

ТИПОЛОГИЯ КОМПЛЕКСОВ ЖУЖЕЛИЦ УРБАНИЗИРОВАННОГО ЛАНДШАФТА (НА ПРИМЕРЕ ГОРОДА КАЛУГИ)

В. В. Алексанов,

аспирант, Калужский государственный университет им. К. Э. Циолковского, victor_alex@list.ru,

С. К. Алексеев,

к. б. н., ст. научн. сотр. ГПЗ «Калужские засеки», stenus@yandex.ru,

М. Н. Синова,

к. б. н., доцент, КГУ им. К. Э. Циолковского, msinova@yandex.ru

В качестве факторов дифференциации населения жуужелиц исследован тип биотопа, сомкнутость древостоя, обработка почвы, застройка, фрагментация и геотопология. Исследовано четыре типа биотопов: лесные биотопы, луговые биотопы, сады (сельскохозяйственные участки) и дворы. Комплекс жуужелиц дворов характеризуется низким видовым разнообразием, отсутствием специфических видов и рассматривается как результат фрагментации лесного комплекса. В луговых биотопах складываются два различных комплекса жуужелиц — «влажнолуговой с лесными генералистами» и «сухо-луговой». В садах формируется самостоятельный комплекс жуужелиц со своими диагностическими видами. Навысшее видовое разнообразие и численное обилие жуужелиц складывается в садах. В качестве диагностических жизненных форм выделены зоофаги энгидеобиоты летающие, ходящие, бегозащие, стратобиоты подпочино-трещинные, миксофитофаги геохортобиоты. Приведены индексы относительной биотопической приуроченности в условиях города для 45 жуужелиц.

Four types of urban habitats are surveyed: woodland sites, meadows and lawns, gardens or agricultural sites, and yards. Woodland sites are inhabited with complex of forest generalist species and some open-habitat species. Gardens have the greatest species richness and abundance, and there are indicator «garden» carabids. Yards and sites of street tree have no special carabid species and lowest species richness. They are inhabited mainly with forest generalist species and some open-habitat species. So we assume that yard carabid complex is derivative of forest complex. Carabid complexes of meadows are too varying, and we distinguish two types: «mesohydrophilous complex with forest generalists» and «mesoxerophilous complex». Diagnostic life forms of these types of communities are myxophagous geochortobionts, zoophagous walking, running and flying epigeobionts and stratiobionts living in the litter and in cracks. Indexes of relative habitat preference for 45 species are evaluated. Differentiation of carabid population in urban area is influenced with tree canopy, ploughing, fragmentation, building, geotopology.

Ключевые слова: Carabidae, сообщество, видовое разнообразие, городские биотопы, дифференциация, жизненная форма, индикаторные виды.

Keywords: Carabidae, community, species diversity, urban habitats, differentiation, life form, indicator species.

Введение. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) известны как чувствительные индикаторы условий среды и нередко используются в качестве модельной группы при проведении урбоэкологических исследований [1]. При этом различные аспекты населения жуужелиц в городах изучены неодинаково. Если об особенностях альфа-разнообразия городских комплексов жуужелиц известно достаточно много, то представление о дифференцирующем разнообразии населения жуужелиц разработано слабо. Обычно описываются комплексы жуужелиц по биотопам, классифицированным по хозяйственному использованию (пустыри, парки, сады, кладбища, газоны) или типу растительности (древесно-кустарниковые и травянистые местообитания, луга). Нередко проводится формальная классификация карабидокомплексов средствами кластерного анализа без дальнейших выводов. Несмотря на повышение интереса к проблемам типологии животного населения, представление о классификации карабидокомплексов в целом нельзя считать достаточно сформированным. Известно, что характер карабидокомплекса не детерминирован полностью растительностью биотопа [2]. Имеется опыт построения иерархической классификации сообществ жуужелиц по преобладающим биотопическим группам и доминирующим видам [3]. По мнению Ю. И. Чернова [4], сам по себе набор доминирующих видов не имеет экологического содержания, и для классификации животного населения более интересен спектр жизненных форм.

В общей экологии дискутируются закономерности трансформации биоты под влиянием городской среды. С одной стороны, городская среда способствует унификации природных комплексов, гомогенизации биоты [5]. С другой стороны, город является мозаичной средой, и на его территории может складываться повышенное разнообразие местообитаний, поэтому альфа-разнообразие городских ценозов варьирует в широких пределах [6]. Недостаточно разработанным является также вопрос о степени континуума или дискретности городской биоты. Город рассматривается как экосистема, комплекс относительно дискретных экосистем, мозаика фрагментов экосистем — экологических комплексов, система экотонов, и наряду с представлениями о биоте антропогенных комплексов как конгломерате консорций и популяций [7] существуют ра-

боты, обосновывающие высокую степень целостности сообществ [8].

В региональном аспекте необходимо отметить недостаточную изученность карабидофауны в урбанизированных ландшафтах Калужской области. В лесных биотопах города Калуги нами ранее отмечено 115 видов жуужелиц [9]. Изложенным выше определяется актуальность сравнительного анализа городских карабидокомплексов для их типизации и для сопоставления населения жуужелиц в городе и за его пределами.

Материал и методы. В качестве городских биотопов мы выбрали относительно крупные преимущественно незапечатанные участки, где ожидается существование сообществ жуужелиц и где технически возможен их учет принятыми методами. Сеть пробных площадей охватывала типичные для города территории преимущественно в центральных, высоко трансформированных районах. В зависимости от типа растительности и хозяйственного использования они объединены в несколько типов. 1) лесные биотопы — местообитания с высокой сомкнутостью древостоя и преобладанием процессов стихийного формирования растительности; 2) дворы — биотопы, сочетающие фрагменты древесной и травянистой растительности в окружении застройки (внутриквартальные и общественные сады с небольшими газонами и клумбами, живые изгороди); 3) сады, или сельскохозяйственные участки (садово-огородные, дачные, приусадебные, учебно-опытные участки); 4) луга — биотопы с преобладанием многолетних мезофильных и гигрофильных трав с более или менее сомкнутым травостоем.

