

УДК 577.4:595.762.12

© 1998 г. В.Г. МОРДКОВИЧ, И.И. ЛЮБЕЧАНСКИЙ

ЗОНАЛЬНО-КАТЕННЫЙ ПОРЯДОК ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОРДИНАЦИИ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Проведен анализ хорологических отношений напочвенных беспозвоночных на примере жуков-жужелиц. Используются формальные методы, применяемые геоботаниками и модифицированные для зоологических целей. Выявлены естественные группы (комплексы) совместно встречающихся видов жужелиц двух уровней (масштаба природных зон и локальных стаций). Эти комплексы ординированы в зонально-катенной матрице (шесть исходных стереотипов размещения популяций и пять их комбинаций) и построена их типология.

Биологическое разнообразие можно определить как меру качественного состава жизни в виде композиций элементов, имеющих не статистическое, а структурно-типологическое содержание [17]. Композиции элементов могут быть выстроены на таксономической или экологической базе. Оба подхода, однако, должны не противостоять друг другу, а развиваться параллельно, компенсируя неизбежную неполноту каждого из них.

Низкий уровень фактической изученности таксономической базы [6, 13], громоздкость системы (десятки миллионов сложно соподчиненных таксонов), перманентное вымирание и возникновение видов в природе, беспредельное увеличение числа таксонов усилиями систематиков, придерживающихся, как правило, редукционистской парадигмы, – все это значительно ограничивает возможности стандартизации композиций таксономического биоразнообразия и их использования для целей биоиндикации, диагностики, экологического мониторинга.

Эколога из подобных затруднений выручает привлечение для измерения качественного состава жизни показателей, совмещающих как число видов, так и соотношение их количественных характеристик [17]. В этом случае, с помощью, например, осей ординации, возможно использовать виды в качестве опорных единиц учета биоразнообразия даже без точного знания их места в таксономической системе.

Метод экологической ординации стал одним из "столпов" геоботаники. Оформление "геозоологии" [16] в аналогичную дисциплину затянулось на десятилетия из-за проблем, возникающих с ординацией слишком многочисленных, разнокачественных, сверхдинамичных зоологических объектов.

Между тем с ординацией напрямую связан переход с альфа-уровня оценки биоразнообразия на бета- и гамма-уровни. Следует отметить, что даже геоботаникам концепция разнообразия растительности ландшафта кажется разработанной недостаточно для сравнения растительности разных районов и природных зон [3]. В геозоологии небезуспешные попытки оценить бета-разнообразие спорадически случались [5, 9, 12, 15].

В предлагаемой работе предпринята попытка разработать модификацию метода экологической ординации для анализа хорологических отношений напочвенных беспозвоночных на примере жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae). Они давно служат группой, используемой для построения экологических композиций, в том числе и на топологической основе. Однако большинство попыток выделить экологические группы нельзя назвать удачными, так как они избилуют методологическими недостатками, основные из которых перечислены ниже:

обычно рассматривается набор видов какого-либо ограниченного района, включающего не более одной природной зоны;

если исследуется обширная территория, анализ фауны имеет более зоогеографический, чем экологический характер;

при изучении стациального размещения жужелиц учеты проводятся в произвольно выбранных, дискретно расположенных биотопах, не связанных в систему геоморфологических, гидротермических и других природных градиентов;

разные авторы придерживаются совершенно различных методов сбора и анализа материала, что часто делает несравнимыми между собой даже данные по одной территории.

В настоящей работе используется методологическая схема, которая помогает преодолеть указанные трудности. Она включает следующие условия.

– В качестве полигона хорологического анализа используется плавный, полный и протяженный климатический градиент на обширной территории Западно-Сибирской равнины, не нарушенной влиянием высотной поясности и других геоморфологических и климатических факторов.

– Вводится градиент более мелкого масштаба, чем широтно-зональный: применяется катенный подход, т.е. точки учета привязываются в каждой ландшафтной зоне к стандартным геоморфологическим позициям; таким образом, анализируется последовательность экосистем, связанных водным стоком в геохимическое и ландшафтное единство.

– Методы сбора и обработки данных унифицируются с применением подходов, используемых в геоботанике при изучении растительных сообществ.

Цель предлагаемой работы – выявить порядок пространственного распределения жужелиц изученного региона и создать предпосылки для унифицированной классификации этих жуков на хороэкологической основе, удобной для решения индикационных проблем. Поставленные задачи: 1) оценить видовое разнообразие жужелиц и его изменение на Западно-Сибирской равнине; 2) с помощью формальных методов, традиционно и плодотворно применяемых геоботаниками школы Браун-Бланке и модифицированных для зоологических целей, выявить естественные группы (комплексы) совместно встречающихся видов; 3) ординировать эти комплексы в зонально-катенной матрице и построить их типологию.

