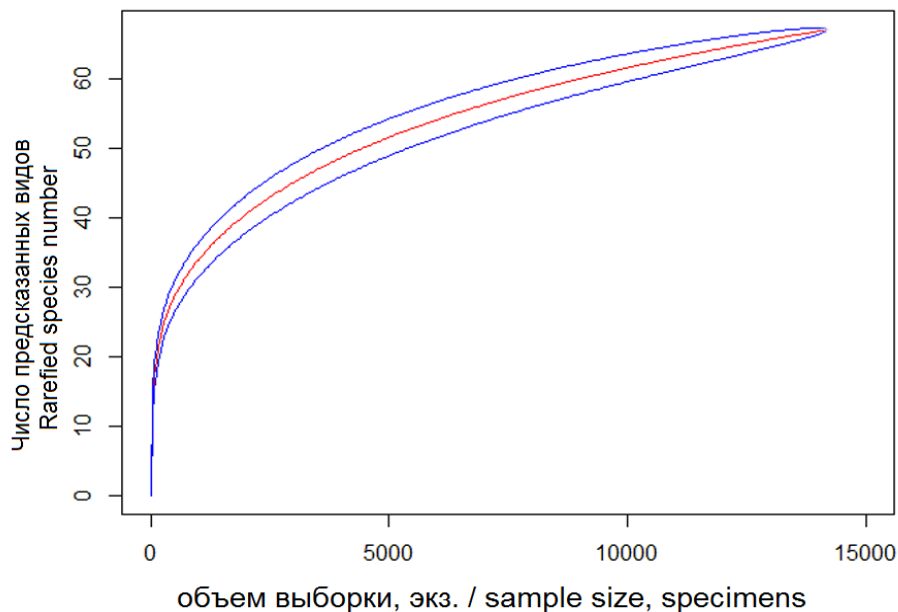


Рис. 10. Кривая разрежения для места сбора «ТЗ» на острове Чечень. Артефакт при оценке стандартной ошибки числа рарифицированных видов у верхней границы объема накопленной выборки. Верхняя и нижняя линии показывают величину стандартной ошибки

Fig. 10. Rarefaction curve for collecting site “T3” of the Tshetshen Island. Artefact of assessment of the standard error of rarefied species number towards the upper limit of the cumulative sample size. Upper and lower lines indicate the standard error

Тем не менее, опираясь на стандартную ошибку функции разрежения в левой части соответствующих кривых, можно отметить

наличие существенной разницы между исследованными локалитетами острова Чечень (рис. 9).

5. Сравнение локальных фаун жужелиц острова Чечень и сопредельных территорий

В предыдущем разделе была проведена оценка биоразнообразия по изученным местам сбора Западного Прикаспия. Все разнообразие, полученное в результате последовательных проб в одной точке, рассматривалось как проявление α -разнообразия. Безусловно, это упрощение реальной ситуации, особенно с учетом значительной доли в сборах материалов светловушек, радиус действия которых может существенно превышать размер однородного сообщества. Однако в случае увеличения масштаба сравниваемых биологических систем в итоговом биоразнообразии неизбежно происходит увеличение доли β -разнообразия. Вопрос отношений между α , β и γ разнообразием очень сложен, особенно в приложении к полевым данным. Математическая форма этих отношений зависит от применяемых коэффициентов и природы сравниваемых биосистем и может нести как

мультипликативный, так и аддитивный характер [29; 32]. Сложный иерархический состав биологических систем, их зависимость от огромного числа факторов, отсутствие ясных границ между ними, динамические изменения во времени, миграции из внешних систем – все это делает разделение биоразнообразия на α , β и γ компоненты очень сложной задачей. Поэтому анализ часто пытаются провести в иной плоскости.

Например, иногда выделяют полный региональный видовой пул (или полное видовое богатство total species richness – TSR), локальный видовой пул (локальное видовое богатство local species richness – LSR) и наблюдаемое видовое богатство (observed species richness – OSR) [29]. Различный тип зависимости между этими величинами позволяет выделить насыщенные (рост LSR достигает определенного уровня и останавливается) и



ненасыщенные (линейная зависимость между TSR и LSR) сообщества. Такой подход кажется довольно перспективным в случае изучения сообществ жужелиц равнинных аридных ландшафтов. Высокие миграционные способности видов, выравненность условий на обширных пространствах – все это делает региональный пул видов очень большим и практически одинаковым для огромной территории и множества расположенных на этой территории локальных сообществ. В определенном смысле мы получаем общий знаменатель, который позволяет нам оценить насыщенность локальных сообществ, включая островные с различной степенью изолированности от регионального видового пула.

С другой стороны, широко распространен подход, при котором биоразнообразию рассматривается как функция от площади изучаемой территории (Species-Area Relationships – SAR). Такая модель может рассматриваться как альтернатива обсужденной в предыдущем разделе модели SSR (Species Sampling Relationships). Однако по мнению многих исследователей разделить два типа этих зависимостей на реальных полевых данных очень сложно [29]. Тем не менее, в рамках SAR острова также представляют удобную модель для изучения подобных зависимостей.

Недавно L. Jost [30] возродил в экологии сравнительно старую концепцию эффективного числа видов сообщества [33], показав широкую применимость подхода в различных областях знания как «эффективного количества элементов». Под эффективным количеством видов сообщества понимается число видов с

одинаковой встречаемостью, соответствующее рассчитанному индексу биоразнообразия. В наиболее общем виде, истинное разнообразие D определяется как:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^R p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

, где R – число видов, p_i – встречаемость вида, а q – часто обозначается как порядок разнообразия (см. обсуждение этого параметра выше). Как уже не раз отмечалось, именно эта последняя величина является наиболее существенным показателем различных индексов разнообразия.

L. Jost четко разделил индексы биоразнообразия как меры биоразнообразия и настоящее разнообразие, которое должно измеряться эффективным числом видов. На многочисленных примерах он показал, что использование эффективного числа видов, помимо того, что обеспечивает единый подход при применении различных индексов биоразнообразия, также дает возможность оценки размера различий (magnitude) в биологически понятной и интуитивной форме. Отметив несостоятельность критики индекса Шеннона и отсутствие строгой необходимости выведения его из теории информатики, он одновременно показал важные отличия между энтропией и разнообразием [30]. Единый подход позволил этому автору также разделить наблюдаемое разнообразие на независимые α - и β -компоненты [32; 34].

В среде языка R расчет истинного биоразнообразия реализован в функции *trudi()* пакета *simba*. Результаты расчетов показаны в таблице 4.

Таблица 4

Оценка истинного разнообразия островных и прибрежных биотопов Дагестана

Table 4

Assessment of the true diversity of coastal and island biotopes of Dagestan

Выборка Sample	Порядок разнообразия q Power of diversity q	gamma- разнообразие gamma-diversity	beta- разнообразие beta-diversity	alpha- разнообразие alpha-diversity
Все сборы на острове Чечень All samples on the Tshetshen Island	0	123.00	1.84	67.53
Все сборы на острове Тюлений All samples on the	0	93.00	2.17	42.87



Тюлений остров				
Все прибрежные и островные биотопы All coastal and island biotopes	0	267.00	2.63	101.70
Все сборы на острове Чечень All samples on the Tshetshen Island	1	14.26	1.21	11.78
Все сборы на острове Тюлений All samples on the Tiulenyi Island	1	12.29	1.65	7.47
Все прибрежные и островные биотопы All coastal and island biotopes	1	27.23	1.96	13.88

Наблюдаемое γ -разнообразие при порядке разнообразия $q=0$ соответствует количеству видов в соответствующей выборке – 123 видам жуужелиц для острова Чечень и 267 видам для всех изученных прибрежных и островных биотопов Дагестана, при этом α -разнообразие равно примерно 68 видов для острова Чечень, 43 видов для острова Тюлений и 102 для всех мест сбора анализируемой территории. Данные колонки для α -разнообразия при $q=1$ говорят о том, что этот компонент при включении остальных прибрежных и островных сообществ увеличился незначительно (приблизительно с 12 до 14, то есть в 1.18 раза, равновстречающихся видов в одном сообществе), в то время как β -компонент, то есть разнообразие между сообществами увеличилось существенно (чуть больше, чем в 1.6 раза). Интересно также отметить, что β -разнообразие для сборов жуужелиц с острова Чечень лишь незначительно больше единицы (1.2), что говорит о том, что условия на острове весьма выравненные, и структура населения жуужелиц острова близка к однородному сообществу. Аналогичные данные для острова Тюлений показывают гораздо большую гетерогенность этого острова с точки зрения структуры сообществ жуужелиц при меньшем α -разнообразии каждого локалитета.