В качестве факторов организации населения жуужелиц исследовались следующие параметры биотопов: 1) сомкнутость древостоя (0 — до 10 %, 1 — 10—30 %, 2 — 30—70 %, 3 — 70—100 %); 2) геотопология (плакор, склон и дно овражно-балочных систем); 3) наличие сельскохозяйственной обработки почвы; 4) наличие застройки и искусственных покрытий на пробной площади; 5) площадь территории, не разделенной автомобильными дорогами и крупными строениями, внутри которой не затруднены пешие миграции жуужелиц. Указанные характеристики биотопов приведены в табл. 1. Параметры биотопа оценивались статистически в качестве факторов, влияющих на уловистость отдельных видов жуужелиц и характеристики карабидокомплексов. В связи с ограниченным набором биотопов взаимодействие факторов не оценивалось.

Сборы жуужелиц проводились с начала мая по конец октября при помощи ловушек Барбера с диаметром отверстия 85 мм и 4 %-ным формалином в качестве фиксатора, с навесами из пленки. В биотопе экспонировали по 15 ловушек. Было обработано 38 выборок. В качестве данных взяты суммарные показатели уловистости за сезон, выраженные в количестве особей на 100 ловушко-суток (экс. на 100 л.-сут.).

Для оценки видового разнообразия применялись классические индексы: индекс полидоминантности Симпсона, индекс, обратный индексу Бергера—Паркера, индекс выравненности на основе индекса Макинтоша, мера разнообразия Уиттекера.

Нормальность распределения изучаемых переменных проверяли при помощи критерия Колмогорова—Смирнова с поправкой Лиллиефорса, критерия Шапиро—Уилка. Для анализа переменных, распределение которых значительно отклоняется от нормального, применялся непараметрический тест Краскала—Уоллиса.

Для классификации сообществ жуужелиц использован иерархический кластерный анализ. Дистанции рассчитаны на основе индекса Жаккара с учетом обилия. Значимость построенной классификации оценивалась при помощи дисперсионного анализа. Дисперсионному анализу подвергались также априорные классификации сообществ жуужелиц, основанные на указанных выше параметрах биотопа. Для каждого класса формальной и априорной классификации выделялись диагностические виды и жизненные формы, имеющие статистически значимо большую уловистость в биотопах данного класса, а также высокую встречаемость. Для видов жуужелиц был рассчитан индекс относительной биотопоической приуроченности [10] по выделенным кластерам сообществ и типам биотопов. Математическая обработка результатов проведена с помощью пакета *vegan* 1.17—11 в среде *R* version 2.13.0, программы *Past* version 2.09, *STATISTICA* 6.0.

Результаты. Во всех биотопах города Калуги было обнаружено 164 вида жуужелиц. Из них встречаемость свыше 50 % имеют 35 видов жуужелиц. Список видов и их распределение по кластерам приведены в табл. 1.

В результате агломеративного иерархического кластерного анализа было выделено четыре кластера сообществ жуужелиц. Выделенные кластеры неодинаковы по объему, но имеют близкий уровень дифференцирующего видового разнообразия (табл. 2). Статистически значимых различий в видовом богатстве между кластерами не прослеживается. Выравненность со-

Распределение доминантных и диагностических видов жужелиц по классам сообществ, выделенных в ходе формальной классификации

Таксон	Среднее значение уловистости				Тест Краскала	
	кл1	кл2	кл3	кл4	Н	р
	n = 22	n = 11	n = 4	n = 2		ns
<i>Cylindera germanica</i> (L.)	0,005	0,015	0,000	1,055		ns
<i>Cicindela campestris</i> L.	0,001	0,027	0,019	0,420		ns
<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	0,003	0,021	0,034	0,000		ns
<i>Carabus granulatus</i> L.	2,644	2,548	0,200	0,028	11,884	0,008
<i>C. nemoralis</i> Mueller	5,578	4,052	0,402	0,060	13,549	0,004
<i>Clivina fossor</i> (L.)	0,381	0,225	0,051	0,149		ns
<i>Dyschiriodes politus</i> Dejean	0,034	0,000	0,000	0,000		ns
<i>Brosicus cephalotes</i> (L.)	0,115	0,329	0,000	0,772		ns
<i>Trechoblemus micros</i> (Hbst.)	0,002	0,012	0,000	0,000		ns
<i>Blemus discus</i> (F.)	0,235	0,016	0,017	0,000		ns
<i>Asaphidion flavipes</i> (L.)	0,657	2,078	0,094	0,114		ns
<i>Bembidion lampros</i> (Hbst.)	0,147	3,137	0,025	0,256		ns
<i>B. properans</i> (Steph.)	0,085	0,535	0,560	1,865	18,326	0,0004
<i>B. guttula</i> (F.)	0,002	0,002	0,599	0,000		ns
<i>Patrobus atrorufus</i> Stroem	1,773	0,458	0,141	0,032		ns
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm)	3,650	9,529	12,226	6,188	9,779	0,021
<i>Pterostichus niger</i> Schaller	1,609	3,444	1,686	0,227		ns
<i>P. oblongopunctatus</i> (F.)	1,095	1,304	0,042	0,000		ns
<i>P. melanarius</i> (Ill.)	9,279	5,357	0,325	0,377		ns
<i>Calathus erratus</i> (Sahlberg)	0,053	0,000	0,084	5,551		ns
<i>C. melanocephalus</i> (L.)	0,072	0,132	0,213	0,398		ns
<i>Platynus assimilis</i> (Pk.)	8,095	3,193	0,033	0,000	19,132	0,0003
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.)	0,247	1,837	0,042	0,089		ns
<i>Synuchus vitalis</i> (Ill.)	0,013	0,247	0,171	0,317		ns
<i>Amara plebeja</i> (Gyl.)	0,018	0,062	0,012	0,000		ns
<i>A. aenea</i> De Geer	0,233	0,734	1,326	1,341		ns
<i>A. communis</i> (Panz.)	0,769	0,567	1,702	0,583		ns
<i>A. nitida</i> Sturm	0,265	0,246	0,277	0,213		ns
<i>A. brunnea</i> (Gyll.)	0,000	0,011	0,000	0,000		ns
<i>A. consularis</i> Duft.	0,012	0,081	0,126	0,064		ns
<i>A. majuscula</i> (Chaudoir)	0,003	0,007	0,000	0,000		ns
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panz.)	0,125	0,366	0,754	0,189	10,735	0,013
<i>Anisodactylus binotatus</i> (F.)	0,793	0,744	0,120	0,121		ns
<i>Acupalpus meridianus</i> (L.)	0,015	0,075	0,012	0,032		ns
<i>Harpalus griseus</i> (Panz.)	0,020	0,428	0,067	0,060		ns
<i>H. rufipes</i> (De Geer)	1,484	5,894	0,257	2,584		ns
<i>H. affinis</i> (Schränk)	0,243	1,519	0,043	3,970		ns
<i>H. latus</i> (L.)	0,238	0,441	0,642	0,060		ns
<i>H. rubripes</i> (Duft.)	0,124	0,160	0,888	10,289	21,423	0,0001
<i>H. progrediens</i> Schauberger	0,603	1,242	0,059	0,203		ns
<i>Ophonus laticollis</i> Dejean	0,116	0,534	0,213	0,000		ns
<i>O. puncticolis</i> (Pk.)	0,004	0,010	0,009	0,000		ns
<i>Callistus lunatus</i> (F.)	0,003	0,145	0,037	0,057		ns
<i>Licinus cassideus</i> (F.)	0,000	0,009	0,000	0,000		ns
<i>Syntomus foveatus</i> (Fourcroy)	0,000	0,011	0,051	0,128	8,016	0,046
<i>Microlestes maurus</i> (Sturm)	0,009	0,094	0,064	0,121	13,807	0,003