Материал, использованный в работе, собран в течение нескольких сезонов в 4 природных зонах (тундра, тайга, лесостепь и степь) и 9 подзонах, выраженных на территории Западно-Сибирской равнины (от типичной тундры до опустыненной степи). При характеристике типичной тундры и южной тайги наряду с оригинальными данными использовались и литературные [4, 7].

Зональное и географическое положение районов работ:

Типичная тундра

1. Восточный Таймыр, р. Малая Логата

2. Южный Ямал, р. Хадыта (по [7])

Лесотундра

Восточный Таймыр, район п. Хатанга

Средняя тайга

Тюменская обл., Октябрьский р-н, п. Лорба

Южная тайга

1. Новосибирская обл., Колыванский р-н, среднее течение р. Шегарка

2. Приветлужье, Кологривский лес (по [4])

Остепненные луга

Новосибирская обл., среднее течение р. Омь, стационар "Горелая грива"

Луговая степь
Типичная степь

Сухая степь
Опустыненная степь

Новосибирская обл., стационар "Карачи"
Центральный Казахстан, Целиноградская
(Акмолинская) обл., катена "Шортанды"
Там же, катена "Арыкты"
Там же, катена "Баршын"

В ходе работ в каждой природной зоне выбирались, по возможности, стоковые серии (катены) в травяных, древесных (лесных) и болотных биогеоценозах. Например, "болотная" катена в таежной зоне выглядела так: верховое болото (рям) – переходное болото – низинное болото. Таким образом, в каждой географической точке обследовано от одной до трех стоковых серий.

При сравнении между собой материала из разных мест избрана трехчленная схема деления катены на стандартные позиции: элювиальную (сокращенно – эль, EL), транзитную (транзит, TR) и аккумулятивную (АС) (рис. 1). Элювиальный ландшафт характеризуется отсутствием привноса вещества (кроме осадков), аккумулятивный – отсутствием выноса. Транзитный ландшафт располагается между элювиальным и аккумулятивным и характеризуется различными соотношениями привноса и выноса веществ [9].

Поскольку в природе идеальные стоковые серии стали встречаться редко (главным образом из-за антропогенных нарушений), в некоторых ландшафтах, особенно в таежной зоне, приходилось использовать "сборные" катены, отыскивая на местности участки, подходящие в геоморфологическом отношении и закономерно различающиеся гидротермическим режимом и структурой растительного покрова.

На стандартных позициях выбранных катен проводили учеты численности карабид почвенными ловушками Барбера одного размера, размещенными единообразно друг относительно друга. Кроме того, осуществляли ручной сбор имаго жужелиц, что позволяло более полно представить себе локальные фауны.

Для каждого вида жужелиц в каждой позиции катены рассчитывали динамическую плотность (число особей на 1 м² ловчей площади в 1 сут) по Мордковичу [9] и процентную долю от общей численности, которую затем переводили в баллы обилия от 1 до 7 (см. пояснение к рис. 2). По стандартизованным таким образом данным составлена валовая таблица, включавшая в себя встреченные виды жужелиц и все обследованные биотопы (215 видов, 53 биотопа), которую обрабатывали с помощью модуля NCLAS пакета программ для кластерного анализа геоботанических данных SYN-TAX. В итоге, после расчета коэффициентов общности, методом "ближайших соседей" были построены дендрограммы, показывающие частоту совместной встречаемости видов в биотопе. Из дальнейшего рассмотрения были исключены виды, встречающиеся менее чем в трех (как случайные) и более чем в 15 биотопах (как слишком эвритопные, чтобы быть диагностическими). Так на формальной основе были получены группы ассоциированных видов жужелиц. Дальнейший анализ этих групп позволил ординировать их в зонально-катенном градиенте (рис. 2) (по Мордковичу [10]) и типизировать полученные фигуры – маршруты смены местообитаний (рис. 1).

Согласно классическому правилу смены местообитаний считается, что каждый вид насекомых в своем ареале при продвижении на юг в широтно-зональном градиенте занимает все более пониженные участки стоковой серии в катенном градиенте. Это обусловлено определенными требованиями каждого вида насекомых к гидротермическому режиму обитаемой им микростанции [2].

Последующими исследованиями установлено, что указанная последовательность далеко не так проста [14]. Рассмотренный выше маршрут смены станций – лишь один из многих возможных. Например, для степных герпетобионтных жуков было выделено 17 стереотипов размещения в зонально-катенной матрице [10].

В настоящей работе способ анализа зональной смены станций изменен, а зональный ряд удлиннен и продолжен на всю Западно-Сибирскую равнину. Итогом этой модернизации явилась типология маршрутов смены местообитаний (рис. 1).

