

# Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья)

К.В. Макаров<sup>1</sup>, А.В. Маталин<sup>2</sup>

Московский государственный педагогический университет,  
кафедра зоологии и экологии, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5, Москва 129164, Россия.

## Резюме

В результате проведённых в 2006-07 гг. на территории Приэльтонья (Волгоградская обл., Россия) круглогодичных исследований отмечено 218 видов жужелиц. Показано, что массивованные сборы разными методами в течение сезона выявляют локальную фауну с такой же полнотой, как и многолетние нерегулярные сборы. На основе данных о численности и демографической структуре популяций в фауне жужелиц можно выделить три группы видов: коренные обитатели (= резиденты), мигранты и случайные. Резиденты характеризуются полноценным демографическим спектром, тогда как у мигрантов и случайных видов он ущербен. Биотопы, в которых жизненный цикл вида реализуется полностью, рассматриваются как жилые, а остальные - как проходные (= транзитные). Мигрантов и случайные виды предложено рассматривать как лабильный компонент фауны, противопоставляя его стабильному, который представлен осёдлыми видами. В зональных станциях стабильный компонент формирует ядро сообщества (более 65% видового разнообразия и до 35% численного обилия), тогда как в азональных наблюдается явное преобладание лабильного компонента (до 94% видового разнообразия и до 75% численного обилия). Т.о., методически необходимо разграничивать стабильный и лабильный компоненты при проведении как фаунистических, так и экологических исследований. Оценка влияния лабильного компонента на количественные показатели  $\alpha$ -разнообразия сообществ показала, что индекс видового богатства Маргалефа сильно зависит от полноты видовых списков (до 30-кратной разницы в значениях), тогда как индекс разнообразия Шеннона-Винера и индекс доминирования Бергера-Паркера более стабильны (максимальная разница значений для полного и усечённого списка не превышала 75%). Оценка  $\beta$ -разнообразия (коэффициенты Жаккара и Чекановского-Серенсена) оказалась также зависима от учёта лабильного компонента, особенно для интразональных биотопов. Т.о., фаунистические списки жужелиц, полученные традиционным методом,

---

<sup>1</sup> [kvmac@inbox.ru](mailto:kvmac@inbox.ru)

<sup>2</sup> [a\\_matalin@tochka.ru](mailto:a_matalin@tochka.ru)

оказываются более или менее ошибочны. Показано, что для уточнения фауны как отдельных биотопов, так и ландшафта в целом необходимо изучение динамики демографической структуры популяций отдельных видов. Кроме того, для увеличения достоверности фаунистических списков можно: 1) сократить период сборов до одного сезона при одновременном увеличении интенсивности и разнообразия методов учёта; 2) сократить объём модельной группы, выбрав в качестве модельного таксон с более или менее однородными миграционными возможностями и другими экологическими параметрами.

### **Abstract**

In principle, full-scale seasonal catches with the use of various sampling techniques appear to adequately reflect any local fauna of ground-beetles. Considering the differences in abundance and demographic structure of the populations, three groups of species in any fauna of Carabidae can be distinguished: residents, migrants and casual, or sporadic, species. Residents are characterized by a complete demographic structure of their populations while their habitats are considered as “residential”. In migrants and sporadic species, the demographic structure is incomplete while their habitats are considered as “transit”. Both latter groups combined can be termed as “labile components of the fauna”, as opposed to “stable components of the fauna” represented by residents. During a full-year survey in 2006/07 in the Lake Elton region, Volgograd Area, Russia, 218 species of ground-beetles were recorded. In zonal habitats, residents play the leading roles and form the main component of the assemblage. More than 65% of the total abundance and up to 35% of the total species diversity comprises of residential species. In azonal habitats, the labile component absolutely prevails. These species account for about 94% of species composition and about 75% of abundance. Thus, from a methodological viewpoint, it is highly important to distinguish between these two components of the fauna in any ecological studies of Carabidae. The Margalef index, one of the possible measures of  $\alpha$ -diversity, shows an expectedly strong dependence on the completeness of species lists, in some cases with 30-fold differences in values noted. In contrast, both Shannon-Winer's diversity index and the Berger-Parker dominance index, two further measures for  $\alpha$ -diversity determination, scale must better, with the difference in values for complete and incomplete species lists ranging from 2% to 75%. Jaccard's coefficient of community similarity, as well as the Czekanowsky-Sørensen similarity index, both measures of  $\beta$ -diversity, depend on the way of calculation and of the count of labile components, especially for intrazonal habitats. Species compositions which are highly variable in space and time substantially reduce the availability of faunistic checklists based on standard collecting methods for geozoological and zoogeographical analyses. Studies on the demographic structure of individual species' populations are highly important for the revelation of faunas both of separate habitats and the landscape as a whole. To improve the reliability of faunistic species lists, the following can be

proposed: (1) reduction to one season of the study period, but with an increased intensity and variety of collecting techniques used; and (2) reduction the scope of the model study group to taxa with more or less uniform migratory capacities and other ecological parameters.

Ключевые слова: Carabidae, локальная фауна, разнообразие, сообщества, демография, миграции, полупустыня, озеро Эльтон.

Key-words: Carabidae, local fauna, diversity, community, demography, migration, semi-desert, Lake Elton.

### **Введение**

Понятие конкретной (= локальной) фауны (Чернов, 1975) обычно используется в зоологических исследованиях по прямой аналогии с конкретной флорой (Толмачёв, 1931). При этом предполагается, что квалифицированный зоолог в состоянии обеспечить такую же полноту оценки видового состава животных, как ботаник – сосудистых растений. Однако, очевидная и объективная сложность определения многих групп животных нарушает полноту этой аналогии. В первую очередь это приводит к сужению объёма локальной фауны, которая изучается на примере отдельных, более или менее крупных, таксонов животных. Особенно ярко эта систематическая специализация проявляется в энтомологии. Метод локальных фаун эксплуатируется здесь на уровне семейств или даже отдельных родов. Применительно к семейству жужелиц, нередко служащему модельным в фаунистических и зоогеографических исследованиях, использовались оба уровня (Penev, Turin, 1994; Penev, 1996; Воронин, 1999; Козырев и др., 2000).

Между тем, помимо сложности в идентификации материала, зоологи сталкиваются ещё с несколькими проблемами полноты учёта: а) разные методы сбора дают разные списки видов; б) в разных биотопах результативность одних и тех же методов сбора оказывается различной; в) разные стадии развития насекомых учитываются в разной мере, поэтому выявление видового состава зависит от фенологического состояния группировки. Эти обстоятельства вызывают ряд более или менее серьёзных погрешностей в учётах, что неоднократно обсуждалось (Кудрин, 1966; Арнольди и др., 1972; Luff, 1975; Adis, 1979; Ericson, 1979; Грюнталь, 1982; Маталин, 1996; Markgraf, Basedow, 2000; Esch et al., 2008; Timm et al., 2008). Так, эффективность метода почвенных ловушек, учитывающих подвижную часть популяции жужелиц, зависит от размеров ловушек (Waage, 1985), способа их установки (Greenslade, 1964; Korczyński, Sienkiewicz, 2006), наличия или отсутствия фиксатора (Карпова, Маталин, 1992), и его типа (Luff, 1968;

Феоктистов, 1980; Грюнталь, 1982). Кроме того, подвижность жуков, зависящая как от их физиологического состояния, так и от внешних условий, заметно меняется в течение сезона.

Малоподвижные стадии (яйца, личинки, куколки) учитываются почвенными пробами или иными методами (флотация, эклекторы). Эти методы обладают своим погрешностями, зависящими, в частности, от площади пробы (объёма образца), выбора точки учёта, частоты взятия проб и пр. (Арнольди и др., 1972; Boháč, 1973; Desender, Segers, 1985).

Помимо этого, существуют и другие обстоятельства, снижающие точность учётов. Во-первых, некоторые группы жужелиц (фитобионты, петрофилы, мирмекофилы) могут быть собраны лишь специфическими методами. Во-вторых, особенности отдельных местообитаний делают невозможным использование тех или иных методов.

Ошибки, возникающие вследствие несовершенства или избирательности методов учёта, могут быть в какой-то мере нивелированы стандартизацией методов сбора, увеличением числа ловушек или количества взятых проб, использованием методов геостатистики, но не устранены. Эти соображения лежат на поверхности и, вероятно, большинство карабидологов периодически задаётся вопросом об адекватности первичных данных учётов. Однако специальных работ по оценке эффективности методов изучения и полноте выявления состава локальной фауны Carabidae не проводилось.

Целью данной работы было изучение локальной фауны жужелиц окрестностей оз. Эльтон и оценка эффективности выявления видового состава.

### **Материал и методы**

В 2006-07 гг. нами был спланирован и проведён круглогодичный учёт жужелиц на территории Приэльтонья - Волгоградская обл., Россия (49°12,47'N, 46°39,75'E). Основной целью эксперимента было изучение демографии массовых видов жужелиц. Параллельно предполагалось уточнить видовой состав и биотопическое распределение отдельных видов.

Котловина оз. Эльтон располагается на территории бессточной Боткульско-Булухтинской опустыненной депрессии, входящей в состав Прикаспийской низменности. Характерной особенностью региона является ярко выраженная соляно-купольная тектоника. Наиболее крупные соляные купола располагаются на восточном (гора Улаган, абсолютная высота 68,0 м) и западном (Преснолиманская возвышенность, абсолютная высота 43,6 м) берегах озера. Перпендикулярно им проходит "ось" новейших прогибов, вдоль которой текут впадающие в оз. Эльтон реки - 4 с северо-запада и 3 - с юго-востока (Некруткина, 2006). На фоне относительно сглаженного рельефа, встречаются участки, изрезанные балками различной глубины и протяжённости, что усиливает мозаичность биотопов.

Положение Приэльтонья на стыке степей и полупустынь делает дискуссионным оценку его ландшафтно-зональной принадлежности. Согласно одним взглядам (Сафронова, 2006) оно

входит в состав степной зоны, согласно другим (Сапанов, Габдулин, 2006) - в зону полупустынь. Типичными зональными ландшафтами, окружающими озеро, являются опустыненные степи, ведущую роль в сложении которых играют различные виды полыней - *Artemisia lerchiana*, *A. pauciflora* и *A. austriaca*, а также прутняк - *Kochia prostrata*, житняк пустынный - *Agropyron desertorum* и типчак - *Festuca valesiaca*. На солончаках формируются гипергалофильные растительные сообщества, в которых доминируют сарсазан - *Halocnemum strobilaceum*, кокпек - *Atriplex cana*, биюргун - *Anabasis salsa*, солерос простёртый (= европейский) - *Salicornia prostrata* (= *europaea*) и однолетние солянки - *Salsola collina* и *S. tragus*. В долинах рек развиты густые заросли тростника и камыша, а спускающиеся к озеру балки заняты древесно-кустарниковой растительностью. В непосредственной близости от пос. Эльтон опустыненные степи распаханы или превращены в отгонные пастбища, часть из которых в настоящее время представляет собой разновозрастные залежи.