кл1—кл4 — номера классов, соответствующих кластерам формальной классификации.

обществ существенно выше в кластере № 2. Наиболее высокая уловистость также наблюдается в кластере № 2. Ниже кластеры охарактеризованы при помощи диагностических видов и жизненных форм (табл. 3), а также доминантов.

1) Комплекс лесных генералистов. Диагностические виды: *Platynus assimilis* (17 %) + *C. nemoralis* (11 %) + *C. granulatus* (5 %). Эти виды имеют значимо более высокое обилие в данном кластере и 100 %-ную встречаемость. При этом самым многочисленным видом является *P. melanarius* (19 %), который имеет 100 %-ную встречаемость в данном кластере и незначимо более высокую уловистость по сравнению с другими кластерами. К биотопам данного кластера тяготеют также при недоказанной статистической значимости *Patrobus*

atrorufus, *Pterostichus niger*, *P. antracinus*, *P. oblongopunctatus*. Данные виды характеризуются высокой встречаемостью и являются субдоминантами во многих биотопах кластера. Наряду с типичными лесными видами заметное место занимают представители лугово-полевой группы: при высокой встречаемости во многих биотопах субдоминантами являются *Harpalus rufipes* и *Poecilus versicolor*, хотя в целом обилие данных видов здесь ниже, чем в других кластерах. Всего в данном кластере обнаружено 145 видов, разброс видового богатства между биотопами достаточно высок (24—64 вида). Диагностическая жизненная форма — эпигеобионты ходящие (18 %). Доминирующие жизненные формы: стратобионты подстильно-почвенные (36 %) и стратобионты подстилочные (19 %).

Таблица 2

Параметры карабидокомплексов различных классов (средние значения)

	кл1	кл2	кл3	кл4	Тест Краскала	
	n = 22	n = 11	n = 4	n = 2	H	p
Суммарная уловистость	49,166	61,410	27,566	45,994	8,034	0,045
Среднее число видов	48,2	55,5	44,0	54,5	4,432	0,219
Бергера — Паркера 1/d	4,173	5,944	2,681	4,175	11,141	0,011
Полидоминантность S_x	9,689	16,569	11,244	10,364	7,515	0,057
Выравнированность E	0,725	0,813	0,648	0,762	12,855	0,005
Общее число видов	145	124	84	74	—	—
Число общих видов	5	5	18	35	—	—
Мера Уиттекера β_w	2,466	2,245	2,046	2,773	—	—
Средний индекс сходства Жаккара	0,297	0,280	0,261	0,398	—	—

кл1—кл4 — номера классов, соответствующих кластерам формальной классификации.

Таблица 3

Распределение жизненных форм жуужелиц по классам сообществ, выделенных в ходе формальной классификации

	кл1	кл2	кл3	кл4	ANOVA	
	n = 22	n = 11	n = 4	n = 2	F	p
Зоофаги эпигеобионты:						
летающие*	0,006	0,042	0,019	1,474	14,521	0,0005
ходящие*	9,317	7,847	0,714	0,249	10,853	0,0022
бегающие	0,667	2,164	0,094	0,423	0,046	0,8322
Зоофаги стратобионты:						
подстилочные	9,805	8,551	1,931	9,335	2,564	0,1179
поверхностно-подстилочные	3,965	3,931	1,729	1,391	0,813	0,3730
подстильно-почвенные	18,310	21,298	15,281	7,546	0,376	0,5437
подстильно-трещинные*	0,016	0,099	0,064	0,238	13,640	0,0007
подстильно-подкорные	0,007	0,000	0,019	0,000	0,010	0,9219
Зоофаги геобионты	0,539	0,580	0,051	0,921	0,032	0,8589
Миксофитофаги						
стратобионты	0,060	0,086	0,012	0,032	0,073	0,7887
стратохоробионты	2,682	4,855	0,740	3,160	2,180	0,1070
геохоробионты*	5,266	7,400	6,828	21,040	6,395	0,0010

кл1—кл4 — номера классов, соответствующих кластерам формальной классификации.

2) Смешанный комплекс с преобладанием лесных генералистов и лугово-полевых видов («садовый»). Доминанты: *Poecilus versicolor* (15 %) + *Harpalus rufipes* (10 %) + *Pterostichus melanarius* (9 %) + *Carabus nemoralis* (6 %) + *Pterostichus niger* (6 %) + *Bembidion lampros* (5 %) + *Platynus assimilis* (5 %). Субдоминанты: *Harpalus affinis* + *Asaphidion flavipes* + *Anchomenus dorsalis*. Высокой встречаемостью при небольшом обилии характеризуются *Bembidion properans*, *Curtonotus aulicus*, *Notiophilus palustris*. Всего обнаружено 124 вида. Диагностическая жизненная форма — эпигеобионты бегающие. В спектре жизненных форм доминируют стратобионты подстильно-почвенные (37 %), стратобионты подстилочные (15 %), эпигеобионты ходящие (14 %), миксофитофаги геохортобионты (13 %) и стратохортобионты (9 %).