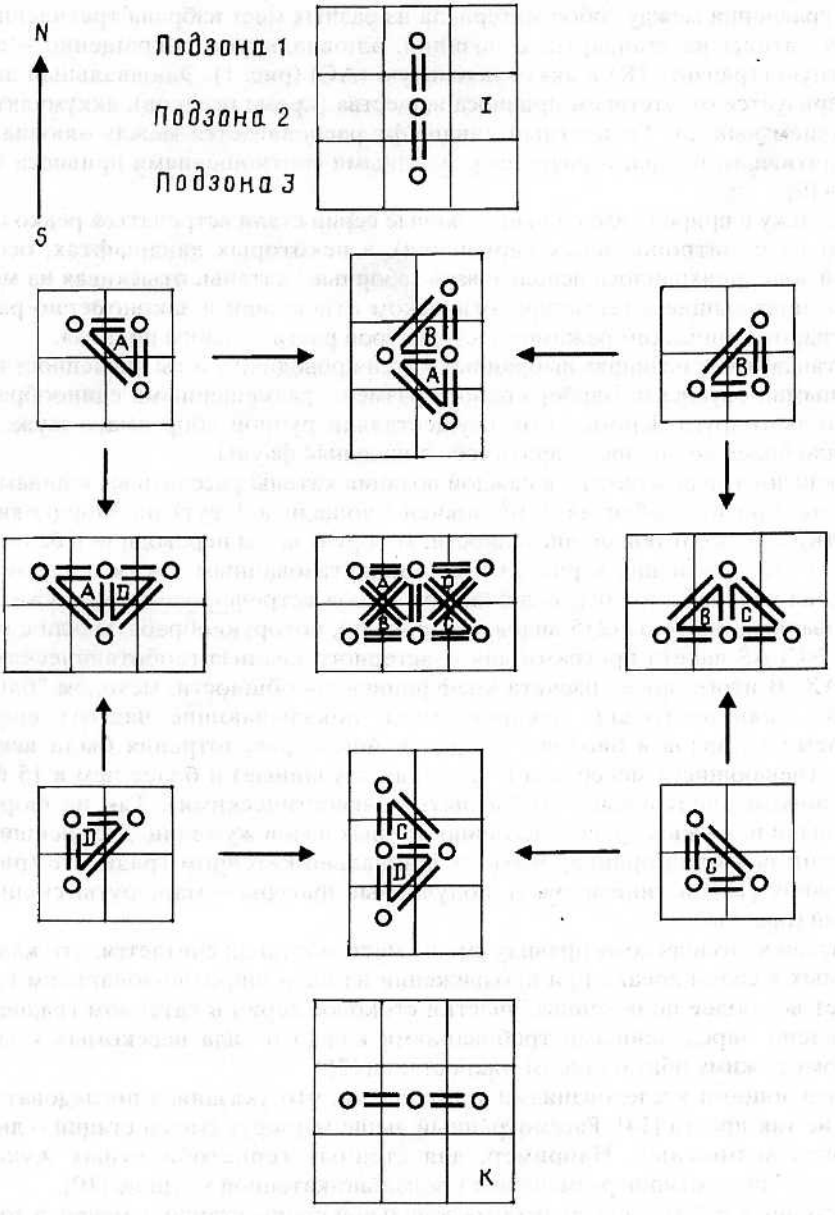
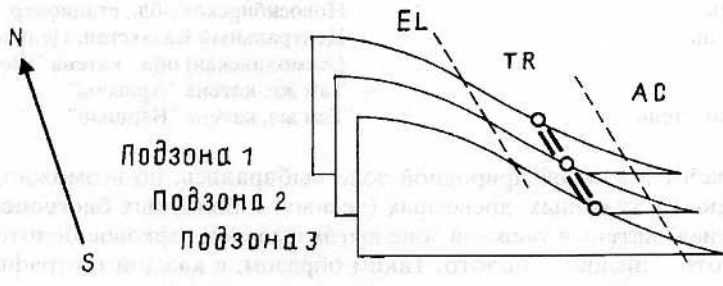


Рис. 1. Типология маршрутов смены местообитаний в зонально-катенной матрице. В верхней части рисунка – объемное изображение маршрута "I". Подробные пояснения – в тексте

