

К-1463356

Ю.Н. Белова

**ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ
(COLEOPTERA, CARABIDAE)
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ
НА ТЕРРИТОРИИ
ВОЛОГДСКОЙ ОБЛАСТИ**



ВОЛОГДА
2014

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ВОЛОГОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Ю.Н. Белова

**ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ
(COLEOPTERA, CARABIDAE) ЛЕСНЫХ
ЭКОСИСТЕМ НА ТЕРРИТОРИИ
ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

Монография

ВОЛОГДА
2014

УДК 591
ББК 28.691.892
Б 43

Печатается по решению РИС Педагогического
института ВоГУ от 16 апреля 2014 г.

Рецензенты:

Н.С. Колесова, кандидат биологических наук;
А.Ф. Коновалов, кандидат биологических наук

Научный редактор:

Н.Л. Болотова, доктор биологических наук, профессор

Белова Ю.Н.

Б 43 Фауна и население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесных экосистем на территории Вологодской области : монография / Ю.Н. Белова ; автор фотогр. на обл. А.А. Шабунев ; Мин-во обр-я и науки РФ, Вологод. госуд. ун-т. – Вологда : ВоГУ, 2014. – 124 с. : илл., табл.

ISBN 978-5-87851-555-9

Монография посвящена исследованию состава фауны и населения жужелиц лесных экосистем на территории Вологодской области. Впервые для региона приводится сравнительный анализ населения жужелиц лесных сообществ подзон южной и средней тайги. выявляются особенности комплексов жужелиц на границе подзон. Анализируется динамика населения жужелиц после прекращения прямого вмешательства человека на лесные экосистемы.

Монография адресована экологам, зоологам, краеведам, преподавателям вузов, студентам биологических специальностей и всем заинтересованным природой читателям.

УДК 591
ББК 28.691.892

ISBN 978-5-87851-559-9

© Белова Ю.Н., 2014
© ФГБОУ ВПО «Вологодский
государственный университет», 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Изученность фауны жужелиц лесных экосистем таежной зоны	7
Глава 2. Материалы и методы исследования	14
Глава 3. Факторы формирования фауны жужелиц на территории Вологодской области	21
3.1. Зональные природные факторы	21
3.2. Антропогенные факторы	25
Глава 4. Фауна жужелиц лесных экосистем на территории Вологодской области	30
4.1. Состав и экологическая характеристика фауны жужелиц	30
4.2. Редкие виды жужелиц	41
Глава 5. Население жужелиц лесных экосистем на территории Вологодской области	48
5.1. Зональные особенности	48
5.2. Динамика населения жужелиц при восстановлении антропогенно трансформированных лесных местообитаний	56
5.2.1. Динамика населения жужелиц при вторичной сукцессии лесных экосистем	56
5.2.2. Динамика населения жужелиц при восстановлении экосистем после рекреационного использования	72
Заключение	89
Литература	92
Приложение	109

ВВЕДЕНИЕ

Изучение почвенных беспозвоночных является актуальным направлением экологических исследований ввиду важной роли их сообществ в функционировании наземных экосистем и значимого вклада в поддержание биологического разнообразия. Проблеме зонально-ландшафтного распределения почвенных животных, которое отражает исторические и природные факторы формирования их фауны и населения, посвящено большое число фауно-экологических исследований.

Особое внимание исследователей в составе почвенной фауны привлекают жуки жужелицы. Это связано с тем, что в природных сообществах популяции жужелиц отличаются значительным обилием и относятся к числу доминирующих групп в почвенной мезофауне (Козулько Г.А., Козулько Т.Н., 1996; Стриганова, Порядина, 2005; Колесникова, 2008 и др.). Кроме того, жужелицы одно из самых больших семейств жуков в мировой фауне, включающее по разным оценкам от 25 до 50 тысяч, из них в России встречается до 1950 видов (Kryzhanovskij et al., 1995; Макаров и др., 2007).