Данные предыдущего раздела не учитывали содержания биоразнообразия. Действительно, виды, составляющие

сообщества различных территорий, могут отличаться. Одна и та же мера разнообразия может относиться к совершенно разным видовым наборам. Специфика рассматриваемых в настоящей работе территорий заключается в том, что все они в сравнительно недавнем прошлом затапливались, и соответствующие сообщества жуужелиц могут рассматриваться как довольно молодые и сложившиеся в однотипных условиях за счет одних и тех же рефугиумов или, в обсужденных выше терминах, за счет одного и того же регионального пула видов. Все это, казалось бы, должно привести к высокой степени выравненности населения жуужелиц рассматриваемой территории. Однако данные по биоразнообразию и содержанию этого биоразнообразия, рассмотренные в двух предыдущих разделах, все же говорят об определенной степени гетерогенности этих территорий. В настоящем разделе мы проанализируем, насколько эта гетерогенность подтвердится при сопоставлении как качественного видового состава жуужелиц сравниваемых территорий, так и количественных показателей встречаемости видов.

Сравнение различных сообществ состоит из двух основных этапов. 1) оценка попарного сходства/отличия/дистанции между сравниваемыми множествами (для этого можно использовать и индексы биоразнообразия) и 2) представление полученной матрицы в виде определенной



классификации сравниваемых множеств по степени сходства. На первом этапе обычно используются индексы сходства или отличий, а второй этап чаще всего проводится с помощью методов иерархического кластерного анализа (хотя возможно применение и других типов кластерного анализа, многомерного шкалирования, графов и т.п.).

На рис. 11 приведены матрицы попарных значений дистанций по выборкам жуужелиц между локалитетами с

использованием количественных форм основных индексов отличий (dissimilarity indices). Эти данные показывают взаимозаменяемость индексов Мориситы и Хорна-Мориситы, индекса Брей-Кётиса и Жаккара. Соответственно для дальнейшего анализа мы оставим только индекс Мориситы из первой пары и индекс Жаккара как метрический индекс из второй. Среди отобранных индексов для индексов Мориситы и биномиального индекса заявлена независимость от объема выборки.

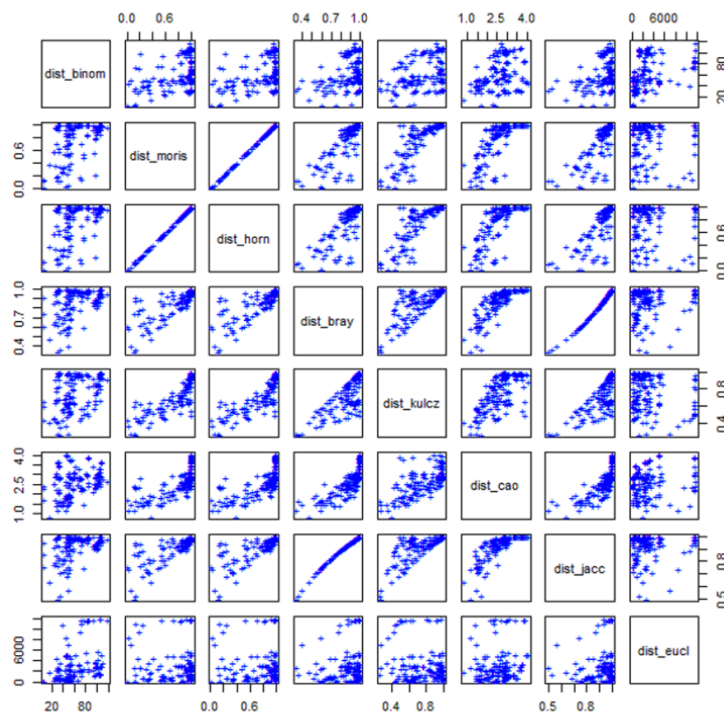


Рис. 11. Диаграмма рассеивания попарных значений количественных форм индексов различий для территорий прибрежного и островного Дагестана; *dist_binom* – биномиальный индекс, *dist_moris* – индекс Мориситы, *dist_bray* – индекс Брей-Кётиса (известен также как как индекс Сёренсена-Чекановского), *dist_kulcz* – индекс Кульчинского, *dist_jacc* – количественная форма индекса Жаккара, *dist_eucl* – евклидово расстояние

Fig. 11. Pairwise scatterplot of the quantitative dissimilarity indices for different coastal and island sites of Dagestan; *dist_binom* – binominal index, *dist_moris* – Morisita's index, *dist_bray* – Bray-Curtis index (known also as Czekanowski-Sorensen index), *dist_kulcz* – Kulczyński's index, *dist_jacc* – quantitative form of the Jaccard's index, *dist_eucl* – Euclidean distance

Аналогичные данные для бинарных форм индексов за вычетом индекса Мориситы, не имеющего бинарной формы, приведены на рис. 12. По аналогии с предыдущим подходом, для дальнейшего анализа будут взяты матрицы дистанций,

полученные с помощью бинарных форм индекса Жаккара, индекса Кульчинского и евклидова расстояния (из пары с биномиальным индексом) как одного из самых распространенных индексов отличий.

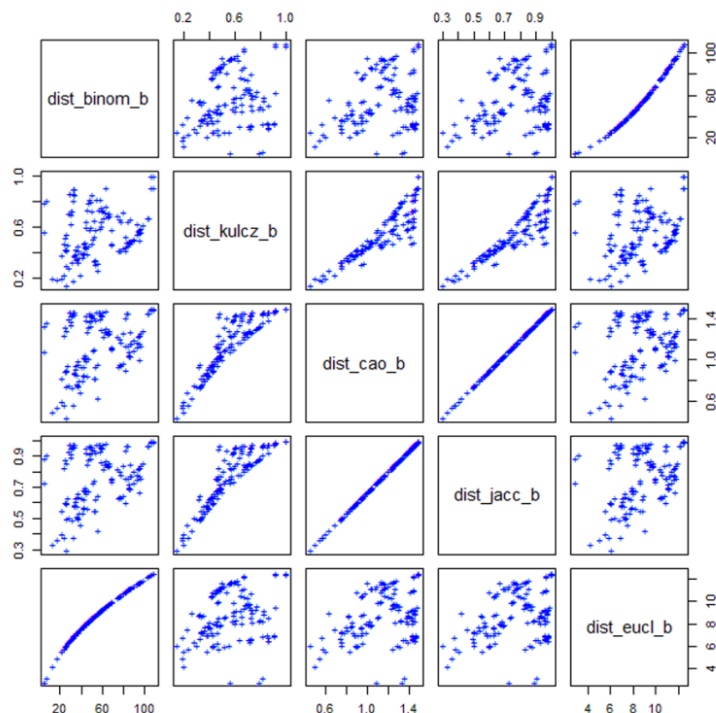


Рис. 12. Диаграмма рассеивания попарных значений бинарных форм индексов различий для территорий прибрежного и островного Дагестана; *dist_binom_b* – биномиальный индекс, *dist_kulcz_b* – индекс Кульчинского, *dist_jacc_b* – количественная форма индекса Жаккара, *dist_eucl_b* – евклидово расстояние

Fig. 12. Pairwise scatterplot of the binary dissimilarity indices for different coastal and island sites of Dagestan; *dist_binom_b* – binominal index, *dist_kulcz_b* – Kulczyński's index, *dist_jacc_b* – Jaccard's index, *dist_eucl_b* – Euclidean distance

На рис. 13 приведены результаты кластеризации четырьмя наиболее распространенными методами (single, complete, ward, average) матрицы дистанций, полученной с помощью бинарной формы индекса Кульчинского. Недостатком первого из этих методов является цепной характер дендрограммы, где много одиночных присоединений. Оказались разбитыми точки Кизлярского района, а локалитеты Тюленьего острова распределены по трем кладам. Остальные три метода дают значительно более близкие результаты, которые лучше согласуются с географическим расположением локалитетов. Так, во всех трех случаях, все локалитеты Кизлярского района попадают в одну кладу. Однако в случае complete кластеризации оказываются разбитыми не только точки острова Тюлений, но и выборки большо-

го объема с острова Чечень. Достаточно отметить отделение обобщающей информации по острову от индивидуальных точек. Наиболее точное совпадение между собой и с географическим распределением дают методы average и ward, которые обычно и рассматриваются биологами как наиболее адекватные методы кластеризации данных подобного рода. В дальнейшем мы будем использовать только эти два метода. Необходимо напомнить, что клады "Т1-Т4" острова Чечень, а также точки "blizhniaya" и "NE" острова Тюлений характеризуются слишком маленькими выборками и введены в матрицу просто для определения чувствительности разных методов к объему выборки. Поэтому некоторые аномалии в их расположении на дендрограмме не должны вводить в заблуждение.