В целом, относительно небольшое типологическое разнообразие ландшафта Приэльтона заметно упрощает задачу выявления фаунистического состава жужелиц. Благодаря предшествующим многолетним исследованиям (Калюжная и др., 2000; Комаров, 2002) фауна жужелиц этого района изучена относительно полно, что позволяет сравнить эффективность интенсивных круглогодичных исследований с регулярными многолетними, но краткосрочными сборами.

Сбор материала проводился тремя основными методами: стандартными почвенными ловушками, на светоловушку и вручную.

В качестве модельных было выбрано 6 зональных, 1 экстразональный и 3 интразональных биотопов<sup>3</sup> (Табл. 1, Рис. 1-2). Три из них располагались в окрестностях посёлка Эльтон, а семь - на северо-западном берегу озера в устье р. Хара (Рис. 3).

В качестве почвенных ловушек использовались пластиковые стаканы объёмом 0,5 л с диаметром отверстия 95 мм. В каждом биотопе была установлена учётная линия, состоящая из 10 ловушек с фиксатором (4% раствором формалина), расположенных через каждые 10 м. Особенности района исследований, в частности высокие дневные температуры и низкая влажность воздуха, определили необходимость увеличения объёма фиксатора до 3/4 объёма ловушки. Линии функционировали круглогодично с 10 мая 2006 по 10 мая 2007 гг. Выборка проводилась раз в 10 дней: 10-го, 20-го и 30(31-го) числа каждого месяца.

Сборы на свет проводились в пос. Эльтон с 18 мая по 31 сентября 2007 г. светоловушкой, основанной на 8 Вт ультрафиолетовой лампе. Материал со светоловушки выбирался каждую ночь, за исключением интервалов с 23 по 29 июля и с 14 до 19 сентября.

---

<sup>3</sup> Деление сообществ на зональные, экстразональные и интразональные принимается по Ю.И. Чернову (1975). Под азональными сообществами понимается объединение экстразональных и интразональных.

Таблица 1. Модельные биотопы на территории Приэльтонья.

Код	Биотопическая характеристика	Положение на местности	
		Привязка	Координата
<b>Зональные сообщества</b>			
Zs_ds	Полынная опустыненная степь	Левый берег р. Большая Сморогда, урочище “Отгонный”	49°06,74’N 46°52,64’E
Zsg_ds1	Полынно-злаковая опустыненная степь		49°06,71’N 46°52,62’E
Zsg_ds2	Полынно-злаковая опустыненная степь	Северный склон горы Улаган	49°12,71’N 46°39,83’E
Zgf_s	Злаково-разнотравная степь	Склон пойменной террасы на правом берегу р. Хара, 4 км выше устья	49°12,91’N 46°40,03’E
Zsg_ds	Полынно-злаковая опустыненная степь	Водораздел рек Хары и Ланцуга, 4,5 км выше устья	49°13,33’N 46°39,75’E
Za_s	Злаково-разнотравная степь с минделём низким	Подсклоновая западина пойменной террасы р. Хара	49°13,41’N 46°39,49’E
<b>Экстразональные сообщества</b>			
Ew	Байрачный лес	Правый берег р. Хара, балка “Биологическая”	49°13,69’N 46°39,18’E
<b>Интразональные сообщества</b>			
Arb	Заросли тростника	Пойменный участок на правом берегу р. Хара, 3 км выше устья	49°12,87’N 46°39,72’E
Asl	Солончак с солеросом простёртым		49°12,39’N 46°39,78’E
Asm	Солончак	Берег оз. Эльтон близ устья р, Хара	49°10,05’N 46°51,65’E

Ручные сборы, кошение энтомологическим сачком и разбор почвенных проб проводились эпизодически в различных участках Приэльтонья.

Расположение точек учёта на местности примерно соответствует малой (окрестности пос. Эльтон) и средней (Приэльтонье в целом) пробе в понимании Юрцева (1975). Согласно критериям Пенева (Penev, 1996), исследованные нами станции принадлежат двум локальным фаунам из западного (нижнее течение р. Хара) и восточного (окрестности пос. Эльтон) Приэльтонья (Рис. 3).

Материалы препарировались на месте, в условиях стационара. Всех особей, попавших в почвенные и световую ловушки, вскрывали для выяснения возраста, развитости крыла и крыловой мускулатуры. Репродуктивный статус особей определялся по модифицированной методике Валлина (Wallin, 1987). У особей обоих полов по состоянию гонад, а также степени стёртости мандибул, коготков и покровов выделялось шесть физиологических состояний: 1) ювенильные, 2) имматурные, 3) генеративные первого и 4) второго годов жизни, 5) постгенеративные первого и 6) второго годов жизни.

Обработка количественных данных проводилась стандартными методами.



Рис. 1 Зональные местообитания: А - полынная опустыненная степь в урочище “Отгонный”; Б - полынно-злаковая опустыненная степь в урочище “Отгонный”; В - полынно-злаковая опустыненная степь на северном склоне г. Улаган; Г - злаково-разнотравная степь на склоне второй пойменной террасы р. Хара; Д - полынно-злаковая опустыненная степь на водоразделе рек Хара и Ланцуг; Е - злаково-разнотравная степь с миндалём низким в западине под склоном второй пойменной террасы р. Хара.



Рис. 2. Экстразональные (А) и интразональные (Б-Г) местообитания: А - байрачный лес в балке “Биологической”; Б - заросли тростника вдоль правого берега р. Хара; В - солончак с солеросом простёртым вдоль правого берега р. Хара; Г - солончак коренного берега оз. Эльтон.

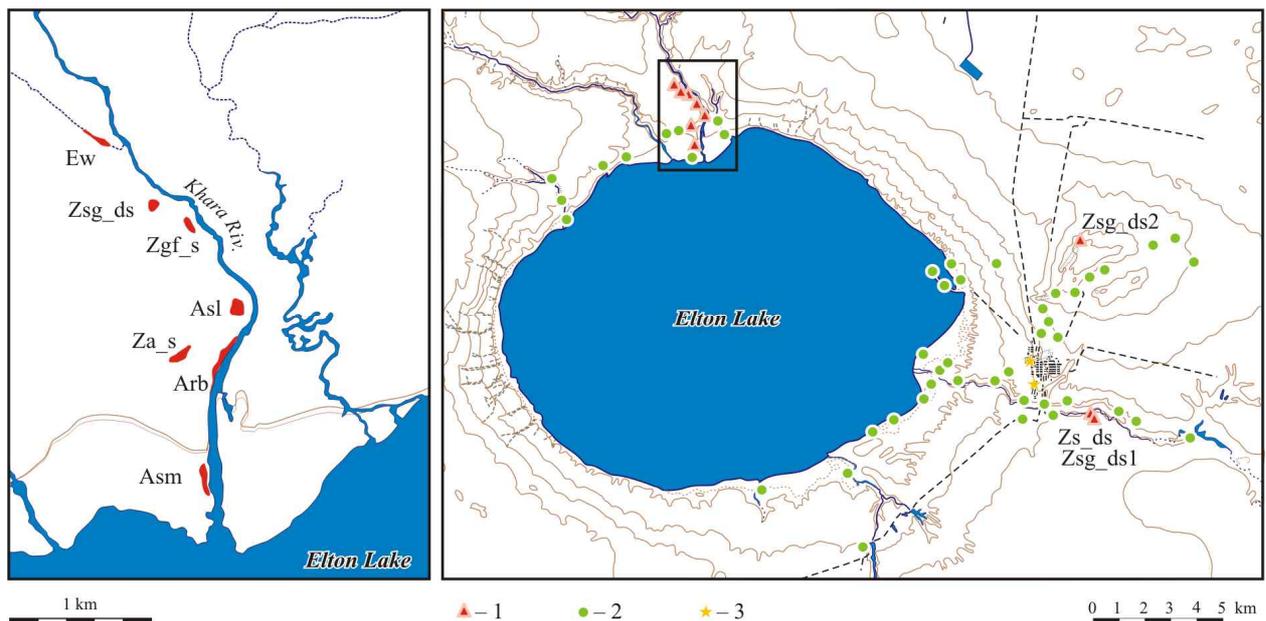


Рис. 3. Места сбора материала в Приэльтонье - справа показан участок в нижнем течении р. Хара, на котором были выставлены линии почвенных ловушек (прорисовка по Google Maps): 1 – линии почвенных ловушек; 2 – места проведения ручных сборов; 3 – места установки светоловушки и ручных сборов на свет.

Сезонная смена набора видов оценивалась на основании расчёта меры Уилсона и Шмиды для хронологической последовательности учётов в каждой станции:

$$I_{wc} = (g(H) + l(H))/2\alpha,$$

где  $g(H)$  – число видов, добавившихся в новой выборке,  $l(H)$  – число видов, исчезнувших в новой выборке,  $\alpha$  – среднее число видов для сравниваемых выборок.

При анализе списков использовались: индекс видового богатства Маргалефа  $D_{Mg} = (S-1)/\ln N$ , а также индекс разнообразия Шеннона-Винера  $H' = -\sum p_i \ln p_i$  и индекс доминирования Бергера-Паркера  $d = N_{max}/N$ ,

где  $S$  — общее число видов;  $p_i$  — относительное обилие  $i$ -го вида ( $n_i/N$ );  $N_{max}$  — число особей самого обильного вида,  $N$  — общее число особей. Все расчёты по этим параметрам проведены в “Excel 2007”.

Сходство фаун и населения биотопов оценивалось по коэффициентам Жаккара:

$$I_j = c / (a+b-c),$$

где  $c$  — число общих видов в сравниваемых списках,  $a$  и  $b$  — число видов в первом и втором списках, соответственно

и Чекановского-Серенсена:

$$I_{cs} = 2\sum \min(n_{ij}, n_{ik}) / (\sum n_{ij} + \sum n_{ik}),$$

где  $n_{ij}$  и  $n_{ik}$  – численность  $i$ -го вида в  $j$ -й и  $k$ -й станциях, соответственно, с последующей кластеризацией методами “ближнего соседа”, “дальнего соседа” и невзвешенной парно-групповой средней. Эти расчёты выполнены в программе “Biodiv 4.1”(Baev, Penev, 1995).

## Результаты

За время учётов было собрано более 52 тыс. экземпляров жуужелиц, принадлежащих к 218 видам. Это сравнимо с опубликованными ранее материалами (Калюжная и др., 2000; Комаров, 2002), согласно которым в Приэльтоне отмечено 243 вида Carabidae. Однако 20% полученного нами списка не совпадает с этими данными. Из 43 видов, впервые выявленных на изученной территории, три оказались новыми для Волгоградской области и ещё два — новыми для России. В то же время, из видов, указанных ранее для Приэльтоне (Калюжная и др., 2000; Комаров, 2002), 51 не был обнаружен нами. Полученные данные позволяют считать, что массивные сборы разными методами в течение сезона выявляют локальную фауну примерно с такой же полнотой, как и многолетние нерегулярные сборы.

Следует отметить, что значительная часть полученного нами списка (103 вида) представляет собой единичные отметки, сделанные с использованием какого-либо одного способа учёта. Так, 29 видов были собраны только на свет, 11 - только вручную, а 63 - только почвенными ловушками. При этом в зональных местообитаниях сборы почвенными ловушками

выявляют преимущественно банальные виды, тогда как основное число уникальных находок приходится на азональные станции — по 4-6 отметок на линию в сезоне.