Различные природные зоны и биоценозы в зависимости от особенностей почвы, растительного покрова, рельефа и климата характеризуются специфическим видовым составом жужелиц (Гиляров, 1965). Также установлено, что экосистемы, испытывающие антропогенное воздействие (рекреационная нагрузка, токсическое загрязнение, сельскохозяйственное освоение) отличаются по составу фауны и структурным показателям населения (Приставко, 1984; Грюнталь, Бутовский, 1997; Бутовский, Гонгальский, 1999; Логвиновский, Ермаков, 2004; Гонгальский, 2004; Киселев, 2005; Кречетова, 2008). Благодаря высокой чувствительности к факторам среды жужелицы могут быть использованы в качестве индикаторов почвенно-растительных условий биотопов и антропогенной трансформации экосистем.

Современный подход к изучению жужелиц в природных сообществах основан на выделении карабидокомплексов, как совокупности видов, обитающих совместно (Белоусов, 1987). В качестве синонимов в работах по экологии жужелиц используются термины «сообщества» и «население» (Александрович, 1996; Шарова, Фи-

липпов, 2004; Стриганова, Порядина, 2005; Грюнталь, 2008; Конакова, 2012 и др.). Среди показателей состояния карабидокомплексов в биоценозах чаще используются такие параметры как численность, видовой состав, структуру населения. Исследователи отмечают, что при антропогенном воздействии в экосистемах происходит сокращение численности жужелиц, а также снижение или, в некоторых случаях, увеличение их видового богатства (Матвеев, 1990; Александрович, 1996; Сидоренко, 1997; Гонгальский, 2004), изменение соотношения жужелиц разных биотопических, трофических и размерных групп, а также жизненных форм (Бутовский, 1994, Александрович, 1996; Сидоренко, 1997). Несмотря на разнонаправленное изучение антропогенного воздействия на население жужелиц недостаточно сведений об изменениях карабидокомплексов в условиях восстановления биотопов после прекращения хозяйственного воздействия. В то время как подобного рода данные представляют большую научную и практическую ценность в рамках проблемы способности экосистем к восстановлению.

Следует отметить довольно высокую изученность жужелиц, в том числе в европейской России, наряду с этим фауна жужелиц территории Вологодской области оставалась малоизученной. Имелись только фрагментарные сведения о ее составе в юго-западных и центральных районах (Рыбникова и др., 2005; Рыбникова, 2006). В то время как региональная фауна, в том числе жужелиц, представляет значительный интерес, так как по территории Вологодской области проходила граница последнего оледенения, что оказало значительное влияние на формирование биоты. Здесь в послеледниковое время сформировались леса южной и средней подзон тайги, граница между которыми проходит в центральной части области и является северным рубежом для распространения ряда южных форм.

Настоящая работа посвящена изучению состава фауны и населения жужелиц в лесных экосистемах Вологодской области, что позволяет выявить экологические особенности населения жужелиц в лесных экосистемах на границе подзон южной и средней тайги. Также в монографии рассматривается динамика населения жужелиц после прекращения прямого воздействия человека на лесные экосистемы. Анализ восстановления населения жужелиц лесных

биоценозов вносит свой вклад в формирование концепции сохранения почвенных беспозвоночных региона с учетом специфики его природных особенностей и хозяйственного освоения.

Исследования осуществлялось при выполнении проектов совместно с Центром окружающей среды Финляндии, а также проектов Рособразования и Департамента природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области: «Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные» (2003–2006 гг.); «ГЭП-анализ сети ООПТ на Северо-Западе России: Оценка ландшафтно-экологической репрезентативности сети ООПТ Вологодской области»; «Охраняемый природный комплекс «Онежский» Вытегорского муниципального района Вологодской области» (2008 г.) в рамках программы «Развитие региональной сети ООПТ на Северо-Западе России»; «Исследование антропогенной трансформации водосборов таежной зоны» (рег. № 1.1.07; 2007–2009 гг.), «Комплексное пространственно-временное моделирование трансформации водосборов таежной зоны на основе ГИС-технологий» (2012 г.).