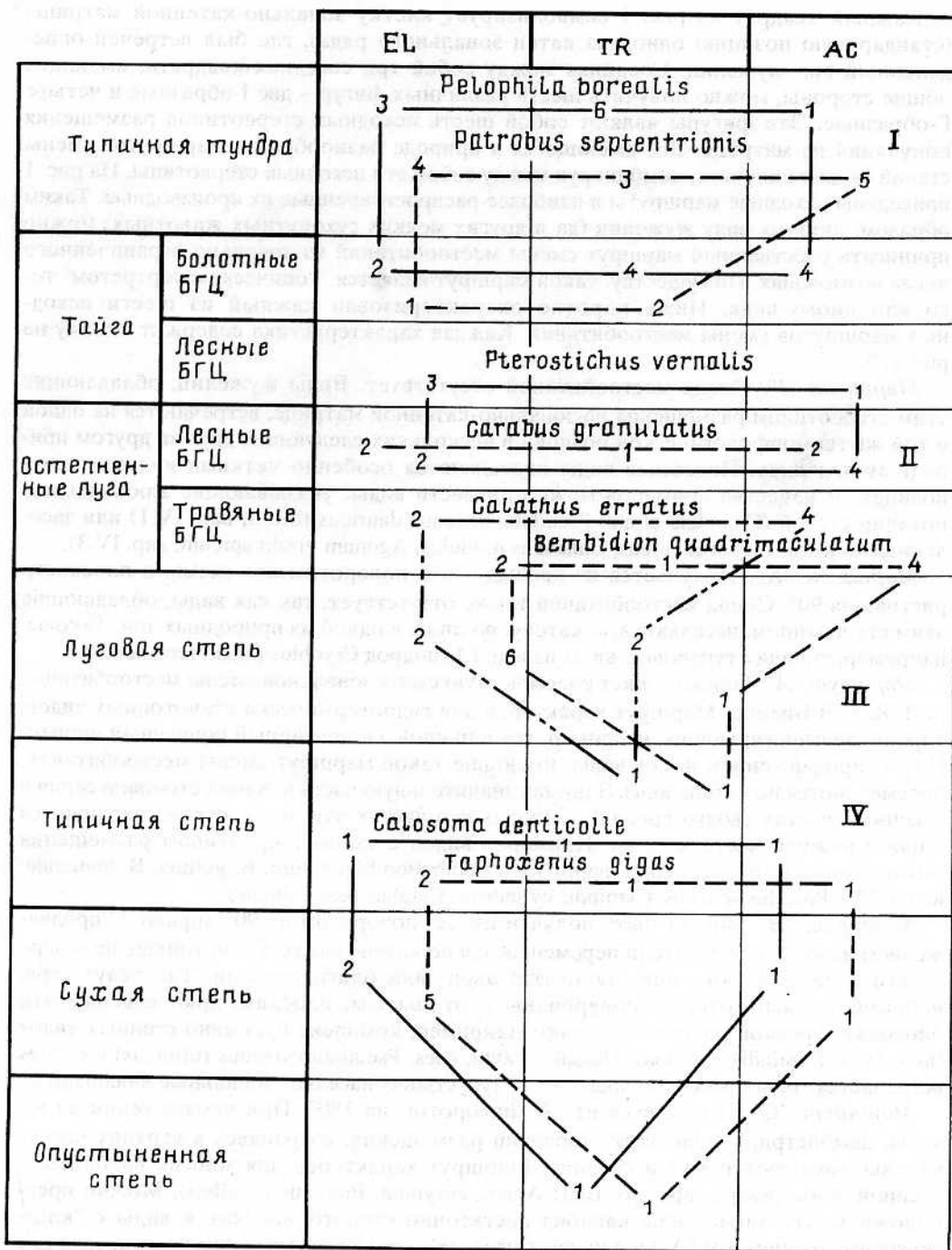


Рис. 2. Размещение "широких" комплексов жуужелиц в зонально-катенной матрице. Цифрами в вершинах многоугольников обозначены баллы относительного обилия вида: 1 - менее 1%, 2 - 1-5, 3 - 5-10, 4 - 10-25, 5 - 25-50, 6 - 50-75, 7 - 75-100%

Каждый квадрат на рис. 1 символизирует клетку зонально-катенной матрицы (стандартную позицию одной из катен зонального ряда), где был встречен определенный вид жувелиц. Соединяя между собой три соседних квадрата, имеющих общие стороны, можно получить шесть различных фигур – две I-образные и четыре Г-образные. Эти фигуры являют собой шесть исходных стереотипов размещения популяций на матрице. Все имеющееся в природе разнообразие маршрутов смены станций можно получить, комбинируя между собой эти исходные стереотипы. На рис. 1 приведены исходные маршруты и наиболее распространенные их производные. Таким образом, любому виду жувелиц (да и других мелких сухопутных животных) можно приписать собственный маршрут смены местообитаний из довольно ограниченного числа возможных. По существу, такой маршрут является "топическим портретом" того или иного вида. Ниже коротко охарактеризован каждый из шести исходных маршрутов смены местообитаний. Каждая характеристика содержит ссылку на рис. 2, 3.

Маршрут "Г". Смена местообитаний отсутствует. Виды жувелиц, обладающие этим стереотипом размещения на зонально-катенной матрице, встречаются на одной и той же геоморфологической позиции в нескольких следующих друг за другом природных подзонах. Подобные виды оказываются особенно четкими индикаторами позиций. В качестве примеров можно привести виды, указывающие элювиальные позиции степей (*Cicindela atrata*, *Pseudotaphoxenus dauricus tillesii*, var. IV.1) или засоленные болота (*Elaphrus aureus*, *Chlaenius nitidulus*, *Agonum viridicupreum*, var. IV.3).