3) Влажнолуговой комплекс с участием лесных генералистов. Диагностические виды — *P. versicolor* (44 %) + *Curtonotus aulicus* (3 %) + *Bembidion guttula* (2 %). Прочие доминанты *Pterostichus niger* (6 %), *A. aenea* (5 %), *A. communis* (6 %). Всего обнаружено 84 вида. Диагностических жизненных форм, предпочитающих данный кластер, не обнаружено. Доминирующие жизненные формы — стратобионты подстильно-почвенные (55 %) + миксофитофаги геохортобионты (25 %).

4) Лугово-полевой комплекс. Диагностические виды: доминанты *Harpalus rufipes* (22 %), *Calathus erratus* (12 %) + *H. affinis* (9 %) + субдоминант *Bembidion properans* (4 %), качественные индикаторы *Microlestes maurus*, *Syntomus foveatus*, *Cylindera germanica*, *Cicindela campestris*. Прочие доминанты — *P. versicolor* (14 %), *H. rufipes* (6 %). Диагностические жизненные формы: стратобионты подстильно-трещинные, эпигеобионты летающие и миксофитофаги геохортобионты. Доминирующие жизненные формы: миксофитофаги геохортобионты (46 %) + стратобионты подстилочные (20 %).

Ординация в пространстве осей многомерного неметрического шкалирования показывает слабое разделение между «лесным» и «садовым» кластерами (рис. 1). В целом карабидо-комплексы ординируются примерно в непрерывный ряд от первого кластера к четвертому. Вдоль первой оси многомерного неметрического шкалирования растет обилие миксофитофагов геохортобионтов, зоофагов эпигеобионтов летающих, зоофагов стратобионтов подстильно-трещинных, связанных с травянистыми сообществами. В обратном направлении меня-

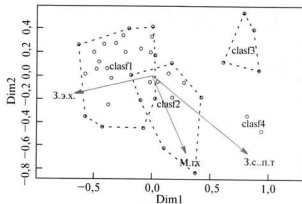


Рис. 1. Ординация кластеров сообществ жуужелиц в пространстве двух осей многомерного неметрического шкалирования.

Условные обозначения (показатели корреляции с осями): М. гх. — миксофитофаги геохортобионты ($r^2 = 0,440$, $p = 0,001$), 3. с. п. т. — зоофаги стратобионты подстильно-трещинных ($r^2 = 0,414$, $p = 0,001$), 3. з. х. — зоофаги эпигеобионты ходящие ($r^2 = 0,163$, $p = 0,036$), 3. э. лет. — зоофаги эпигеобионты летающие ($r^2 = 0,196$, $p = 0,022$). Пунктиром показаны границы кластеров формальной классификации (clas1—4)

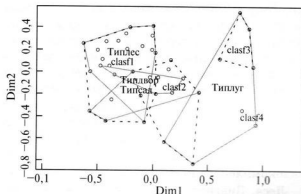


Рис. 2. Ординация классов сообществ жуужелиц по формальной и априорной классификации в пространстве осей многомерного неметрического шкалирования. Пунктиром даны границы формальных классов, сплошной линией — априорных классов.

Условные обозначения как на рис. 1

ется обилие эпигеобионтов ходящих, характерных для лесных биоценозов. То же разнообразие «садовых» сообществ и особое положение «влажнолуговых» сообществ не позволяет говорить об одномерном характере дифференциации населения. Формальная классификация статистически значима для 10 видов.

Полученная формальная классификация была интерпретирована путем наложения на априорную классификацию, основанную на типе растительности и функциональной принадлежности биотопа (рис. 2, 3). Первый клас-

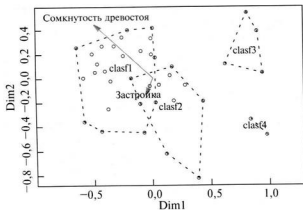


Рис. 3. Наложение некоторых параметров биотопа на ординацию классов сообществ жукелиц. Корреляция с осями: Сомкнутость древостоя ($r^2 = 0,739$, $p = 0,001$). Прочие обозначения как на рис. 2

тер в целом совпадает с лесной группой биотопов с включением некоторых садов и дворов. Сады и дворы по комплексу жукелиц заметно перекрываются и тесно соприкасаются с лесами. Второй кластер включает большую часть садов и дворов с включением некоторых лугов. Луговые биотопы города по населению жукелиц оказались неоднородны, так что они разделились на два кластера, а некоторые луга оказались отнесены к «садовому» кластеру.

В то же время для ряда видов и жизненных форм априорная классификация более наглядно демонстрирует дифференциацию населения, поэтому приведем сравнительный анализ карабидокомплексов по типам биотопов (табл. 5).

Леса. Диагностические виды — *C. nemoralis* + *Platynus assimilis*. Диагностическая жизненная форма — эпигеобионты ходящие.

Сады. Специализированными обитателями садов являются *Blemus discus*, *Anisodactylus binotatus*, *Asaphidion flavipes*. Наряду с лугами этот тип биотопа предпочитают *Bembidion properans*, *Amara plebeja*, *A. nitida*, *H. affinis*. Наряду с дворами — *Harpalus progrediens*, *H. rufipes*. В садах, так же как и в лесах, отмечается высокое обилие *Platynus assimilis*. Диагностические жизненные формы, значимо предпочитающие данный тип биотопов, — зоофаги геобионты и эпигеобионты бегающие.

Дворы. К дворам тяготеет *C. granulatus*. Подобно лесам, здесь многочислен *C. nemoralis*. Так же как и в садах, во дворах складывается высокое обилие *Harpalus rufipes*, *H. progrediens*.

Луга. Значимую приуроченность к лугам проявляют *Synuchus vivalis*, *Amara consularis*,

Cutonotus aulicus, *H. rubripes*, *Microlestes maurus*. Наряду с садами этот тип биотопа предпочитают *Bembidion properans*, *Amara plebeja*, *A. nitida*, *H. affinis*. Диагностические жизненные формы — эпигеобионты летающие, стратобионты подстильно-трещинные.

Сады характеризуются значимо большим видовым богатством по сравнению с дворами (табл. 5). В отличие от лесов и лугов в этих биотопах складывается высокая суммарная уловистость и повышенная выравненность таксоценов жукелиц. В то же время комплексы садов отличаются достаточно высокой унифицированностью, их бета-разнообразие невелико. Между карабидокомплексами лугов наблюдается низкая степень фаунистического сходства, в отличие от лесов. Тип биотопа выступает в качестве значимого фактора распределения для 18 видов (табл. 4) и трех жизненных форм (табл. 6).