Сравнительный анализ кумулятивных кривых (Рис. 4) в разных биотопах показывает, что выявление видового состава требует более или менее длительных исследований. Для зональных станций основной список может быть установлен за первые два месяца. Напротив, в азональных заметный прирост видового состава отмечается в течение почти всего срока учётов, а ряд видов обнаруживается лишь в самом начале или в конце вегетационного сезона.

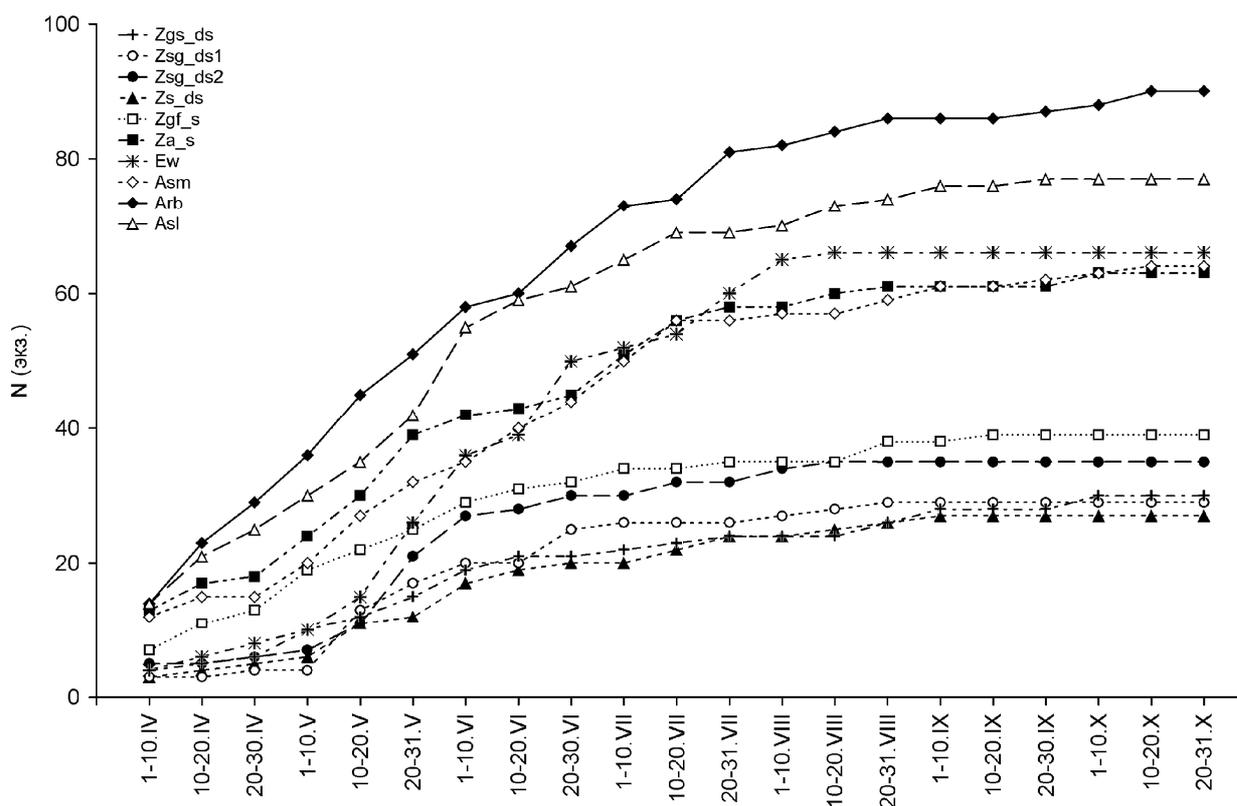


Рис. 4. Кумулятивные кривые, иллюстрирующие сезонные изменения количества видов в модельных биотопах (сокращения см. в Таблице 1).

Вместе с тем, кумулятивные кривые, характеризующая общую успешность изучения фауны, не дают представления о сезонной вариабельности видового состава. Для решения последней задачи использовалась мера Уилсона-Шмиды, вычисляемый последовательно для смежных сроков учёта. Во всех исследованных станциях этот параметр менялся с амплитудой от 0.15 до 0.95, причём характер динамики заметно различался. В одних случаях (*Za\_s* и *Zsg\_ds2*) период быстрых (1-2 декады) смен видового состава в учётах приходится на весну и начало лета, в других (*Ew*) – на осень, но чаще всего динамика этого показателя оказывалась би- и полимодальной (Рис. 5). Интересно отметить, что интенсивность смены видового состава в течение сезона (оцениваемая частотой и диапазоном колебаний меры Уилсона-Шмиды) в зональных станциях, с их относительно бедным видовым составом, оказалась не ниже (а нередко – выше), чем в богатых видами азональных.

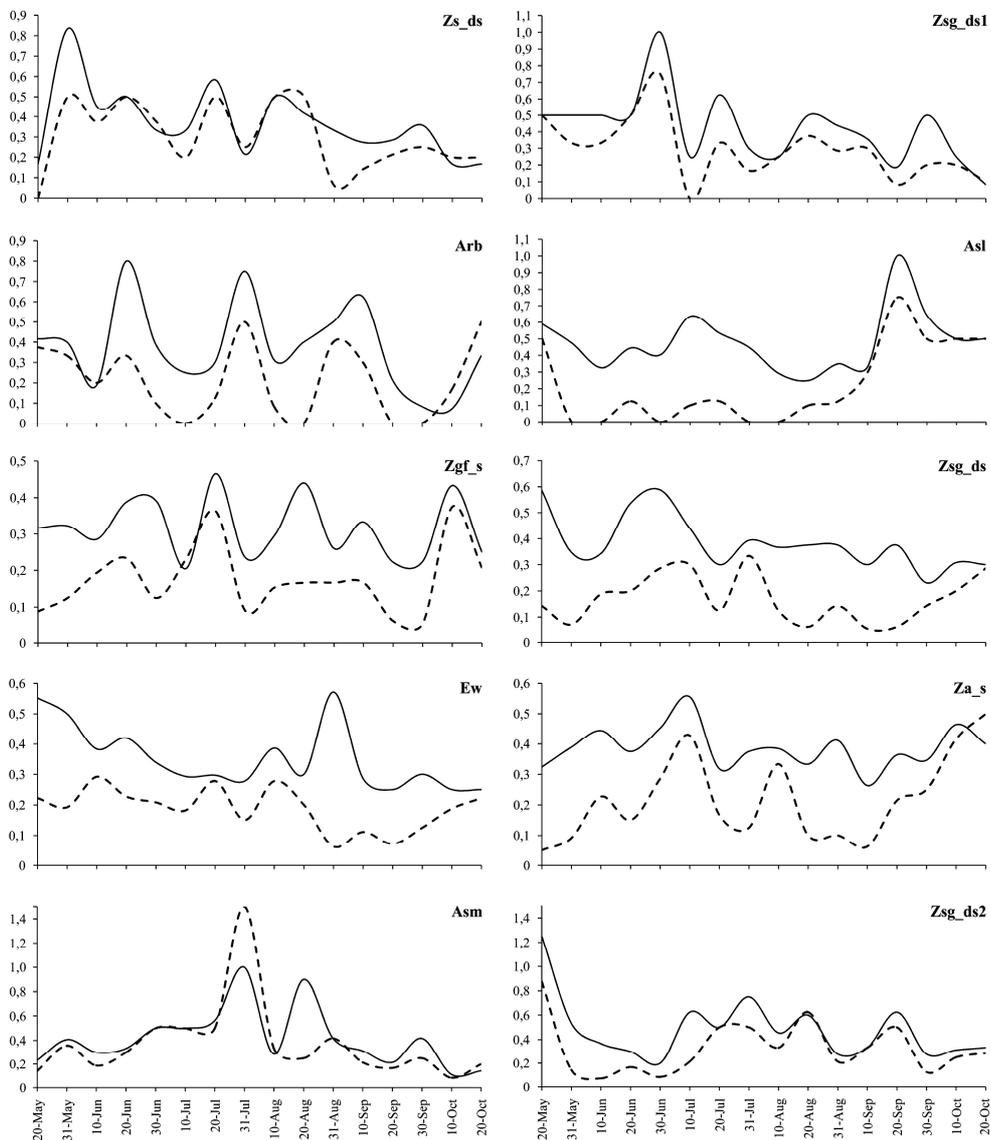


Рис. 5. Изменения коэффициента Уилсона и Шмиды для хронологической последовательности учётов в модельных станциях: сплошная линия - полный список видов; пунктирная линия - только аборигенные виды (сокращения см. в Таблице 1).

Таким образом, относительная полнота выявления видового состава группировок жужелиц может быть достигнута только непрерывными учётами разными методами в течение всего сезона. Учёты, проведённые каким-либо одним методом и в короткие сроки (или со значительными перерывами) дают заведомо неточные результаты. Аналогичные выводы были сделаны при изучении сообществ жужелиц в средиземноморских ландшафтах Израиля (Timm et al., 2008).

Локальное изменение численности и видового состава группировки может быть результатом как размножения, так и перераспределения отдельных видов в пространстве. Обычно этот аспект остаётся за рамками фаунистических исследований. В нашем случае, благодаря параллельному изучению динамики демографической структуры популяций, появилась возможность дифференцировать эти факторы. Основой такого анализа служит

выявление хронологии и выраженности максимумов активности репродуктивных стадий (жуков, находящихся на различных стадиях развития гонад). Этот способ не требует количественного учёта преимагинальных стадий (что зачастую сложно или почти невыполнимо) и позволяет оценить состояние популяций даже по относительно небольшим (несколько десятков особей) выборкам.

Критерием успешного существования и размножения популяции вида в конкретном биоценозе в этом случае служит не численность, а закономерная смена репродуктивных состояний (например, *ювенильные* → *имматурные* → *генеративные* → *постгенеративные* имаго для “осенних” или *имматурные* → *генеративные* → *постгенеративные* → *ювенильные* → *имматурные* имаго для “весенних” видов) в сочетании с выраженными подъёмами уловистости в ключевые моменты жизненного цикла (в связи с нагулом, размножением или подготовкой к зимовке). Виды, удовлетворяющие этим критериям (Рис. 6-7) мы обозначаем как осёдлые, а соответствующие биотопы — как жилые. Неполные демографические спектры популяции (Рис. 8-9) или отсутствие соответствующих периодов активности свидетельствуют о невозможности или малой вероятности реализации жизненного цикла в данном биотопе. Как было показано в работе Боховко (2006) на примере агроландшафта Прикубанья, ущербные демографические спектры характерны для стадий временного обитания жужелиц. Виды этой категории мы будем обозначать как мигранты, а биотопы – как проходные.