Маршрут "К". Получается из предыдущего поворотом его схемы в плоскости рисунка на 90°. Смена местообитаний также отсутствует, так как виды, обладающие этим стереотипом, населяют всю катену, но лишь в одной из природных зон. Таковы, например, типично тундровые виды из var. I.1 (подрод *Cryobius* рода *Pterostichus*).

Маршрут "А". Олицетворяет классическую схему зональной смены местообитаний по Г.Я. Бей-Биенко. Маршрут характерен для гидротермически стенотопных видов, хорошо диагностирующих, например, тот или иной элементарный почвенный процесс [11]. С продвижением на юг виды, имеющие такой маршрут смены местообитаний, перемещаются по катене вниз. Занимая значительную часть позиций стоковой серии в северных частях своего ареала, в южных его частях эти виды жуков сохраняются лишь в нижней части катены. Примеров видов с таким стереотипом размещения можно привести очень много (var. III.2 – *Bembidion biguttatum*, *B. guttula*, *B. humerale*; var. IV.2 – *Poecilus sericeus*, *Cymindis cylindrica*, *Carabus bessarabicus*).

Маршрут "В". Может быть получен из "А" поворотом на 90° вправо. С продвижением на юг его обладатели перемещаются по катене вверх. Стенотопные на севере своего ареала, на юге они становятся эври- или олиготопными. Так ведут себя, например, виды, которые приурочены к открытым, плоским, ярко освещенным биотопам с редкой растительностью. Например, комплекс пустынно-степных видов (var. IV.4: *Cymindis variolosa*, *Harpalus calathoides*, *Pseudotaphoxenus rufitarsis*) в степях встречается только на солончаках, а в полупустынях населяет зональные ландшафты.

Маршрут "С". Получается из "А" поворотом на 180°. При продвижении на юг виды, демонстрирующие этот стереотип размещения, сохраняясь в верхних частях катены, заселяют также и средние. Маршрут характерен для многих видов лесостепной зоны (например, var. III.1: *Amara eurgynota*, *Platynus muelleri*). Можно предположить, что такие виды карабид достаточно стенотопны (как и виды с "классическим" маршрутом "А") и в нижних отделах катен в северных частях их ареала для них слишком влажно. Не исключено, что виды с маршрутом "С" активно расселяются в настоящее время к северу, подобная тенденция характерна ныне для многих видов карабид [18].

Маршрут "D". В него переходит маршрут "А" при повороте на 270° вправо. Его обладатели перемещаются по катене вверх с продвижением на юг (как в маршруте "В"), но из олиготопных они, напротив, становятся стенотопными. Таковы, например, арктобореальные виды, населяющие в тундре всю катену, а в тайге способные