Автор выражает глубокую и искреннюю признательность д.б.н. Н.Л. Болотовой за научное редактирование работы и подготовку ее к печати; к.б.н. Н.С. Колесовой, к.б.н. А.Ф., Коновалову за рецензирование рукописи и высказанные ценные замечания, к.б.н. А.А. Шабунову за неизменную поддержку и бескорыстную помощь. Огромная благодарность коллегам, которые помогли в освоении методик изучения и определения жужелиц, консультировали по различным вопросам д.б.н. Б.М. Катаеву (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург), д.б.н. К.В. Макарову (МПУ, г. Москва).

Глава 1

ИЗУЧЕННОСТЬ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ

Большое практическое значение и широкое распространение жужелиц послужили причинами их разностороннего изучения. Одним из таких направлений является фауно-экологическое исследование жужелиц, целью которого является изучение видового состава и населения жужелиц определенной территории, а также вычленение факторов среды, которые оказывают влияние на видовое разнообразие жуков. Среди экологических характеристик, используемых в работах, можно отметить спектр и соотношение жизненных форм, экологических групп по отношению к занимаемым местообитаниям, трофических и фенологических групп. В некоторых из публикаций жуки рассматриваются не как самостоятельный объект исследования, а как компонент почвенной мезофауны.

Изучение энтомофауны Северных территорий России, в том числе ее таежной части началось только в XIX веке и характеризовалось значительным участием финских и норвежских специалистов. Работы того периода носили исключительно фаунистический характер и отличались фрагментарностью. Так, первые сведения о фауне жужелиц на Севере России были опубликованы в 1830-х гг. финскими энтомологами К.Г. Маннергеймом, а также К.Р. Сальберги и Р.Ф. Сальберги. В дальнейшем исследования были продолжены И. Сальбергом (1890-е гг.) и Б. Поппиусом (1900-е гг.) (Крыжановский, 1983).

Систематические исследования начались на рубеже XIX и XX веков, поскольку в этот период было организовано несколько экспедиций для сбора зоологического материала на северных территориях европейской части Российской империи. Энтомологические результаты этих исследований, в том числе по жужелицам, хранятся в коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). В этих коллекциях имеются сборы, проведенные в Архангельске и прилежащих к нему территориях Бером (Baer), Лемманом (Lehman) в 1863 г., Бирулей (1895–1896), Келелром (1897–1899), Соко-

ловским (1904), А.В. Журавским (1904–1910) (Шарова, Филиппов, 2004).

Охват исследований в таежной зоне значительно расширился в начале XX века, когда работы по изучению фауны насекомых стали выполняться отечественными учеными в различных регионах Российского государства. В таких исследованиях жужелицы рассматривались как компонент фауны жесткокрылых и для их видов указывались сведения о географическом и биотопическом распределении, а также сроки активности и частота встречаемости. На северо-западе европейской России исследования жесткокрылых, и жужелиц в том числе, предпринимались в Санкт-Петербургской губернии В.В. Мазаракием, В.В. Баровским (Иванов, Кривохатский, 1999), в Новгородской губернии Ф.А. Зайцевым (Крыжановский, 1983), в Вологодской губернии В. Жмудзиновичем (1887) и Д. Померанцевым (1908). В средней полосе России жесткокрылые изучались в Ярославской губернии А.И. Яковлевым (1902), в том числе, в окрестностях г. Костромы В.В. Гусаковским (1929). А.И. Яковлевым исследовались жесткокрылые в Вятской губернии на востоке европейской части России (Крыжановский, 1983). Обобщение исследований фауны жесткокрылых России на протяжении XIX и в начале XX века было выполнено Г.Г. Якобсоном в фундаментальном труде «Жуки России и Западной Европы» (1905–1916). В том числе в этой работе содержатся сведения о видовом богатстве и географическом распространении жужелиц в пределах европейской тайги.