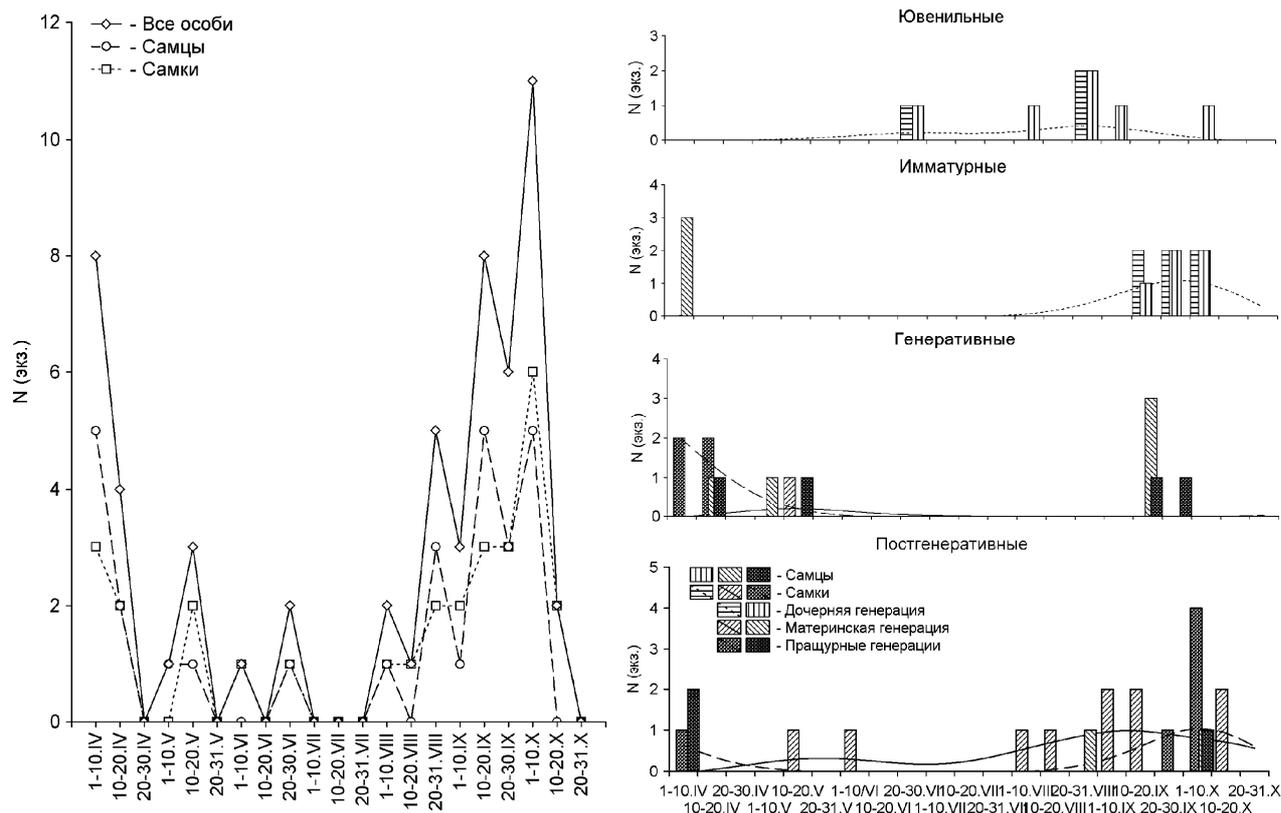


Рис. 6. Сезонная динамика активности и поло-возрастная структура популяции *Carabus bessarabicus concretus* в злаково-разнотравной степи с миндалём низким (обобщённые данные 2006-07 гг.).

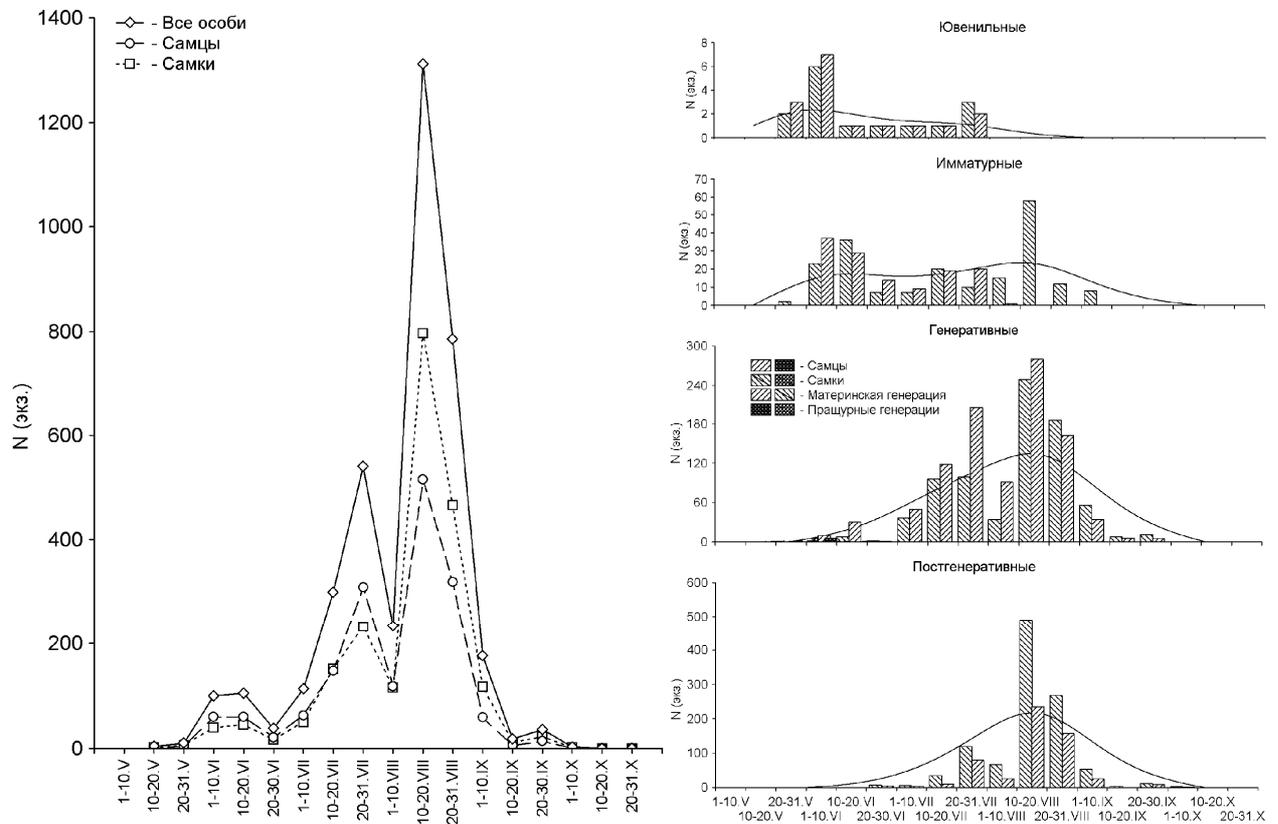


Рис. 7. Сезонная динамика активности и поло-возрастная структура популяции *Cephalota elegans* на солончаке коренного берега оз. Эльтон (данные 2006 г.).

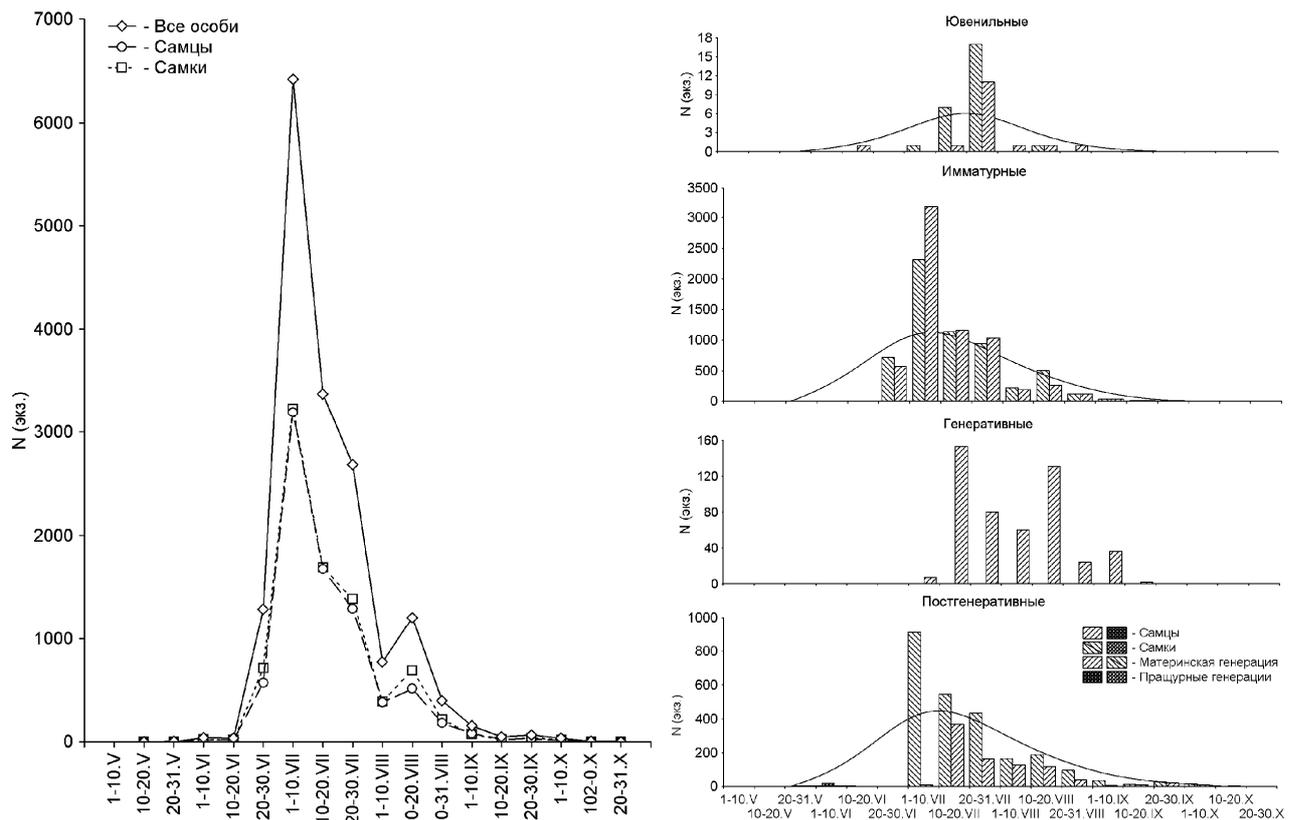


Рис. 8. Сезонная динамика активности и поло-возрастная структура популяции *Harpalus rufipes* в тростниковых зарослях (данные 2006 г.).