Далее рассмотрим отдельные параметры среды, влияющие на дифференциацию населения жукелиц.

Сомкнутость древостоя. Луговые биотопы с разреженными деревьями (класс 1) отличаются низкой выравненностью как от луговых биотопов без деревьев (сухолуговой кластер), так и от биотопов с древесной растительностью (критерий Краскала—Уоллиса $H = 9,738$, $p = 0,0209$). Биотопы с наиболее высокой сомкнутостью древостоя имеют меньшую уловистость жукелиц, чем биотопы с разреженным древостоем ($H = 11,937$, $p = 0,0076$). С увеличением сомкнутости древостоя снижается обилие миксофитофагов геортобионтов ($F = 6,967$, $p = 0,0121$), зоофагов эпигеобионтов летающих ($F = 7,935$, $p = 0,0077$), зоофагов стратобионтов подстильно-трещинных ($F = 9,721$, $p = 0,0035$). При этом миксофитофаги геортобионты избегают только биотопов с наивысшей сомкнутостью древостоя (3), а эпигеобионты летающие предпочитают биотопы без деревьев (0). Миксофитофаги стратохортобионты предпочитали биотопы средней степени сомкнутости (2).

Сомкнутость древостоя влияет на распределение 15 видов жукелиц. При увеличении сомкнутости древостоя монотонно возрастает обилие *Platynus assimilis* ($H = 19,944$, $p = 0,0002$) и *C. nemoralis* ($H = 8,595$, $p = 0,0352$). Наличие деревьев любой сомкнутости положительно влияет на *C. granulatus* ($H = 9,662$, $p = 0,0217$). С увеличением сомкнутости древостоя монотонно снижается обилие *Bembidion properans* ($H = 22,783$, $p < 0,0001$), *Calathus melanocephalus* ($H = 8,405$, $p = 0,0383$), *Synuchus vi-*

Распределение доминантных и диагностических видов жулицы по типам биотопов (априорная классификация сообществ)

Таксон	Среднее значение уловистости				Тест Краскала	
	лес	двор	сад	луг	H	P
	n = 16	n = 5	n = 10	n = 8		
<i>Cylindera germanica</i> (L.)	0,007	0,000	0,016	0,264		ns
<i>Cicindela campestris</i> L.	0,001	0,000	0,000	0,152		
<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	0,002	0,022	0,015	0,017		
<i>Carabus granulatus</i> L.	2,116	4,307	2,882	0,356	14,843	0,002
<i>C. nemoralis</i> Mueller	5,884	6,542	3,646	0,714	15,904	0,0012
<i>Clivina fossor</i> (L.)	0,198	0,067	0,677	0,137		
<i>Dyschiriodes politus</i> Dejean	0,000	0,000	0,074	0,000		
<i>Brosicus cephalotes</i> (L.)	0,047	0,262	0,409	0,193		
<i>Trechoblemus micros</i> (Hbst.)	0,000	0,000	0,018	0,000		
<i>Blemus discus</i> (F.)	0,072	0,000	0,419	0,008	8,168	0,043
<i>Asaphidion flavipes</i> (L.)	0,329	0,742	2,098	0,996	8,74	0,033
<i>Bembidion lampros</i> (Hbst.)	0,114	1,113	0,957	2,676		
<i>B. properans</i> (Steph.)	0,058	0,230	0,488	0,846	18,362	0,0004
<i>B. guttula</i> (F.)	0,000	0,000	0,006	0,300		
<i>Patrobus atrorufus</i> Stroem	0,487	0,304	3,304	0,290		
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm)	3,946	5,915	4,904	13,083		
<i>Pterostichus niger</i> Schaller	1,687	1,116	1,612	3,972		
<i>P. oblongopunctatus</i> (F.)	1,391	0,433	0,286	1,414		
<i>P. melanarius</i> (Ill.)	8,471	6,766	7,968	2,011		
<i>Calathus erratus</i> (Sahlberg)	0,055	0,056	0,000	1,430		
<i>C. melanocephalus</i> (L.)	0,080	0,133	0,080	0,243		
<i>Platynus assimilis</i> (Pk.)	7,385	4,722	7,124	0,042	19,763	0,0002
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.)	0,114	2,003	0,515	1,125		
<i>Synuchus vitalis</i> (Ill.)	0,012	0,019	0,022	0,475	12,005	0,017
<i>Amara plebeja</i> (Gyl.)	0,013	0,029	0,054	0,031	9,198	0,056
<i>A. aenea</i> De Geer	0,295	0,304	0,696	0,998		
<i>A. communis</i> (Panz.)	0,504	0,823	1,037	1,072		
<i>A. nitida</i> Sturm	0,188	0,253	0,417	0,204		
<i>A. brunnea</i> (Gyll.)	0,000	0,000	0,000	0,014		
<i>A. consularis</i> Duft.	0,005	0,013	0,040	0,141	10,025	0,04
<i>A. majuscula</i> (Chaudoir)	0,000	0,000	0,011	0,000		
<i>A. equestris</i> (Duft.)	0,000	0,000	0,006	0,032		
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panz.)	0,118	0,274	0,292	0,499	10,905	0,0123
<i>Anisodactylus binotatus</i> (F.)	0,165	0,801	1,890	0,103	20,158	0,0005
<i>Acupalpus meridianus</i> (L.)	0,000	0,000	0,117	0,014		
<i>Harpalus griseus</i> (Panz.)	0,006	0,222	0,394	0,049		
<i>H. rufipes</i> (De Geer)	0,817	4,469	5,152	2,093	18,563	0,0003
<i>H. affinis</i> (Schrank)	0,195	0,886	1,391	1,088	14,914	0,0019
<i>H. latus</i> (L.)	0,259	0,145	0,233	0,697		
<i>H. rubripes</i> (Duft.)	0,166	0,022	0,043	3,178	19,881	0,0002
<i>H. progrediens</i> Shaugberger	0,067	2,203	1,484	0,080	26,6	0,0001
<i>H. subcylindricus</i> Dejean	0,000	0,000	0,001	0,007		
<i>Ophonus laticollis</i> Dejean	0,059	0,292	0,223	0,542		
<i>O. puncticollis</i> (Pk.)	0,006	0,000	0,010	0,004		
<i>Callistinus lunatus</i> (F.)	0,001	0,000	0,004	0,232		
<i>Licinus cassideus</i> (F.)	0,000	0,000	0,000	0,012		
<i>Syntomus foveatus</i> (Fourcroy)	0,000	0,000	0,002	0,070		
<i>Microlestes maurus</i> (Sturm)	0,013	0,044	0,061	0,087	8,709	0,0334