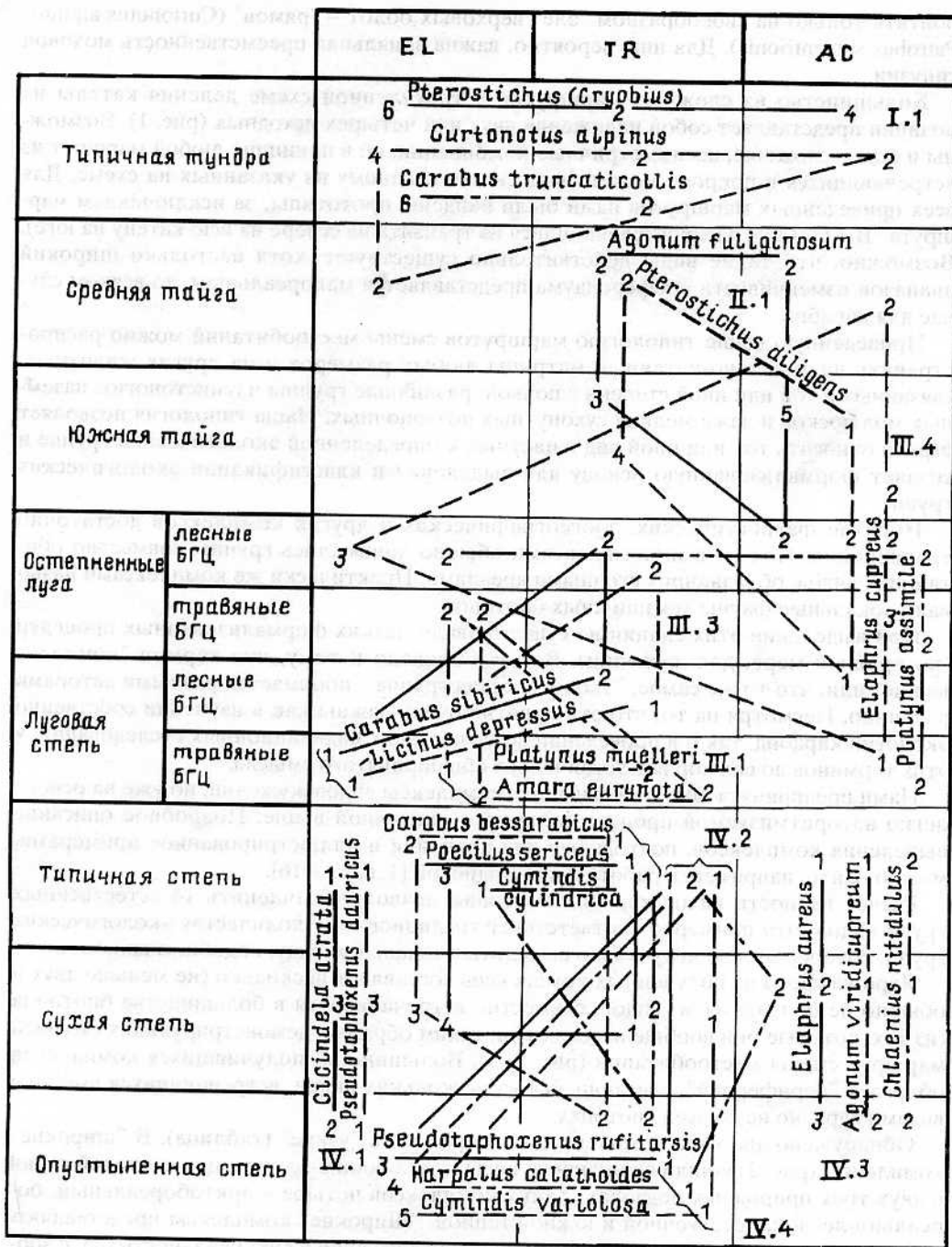


Рис. 3. Размещение "узких" комплексов жуужелиц в зонально-катенном градиенте. Обозначения те же, что на рис. 2

обитать только на своеобразном "эле" верховых болот – "рямов" (*Curtonotus alpinus*, *Patrobis septentrionis*). Для них, вероятно, важна зональная преемственность моховой синузии.

Большинство из сложных маршрутов в трехчленной схеме деления катены на позиции представляет собой наложения двух или четырех исходных (рис. 1). Возможны и более сложные, несимметричные комбинации, но в принципе любой маршрут из встречающихся в природе может быть сведен к одному из указанных на схеме. Для всех приведенных маршрутов нами были найдены прототипы, за исключением маршрута "В + С" (вид, распространяющийся из транзита на севере на всю катену на юге). Возможно, что такие виды действительно существуют, хотя настолько широкий диапазон изменчивости преферендума представляется малореальным, во всяком случае для карабид.

Приведенную выше типологию маршрутов смены местообитаний можно распространить на зонально-катенные матрицы любых размеров и на других животных, связанных в той или иной степени с почвой: различные группы членистоногих, наземных моллюсков и даже мелких сухопутных позвоночных. Наша типология позволяет строго относить тот или иной вид животных к определенной экологической группе и создает формализованную основу для выделения и классификации экологических групп.

Понятие фаунистических, зоогеографических и других комплексов достаточно традиционно. Под такими комплексами обычно понимались группы совместно обитающих видов, обладающих сходными ареалами. Практически же комплексами называли локальные фауны тех или иных биотопов.

При выделении этих единиц не существовало четких формализованных процедур (по крайней мере, для жужелиц). Все это привело к тому, что термин "комплекс видов", или, что то же самое, "экологическая группа", понимается разными авторами различно. Несмотря на то, что эти понятия очень важны как в изучении собственно экологии карабид, так и в проведении всевозможных индикационных исследований, у этих терминов до сих пор нет устойчивого общепринятого смысла.

Нами предпринята попытка выделить комплексы видов жужелиц, но уже на основе легко алгоритмизуемой процедуры, кратко описанной выше. Подробное описание выделения комплексов, подходящее для практики и иллюстрированное примерами, можно найти, например, в работе Александровой [1, с. 69–116].

Расчет верности видов карабид биотопам позволил вычленить 14 естественных групп видов (что примерно соответствует традиционному количеству экологических групп, которое можно интуитивно выделить в зональном ряду, подобном нашему).

Ядро каждого из полученных комплексов составляет несколько (не меньше двух и обычно не больше пяти) видов, совместно встречающихся в большинстве биотопов (из тех, которые они вообще населяют) и, таким образом, демонстрирующих сходный маршрут смены местообитаний (рис. 2, 3). Большинство получившихся комплексов обладает "периферией", слагающейся из нескольких видов, встречающихся вместе с видами ядра, но не во всех биотопах.

Обнаружено два типа комплексов – "широкие" и "узкие" (таблица). В "широкие" комплексы (рис. 2) вошли эвритопные виды, заселяющие все позиции стоковой серии в двух-трех природных подзонах. Таких комплексов четыре – арктобореальный, бореально-лесной, лесостепной и южно-степной. "Широкие" комплексы представляют собой не только традиционно понимаемую зоогеографическую реальность (ср. с зоогеографией жужелиц у Крыжановского [8]), но и экологическую и примерно соответствуют четырем природным зонам, выделяемым на Западно-Сибирской равнине.