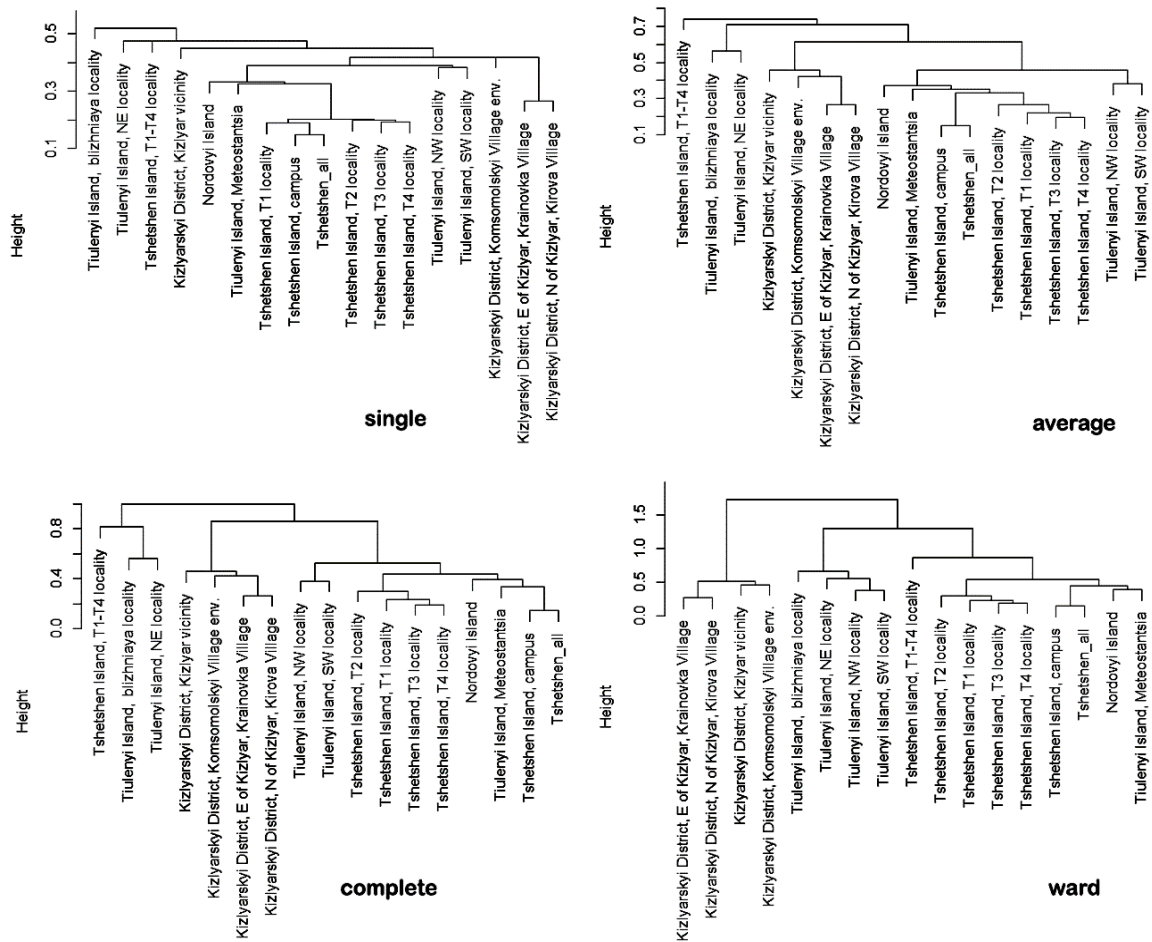


Рис. 13. Влияние различных методов кластеризации на получаемую дендрограмму. Дистанционная матрица получена с помощью бинарной формы индекса Кульчинского
Fig. 13. Effect of different clustering methods on the dendrogram shape. Distance matrix was calculated using the binary form of the Kulczyński's index

Сравнивая результаты кластеризации дистанционных матриц, полученных с помощью евклидова расстояния и индекса Жаккара (рис. 14-15), нетрудно видеть, что евклидово расстояние оказывается мало пригодным методом для сравнения фаунистических списков. Индекс Жаккара дает результаты весьма близкие к уже рассмотренным, полученным с помощью индекса Кульчинского. Все дендрограммы на основе этих двух показателей демонстрируют неравномерность выборок с острова Тюлений, где

выборка с окрестностей Метеостанции оказывается близкой к сборам с острова Нордовый и кластеру сборов с острова Чечень. Крайний правый кластер на рис. 14 соответствует самым маленьким выборкам и противоречит географическому расположению точек на всех дендрограммах.

Количественные варианты биномиального индекса и евклидова расстояния дали трудноинтерпретируемые результаты и здесь не рассматриваются.

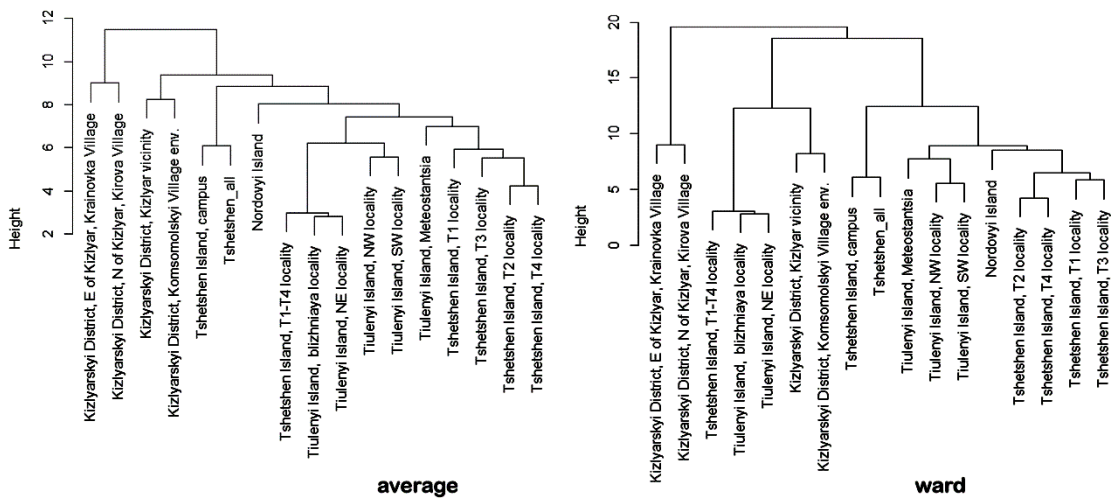


Рис. 14. Сходство сборов жуужелиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Эвклидово расстояние
Fig. 14. Similarity of carabid samples collected in different coastal and island sites of Dagestan, euclidean distance

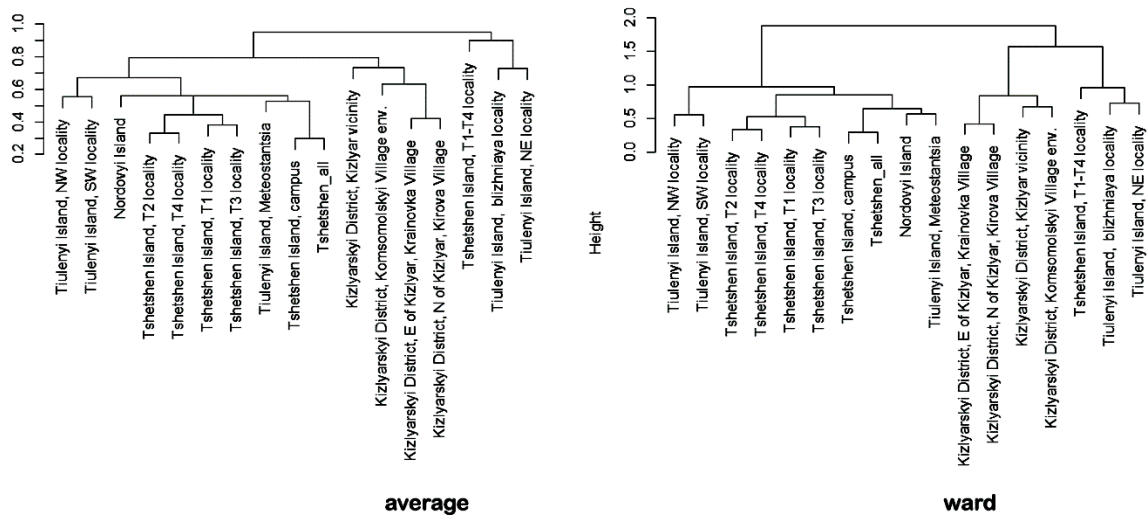


Рис. 15. Сходство сборов жуужелиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Дистанционная матрица рассчитывалась по бинарной форме индекса Жаккара
Fig. 15. Similarity of carabid samples collected in different coastal and island sites of Dagestan. Distance matrix was calculated using binary form of the Jaccard's index

На рис. 16 приведены данные на основе дистанционной матрицы, рассчитанной с помощью индекса Мориситы, который считается мало зависящим от выборки. За исключением самых базальных ветвлений, все четыре клады при обоих методах кластеризации совершенно идентичны и абсолютно точно соответствуют географическому происхождению сборов. Единственное исключение – клада самых мелких выборок, полу-

ченных преимущественно ручным сбором (причина этого уже обсуждалась выше). Таким образом, хотя слишком маленькие выборки все равно интерпретировались неверно, в целом необходимо отметить, что этот метод дал наилучшее совпадение с географическим фактором, который при таком подходе может рассматриваться как своеобразный контроль проведенной классификации. Соответственно, сближение всех значи-



тельных выборок с острова Тюлений и выборки с острова Нордовый можно рассмат-

ривать как объективный факт.