valis ($H = 13,584$, $p = 0,0035$), *Callistus lunatus* ($H = 11,43$, $p = 0,0096$), *Harpalus rubripes* ($H = 19,27$, $p = 0,0002$). Биотопы, лишённые деревьев, предпочитают *Cicindela campestris* ($H = 14,215$, $p = 0,0026$), *Microlestes maurus* ($H = 10,585$, $p = 0,0142$), *Syntomus foveatus* ($H = 16,143$, $p = 0,0011$). Целая группа видов избегает биотопов с единичными деревьями, достигая высокого обилия в биотопах без деревьев и с древостоем средней сомкнутости. Это *Bembidion lampros* ($H = 17,705$, $p = 0,0005$), *Asaphidion flavipes* ($H = 13,494$, $p = 0,0037$), *Harpalus affinis* ($H = 17,040$, $p = 0,0007$), *H. rufipes* ($H = 12,005$, $p = 0,0074$). Другая группа видов предпочитает биотопы с единичными деревьями и густым травостоем: *B. guttula* ($H = 7,869$, $p = 0,0488$), *Poecilus versicolor* ($H = 11,683$, $p = 0,0086$), *Curtonotus aulicus* ($H = 8,530$, $p = 0,0362$). По-видимому, их рас-

пределение детерминируют параметры напочвенного покрова, а не сам древостой.

Обработка почвы. В биотопах с нарушениями (вспашка, рыхление) почвы выше суммарная уловистость ($H = 8,357$, $p = 0,0038$), число видов ($H = 5,940$, $p = 0,0148$) и выравненность сообществ ($H = 17,890$, $p < 0,0001$). Обрабатываемые биотопы предпочитают эпигеобиоты бегалющие ($H = 7,696$, $p = 0,0055$) и геобиоты ($H = 10,268$, $p = 0,0014$). Напротив, миксофитофаги геохортобиоты более многочисленны в биотопах без обработки почвы ($H = 17,921$, $p < 0,0001$).

Обрабатываемые биотопы предпочитают 17 видов жуков: *H. progrediens* ($H = 15,269$, $p = 0,0001$), *H. affinis* ($H = 11,657$, $p = 0,0006$), *H. rufipes* ($H = 15,650$, $p = 0,0001$), *H. griseus* ($H = 7,589$, $p = 0,0059$), *Anisodactylus binotatus* ($H = 17,407$, $p < 0,0001$), *A. signatus*

Таблица 5

Влияние типа биотопа на параметры карабидокомплексов

	лес	двор	сад	луг	Тест Краскала	
	n = 16	n = 5	n = 10	n = 8	H	p
Суммарная уловистость	41,783	50,140	64,660	49,199	10,601	0,0181
Среднее число видов	49,2	35,8	60,5	48,0	14,497	0,0019
Бергера — Паркера 1/d	4,053	4,228	6,380	3,311	13,218	0,0042
Полидоминантность S_d	9,554	9,501	17,769	10,383	10,349	0,0159
Выравненность E	0,709	0,768	0,822	0,701	16,068	0,0011
Общее число видов	120	70	130	114	—	—
Число общих видов	18	13	25	15	—	—
Мера Уиттекера β_{sp}	2,952	3,579	1,875	2,495	—	—
Средний индекс сходства Жаккара	0,327	0,258	0,282	0,163	—	—

Таблица 6

Распределение жизненных форм жуков по типам биотопов

	лес	двор	сад	луг	ANOVA	
	n = 16	n = 5	n = 10	n = 8	F	p
Зоофаги эпигеобиоты:						
летающие	0,008	0,000	0,016	0,415	2,119	0,0999
ходящие	8,854	10,983	8,069	2,173	2,063	0,1075
бегалющие*	0,329	0,742	2,124	1,185	3,550	0,0159
Зоофаги стратобиоты:						
подстилочные	9,006	6,691	10,268	6,993	0,947	0,4487
поверхностно-подстилочные	1,767	2,873	6,992	3,451	1,974	0,1211
подстилочно-почвенные	0,017	0,059	0,066	0,116	1,696	0,1737
подстилочно-подкорные	0,007	0,000	0,004	0,010	0,372	0,8268
Зоофаги геобиоты*	0,257	0,340	1,183	0,330	4,076	0,0084
Миксофитофаги						
стратобиоты*	0,000	0,000	0,227	0,014	2,853	0,0385
стратохортобиоты	2,450	4,292	8,218	6,864	2,355	0,0877
геохортобиоты	4,202	8,085	16,442	11,810	2,055	0,1229

($H = 6,173$, $p = 0,0130$), *Acupalpus meridianus* ($H = 6,601$, $p = 0,0102$), *Amara majuscula* ($H = 6,423$, $p = 0,0113$), *A. fulva* ($H = 12,376$, $p = 0,0004$), *A. nitida* ($H = 4,475$, $p = 0,0344$), *Asaphidion flavipes* ($H = 7,762$, $p = 0,0053$), *Bembidion femoratum* ($H = 6,369$, $p = 0,0116$), *Brosicus cephalotes* ($H = 7,513$, $p = 0,0061$), *Blechnus discus* ($H = 4,285$, $p = 0,0385$), *Trechoblemus micros* ($H = 12,498$, $p = 0,0004$), *Clivina fossor* ($H = 3,800$, $p = 0,0513$), *Notiophilus aquaticus* ($H = 5,029$, $p = 0,0249$).

В биотопах, окруженных застройкой, выравненность выше, чем в незастроенных биотопах ($H = 5,334$, $p = 0,0209$).

Общая площадь территории, не разделенная барьерами, не оказывает влияния на уловистость и видовое богатство жукелиц.

Дифференциация сообществ жукелиц лесного типа (1-й кластер) осуществляется также под влиянием геотопологии и фрагментации.