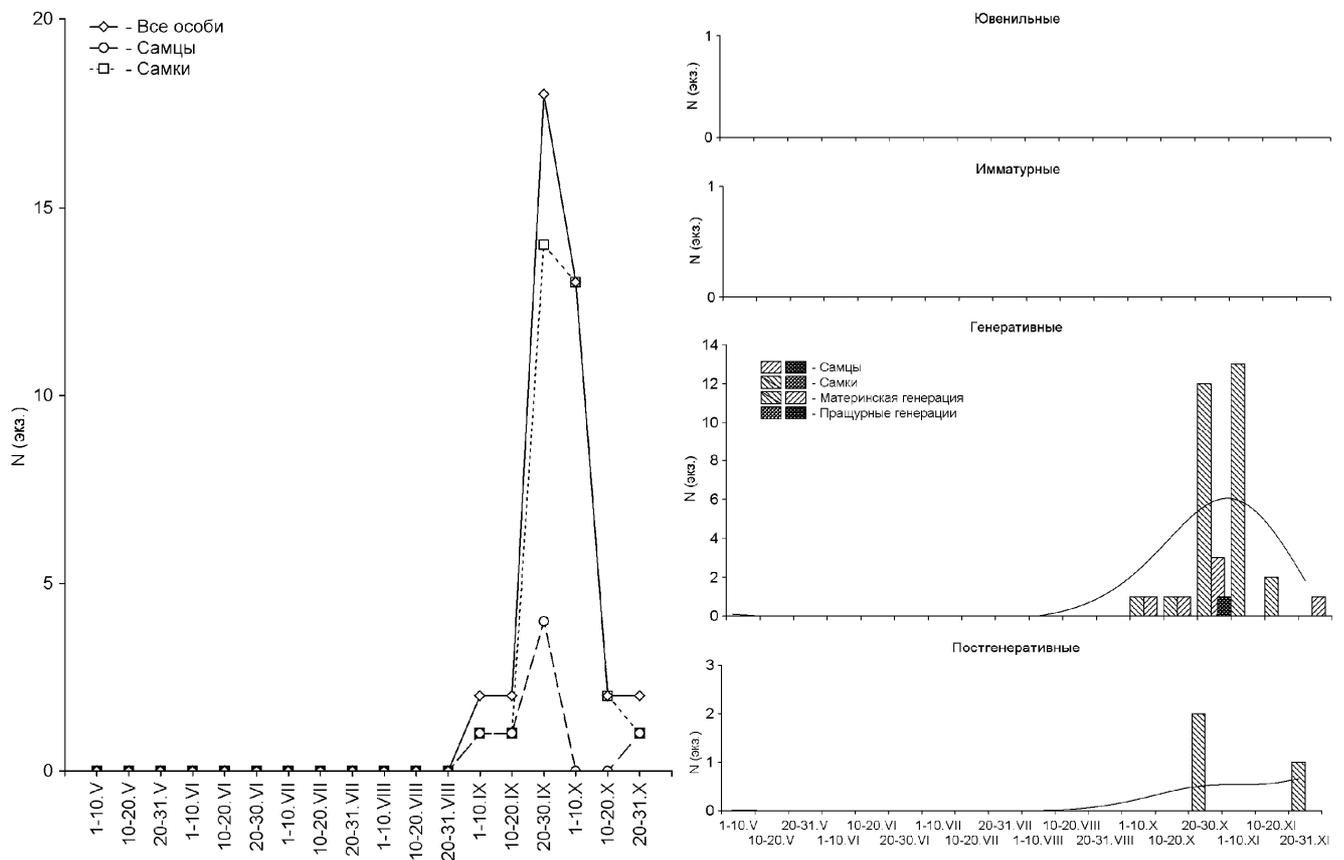


Рис. 9 Сезонная динамика активности и поло-возрастная структура популяции *Pseudotaphoxenus rufitarsis major* на солончаке коренного берега оз. Эльтон (данные 2006 г.).

В изученных нами сообществах необходимой численности хоты бы в одном биотопе достигли 76 из 218 видов. Среди них лишь для 58 видов (т.е. немногим более 1/4 от общего списка) доказано прохождение полного жизненного цикла хотя бы в одном биотопе (Табл. 2). При этом только один вид – *Calathus ambiguus* – проявил выраженную эвритопность, размножаясь в 9 из 10 изученных стадий; а 3/4 видов обладали очень узким (1-2) спектром жилых биотопов. Виды, размножающиеся в 3-4 стадиях, обычно также проявляют некоторую избирательность, населяя либо зональные, либо интразональные стадии. Такая биотопическая преференция становится причиной в общем незначительного числа (от 4 до 20) осёдлых видов в каждой стадии, при том что в каждом из биотопов зарегистрировано 28-93 вида.

Таким образом, характеризуя фауну жуужелиц конкретного биотопа, мы должны учитывать, что значительная часть видового списка представлена подвижными формами, лишь в небольшой степени связанными с этим местообитанием.

Вопрос о роли мигрирующих видов в формировании конкретного таксоценоза остаётся открытым. Очевидное предположение о взаимодействии мигрантов с осёдлым населением (хотя бы опосредованно) может быть оспорено, по меньшей мере, тремя аргументами.

Таблица 2. Видовой состав и распределение осёдлых видов жужелиц в исследованных биотопах Приэльтонья.

ВИДЫ	МЕСТООБИТАНИЯ						Экстрозональные сообщества	Интразональные сообщества		
	Zs_ds	Zsg_ds1	Zsg_ds2	Za_s	Zgf_s	Zsg_ds		Ew	Arb	Asl
<i>Cylindera (Cylindera) germanica</i> (Linnaeus, 1758)								255	126	
<i>Cephalota (Taenidia) elegans</i> Fischer von Waldheim, 1822									41	3803
<i>Cephalota (Taenidia) atrata</i> Pallas, 1776	8	4				10				
<i>Cephalota (Taenidia) chiloleuca</i> Fischer von Waldheim, 1820									65	
<i>Calomera littoralis conjunctaepustulata</i> Dokhtourov, 1887										9
<i>Cicindela (s. str.) campestris</i> Linnaeus, 1758	8	6	29	7	13					
<i>Carabus (Limnocarabus) clathratus</i> Linnaeus, 1761								7		
<i>Carabus (Tomocarabus) bessarabicus</i> Fischer von Waldheim, 1823	38	10	10	56	23	6				
<i>Scarites (Parallelomorphus) terricola</i> Bonelli, 1813									43	
<i>Clivina ypsilon</i> Dejean, 1829								32		
<i>Dyschiriodes (s.str.) luticola</i> (Chaudoir, 1850)								63	77	
<i>Brosicus cephalotes</i> Linnaeus, 1758								487		
<i>Brosicus semistriatus</i> (Dejean, 1828)							74	506	173	69
<i>Tachys (s. str.) scutellaris</i> (Stephens, 1829)								25	11	13
<i>Bembidion (Emphanes) minimum</i> (Fabricius, 1792)									27	
<i>Bembidion (Talanes) aspericolle</i> (Germar, 1812)								87		
<i>Cardiaderus chloroticus</i> (Fischer von Waldheim, 1823)										71
<i>Pogonus (Pogonoidius) cumanus</i> Lutshnik, 1916										104
<i>Pogonus (Pogonoidius) meridionalis</i> Dejean, 1828									139	
<i>Pogonus (Pogonoidius) punctulatus</i> Dejean, 1828									18	
<i>Pogonus (s. str.) transfuga</i> Chaudoir, 1870								540	1676	23
<i>Pogonistes (s. str.) angustus</i> (Gebler, 1830)										13
<i>Pogonistes (s. str.) convexicollis</i> Chaudoir, 1871										46
<i>Pogonistes (s. str.) rufoaeneus</i> (Dejean, 1828)										96
<i>Poecilus (s. str.) punctulatus</i> (Schaller, 1783)				59						
<i>Poecilus (s. str.) sericeus</i> (Fischer von Waldheim, 1823)	13			19	10	14				
<i>Calathus (s. str.) distinguendus</i> Chaudoir, 1846				52			72			
<i>Calathus (Neocalathus) ambiguus</i> (Paykull, 1790)	38	37	29	3550	190	121	1443	650	1612	
<i>Pseudotaphoxenus rufitarsis major</i> (Fischer von Waldheim, 1823)	110	27	145	212	251	161				

<i>Taphoxenus</i> (s. str.) <i>gigas</i> (Fischer von Waldheim, 1823)	18		12	8	7	21				
<i>Amara</i> (s. str.) <i>aenea</i> (De Geer, 1774)					60					
<i>Amara</i> ( <i>Xenocelia</i> ) <i>ambulans</i> Zimmermann, 1832			25							
<i>Amara</i> ( <i>Amathitis</i> ) <i>abdominalis</i> (Motschulsky, 1844)									7	
<i>Amara</i> ( <i>Amathitis</i> ) <i>parvicollis</i> Gebler, 1833									5	
<i>Amara</i> ( <i>Ammoxena</i> ) <i>diaphana</i> Tschitscherine, 1894			5							
<i>Curtonotus</i> (s. str.) <i>desertus</i> Krynicki, 1866	39	6	77			23				
<i>Curtonotus</i> (s. str.) <i>propinquus</i> (Menétries, 1832)								283	169	
<i>Anisodactylus</i> ( <i>Hexatrichus</i> ) <i>poeciloides</i> Dejean, 1829								22		
<i>Dicheirotichus</i> (s. str.) <i>ustulatus</i> (Dejean, 1829)								132	282	
<i>Dicheirotichus</i> ( <i>Trichocellus</i> ) <i>discicollis</i> (Dejean, 1829)								7		
<i>Stenolophus</i> (s. str.) <i>mixtus</i> (Herbst, 1784)								31		
<i>Acupalpus</i> (s. str.) <i>elegans</i> (Dejean, 1829)								65		
<i>Acupalpus</i> (s. str.) <i>parvulus</i> (Sturm, 1825)								38		
<i>Daptus vittatus</i> Fischer von Waldheim, 1824									14	53
<i>Harpalus serripes</i> (Quensel, 1806)			17			7				
<i>Harpalus picipennis</i> Duftschmid, 1812					52					
<i>Harpalus anxius</i> Duftschmid, 1812				9	40					
<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmid, 1812					32					
<i>Harpalus cyclogonus</i> Chaudoir, 1844		5		16	7					
<i>Harpalus zabroides</i> Dejean, 1829					11		40			
<i>Harpalus foveiger</i> Tschitscherine, 1895					7	19				
<i>Harpalus dispar splendens</i> Gebler, 1830									8	6
<i>Ophonus</i> ( <i>Hesperophonus</i> ) <i>minimus</i> Motschulsky, 1845	7				15	11				
<i>Chlaenius</i> ( <i>Chlaenites</i> ) <i>spoliatus</i> (Rossi, 1790)								144		24
<i>Chlaenius</i> ( <i>Chlaeniellus</i> ) <i>tristis</i> Schaller, 1783								19		
<i>Cymindis</i> ( <i>Tarsostinus</i> ) <i>lateralis</i> Fischer von Waldheim, 1821	35	924	32	155						
<i>Brachinus</i> ( <i>Brachinidius</i> ) <i>costatulus</i> Quensel, 1806			13							
<i>Brachinus</i> ( <i>Cnecostolus</i> ) <i>hamatus</i> Fischer von Waldheim, 1828								94	298	
Число видов	10	7	11	11	14	10	4	20	19	13
Общая численность	314	1013	394	4143	718	393	1629	3487	4791	4330

Примечания: коды биотопов см. в Таблице 1.