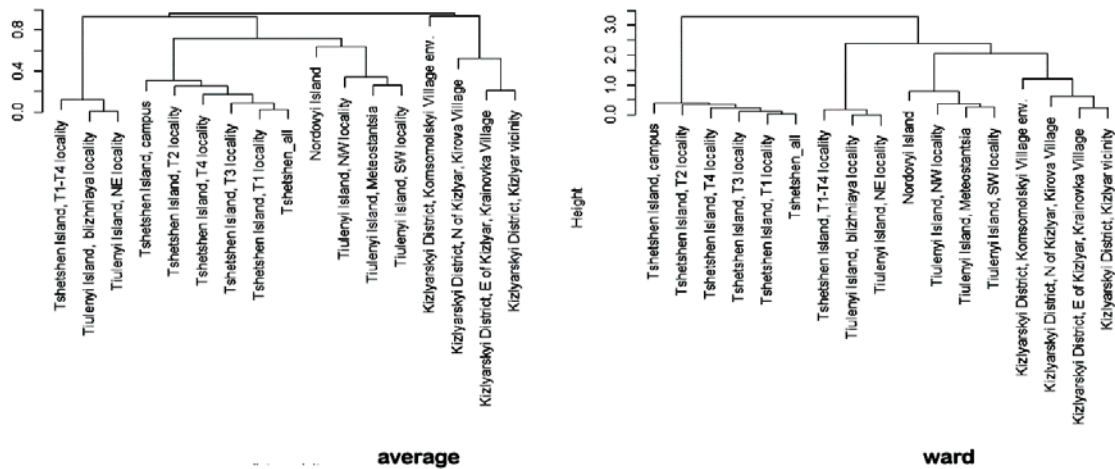


Рис. 16. Сходство сборов жужелиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Дистанционная матрица рассчитывалась с помощью индекса Мориситы
Fig. 16. Similarity of carabid samples collected in different coastal and island sites of Dagestan. Distance matrix was calculated using the Morisita's index

Результаты на основе дистанционной матрицы, рассчитанной на основе индекса Брэй-Кэтиса (рис. 17) и количественной формы индекса Жаккара (рис. 19), оказались совершенно такие же, как и для индекса Мориситы, вплоть до выделения общей островной клады при кластеризации методом average.

ную кладу локалитеты Кизлярского района, но один из локалитетов острова Тюлений («Метеостанция») присоединил к кладе локалитетов острова Чечень при методе кластеризации average. При кластеризации Уарда значительная часть точек острова Тюлений оказалось в одной кладе с островом Нордовый и локалитетом «Лагерь» острова Чечень. Близкий результат дало использование индекса Сао.

Количественный вариант меры Кульчинского (рис. 18) выделил в самостоятель-

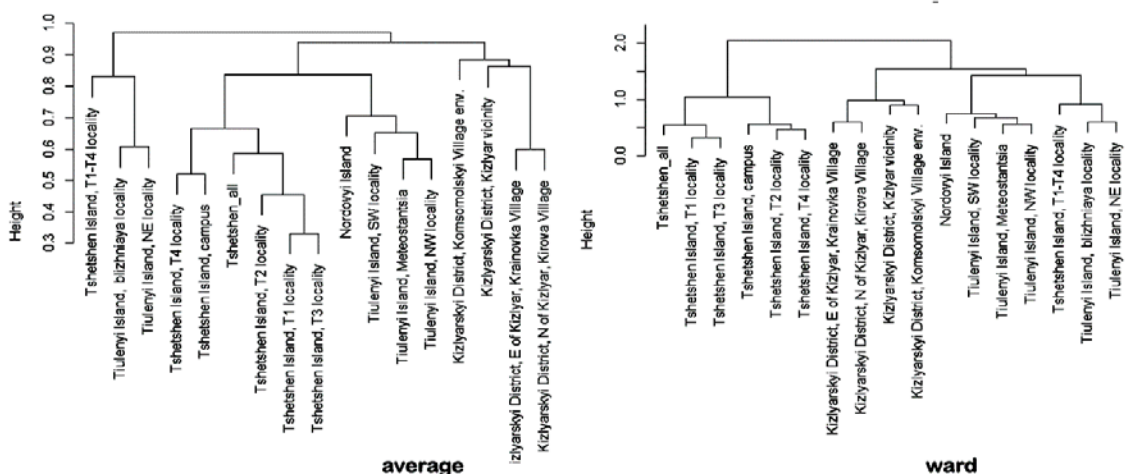


Рис. 17. Сходство сборов жужелиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Дистанционная матрица рассчитывалась с помощью индекса Брэй-Кэтиса
Fig. 17. Similarity of carabid samples collected in different coastal and island sites of Dagestan. Distance matrix was calculated using the Bray-Curtis index

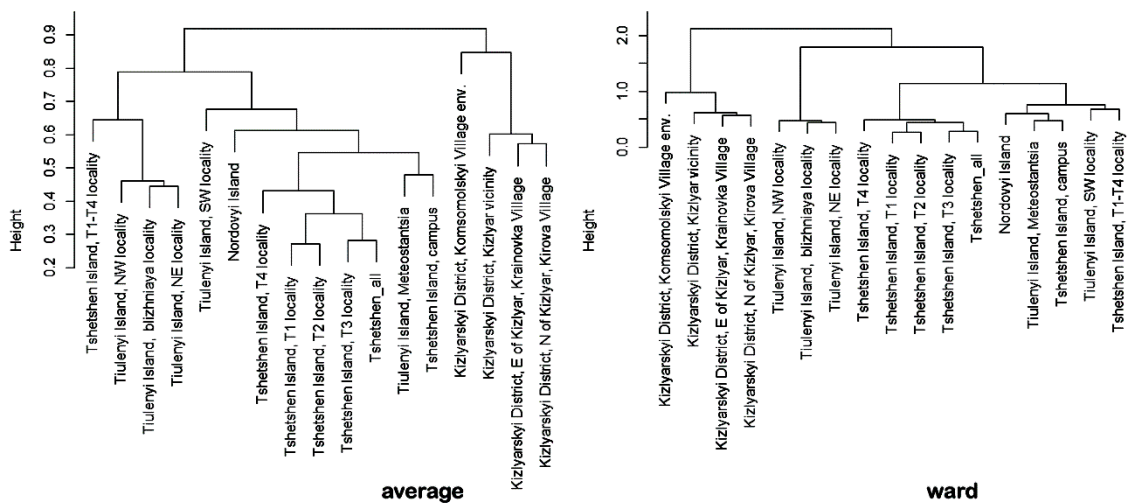


Рис. 18. Сходство сборов жулиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Дистанционная матрица рассчитывалась с помощью количественной формы индекса Кульчинского

Fig. 18. Similarity of carabid samples collected in different coastal and island sites of Dagestan. Distance matrix was calculated using quantitative form of the Kulczyński's index

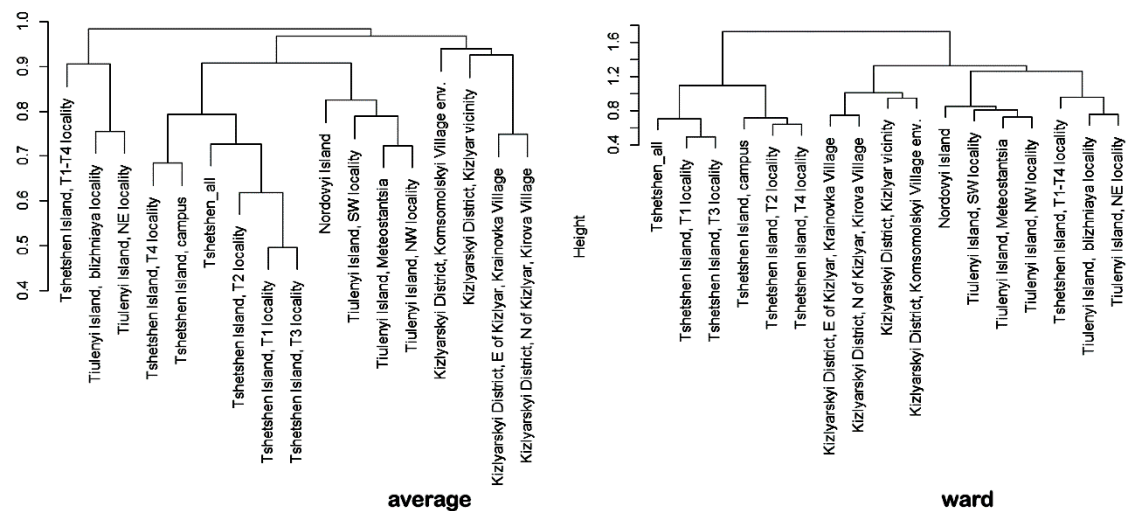


Рис. 19. Сходство сборов жулиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Дистанционная матрица рассчитывалась с помощью количественной формы индекса Жаккара

Fig. 19. Similarity of carabid samples collected in different coastal and island sites of Dagestan. Distance matrix was calculated using quantitative form of the Jaccard's index

Сам по себе кластерный анализ не является доказательной статистической процедурой. Достаточно сказать, что разбивка на кластеры происходит и в случае применения кластерного анализа к матрице, полученной генератором псевдослучайных величин. Именно поэтому совпадение результатов кластерного анализа, проведенного при

использовании различных дистанционных метрик и методов кластеризации, может рассматриваться как свидетельство неслучайности полученных результатов.