Геотопология значима для 3 видов жукелиц. К овражно-балочной сети приурочен *Ophonus puncticollis* ($H = 8,932$, $p = 0,0115$). К дну оврагов и балок приурочен *C. granulatus* ($H = 12,268$, $p = 0,0022$). В плукарных «лесных» биотопах более обилён *H. rufipes* ($H = 8,781$, $p = 0,0124$). В целом на плукаре уловистость жукелиц выше, чем в овражно-балочной сети, главным образом за счет эпигеобионтов ходящих ($H = 6,0373$, $p = 0,0489$) и миксофитофагов геохортобионтов ($H = 9,228$, $p = 0,0099$).

По степени **фрагментации** «лесные» биотопы 1-го кластера разделяются на две группы — малые фрагменты (площадь в границах дорог и плотной застройки — до 2000 м^2) и крупные (от 8000 м^2). Фрагментированные сообщества лесного вида насыщаются видами лугово-полевой группы: *H. progrediens* (критерий Манна—Уитни $Z = -3,438$, $p = 0,0006$), *H. rufipes* ($Z = -2,640$, $p = 0,0083$), *Amara consularis* ($Z = -2,282$, $p = 0,0225$), *Anchomenus dorsalis* ($Z = -2,049$, $p = 0,0404$), *Anisodactylus binotatus* ($Z = -2,045$, $p = 0,0409$). Значимо возрастает обилие миксофитофагов геохортобионтов ($Z = -2,469$, $p = 0,0136$). В среднем видовое богатство фрагментированных сообществ лесного типа (30 видов) ниже, чем в более крупных лесных массивах (в среднем 50 видов) ($F = 6,755$, $p = 0,0176$, по критерию Краскала различия незначимы).

Обсуждение. Таким образом, дифференциация населения жукелиц города в основном осуществляется по двум градиентам — древесная — травянистая растительность (первая ось) и комплексный градиент фрагментации биотопа (искусственные покрытия, обработка

почвы). Ведущая роль типа растительности в дифференциации сообществ жукелиц наблюдается на многих природных территориях лесной и лесостепной зоны, причем нередко наряду с лесной и луговой выделяется смешанная группировка [11]. Как правило, на лугах складывается более высокое разнообразие, чем в лесах [12]. Причины этого разнообразны: травостой увеличивает емкость среды, предоставляет больше микростеобитаний с благоприятными микроклиматическими условиями, обеспечивает более равномерное распределение пищевого ресурса во времени, для некоторых видов имеет прямое трофическое значение. В связи с высокой освещенностью травянистые биотопы более теплые и потому благоприятны для «южных» видов. В городах нередко наибольшее разнообразие жукелиц наблюдается на стадии зарастания пустырей высококочаваем [13]. В условиях Калуги снижение сомкнутости древостоя приводит к повышению видового разнообразия жукелиц до определенного предела: различий в разнообразии между садами и лугами нет.

Лесной тип населения жукелиц характеризуется преобладанием экологически пластичных видов, лесных генералистов. Так, *C. nemoralis* характерен для антропогенно нарушенных лесов и городских биотопов с древесной растительностью. *C. granulatus* и *Platynus assimilis* типичны для многих типов леса региона [14], при этом *C. granulatus* нередко встречается на влажных лугах, а *Platynus assimilis* тесно связан с лесной подстилкой [15]. Приуроченность видов к древесным биотопам во многом связана с лесной подстилкой [11]. Специализированные лесные виды (*Carabus hortensis*, *C. convexus*) на территории города приурочены к лесным биотопам, однако в связи с низкой уловистостью и встречаемостью не могут быть использованы для описания лесного типа сообществ. От зональных лесов [14] городские «леса» отличаются значительной долей лугово-полевых видов и высокой выравненностью сообществ. Это связано с малой площадью лесных биотопов: для полного сохранения лесных карабидокомплексов площадь массива должна составлять несколько десятков гектаров [16], в то время как площадь самого крупного массива Калуги достигает 21 га. Внутри лесного типа сообщества целесообразно классифицировать по наличию стенопотных лесных видов.

Режим и степень увлажнения, рассматриваемый обычно как ключевой фактор дифференциации сообществ жукелиц, в условиях

Калуги играет, видимо, подчиненную роль, возможно, вследствие незначительной площади биотопов с разной геологией.

Настоящий лугово-полевой комплекс жуужелиц в Калуге формируется только на крупных пустырях, находящихся на ранних стадиях зарастания. Диагностические виды «сухоловального» типа характеризуются как ксерофилы или мезоксерофилы и типичны для более южных регионов, а также для ранних стадий сукцессии [17]. Доминантные виды типичны для суходольных лугов и агроценозов Центрально-Нечерноземья.

На небольших разнотравно-вейниковых лугах и придорожных полосах с отдельными деревьями («влажнолуговой» тип) складываются смешанные комплексы из луговых и болотных видов и лесных генералистов.

Наибольший интерес среди полученных результатов представляет «садовый феномен» — повышенное видовое разнообразие и обилие жуужелиц на городских сельскохозяйственных участках. Очевидное объяснение высокого видового разнообразия — мозаичность, сочетание фрагментов древесной и травянистой растительности, поэтому отчасти оно может интерпретироваться с позиции концепции экотона. Так, фрагментация лесов обычно повышает видовое разнообразие жуужелиц за счет насыщения карабидокомплексов обитателями открытых биотопов и генералистами при снижении разнообразия специализированных лесных видов [16]. Однако помимо обитателей открытых биотопов, лесных видов и генералистов опушки населяются специализированными опушечными видами жуужелиц [11]. В садах Калуги состав доминантов наглядно отражает сочетание лесных (напр., *Platynus assimilis*) и луговых форм (напр., *Pocilus versicolor*), сохранению которых могут способствовать соответственно плодовые сады с обильной подстилкой и задернованные парцеллы. При этом помимо «лесных» и «луговых» видов, в составе карабидокомплексов выделяются собственно «садовые» виды, обилие которых в городе наиболее велико в этих биотопах.