Во-первых, даже исключительно высокая динамическая плотность мигрантов в относительно небольших по площади биотопах может не сказываться на состоянии популяций других видов жулиц. Так, в тростниковых зарослях, площадь которых оценивается примерно в  $10^3 \text{ м}^2$  (Рис. 3) было собрано более 13 тыс. экз. *H. rufipes*. Если предположить, что в ловушки попали все особи, находившиеся в этом биотопе (что очевидно занижает оценку их обилия), это значит, что в период пика активности (1-я декада июля 2007, собрано 5,5 тыс. экз.) на  $1 \text{ м}^2$  биотопа приходилось примерно 6 экз. этого вида. Это большая величина. Для сравнения укажем, что порог вредности *Zabrus tenebrioides*, относящегося к той же размерной группе, что и *H. rufipes*, оценивается в 2-3 экз.<sup>4</sup> на кв.м. Следовательно, если бы утённые особи *H. rufipes* активно питались на этой территории и взаимодействовали с другими жулицами, мы должны были бы зафиксировать в этот период изменение демографических параметров у коренных обитателей. В действительности этого не происходит — ход кривых уловистости и динамика демографической структуры популяций осёдлых видов в этот период не обнаруживают неожиданных отклонений (Рис. 10).

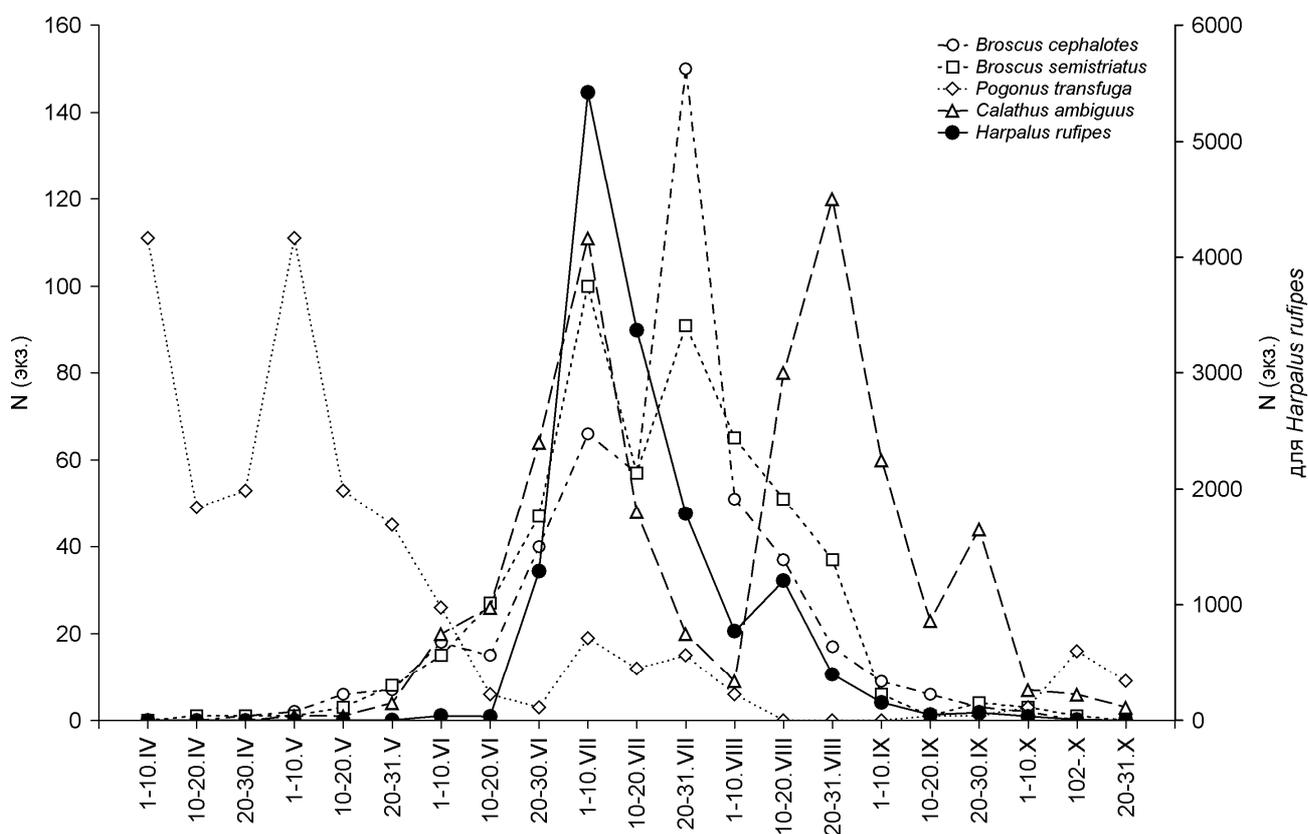


Рис. 10. Сезонные изменения кривых уловистости *Harpalus rufipes* и четырёх осёдлых видов жулиц в тростниковых зарослях (обобщённые данные за 2006-07 гг.).

<sup>4</sup> Оценка основана на учёте численности личинок (Агротехнический бюллетень, № 4, 2006). Для имаго порог вредности не определялся, но учитывая демографическую структуру популяции, он должен быть ещё ниже.

Во-вторых, относительно высокая численность и видовое разнообразие мигрантов отмечены в биотопах, непригодных для их жизни. Например, на солончаке коренного берега оз. Эльтон высокая концентрация соли, бедность растительности и стохастические подтопления (главным образом благодаря нагонному ветру) позволяют существовать очень ограниченному набору высоко специализированных жужелиц (17 видов родов *Cephalotha*, *Calomera*, *Tachys*, *Bembidion*, *Pogonus*, *Pogonistes*, *Cardiaderus*, *Dyschiriodes*, *Poecilus*, *Daptus*, *Dicheirotrichus* и *Harpalus*). Из учтённых в этой станции 66 видов 75% заведомо не способны длительное время выживать, питаться и размножаться в таких условиях. При этом, уловистость некоторых мигрантов (например, ботробийонта *P. rufitarsis major*) оказалась здесь не ниже, чем в зональных биотопах.

В третьих, опыт наших многолетних исследований показывает, что даже при малой плотности популяций в пригодных для размножения, т.е. жилых биотопах жужелицы демонстрируют все признаки прохождения репродуктивного цикла с выраженными сезонными максимумами активности (Рис. 6). Следовательно, единичные отметки каких-либо видов (при адекватности методов учёта) следует расценивать не как свидетельство их редкости или малой плотности популяции, а как результат случайных перемещений.

Мы не располагаем данными, прямо свидетельствующими о взаимодействии популяций жужелиц разных видов в природе. Однако параллельное изучение фауны и демографической динамики популяций косвенно свидетельствует о том, что черты структурной организации (расхождение по размерным и трофическим группам, комплементарный характер сезонной динамики активности и т.д.) выявляются лишь для ограниченного комплекса осёдлых видов в конкретных биотопах. Остальные жужелицы, вероятно, образуют слабо организованный комплекс, мало взаимодействующий с осёдлым населением.

Таким образом, с учётом различий в численности и демографической структуре популяций в фауне жужелиц изученных нами станций могут быть выделены три группы.

А) Коренные обитатели (“осёдлые” виды, резиденты), полностью реализующие свой жизненный цикл в данном биотопе. Их “осёдлость” означает не отсутствие, а факультативный характер миграционной активности. Уловистость различных видов этой группы широко варьирует и может различаться на два порядка.

Б) Мигранты, обладающие относительно высокой (нередко – максимальной) уловистостью при ущербной демографической структуре популяции в конкретной станции. Их размножение и развитие проходит в других биотопах (миграция может быть как и факультативной, так и облигатной частью их жизненного цикла), а роль в формировании конкретного сообщества невелика.

В) Случайные, или спорадические виды, характеризующиеся низкой уловистостью (обычно — единичные отметки) и, вероятно, не связанные с данным биотопом ни при размножении, ни при регулярных миграциях.

Две последние группы уместно объединить, обозначив их как лабильный компонент фауны, противопоставив его стабильному компоненту, представленному осёдлыми видами. Исходя из изложенных выше соображений, мы считаем методически необходимым разграничивать эти комплексы при проведении исследований, поскольку роль лабильного компонента в формировании таксоценов жужелиц не доказана.

Соотношение лабильного и стабильного компонентов в изученных биотопах сильно варьирует, и не всегда складывается в пользу коренных обитателей (Табл. 3). Осёдлые виды определяют лишь 6-35 % видового состава и 15-90% численного обилия. При этом в зональных станциях осёдлые виды закономерно занимают ведущие позиции и формируют ядро таксоценоза — на их долю приходится более 65% численности и 15-35% видового разнообразия. В аazonальных и экстразональных местообитаниях выявляется картина подавляющего преобладания лабильного компонента — до 94% видового состава и 75% численности.

Таблица 3. Соотношение стабильного и лабильного компонента карабидокомплекса в разных биотопах Приэльтонья.

Биотопы	Оседлые		Мигранты		Случайные		Всего	
	Виды	Особи	Виды	Особи	Виды	Особи	Виды	Особи
Zs_ds	10	314	6	154	12	14	28	482
Zsg_ds1	7	1013	7	86	15	23	29	1122
Zsg_ds2	11	394	9	91	19	31	39	516
Zgf_s	14	718	15	113	16	26	45	857
Zsg_ds	10	393	7	26	12	20	29	439
Za_s	11	4143	25	723	28	42	64	4909
Ew	4	1629	22	4129	40	64	66	5822
Arb	20	3487	36	17893	37	56	93	21429
Asl	19	4791	32	4333	26	47	77	9171
Asm	13	4330	22	1822	29	43	64	6195

Примечания: коды биотопов см. в Таблице 1.

Важно отметить, что среди видов, обозначенных нами как мигрирующие, почти 2/3 (44 из 71) не размножаются ни в одной из изученных станций. Следовательно, выявленная нами лабильность значительной части карабидокомплекса не ограничивается перемещением в смежных биотопах, а носит ландшафтный характер (= large scale) и потому должна учитываться при проведении фаунистических исследований.

Высокая доля лабильного компонента вносит значительный стохастический элемент в состав и структуру карабидокомплексов, что осложняет использование количественных мер оценки их разнообразия и фаунистического сходства. Важно отметить, что численность

мигрантов (оцениваемая уловистостью) может, и нередко на порядок, превышать численность осёдлых видов. Следовательно, использование для оценки фаунистических характеристик комплекса обильных (= доминантных) видов не решает этой проблемы, а в случае изученных нами азональных биотопов даже усиливает её. Например, в состав доминантов тростниковых зарослей на берегу р. Хара, выделенных только по обилию (более 5%) без учёта демографического спектра популяций вошло только 2 мигрирующих вида – *Harpalus rufipes* и *H. distinguendus*. На самом деле, это полидоминантное сообщество, ядро которого формируют 6 видов: *Calathus ambiguus*, *Pogonus transfuga*, *Broscus semistriatus*, *B. cephalotes*, *Curtonotus propinguus* и *Cylindera germanica* (Рис. 11).