Однако существуют методы, основывающиеся на применении нуль-гипотезы о случайном характере наблюдаемых классификаций, которые позволяют оценить до-



стоверность ветвлений дендрограммы. В первую очередь, это бутстреп (bootstrap) и jack-knife анализ. В первом случае в исходную матрицу вносятся случайные возмущения (или за счет псевдовыборок из пула данных получают группу матриц), во втором – используется последовательное исключение ряда характеристик (в нашем случае видов) из исходной матрицы. Ветвления проверяются при этом на устойчивость в получаемых кладограммах.

В языке R расчет бутстреп индексов реализован в функции *pvclust()* пакета *pvclust*. На рис. 20-21 приведены результаты кластеризации с полученными бутстреп индексами при использовании методов кластеризации *average* и *ward*. На рисунках 20-21 **au** соответствует более точному (Approximately Unbiased) значению вероятности **p**, чем более простой и менее точный при больших значениях коэффициентов корреляции ин-

декс **bp** (Bootstrap Probability). Приведенные данные показывают, что несмещенные варианты бутстреп индексов демонстрируют очень высокую вероятность практически всех клад. Отличия между двумя методами кластеризации сводятся к положению объединенной выборки с островов Нордовый и Тюлений. При кластеризации *average* она оказывается в одной кладе с островом Чечень и формирует, таким образом, единую островную кладу, в то время как при кластеризации Уарда эти острова по структуре сборов оказываются ближе к материковым сборам Кизлярского района. Положение клады неадекватных с точки зрения объема и структуры применяемых методов сбора выборок («Т1-Т4» с острова Чечень и «NE» и «blizhniaya» с острова Тюлений) лишний раз показывает, что никакие математические приемы не в силах исправить исходно недостаточный и невыравненный материал.

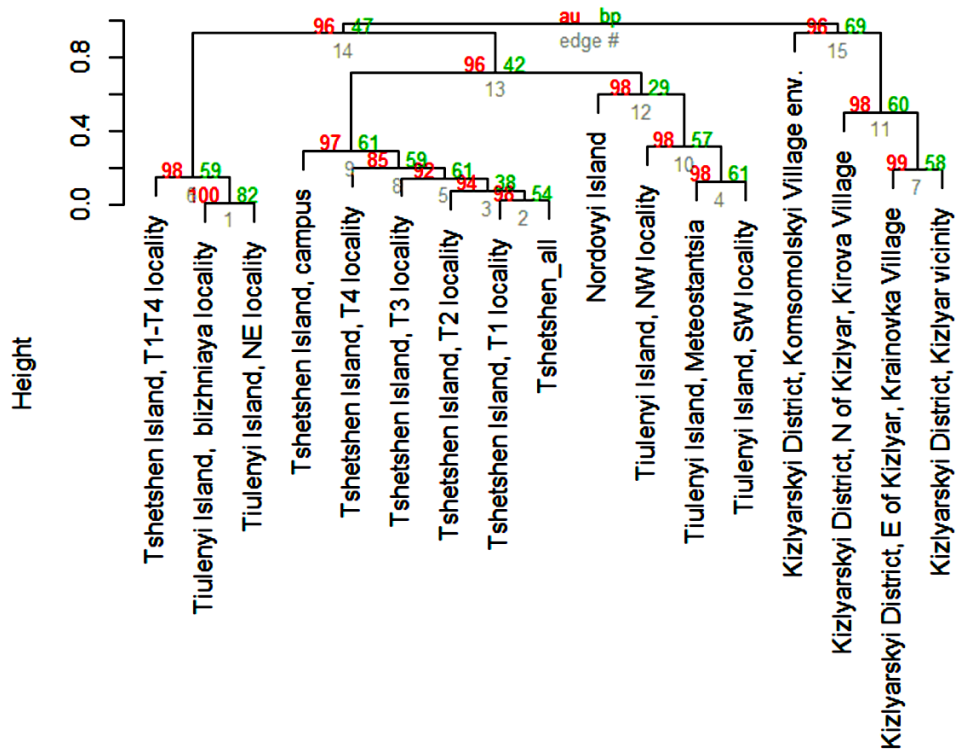


Рис. 20. Сходство сборов жужелиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Метод кластеризации – *average*. Метод расчета дистанционной матрицы – *correlation*

Fig. 20. Similarity of carabid collections in different coastal and island sites of Dagestan. Clustering method – *average*. Distance matrix was calculated using *correlation*

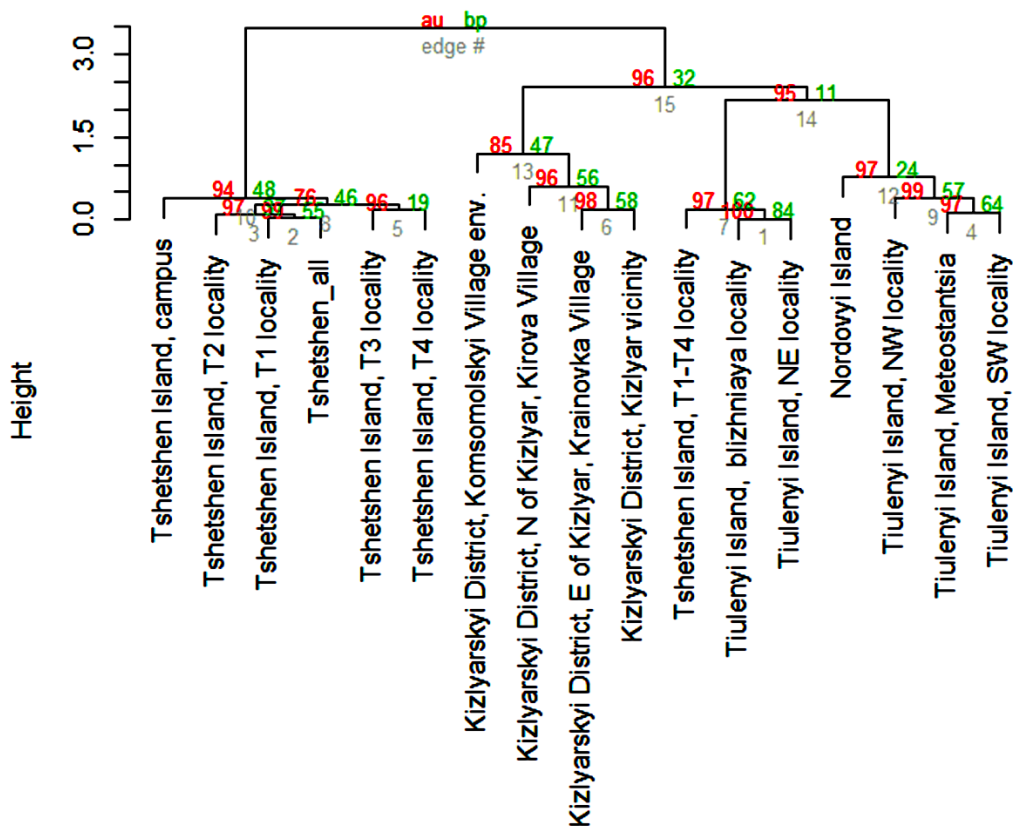


Рис. 21. Сходство сборов жуужелиц из различных мест Прикаспийской части и островов Дагестана. Метод кластеризации – ward. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation

Fig. 21. Similarity of carabid samples collected in different coastal and island sites of Dagestan. Clustering method – ward. Distance matrix was calculated using correlation

В рассмотренном случае дистанционная матрица получена на основе коэффициента корреляции, который обычно не считается оптимальным выбором при сравнении экологических сообществ. Однако в данном случае это оказалось оправданным, поскольку полученная таким образом группировка мест сбора совпала с результатами применения традиционных для исследования сообществ мер сходства, таких как индекса Брей-Кэтиса, Мориситы и других. Дополнительная проверка пригодности различных мер сходства для оценки близости сборов жуужелиц в разных географических точках и анализ бустреп-поддержек основных ветвлений дендрограмм были проведены в программе PAST 3.14 [35] (folk.uio.no/ohammer/past). Была показана идентичность топологии ветвлений дендрограмм и высокая степень совпадения с географическим происхождением выборок в случае использования следующих мер сходства: Брей-Кэтиса

(=Чекановского-Сёренсена), Симпсона, коэффициента корреляции, хордовой и косинусной мер сходства. Во всех этих случаях выделяются три основные клады: сборы с острова Чечень, сборы из равнинной части Дагестана и клада со сборами с островов Тюлений и Нордовый. Небольшая четвертая клада представлена самыми ограниченными по объему сборами с острова Чечень и Тюлений и уже многократно обсуждалась. Причем в случае индекса Симпсона даже две из этих трех самых маленьких выборок оказались присоединенными к своим территориальным кладам.

Резюмируя все данные по кластерному анализу, необходимо признать высокую степень однородности выборок жуужелиц из локалитетов в пределах острова Чечень с одной стороны и всех сборов в Кизлярском районе с другой, а также достаточно гетерогенный характер выборок с острова Тюлений, причем сборы с этого острова и острова



Нордовый то оказываются в одной островной кладе со сборами с острова Чечень, то

объединяются с материковыми сборами из Кизлярского района.