Более узких комплексов десять: в них вошли виды, характерные либо для одной природной подзоны, либо для определенных позиций катены в двух или более подзонах (рис. 3). "Узкие" комплексы можно условно разделить на зональные (или авторморфные, по аналогии с почвами, на которых их находят), характерные в основном

Диагностические виды "широких" и "узких" комплексов населения жужелиц
Западно-Сибирской равнины

Вариант	Название комплекса	Диагностические виды
"Широкие" комплексы		
I	Арктобореальный	<i>Pelophila borealis</i> , <i>Patrobus septentrionis</i>
II	Бореально-лесной	<i>Pterostichus vernalis</i> , <i>Carabus granulatus</i>
III	Лесостепной	<i>Calathus erratus</i> , <i>Bembidion quadrimaculatum</i>
IV	Южно-степной	<i>Calosoma denticolle</i> , <i>Taphoxenus gigas</i>
"Узкие" комплексы		
I.1	Типично тундровые эврибионты	<i>Pterostichus (Cryobius)</i> , <i>Curtonotus alpinus</i> , <i>Carabus truncaticollis</i>
II.1	Бореально-лесные	<i>Pterostichus diligens</i> , <i>Agonum fuliginosum</i>
III.1	Лесостепные мезоксерофилы	<i>Amara eurynota</i> , <i>Platynus muelleri</i>
III.2*	Остепненно-луговые мезогигрофилы	<i>Bembidion biguttatum</i> , <i>B. guttula</i> , <i>B. humerale</i>
III.3	Остепненно-луговые мезоксерофилы	<i>Licinus depressus</i> , <i>Carabus sibiricus</i>
III.4	Лесостепные гигрофилы	<i>Elaphrus cupreus</i> , <i>Platynus assimile</i>
IV.1	Сухостепные ксерофилы	<i>Cicindela atrata</i> , <i>Pseudotaphoxenus dauricus tillesii</i>
IV.2	Степные мезоксерофилы	<i>Poecilus sericeus</i> , <i>Cymindis cylindrica</i> , <i>Carabus bessarabicus</i>
IV.3	Аридные галогигрофилы	<i>Elaphrus aureus</i> , <i>Chlaenius nitidulus</i> , <i>Agonum viridicupreum</i>
IV.4	Пустынно-степные галоксерофилы	<i>Cymindis variolosa</i> , <i>Harpalus calathoides</i> , <i>Pseudotaphoxenus rufitarsis</i>

* Вариант III.2 не указан на рис. 3.

для элювиальных позиций, и алломорфные, приуроченные к аккумулятивным и в меньшей степени к транзитным ландшафтам. Оба эти типа узких комплексов позволяют диагностировать природные зоны и подзоны, а также различать определенные типы аazonальных местообитаний; таким образом, их можно отождествить с экологическими группами жужелиц. Ниже приводятся характеристики широких и наиболее типичных "узких" комплексов. Хороэкология остальных узких комплексов отражена в их названиях, приведенных в таблице.

Полученная ординационная схема полезна для структурного анализа биоразнообразия, может упростить зоологическое картирование территории, окажется полезной в целях определения эталонных ландшафтов и индикации антропогенных нарушений, а также даст возможность более успешно сопоставлять геоботанические данные с зоологическими как в объеме крупного региона, так и локальных станций.

Широкие комплексы

Арктобореальный. Включает в себя виды, населяющие биогеоценозы от типичной тундры до средней тайги. В основном в него входят эври- и олигобионтные виды жужелиц (рис. 2, I). Диагностическими для него являются *Pelophila borealis* и *Patrobus septentrionis* – широко распространенные циркумбореальные виды. Видам этого комплекса можно приписать маршрут смены местообитаний "B + A + C + D" (рис. 1).

Бореально-лесной. В него входят виды жужелиц, встречающиеся в лесных био-

геоценозах от средней тайги до подзоны остепненных лугов. Эврибионтность этих видов несколько уменьшается по сравнению с видами предыдущего комплекса (рис. 2, II). Его диагностические виды – *Pterostichus vernalis* и *Carabus granulatus*, которые снова демонстрируют маршрут смены местообитаний "B + A + C + D".

Лесостепной. Характерен для безлесных биогеоценозов лесостепной зоны, с незначительным проникновением в типичную степь (рис. 2, III). Диагностическими видами этого комплекса являются *Salathus erratus* и *Bembidion quadrimaculatum*, которые тяготеют к зональным местообитаниям и не проникают в аккумулятивные позиции в южных частях своих ареалов. Им можно приписать маршрут смены местообитаний "A + D". Интересно, что в других районах эти виды считают антропогенно зависимыми.