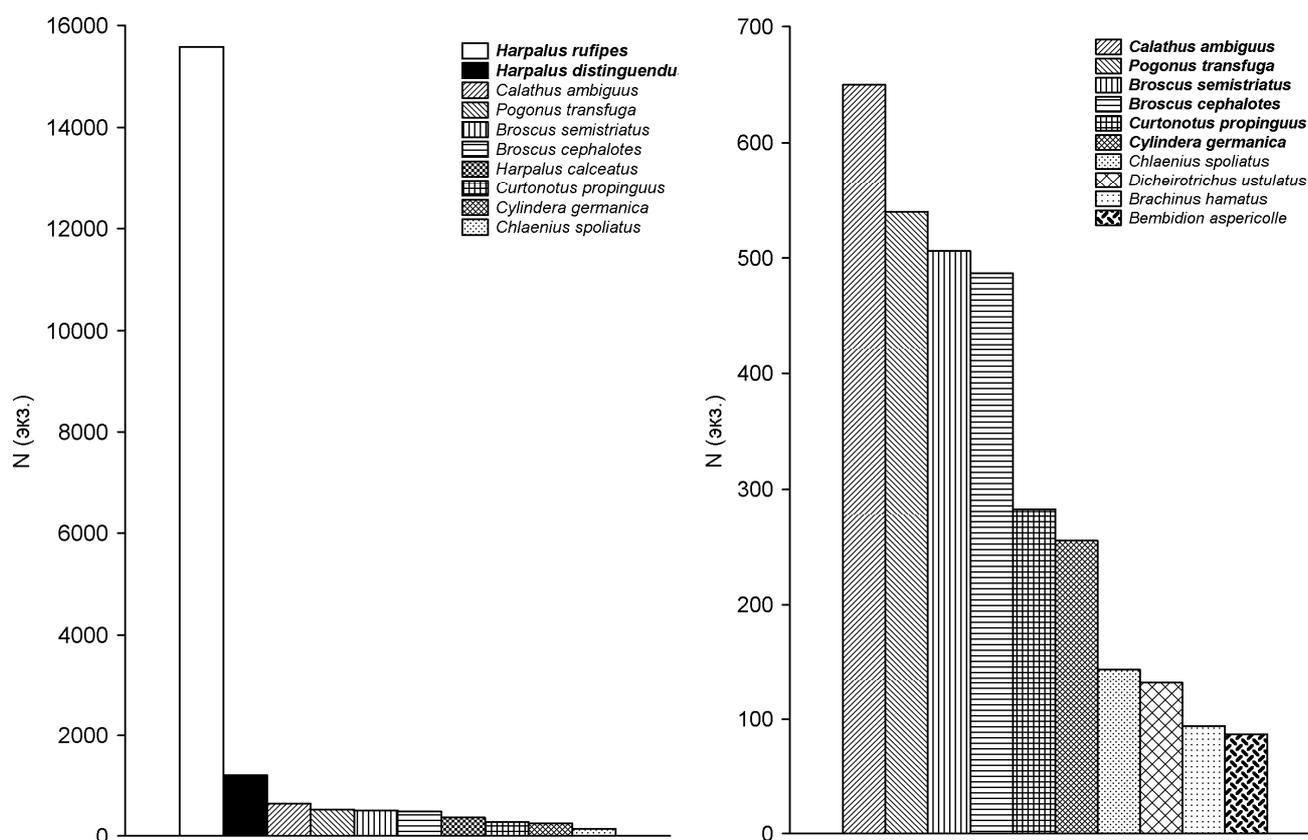


Рис. 11 Соотношение численности 10 наиболее массовых видов жуужелиц в тростниковых зарослях: слева - с учётом мигрантов, справа - только для осёдлых видов (обобщённые данные 2006-07 гг.).

В связи с этим мы предприняли попытку оценить влияние лабильного компонента на ряд количественных показателей  $\alpha$ - и  $\beta$ - разнообразия, нередко применяемых в фаунистических работах (Мэгарран, 1992). Для этого были рассчитаны меры видового богатства (индекс Маргалефа) и разнообразия (индексы Шеннона-Винера и Бергера-Паркера), а также сходства фаун и населения биотопов (индексы Жаккара и Чекановского-Серенсена) для полного и усечённого (включающего только осёдлые виды) списков (Табл. 4).

Индекс видового богатства проявил ожидаемую и сильную зависимость от полноты списка: в некоторых случаях была выявлена 30-кратная разница в значениях.

Таблица 4. Характеристика  $\alpha$ -разнообразия изученных биотопов Приэльтонья.

Биотопы	Индекс видового богатства Маргалефа		Индекс разнообразия Шеннона-Винера		Индекс доминирования Бергера-Паркера	
	все виды	осёдлые	все виды	осёдлые	все виды	осёдлые
Zs_ds	4,449	1,752	2,559	2,001	0,231	0,332
Zsg_ds1	3,991	1,155	0,912	0,456	0,829	0,908
Zsg_ds2	5,855	0,170	2,582	1,871	0,303	0,399
Zgf_s	5,968	2,176	0,598	0,613	0,297	0,389
Zsg_ds	4,636	1,687	2,113	1,658	0,357	0,400
Za_s	7,775	1,320	1,328	0,645	0,735	0,861
Ew	7,402	0,542	1,203	0,487	0,643	0,883
Arb	9,067	2,446	1,415	2,357	0,715	0,182
Asl	8,877	2,375	2,089	1,838	0,450	0,503
Asm	7,560	1,553	1,502	0,619	0,617	0,881

Примечания: коды биотопов см. в Таблице 1.

Напротив, индексы разнообразия Шеннона-Винера и Бергера-Паркера масштабировались значительно лучше - разница значений для полного и усечённого списков составляла от 2 до 75%. Такой разброс величин связан с межбиотопическими различиями и, следовательно, может быть причиной ошибки при сравнении видового разнообразия отдельных сообществ. В большинстве случаев оба индекса давали более низкие значения для списка осёдлых видов. Единственным исключением являются тростниковые заросли вдоль р. Хара, карабидокомплекс которых на 9/10 сформирован мигрирующими видами. При этом в большинстве зональных сообществ эти расхождения были минимальны (до 30% для индекса Шеннона-Винера и до 25% — у индекса Бергера-Паркера), достигая в азональных 60–75 %.

В целом индекс Бергера-Паркера проявил меньшую зависимость от варианта исходных данных и яснее выделил ситуации с преобладанием лабильного комплекса, тогда как индекс Шеннона-Винера оказался более вариабелен и зависим от общего разнообразия.

Сравнительный анализ дендрограмм, полученных при использовании разных индексов сходства и алгоритмов кластеризации (всего получено 12 схем) выявил довольно сложную картину. Как и следовало ожидать, группировка зональных биотопов с малым разнообразием и преобладанием осёдлых видов (*Zs\_ds*, *Zgf\_s*, *Zsg\_ds2*, *Zsg\_ds* и, обычно, *Zsg\_ds1*) оказались устойчивой вне зависимости от метода расчёта и учёта лабильных видов (Рис. 12). Результаты оценки сходства остальных биотопов варьируют как в зависимости от используемого индекса, так и от набора исходных данных (включения в расчёты мигрантов). В этой связи интересны два момента.

Во-первых, важно отметить разницу в оценке фауны солончака коренного берега оз. Эльтон (*Asm*). Этот высоко специфичный биотоп при анализе по полному списку всегда оказывается в одной группе с азональными и наиболее мезофильными вариантами зональных станций, причём его положение на дендрограмме заметно меняется (и иногда неожиданно) в

зависимости от используемого коэффициента сходства и метода объединения. Расчёт по усечённому списку (только для осёдлых видов) во всех вариантах показал адекватную обособленность населения этой станции.

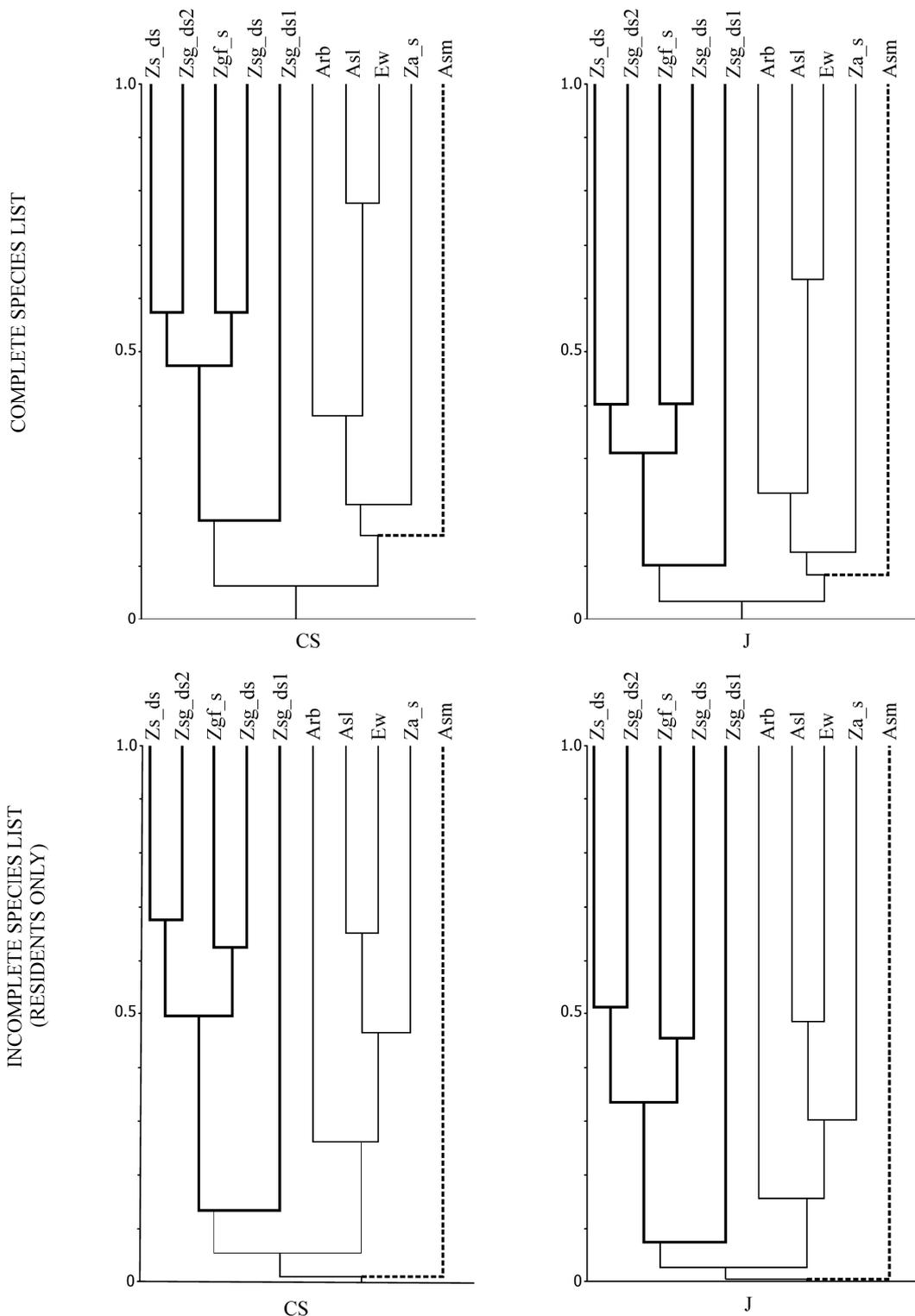


Рис. 12. Дендрограммы сходства биотопов по коэффициентам Чекановского-Серенсена (левая колонка) и Жаккара (правая колонка), полученные кластеризацией по методу невзвешенного парно-группового арифметического среднего. Жирными линиями выделен константный комплекс зональных биотопов, пунктиром – положение солончака на коренном берегу оз. Эльтон.