6. Оценка миграционного потенциала прибрежных и островных сообществ жужелиц Дагестана

Таблица 5

Коэффициента направления расселения для различных мест сборов Западного Прикаспия и островов Каспийского моря

Table 5

Coefficients of dispersal direction between geographically connected areas in different sites of the Western Caspian lowland and islands in the Caspian See

	Кирова Kirova	Крайновка Krainovka	Остров Нордовый Nordovyi Isl.	Остров Тюлений (метеостанция) Tyulenyi Isl. (meteostation)	Остров Чечень (лагерь) Tshetshen Isl. (campus)	Остров Чечень (Т1) Tshetshen Isl. (T1)	Остров Чечень (Т2) Tshetshen Isl. (T2)	Остров Чечень (Т3) Tshetshen Isl. (T3)	Остров Чечень (Т4) Tshetshen Isl. (T4)
Кирова Kirova	0	-0.1238	0.1046	0.0490	0.0242	-0.0155	0.0070	-0.0205	0.0289
Крайновка Krainovka	0.1238	0	0.1059	0.0763	0.0883	0.0040	0.0433	-0.0316	0.0976
Остров Нордовый Nordovyi Isl.	-0.1046	-0.1059	0	0.1173	-0.2027	-0.1339	-0.1298	-0.0839	-0.1270
Остров Тюлений (метеостанция) Tyulenyi Isl. (meteostation)	-0.0490	-0.0763	-0.1173	0	-0.2145	-0.1115	-0.1150	-0.0624	-0.1872
Остров Чечень (лагерь) Tshetshen Isl. (campus)	-0.0242	-0.0883	0.2027	0.2145	0	<u>-0.2020</u>	<u>-0.0308</u>	<u>-0.2152</u>	<u>0.1663</u>
Остров Чечень (Т1) Tshetshen Isl. (T1)	0.0155	-0.0040	0.1339	0.1115	0.2020	0	<u>0.3267</u>	<u>-0.2514</u>	<u>0.2774</u>
Остров Чечень (Т2) Tshetshen Isl. (T2)	-0.0070	-0.0433	0.1298	0.1150	0.0308	-0.3267	0	<u>-0.3188</u>	<u>0.2259</u>
Остров Чечень (Т3) Tshetshen Isl. (T3)	0.0205	0.0316	0.0839	0.0624	0.2152	0.2514	0.3188	0	<u>0.2214</u>
Остров Чечень (Т4) Tshetshen Isl. (T4)	-0.0289	-0.0976	0.1270	0.1872	-0.1663	-0.2774	-0.2259	0.2214	0



Использование функции *bgdispersal()* пакета *vegan* позволяет оценить коэффициент расселения и выделить наиболее вероятные направления расселения видов. В таблице 5 приведена таблица коэффициента DD4 этой функции, который рассчитывается по следующей формуле:

$DD4_{jk} = 2W(A, B) = ((A+B)(A+B \cdot W))$,
где

$W = \sum(\min(\text{vector1}, \text{vector2}))$, $A = \sum(\text{vector1})$, $B = \sum(\text{vector2})$

В левой части полученной симметричной матрицы полужирным шрифтом выделены значимые с точки зрения расселения между островами и материком значения ко-

эффициента, а в правой части таблицы подчеркнутым шрифтом показаны отношения между различными локалитетами острова Чечень. Эти данные показывают, что и сейчас наиболее вероятным направлением расселения является расселение с материка на острова (знак минус указывает на направление от локалитета в колонке к локалитету в строке и наоборот). Миграция видов жуужелиц с острова Нордовый, расположенного ближе к материку, на остров Тюлений более вероятна, чем обратная. Интерпретация значения коэффициента расселения в пределах острова Чечень значительно менее очевидна и достаточно противоречива.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведения сборов в пяти локалитетах островов Чечень различными методами, включая светоловушки, почвенные ловушки, усиленные светом, обычные почвенные ловушки и ручной сбор было собрано 32799 экземпляров жуужелиц, относящихся к 123 видам.

Несмотря на ожидаемое отсутствие эндемичных видов, установлено, что видовой состав жуужелиц острова достаточно своеобразен по сравнению с прилегающими полупустынными прибрежными регионами Дагестана и другими островами Каспийского моря. В целом это своеобразие заключается в большем участии пустынных и полупустынных видов жуужелиц, что сближает фауну острова Чечень, с одной стороны, с фауной Калмыкии, а с другой – с фауной Средней Азии (*Calosoma imbricatum deserticola*, *Clivinopsis conicicollis*, *Scarites salinus*, *Sirdenus grayii*, *Acinopus striolatus*, *Anaulacus ruficornis*, *Cymindis andreae*, *Trichis maculata*). Отмечено отсутствие на острове ряда обычных для прилегающей равнинной части Дагестана видов жуужелиц.

Изучение кривых ранг-обилие показало, что большая часть сборов лучше всего описывается распределением Ципфа-Мандельброта, только в одном из изученных локалитетов было обнаружено большее совпадение с логнормальным распределением Престона. Эти данные говорят в пользу однородности выборок с острова. Из-за слабого соответствия логнормальному распределению можно ожидать значительного увеличения числа обнаруженных видов в будущем, но преимущественно за счет видов-мигрантов из смежных территорий.

Несмотря на выравненность условий на острове и значительные выборки, ни один из индексов видового богатства не смог полностью нивелировать влияние объема выборки, стабилизация значений индекса Менхиника происходит при объемах выборок в диапазоне 5 000-11 000 экземпляров. Количество обнаруженных видов по отдельным локалитетам острова Чечень варьирует от 45 до 89, индекс Менхиника – от 0,57 до 1,46, а индекс Маргалефа – от 5,3 до 11, что в среднем ниже, чем в смежных прибрежных регионах Дагестана.

Несмотря на то, что индексы биоразнообразия варьируют по различным географическим точкам в достаточно широких пределах (так, индекс Шеннона находится в диапазоне от 1.58 до 3.38 в Кизлярском районе, от 0.77 до 2.97 на острове Тюлений и от 0.92 до 2.79 на острове Чечень), можно констатировать, что при учете только выборок значительного объема, биоразнообразие острова Чечень заметно меньше материкового. Это особенно наглядно доказывается использованием кривых разрежения.

Разложение γ -разнообразия на α - и β -компоненты показало, что β -разнообразие жуужелиц острова Чечень лишь незначительно превышает единицу. Увеличение биоразнообразия сборов жуужелиц при включении в анализ новых территорий происходит преимущественно за счет β -разнообразия, α -разнообразие жуужелиц в прилегающих районах полупустынного Дагестана только незначительно превышает таковое острова Чечень. Так, в терминах эффективного числа видов α -разнообразие жуужелиц острова Чечень равно 11,8 видам, в то время как для



всего рассматриваемого региона Дагестана этот показатель равен 13,9, а показатели β -разнообразия – 1,2 и 2,0 соответственно.

Сравнение сборов жуужелиц в различных локалитетах между собой путем вычисления дистанционной матрицы и ее последующей кластеризацией подтвердило специфичность видового состава и структуры встречаемости жуужелиц в каждом из сравниваемых регионов. Эти данные позволяют описать сообщество жуужелиц острова Чечень как наиболее бедное и специфичное, сообщества жуужелиц в пределах Кизлярского района – как наиболее богатые, а сообщества островов Тюлений и Нордовый – как промежуточные.

Оценка коэффициента расселения позволила обозначить наиболее вероятное направление расселения видов жуужелиц – с материка на остров. Сходное направление

показано для острова Тюлений (с более близкого к материку острова Нордовый).

Совокупность полученных результатов говорит в пользу того, что фауна жуужелиц отдельных островов Каспийского моря является в каждом конкретном случае относительно случайной и обедненной выборкой из единого регионального пула видов жуужелиц аридных территорий Прикаспия и Средней Азии. Недостаточность материалов по другим островам пока не позволяет отдельно оценить влияние в процессе становления этой фауны таких факторов как геологический возраст островов, их площадь, расстояние от материка и пр. Несомненно, что продолжение этих исследований имеет большой теоретический и практический интерес, связанный с проблемами биоконсервации и прогноза численности видов.

Благодарности: Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, соглашение № 14.574.21.0109 (уникальный идентификатор прикладных научных исследований (проекта) – RFMEFI57414X0109).