В середине XX столетия исследования насекомых Европейского Севера России отечественными учеными практически не проводились. В это время большой вклад в изучение жужелиц таежной зоны внесли финские и норвежские энтомологи (Palmen, Platonoff, 1943: цит. по Шарова, Филиппов, 2004) и особенно карабидолог с мировым именем Карл Линдрот (Lindroth, 1985–1986). В работах этих исследователей содержатся сведения по фауне, экологии и распространению жужелиц Скандинавии, а также прилежащих к ней российских территорий – Карелии и Мурманской области.

Активизация исследований по фауне жужелиц в европейской тайге российскими специалистами приходится на 1960–1970-е гг. Этому способствовало становление и развитие научной школы

почвенной зоологии в г. Москве под руководством М.С. Гилярова и К.В. Арнольди. В исследованиях представителей школы жужелицы рассматривались как самостоятельный объект изучения, либо как компонент почвенной мезофауны. Основное внимание было направлено на описание фауны и населения жужелиц плакорных местообитаний тайги. Для этого использовались такие показатели как видовое богатство, численность, уловистость, состав доминантных видов. По мере накопления знаний о жужелицах, число показателей расширялось. Стали привлекаться данные по суточной (Грюнталь, 1988), сезонной и многолетней динамике активности (Феоктистов, 1982; Грюнталь, 1991; Шарова, Филиппов, 2004; Анциферов, 2005; Рыбникова, 2006а; Конакова, 2012 и др.), составу и соотношению топических групп и жизненных форм (Феоктистов, 1978; Грюнталь 1996; Шарова, Филиппов, 2004; Алалыкина, Целищева, 2005; Конакова, Колесникова, Долгин, 2010 и др.), биомассе имаго (Грюнталь, 2001), соотношению полов в популяциях видов (Емец, 1983; Гринько, 2003; Колесников, 2008). В последние годы значительное внимание уделяется жизненным циклам жужелиц и выявлению их особенностей в различных подзонах тайги (Маталин, 2006; Филиппов, 2006, 2008 и др.).

В настоящее время накоплен значительный материал по фауне и населению жужелиц зональных биогеоценозов всех подзон европейской тайги. Наибольшее количество собранных сведений относится к подзонам южной (Перель, 1965; Феоктистов, 1978; Грюнталь, 1981; Алалыкина, Целищева, 2005; Рыбникова, 2006а и др.) и средней (Криволуцкий и др., 1979; Узенбаев, Бобровских, 1986; Кудряшова, 1987; Крылова, 1996; Грюнталь, 1996; Конакова, Колесникова, Долгин, 2010 и др.) тайги. Менее изучены жужелицы лесных местообитаний северной тайги (Стриганова, 1973, Шарова, Филиппов, 2004).

В 2000-х гг. предпринимаются попытки обобщения и систематизации выполненных в предшествующие года исследований по жужелицам таежной зоны. Так, И.Х. Шаровой и Б.Ю. Филипповым (2004) после исследования фауны жужелиц одной из наименее изученной подзон – северной тайги проведен анализ географических трендов карабидофауны местообитаний таежной зоны. Также в своей работе они обобщили сведения о биотопических префе-

рендумах отдельных видов жужелиц в пределах таежной зоны, выделили закономерности формирования карабидокомплексов в отдельных типах леса Европейской северной тайги.

В 2008 г. С.Ю. Грюнталь приводит сведения о фауне и населении жужелиц лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины. В этой работе он обобщает собственные исследования и данные других авторов и проводит сравнительный анализ трендов фауны и населения жужелиц лесных биогеоценозов от южных границ лесной зоны к северным, причем на основании различных показателей (зоогеографическая характеристика, биотопическая приуроченность, суточная активность и др.).

На рубеже XX и XXI веков внимание исследователей кроме типичных зональных типов таежных сообществ было направлено на биоценозы, подверженные антропогенному воздействию. Это рекреационные леса (Грюнталь, Бутовский, 1997), леса расположенные в зоне действия промышленных предприятий (Ермаков, 2004; Конакова, 2012), местообитания, примыкающие к автомобильным дорогам (Бутовский, Еремина, 1999).