«Садовый» комплекс формируется из нескольких источников. Во-первых, это специализированные полевые виды, связанные с рыхлой или теплой почвой, а также лугово-полевые виды, характерные для агроценозов — *Harpalus rufipes*, *Broscus cephalotes*, *Bembidion properans*, *Amara plebeja*, *H. affinis*, *Anisodactylus binotatus*. Для них важен не столько градиент развития древесного и травяного, сколько факт обработки почвы в процессе сельскохо-

зяйственного использования. Приуроченность ряда луговых видов к садам может быть связана с отсутствием на территории города «канонических» лугов с богатой разнотравно-злаковой растительностью: или влажные луга неудобий, или сухие луга начальных стадий рекультивации пустырей. В то же время садовый комплекс в городе не совпадает полностью с комплексом агроценозов, отличаясь высокой долей эпигеобионтов. Во-вторых, в садовый комплекс входят лугово-болотные и береговые виды (*Asaphidion flavipes*, *Blemus discus*, *Dischirioides politus*, в отдельных садах многочислен береговой *P. antracinus*). Привлекательность садов для них может быть связана с негустым травостоем из культурных растений и искусственным поливом. Известно, что в орошаемых промышленных плодовых садах могут обитать достаточно гигрофильные виды жуужелиц [18]. *Asaphidion flavipes* «в природе» предпочитает участки вблизи воды с негустым травостоем [15]. Еще одна возможная причина — повышенная емкость и мозаичность среды вследствие наличия агондных кустарников.

В целом высокое видовое разнообразие садов можно объяснить в рамках гипотезы промежуточного нарушения [19], которая прилагалась, в частности, к жуужелицам агроценозов [17]. Для сельскохозяйственных участков типичны микронарушения при стабильности биотопа в целом в течение длительного времени, жуужелицы из года в год могут перераспределяться между парцеллами. Гетерогенная среда предоставляет ресурсы для различных видов жуужелиц. Не вполне ясна автономность садовых группировок, статус видов в садах, достаточность этих биотопов для полной реализации жизненного цикла видов жуужелиц. В целом городские сады можно рассматривать как рефугиумы для жуужелиц, очаги видового разнообразия.

Дворы (внутриквартальные сады селитебной зоны, защитные полосы небольшой площади) можно трактовать как производный вариант лесного и садового комплекса жуужелиц, результат фрагментации лесных сообществ. В целом такие комплексы обеднены видами, однако более насыщены лугово-полевыми видами, что рассматривается как главное следствие фрагментации лесных биотопов [16]. Не обнаружено ни одного вида, который был бы приурочен исключительно ко дворам, хотя по уловистости некоторых видов (*C. granulatus*, *C. nemoralis*, *P. melanarius*) дворы не уступают лесам и садам. Возможно, что для многих видов жуужелиц дворы служат транзитными ста-

циями. Дворы можно рассматривать как матрикс, окружающий лесные и луговые биотопы. В то же время посадки деревьев во внутриквартальных и общественных садах, вдоль улиц, по границам земельных участков могут иметь большое природоохранное значение, поскольку по таким участкам могут проходить миграции лесных генералистов между фрагментами лесных биотопов и тем самым поддерживаться метапопуляционная структура городских жуужелиц [16]. В нашем случае роль дворов прогнозируется для сохранения представителей родов *Carabus*, *Platynus*, *Pterostichus*. В связи с хорошими летными способностями многих луговых видов роль дворов в их сохранении не столь очевидна.

Поскольку обнаруженные нами доминанты и диагностические виды жуужелиц широко

распространены, выделенные типы сообществ жуужелиц следует ожидать и в других городах лесной зоны России.

Представленная классификация демонстрирует диагностическое значение жизненных форм и отдельных видов жуужелиц, при этом в качестве диагностических форм далеко не всегда выступают наиболее многочисленные формы. Так, стратобиоты подстильно-почвенные (зарывающиеся) составляют основу городских карабидокомплексов, однако их обилие неинформативно для характеристики сообщества. Напротив, менее многочисленные стратобиоты подстильно-трещинные, эпигеобиоты и миксофитофаги хорошо отражают экологические особенности различных городских биотопов.

Библиографический список

1. Niemela J., Kotze D. J. Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review // *Landscape and Urban Planning* 92 (2009). — P. 65—71.
2. Еремеева Н. И., Ефимов Д. А. Жуки-жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) естественных и урбанизированных территорий Кузнецкой котловины. — Новосибирск: Наука, 2006. — 107 с.
3. Ананина Т. Л. Экологическая классификация сообществ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Баргузинского хребта // *Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием*. — Рязань: НП «Голос губернии», 2009. — С. 33—34.
4. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. — М.: Мысль, 1975. — 222 с.
5. McKinney M. L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization // *Biological Conservation*. — 127 (2006). — P. 247—260.
6. Rebele F. Urban ecology and special features of urban ecosystems // *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1994, vol. 4. — P. 173—187.
7. Исаков Ю. А., Казанская Н. С., Панфилов Д. В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. — М.: Наука, 1980. — 226 с.
8. Frankie G. W., Ehler L. E. Ecology of insects in urban environments // *Annual Reviews Entomol.* 1978. Vol. 23. — P. 367—387.
9. Алексанов В. В., Алексеев С. К., Сионова М. Н. Влияние урбанизации на сообщества жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) широколиственных лесов Калужской области // *Проблемы региональной экологии*. 2010. № 5. — С. 69—77.
10. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М.: Наука, 1982. — 287 с.
11. Magura T., Tothmeresz B., Molnar T. Spatial distribution of carabids along grass — forest transects // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 46 (1). — P. 1—17, 2000.
12. Lövei G. L., Sunderland K. D. The ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // *Ann Rev Entomol.* 1996. Vol. 41. — P. 241—256.
13. Small E. S., Sadler J. P., Telfer M. G. Carabid beetle assemblages on urban derelict sites in Birmingham, UK // *Journal of Insect Conservation*. 2003. No 6. — P. 233—246.
14. Алексеев С. К. Пространственно-экологическая характеристика жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Калужской области: Дис. ... канд. биол. наук. Калуга, 2007.
15. Lindroth C. H. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographic study: Part I. Specific knowledge regarding the species. 1992. — P. xxviii + 630 pp.
16. Niemela J. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and fragmentation: a review // *European J. Entomology*. 2001. Vol. 98. — P. 127—132.
17. Будилов В. В., Будылов П. В. Пространственно-временное распределение карабидофауны (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах Среднего Поволжья. — Саранск: Морд. кн. изд-во, 2007. — 134 с.
18. Касандрова Л. И. Распределение жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в плодовых садах // *Зоологический журнал*. 1970. Т. 49. Вып. 10. — С. 1515—1525.
19. Connell J. H. Diversity in tropical rainforests and coral reefs // *Science*. 1978. Vol. 199. — P. 1302—1310.