Acknowledgements: The study is supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation, Agreement No. 14.574.21.0109 (an unique identifier for Applied Scientific Researches (Project) RFMEFI57414X0109).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абдурахманов Г.М. Состав и распределение жесткокрылых восточной части Большого Кавказа. Махачкала. 1981. 270 с.
2. Абдурахманов Г.М. Восточный Кавказ глазами энтомолога. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во. 1988. 136 с.
3. Ильина Е.В. Население жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Богосского хребта в Западном Дагестане // Энтомологическое обозрение. 1995. Т. 74, №4, С. 764-779.
4. Ильина Е.В. Материалы к фауне жуков Дагестана. Часть 1. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae). Махачкала. 1999. 45 с.
5. Сайпулаева Б.Н. Итоги изучения фауны и экологии жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Ирганайской котловины Республики Дагестан // Юг России: экология, развитие. 2011. Т.6, №4. С. 151-159. DOI: 10.18470/1992-1098-2011-4-151-159
6. Абдурахманов Г.М. Сравнительный анализ видового состава жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) прибрежных и островных экосистем Западного Прикаспия // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012. С. 7.
7. Абдурахманов Г.М. Видовой состав и ареалогический анализ жуужелиц прибрежных экосистем западного Каспия. В кн.: А напоследок я скажу. Махачкала. 2012. С. 317-411.
8. Абдурахманов Г.М., Ортобаева Л.М., Гасанова Л.Ш. К зоогеографическому статусу Терек-Кумской котловины и прилегающих островов Чечень, Тюлений и бархана Сарыкум // Материалы научной сессии энтомологов Дагестана. Махачкала. 1988. С. 26-28.
9. Магомедова С.Т. Итоги изучения жуужелиц подрода *Peryphus* Dejean рода *Bembidion* Latr. (Coleoptera, Carabidae) прибрежных и островных экосистем Западного Прикаспия // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012. С. 265.
10. Абдурахманов Г.М., Нахибашева Г.М., Клычева С.М., Эльдерханова З.М. Сравнительный анализ видовых составов жуужелиц прибрежных и островных экосистем Западного Каспия // Юг России: экология, развитие. 2011, Т. 6, №4. С. 51-71. DOI:10.18470/1992-1098-2011-4-51-71
11. Белоусов И.А., Кабак И.И. Опыт использования баз данных для экологического анализа на примере жуков семейства жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Информационный бюллетень МОББ. 2007. №38. С. 26-31.
12. Белоусов И.А., Кабак И.И. Опыт использования баз данных в таксономических и экологических исследованиях на примере изучения жуков-жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Материалы



- XIV съезда Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012. С. 51.
13. Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana eds.). Vol. 1: Archostemata – Mухophaga – Adepnaga. Stenstrup: Apollo Books. 2003. 819 p.
14. Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia, Moscow: Pensoft, Series faunistica. N3. 1995. 271 p.
15. Белоусов И.А., Кабак И.И., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Рабаданов М.Ш. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) острова Чечень в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2014. Т. 9, №3. С. 93-98. DOI: 10.18470/1992-1098-2014-3-93-98
16. Fedorenko D. Reclassification of world Dyschiriini, with a revision of the Palaearctic fauna (Coleoptera, Carabidae). Sofia, Moscow, St. Petersburg: Pensoft Publishers. 1996. 224 p.
17. Белоусов И.А., Кабак И.И., Абдурахманов Г.М., Нахибашева Г.М. К изучению малоизвестных жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Прикаспийской низменности // Юг России: экология, развитие. 2013. Т. 8, №1. С. 53-57. DOI: 10.18470/1992-1098-2013-1-53-57
18. Kataev B.M. New and little-known species of ground beetles of the genus Harpalus from Palaearctic Asia (Coleoptera, Carabidae) // Zoosystematica Rossica. 1993. Vol. 2, N1. P. 121-136.
19. Калужная Н.С., Комаров Е.В., Черезова Л.Б. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Нижнего Поволжья. Волгоград: Региональный центр по изучению и сохранению биоразнообразия. 2000. 204 с.
20. Kataev B.M., Wrase D.W., Ito N. Harpalina. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana eds.). Vol. 1. Archostemata – Mухophaga – Adepnaga. Stenstrup: Apollo Books. 2003. P. 367-397.
21. Кабак И.И., Кадырбеков Р.Х., Колов С.В. Материалы к распространению некоторых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Южном и Юго-Восточном Казахстане // Selevinia. 2012. Т. 20. С. 164-166.
22. Нахибашева Г.М., Белоусов И.А., Кабак И.И., Абдурахманов Г.М. 2012. Материалы по распространению некоторых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Дагестане // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012. С. 305.
23. Magurran A.E. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing. 2004. 256p.
24. Furnas B.J., Barrett R.H. Comparisons of intermediately ranked species in avian rank-abundance distributions from four California forests // California Fish and Game 2014. Vol. 100, no. 3. P. 356–370.
25. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука. 1982. 287 с.
26. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. Москва: Изд-во МГУ. 1999. 94 с.
27. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения. В кн.: Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: СамНЦ РАН. 2005. С. 91-129.
28. Белоусов И.А., Кабак И.И., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М. Оценка биоразнообразия жуков семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Восточного Кавказа на основе индексов видового богатства с использованием баз данных // Научный журнал КубГАУ. 2012. N83(09). С. 1-25.
29. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра. 2011. 255 с.
30. Jost L. Entropy and diversity // Oikos. 2006, no. 113. P. 363-375.
31. Sanders H. Marine benthic diversity: a comparative study // American Naturalist. 1968, no. 102(925). P. 243-283.
32. Jost L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components // Ecology. 2007, vol. 88. P. 2427-2439.
33. Hill M.O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // Ecology. 1973, vol. 54. P. 427-432.
34. Jost L. Independence of alpha and beta diversities // Ecology. 2010, vol. 91. P. 1969-1974.
35. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 2001, vol. 4. P. 1-9.

REFERENCES

1. Abdurakhmanov G.M. *Sostav i raspredelenie zhestkokrylykh vostochnoi chasti Bolshogo Kavkaza* [The composition and origin of the beetle fauna of the eastern part of the Caucasus Major]. Makhachkala, Dagestan Book Publ., 1981. 270 p. (In Russian)
2. Abdurakhmanov G.M. *Vostochnyi Kavkaz glazami entomologa* [The Eastern Caucasus through the eyes of an entomologist]. Makhachkala, Dagestan Book Publ., 1988. 136 p. (In Russian)
3. Ilyina E.V. Carabid beetle population (Coleoptera, Carabidae) of the Bogos Mountain Range in Western Dagestan. Entomologicheskoye obozrenie [Entomological Review]. 1995, vol. 74, no. 4, pp. 764-779. (In Russian)



4. Ilyina E.V. *Materialy k faune zhukov Dagestana. Chast I. Zhuzhelitsy (Carabidae)* [Materials to the fauna of beetles (Coleoptera) of Dagestan. Part I. Carabidae]. Makhachkala. 1999. 45 p. (In Russian)
5. Saipullaeva B.N. Results of the study the fauna and ecology of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the hollow Irganayskaya in Dagestan. *South of Russia: ecology, development*, 2011, vol. 6, no. 4, pp. 151-159. (In Russian) DOI:10.18470/1992-1098-2011-4-151-159
6. Abdurakhmanov G.M. Sravnitelnyi analiz vidovogo sostava zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) pribrezhnykh i ostrovnykh ekosistem Zapadnogo Prikaspiya [Comparative analysis of species composition of the ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in the coastal and island ecosystems of the Western Caspian]. *Materialy XIV syezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva, Sankt-Peterburg, 27 avgusta – 1 sentyabrya 2012* [XIV Congress of the Russian Entomological Society, Saint-Petersburg, August 27 – September 1, 2012]. Saint-Petersburg, 2012, 7 p. (In Russian)
7. Abdurakhmanov G.M. The species composition and arealologic analysis of littoral ecosystems of the Western Caspian Sea. *In: A naposledok ya skazhu* [And finally I will tell]. Makhachkala, 2012, pp. 317-411. (In Russian)
8. Abdurakhmanov G.M., Ortobaeva L.M., Gasanova L.Sh. K zoogeograficheskomu statusu Terek-Kumskoy kotloviny i priliegayushchikh ostrovov Tshetshen, Tyulenyi i barkhana Sarykum [To the zoogeographical state of the Terek-Kuma Hollow and adjacent islands Tshetshen, Tyulenyi and the Sarykum Sand Dune]. *Materialy nauchnoi sessii entomologov Dagestana* [Material of the scientific session of the entomologists of Dagestan]. Makhachkala, 1988, pp. 26-28. (In Russian)
9. Magomedova S.T. Itogi izucheniya zhuzhelits podroda *Peryphus* Dejean roda *Bembidion* Latr. (Coleoptera, Carabidae) pribrezhnykh i ostrovnykh ekosistem Zapadnogo Prikaspiya [Results of the study of ground-beetle of the subgenus *Peryphus* Dejean of the genus *Bembidion* Latr. (Coleoptera, Carabidae) of coastal and island ecosystems of the Western Caspian]. *Materialy XIV syezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva, Sankt-Peterburg, 27 avgusta – 1 sentyabrya 2012* [XIV Congress of the Russian Entomological Society, Saint-Petersburg, August 27 – September 1, 2012]. Saint-Petersburg, 2012, 265 p. (In Russian)
10. Abdurakhmanov G.M., Nakhibasheva G.M., Klicheva S.M., Eldarkhanova Z.M. A comparative analysis of species composition of ground beetles of coastal and island ecosystems of the Western Caspian. *South of Russia: ecology, development*. 2011, vol. 6, no. 4. pp. 51-71. (In Russian) DOI:10.18470/1992-1098-2011-4-51-71
11. Belousov I.A., Kabak I.I. Experience of use of database systems in ecological studies exemplified for ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Informatsionnyi byulleten' MOBB* [Information Bulletin MOBB]. 2007, vol. 38, pp. 26-31. (In Russian)
12. Belousov I.A., Kabak I.I. Opyt ispolzovaniya baz dannyykh v taksonomicheskikh i ekologicheskikh issledovaniyakh na primere izucheniya Zhukov-zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) [Experience of use of database systems in taxonomic and ecological studies exemplified for ground beetles (Coleoptera, Carabidae)]. *Materialy XIV syezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva, Sankt-Peterburg, 27 avgusta – 1 sentyabrya 2012* [XIV Congress of the Russian Entomological Society, Saint-Petersburg, August 27 – September 1, 2012]. Saint-Petersburg, 2012, 51 p.
13. Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana eds.). Vol. 1: Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Stenstrup: Apollo Books. 2003. 819 p.
14. Kryzhanovskiy O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia, Moscow, Pensoft, Series faunistica. no. 3. 1995. 271 p.
15. Belousov I.A., Kabak I.I., Nakhibasheva G.M., Mukhtarova G.M., Rabadanov M. Carabid beetles fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Tshetshen island in the Caspian sea. *South of Russia: ecology, development*. 2014, vol. 9, no. 3, pp. 93-98. DOI: 10.18470/1992-1098-2014-3-93-98 (In Russian)
16. Fedorenko D. Reclassification of world Dyschiriini, with a revision of the Palaearctic fauna (Coleoptera, Carabidae). Sofia, Moscow, St. Petersburg, Pensoft Publishers. 1996. 224 p.
17. Belousov I.A., Kabak I.I., Abdurakhmanov G.M., Nakhibasheva G.M. To the knowledge of poorly known carabids (Coleoptera, Carabidae) of the Caspian Lowland. *South of Russia: ecology, development*. 2013, vol. 8, no. 1, pp. 53-57. DOI: 10.18470/1992-1098-2013-1-53-57
18. Kataev B.M. New and little-known species of ground beetles of the genus *Harpalus* from Palaearctic Asia (Coleoptera, Carabidae). *Zoosystematica Rossica*. 1993, vol. 2, no. 1, pp. 121-136.
19. Kaljuzhnaya N.C., Komarov E.V., Cherezova L.B. *Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Nizhnego Povolzhya* [Beetles (Insecta, Coleoptera) of the Low Volga Region]. Volgograd, Regional Center of studying and conservation of biodiversity. 2000. 204 p. (In Russian)
20. Kataev B.M., Wrase D.W., Ito N. *Harpalina*. *In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera* (I. Löbl, A. Smetana eds.). Vol. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Stenstrup, Apollo Books. 2003. P. 367-397.
21. Kabak I.I., Kadyrbekov R.Kh., Kolov S.V. Materials on the distribution of some ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in Southern and South-