Южно-степной. Его составляют эврибионты типичной и сухой степи, сохраняющиеся в подзоне опустыненной степи на транзитных позициях (рис. 2, IV). Маршрут смены стадий "A + D". Диагностические виды этого комплекса – *Calosoma denticolle* и *Tarphoxenus gigas*, "характернейшие обитатели степей" [8].

Узкие комплексы

Типично тундровые эврибионты (рис. 3, I.1). Представлен двумя циркумарктическими видами карабид (*Curtonotus alpinus* и *Carabus truncaticollis*) и одним арктическим подродом *Cryobius* рода *Pterostichus*. Стереотип размещения на матрице – "K" (рис. 1).

Тажные мезогигрофилы. Типичный алломорфный комплекс, состоящий из видов, встречающихся в таежной зоне в очень сырых и даже болотистых местообитаниях (рис. 3, II.1) и проникающих в аккумулятивные ландшафты лесных катенных рядов зоны лесостепи (маршрут "A"). Диагностические виды: *Pterostichus diligens* и *Agonum fuliginosum*.

Лесостепные мезоксерофилы. Автоморфный комплекс безлесных биогеоценозов лесостепи (рис. 3, III.1). Имеет большое число видов – сателлитов, из дифференцирующих видов – *Amara eurygota* и *Platynus muelleri*. Демонстрирует маршрут "C".

Лесостепные гигрофилы. Алломорфный комплекс природных лесостепных биоценозов. Виды характеризуются индифферентностью по отношению к лесистости местности, так как населяют обычно лишь супераквальную зону (рис. 3, III.4). Маршруты "A" и "A + B". Диагностические виды: *Elaphrus cupreus* и *Platynus assimile*.

Аридные галогигрофилы. Виды этого комплекса населяют супераквальную зону и заболоченные участки вокруг соленых водоемов всех типов степи. Алломорфный комплекс (рис. 3, IV.3). Стереотип размещения на матрице – "I". Диагностические виды: *Elaphrus aureus*, *Agonum viridicupreum* и *Chlaenius nitidulus*.

Пустынно-степные галоксерофилы. Включает виды, тяготеющие к местообитаниям, почти лишенным растительного покрова. Демонстрирует маршрут "B". Приведен в качестве описания маршрута "B" (см. выше) (рис. 3, IV.4). Автоморфный. Диагностические виды: *Cymindis variolosa*, *Harpalus calathoides* и *Pseudotaphoxenus rufitarsis*.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 95-04-12461а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 276 с.
2. Бей-Биенко Г.Я. // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27. № 1. С. 5.
3. Василевич В.И. // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 34.
4. Еремин П.К. // Кологривский лес (экологические исследования). М.: Наука, 1986. С. 110.
5. Зыков А.Е. // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 3. С. 261.
6. Кержнер И.М. // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 65. *

7. Коробейников Ю.И. Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1980. С. 54.
8. Крыжановский О.Л. // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука, 1983. С. 47.
9. Мордкович В.Г. Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 120 с.
10. Мордкович В.Г. Принципы зоодиагностики почв (на примере степной зоны): Автореф. ...
дис. докт. биол. наук. Новосибирск: ИПА СО РАН, 1985. 36 с.
11. Мордкович В.Г. // Почвоведение. 1991. № 10. С. 92.
12. Мэгарран А. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1993. 184 с.
13. Соколов В.Е., Чернов Ю.И., Решетников Ю.С. // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 4.
14. Стебаев И.В. // Энтомол. обозрение. 1974. Т. 53. Вып. 1. С. 3.
15. Стебаев И.В., Сергеев М.Г. // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43. № 3. С. 399.
16. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
17. Чернов Ю.И. // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 3. Вып. 4. С. 499.
18. Lindroth С.Н. // Ann. zool. fennici. 1972. V. 9. № 2. P. 49.

Институт систематики и экологии животных
СО РАН, Новосибирск

V.G. MORDKOVICH, I.I. LYUBECHANSKII

ZONAL-CATENA ORDER OF ECOLOGICAL ORDINATION IN CARABIDS
(COLEOPTERA, CARABIDAE) FROM THE WEST SIBERIAN PLAIN

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch
of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

Chorological relations of soil invertebrates are analyzed from carabids. Formal methods used by geobotanists and modified for zoological purposes were applied. Natural groups of jointly occurring species were revealed. These complexes were ordinated in a zonal-catena order, their typology was elaborated. The carabid complexes of two levels (natural zones and local stations) are useful for the structural analysis of biodiversity and enables to compare geobotanical data with zoological ones more perfectly. The obtained system of stereotypes of distributing populations in the zonal-catena gradient (6 initial stereotypes, 5 stereotype combinations) permits us to refer one or other animal species (not only carabids) to a definite ecological group and gives a formalized basis to distinguish and classify ecological groups.