Во-вторых, использование полного списка в сочетании с разными методами вычислений приводит к значительным изменениям в классификации сообществ с большой долей мигрантов. Так, сильно варьирует положение на дендрограмме карабидокомплекса тростниковых зарослей (*Arb*), который объединяется то с интразональными (*Asl*), то с зональными (*Za\_s*), то с экстразональными (*Ex*) биотопами. Напротив, анализ осёдлого комплекса выявляет сходный паттерн ветвления и мало зависит от способов оценки сходства.

### Заключение

Таким образом, наши представления о локальной фауне жужелиц и методах её изучения нуждаются в серьёзной корректировке. Видовое разнообразие как отдельных биотопов, так и ландшафта в целом на 2/3–3/4 определяется видами, не являющимися постоянными обитателями данной территории. Видовые списки, полученные обычными методами, удовлетворительно отражают реальный состав таксоценов только для зональных станций. В целом высокая изменчивость видовых композиций в пространстве и времени в значительной мере уменьшает пригодность фаунистических списков, полученных в результате стандартных учётов, для геоэкологического и зоогеографического анализов.

В связи с этим, представляется целесообразными вернуться к разграничению понятий локальной и конкретной фаун (Ревев, 1997). Продолжая аналогию с флористикой (см. Шеляг-Сосонко, 1980), конкретной фауной следует называть элементарную единицу фаунистики, пригодную для зоогеографических построений, т.е. обладающую территориальной и структурной целостностью, собственным генезисом и т.п. Приемлемое определение категории конкретной фауны зависит от правильного учёта стабильного и лабильного компонентов. За локальной фауной остается статус рабочей единицы, которая в частных случаях может соответствовать конкретной фауне, но в ординарных ситуациях должна интерпретироваться лишь как более или менее точные данные первичных учётов.

Полученные нами результаты и сравнительный анализ литературных данных позволяет наметить как минимум два возможных пути увеличения достоверности фаунистических списков.

- 1) Сокращение периода сборов (до одного сезона) при увеличении интенсивности и разнообразия методов учёта. Многолетние исследования увеличивают представленность в фаунистических списках случайных или мигрирующих видов, присутствие которых зачастую определяется изменчивыми климатическими условиями. Сбор разными методами в течении сезона, как показано выше, даёт не менее полные списки, при этом однозначно «привязанные» к текущей климатической ситуации.

- 2) Сокращение объёма модельной группы. Выбор в качестве объекта фаунистических исследований какого-либо таксона с более или менее однородными миграционными возможностями и другими экологическими параметрами увеличивает пригодность результатов для зоогеографического анализа и позволяет обходиться относительно краткосрочными экспресс-учётами. В этом смысле анализ локальных фаун *Carabus* Европы (Penev, Turin, 1994; Penev, 1996; Penev et al., 2003) выглядит корректно, а сравнение локальных фаун всех жуужелиц Урала (Козырев и др., 2000) - нет.

Следует ожидать, что соотношение стабильного и лабильного компонентов отдельных таксоценов жуужелиц будет заметно меняться в разных природных зонах. Поэтому было бы целесообразно провести серию аналогичных исследований независимыми коллективами для сравнения эффективности стандартных методов учёта жуужелиц в разных ландшафтах и биотопах.

### Литература

- Арнольди К.В., Шарова И.Х., Ключанова Г.Н., Бутрина Н.Н. (1972). Жуужелицы (*Carabidae*, *Coleoptera*) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности. - В сборнике (ред. Наумов С.П.): "Фауна и экология животных", М.: изд-во МГПИ им. В.И. Ленина. 215-230.
- Боховко Е.Е. (2006). Жизненные циклы жуужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) в агроландшафте юга Кубанско-Приазовской низменности. - Автореф.... канд. биол. наук. М.: ООО "11-й формат", 22 с.
- Воронин А.Г. (1999). Фауна и комплексы жуужелиц (*Coleoptera*, *Trachypachidae*, *Carabidae*) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). - Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 224 с.
- Грюнталь С.Ю. (1982). К методике количественного учёта жуужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*). - Энтомологическое обозрение. 61: 201-205.
- Калюжная Н.С., Комаров Е.В. & Черезова Л.Б. (2000). Жесткокрылые насекомые Нижнего Поволжья. - Волгоград: Нисса-Регион, 204 с.
- Карпова В.Е., Маталин А.В. (1992). Эффективность отлова жуужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) ловушками Барбера разного типа. - Биологические науки. 5(341): 84-88.
- Козырев А.В., Козьминых В.О., Есюнин С.Л. (2000). Состав локальных фаун жуужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) Урала и Приуралья. - Вестник Пермского ун-та. 2: 165-215.
- Комаров Е.В. (2002). Жесткокрылые насекомые (*Insecta*, *Coleoptera*) Приэльтонья и окрестностей озера Баскунчак. - В сборнике: Биоразнообразие насекомых юго-востока европейской части России (отв. ред. Комаров Е.В.). Волгоград: Нисса-Регион. 137-165.

- Кудрин А.И. (1966). К вопросу о применении земляных ловушек для изучения распределения и взаимодействия элементов энтомофауны на поверхности почвы. - Труды всесоюзного энтомологического общества. 50: 272-290.
- Маталин А.В. (1996). Об использовании световых ловушек в экологических исследованиях жужелиц (Coleoptera, Carabidae). - Зоологический журнал. 75: 744-756.
- Мэгарран Э. (1992). Экологическое разнообразие и его измерение. - М.: Мир, 184 с.
- Некруткина Ю.А., 2006. Природный парк “Эльтонский”: природно-рекреационный потенциал. - В сборнике (отв. ред. Чернобай В.Ф.): “Биоразнообразие и проблемы природопользования в Приэльтонье”, Волгоград: изд-во ПринТерра. 91-96.
- Сапанов М.К., Габдуллин З.Р., 2006. Динамика климата в полупустыне северного Прикаспия во второй половине XX века. - В сборнике (отв. ред. Чернобай В.Ф.): “Биоразнообразие и проблемы природопользования в Приэльтонье”, Волгоград: изд-во ПринТерра. 117-122.
- Сафронова И.Н., 2006. Характеристика растительности Палласовского района Волгоградской области. - В сборнике (отв. ред. Чернобай В.Ф.): “Биоразнообразие и проблемы природопользования в Приэльтонье”, Волгоград: изд-во ПринТерра. 5-9.
- Толмачёв А.И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. - Журнал русского ботанического общества. 16: 111-124.
- Феоктистов В.Ф. (1980). Эффективность ловушек Барбера разного типа. - Зоологический журнал. 59: 1554-1558.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р. (1980). О конкретной флоре и методе конкретной флоры. - Ботанический журнал. 65: 774-791.
- Чернов Ю.И. (1975). Природная зональность и животный мир суши. - М.: Мысль. 222 с.
- Чернов Ю.И. (1984). Флора и фауна, популяции растений и животных. - Журнал Общей Биологии. 45: 732-748.
- Юрцев Б.А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. - Ботанический журнал. 60: 69-83.
- Adis, J. (1979). Problems of interpretation of arthropod sampling with pitfall traps. - Zool. Anz., Jena. 202: 177-184.
- Baev, P.V. & Penev, L.D. (1995). BIODIV. Program for Calculating Biological Diversity Parameters, Similarity, Niche Overlap, and Cluster Analysis. Version 5.1. - Sofia-Moscow: Pensoft. 57 p.
- Boháč, J. (1973). Příspěvek k faunistice drabčikovitých Československa (Coleoptera, Staphylinidae). - Zpr. Čs. spol. ent. ČSAV. 8: 25-29.

- Desender, K. & Segers, R. (1985). A simple device and technique for quantitative sampling of riparian beetle populations with some Carabid and Staphylinid abundance estimates on different riparian habitats (Coleoptera). - *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 1985: 497-506.
- Ericson, D. (1979). Interpretation of pitfall catches of *Pterostichus cupreus* and *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) in cereal fields. - *Pedobiologia.* 19: 320-328.
- Esch, E.D., Jacobs, J.M., Bergeron, C. & Spence, J.R. (2008). Correcting for detection biases in the pitfall trapping of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). - In: *Back to the Roots and Back to the Future. Towards a New Synthesis Amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology. Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. Blagoevgrad, August 20-24, 2007* (Penev, L., Erwin, T. & Assman Th. eds.) Pensoft: Sofia-Moscow. 385-395.
- Greenslade, P.J.M. (1964). Pitfall trapping as a method for studying population of Carabidae (Coleoptera). - *J. Anim. Ecol.* 33:301-310.
- Korczyński, I. & Sienkiewicz, P. (2006). The influence of the manner of pitfall traps setting in forest habitat on their catchability. - *Baltic J. Coleopterol.* 6: 137-141.
- Luff, M.L. (1968). Some effects of formalin on the number of Coleoptera caught in pitfall tarps. - *Entomol. Month. Mag.* 104: 115-116.
- Luff, M.L. (1975). Some features influencing the efficiency of pitfall traps. - *Oecologia.* 19: 345-357.
- Markgraf, A. & Basedow, Th. (2000). Carabid assemblages associated with fields of sugar beet and their margins in Germany, shown by different methods of trapping and sampling. - In: *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles* (Brandmayr, P., Lovei, G.L., Zetto-Brandmayr, T., Casale, A. & Vigna-Taglianti, A. eds.) Pensoft: Sofia-Moscow. 295-305.
- Paarmann, W. & Stork, N.E. (1987). Canopy fogging, a method of collecting living insects for investigations of life history strategies. - *J. Nat. Hist.* 21: 563-566.
- Penev, L.D. (1996). Large-scale variation in carabid assemblages, with special reference to the local fauna concept. - *Ann. Zool. Fennici.* 33: 49-63.
- Penev, L.D. (1997). Concrete biotas — a neglected concept in biogeography? — *Golobal Ecol. Biogeogr. Letters.* 6: 91–96.
- Penev, L.D. & Turin, H. (1994). Patterns of distribution of the genus *Carabus* L. in Europe: approaches and preliminary results. - In: *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M.L. & Maelfait J.P. eds.) Kluwer Academic Publisher, Dordrech, Netherlands. 37-44.

- Penev, L., Casale, A. & Turin, H. (2003). Chapter 8. Biogeography. - In: The Genus *Carabus* in Europe. A Synthesis (Turi, H., Penev, L. & Casale, A., eds). Pensoft: Sofia-Moscow. 327-425 (XVI + 512 p.).
- Timm, A., Dayan, T., Levanony, T., Wrase, D.W. & Assmann, Th. (2008). Towards combined methods for recording ground beetles: Pitfall traps, hand picking and sifting in Mediterranean habitats of Israel. - In: Back to the Roots and Back to the Future. Towards a New Synthesis Amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology. Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. Blagoevgrad, August 20-24, 2007 (Penev, L., Erwin, T. & Assman Th. eds.) Pensoft: Sofia-Moscow. 397-408.
- Waage, B.B. (1985). Trapping efficiency of carabid beetles in glass and plastic pitfall traps containing different solutions. - Fauna Norvegica. 32: 33-36.
- Wallin, H. (1987). Distribution, movements and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields. - Plant Protection Reports and Dissertations of the Swedish Univ. for Agric. Sci., Uppsala, 25 + 109 p.