- Eastern Kazakhstan. Selevinia, 2012, vol. 20, pp. 164-166. (In Russian)
22. Nakhibasheva G. M., Belousov I.A., Kabak I.I., Abdurakhmanov G.M. Materialy po rasprostraneniyu nekotorykh vidov zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v Dagestane [New data on the distribution of some ground-beetles in Dagestan (Coleoptera, Carabidae)]. *Materialy XIV syezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva, Sankt-Peterburg, 27 avgusta – 1 sentyabrya 2012* [XIV Congress of the Russian Entomological Society, Saint-Petersburg, August 27 – September 1, 2012]. Saint-Petersburg, 2012, 305 p.
23. Magurran A.E. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 256p.
24. Furnas B.J., Barrett R.H. Comparisons of intermediately ranked species in avian rank-abundance distributions from four California forests. *California Fish and Game*. 2014. Vol. 100, no. 3. pp. 356–370.
25. Pesenko Yu.A. *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniakh* [Principles and methods of quantitative analyses in the faunistic investigations]. Moscow, Nauka Publ., 287 p. (In Russian)
26. Lebedeva N.V., Drozdov N.N., Krivolutzkiy D.A. *Bioraznobraziye i metody ego otsenki* [Biodiversity and methods of its evaluation]. Moscow, Moscow State University Publ., 1999. 94 p. (In Russian)
27. Shitikov V.K., Rosenberg G.S. Assessment of biodiversity: an attempt of the formal generalization. *In: Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii (sbornik nauchnykh trudov, posvyastshionnyi pamyati A.I. Bakanova)* [Quantitative methods in ecology and hydrobiology (collection of research papers dedicated to the memory of I.A. Bakanov)]. Togliatti, Samara Scientific Center of RAS Publ., 2005, pp. 91-129. (In Russian)
28. Belousov I.A., Kabak I.I., Nakhibasheva, Mukhtarova G.M. The assessment of biodiversity of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Eastern Caucasus based on species richness indices with use of the database system. *Nauchnyi zhurnal KubGAU* [Scientific Journal of KubSAU]. 2012, no. 83(09), pp. 1-25. (In Russian)
29. Shitikov V.K., Zinchenko T.D., Rosenberg G.S. *Makroekologiya rechnykh soobshchestv: kontseptsii, metody, modeli* [Macroecology of river communities: conceptions, methods, models]. Togliatti, Cassandra Publ., 2011. 255 p. (In Russian)
30. Jost L. Entropy and diversity. *Oikos*, 2006, no. 113, pp. 363-375.
31. Sanders H. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, 1968, no. 102(925), pp. 243-283.
32. Jost L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 2007, vol. 88, pp. 2427-2439.
33. Hill M.O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 1973, vol. 54, pp. 427-432.
34. Jost L. Independence of alpha and beta diversities. *Ecology*, 2010, vol. 91, pp. 1969-1974.
35. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, pp. 1-9.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Игорь А. Белоусов* - к.б.н., ведущий научный сотрудник, Федеральное Государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ФБГНУ ВИЗР), Россия 196608
г. Санкт-Петербург-Пушкин, ш. Подбельского, д. 3.
E-mail: ibelous@yandex.ru

Илья И. Кабак - к.б.н., старший научный сотрудник, Федеральное Государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ФБГНУ ВИЗР), г. Санкт-Петербург-Пушкин, Россия.
E-mail: ilkabak@yandex.ru

Гайирбег М. Абдурахманов - академик РЭА, д.б.н., профессор, заслуженный деятель науки РФ, заведующий кафедрой биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

AUTHORS INFORMATION

Affiliations

Igor A. Belousov* - Ph.D., leading researcher, Federal State Budget Scientific Institution "All-Russian Institute of Plant Protection", (FSBSI VIZR), 3, Podbelskogo Highway, St. Petersburg, Pushkin, 196608 Russia.
E-mail: ibelous@yandex.ru

Ilya I. Kabak - Ph.D., senior researcher, Federal State Budget Scientific Institution "All-Russian Institute of Plant Protection", (FSBSI VIZR), St. Petersburg, Pushkin, Russia. E-mail: ilkabak@yandex.ru

Gayirbeg M. Abdurakhmanov - Academician of Russian Academy of Ecology, Doctor of Biological Sciences, Professor, Honored Scientist of Russia, Head of the department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University. Makhachkala, Russia.



Гульнара М. Мухтарова - к.б.н., доцент кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия, e-mail: gulnara-muhtarova@mail.ru

Gulnara M. Mukhtarova - Ph.D., Associate Professor of the department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.
e-mail: gulnara-muhtarova@mail.ru

Гульнара М. Нахибашева – к.б.н., доцент кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

Gulnara M. Nakhibasheva - Ph.D., Associate Professor of the department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Критерии авторства

Игорь А. Белоусов участвовал в определении материала, осуществлял разработку Базы данных, программирование, математическую обработку результатов, написание текста статьи. Илья И. Кабак участвовал в монтировке материала, изготовлении препаратов, определении видов и написании статьи, работе с иллюстрациями и таблицами. Гайирбег М. Абдурахманов осуществлял общее руководство проектом, организацией полевых работ и участвовал в сборе материала. Гульнара М. Мухтарова участвовала в сборе и первичной обработке материала. Гульнара М. Нахибашева участвовала в сборе, первичной обработке и определении материала, монтировке и изготовлении препаратов гениталий, написании статьи и осуществляла введение результатов в Базу данных. Первые два автора несут ответственность в случае обнаружения плагиата.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 09.08.2016
Принята в печать 12.09.2016

Contribution

Igor A. Belousov participated in determination of the material, developed the database interface and structure, was in charge with programming and mathematical treatment of results and wrote the papertext. Ilya I. Kabak participated in mounting the material, making the genital preparations, determining species, writing the paper and preparing illustrations and tables. Gayirbeg M. Abdurakhmanov provided the overall guidance of the project, organized and participated in field works.

Gulnara M. Mukhtarova participated in collecting and preliminary treatment of material. Gulnara M. Nakhibasheva participated in collecting material, mounting specimens, making the genital preparations, writing the paper and inputting data into the database.

The first two authors will be responsible in the case of plagiarism.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Received 09.08.2016
Accepted for publication 12.09.2016