Таким образом, изучение жужелиц таежной зоны в европейской части России с XIX до начала XXI века позволило выявить состав фауны, закономерности географического и биотопического распределения видов, дать характеристику состава и экологических свойства биоценологических комплексов жужелиц, обитающих в зональных сообществах.

Фауна жужелиц таежной зоны отличается бедностью, нередко входящие в ее состав виды встречаются в бореальной зоне Евразии и Северной Америки (Арнольди, 1953; Крыжановский, 1983).

В таежных лесах европейской части России разными исследователями отмечено 168 видов жужелиц (Гусаковский, 1929; Криволицкий и др., 1979; Волкова, Узенбаев, 1980; Узенбаев, Бобровских, Шорохов, 1986; Еремин, 1986; Кашеваров, 1990; Крылова, 1994, 1996; Кудряшова, 1997; Яковлев, Полевой, Хумала, 1999; Каталог жесткокрылых..., 2002; Власов, 2003; Красная книга..., 2004; Шарова, Филиппов, 2004; Старостина, Колесникова, 2004; Анциферов, 2005; Алалыкина, Целищева, 2005; Рыбникова, 2006; Колесникова, 2008; Грюнталь, 2008, 2010; Конакова, Колесникова, Долгин, 2010 и др.). Список видов приведен в приложении 1.

В лесах подзон южной и средней тайги зарегистрировано, соответственно, 113 и 131 вид жужелиц. В то время как в зональных сообществах северной тайги отмечено 56 видов, что, вероятно, связано не только с бедностью видами этих экосистем, но и слабой изученностью.

Во всех подзонах тайги преобладают виды жужелиц с широкими ареалами, которые являются по типу питания зоофагами, их жизнедеятельность протекает в лесной подстилке, или на ее поверхности (Грюнталь, 2008).

Можно выделить комплекс видов, составляющих основу таежной фауны в различных ее частях. К их числу принадлежат *Cychrus caraboides*, *Trechus secalis*, *Pterostichus oblongopunctatum*, *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger*, *Calathus micropterus*, *Carabus glabratus*, *Notiophilus biguttatus*, *Loricera pilicornis*.

Многие виды, обитающие в таежных лесах, особенно еловых, являются влаголюбивыми, поэтому они часто встречаются и на болотах. Это, например, *Loricera pilicornis*, а также представители родов *Carabus*, *Pterostichus*, *Agonum*. Иногда под полог леса проникают виды открытых пространств. Особенно это характерно для вторичных мелколиственных лесов, а также лесов, испытывающих мощное антропогенное воздействие и расчлененных дорогами, тропами, просеками и пр. (Грюнталь, 2008).

Географические закономерности в изменении состава населения жужелиц в таежной зоне в направлении с юга на север заключаются в сокращении видового богатства, экологических групп и численности. Это связано с исчезновением крупных подстилочнопочвенных видов жужелиц рода *Carabus*, заметным снижением доли миксофитофагов, а также с сокращением видов с осенним типом размножения (Шарова, Филиппов, 2004).

Исследования жужелиц в Вологодской области проводились, преимущественно, в контексте изучения энтомофауны региона, которое началось в конце XIX – начале XX веков. Работы того периода носили исключительно фаунистический характер и отличались фрагментарностью, поскольку зависели от научных интересов и энтузиазма отдельных ученых. Благодаря их усилиям вышли в свет фаунистические сводки по некоторым группам насекомых, в том числе, и жужелицам, как одного из крупнейших семейств от-

ряда жесткокрылых. Первые краткие сведения о жужелицах территории современной Вологодской области опубликованы В. Жмудиновичем в 1887 г. В 1908 году Д.К. Померанцевым был опубликован аннотированный список жесткокрылых, собранных на севере и востоке Вологодской губернии, который долгое время был одной из самых емких работ по этим насекомым для европейского Севера. В списке были отмечены 133 вида жужелиц.

С 1920-х гг. и до конца XX века приоритетными в Вологодской области становятся энтомологические исследования прикладного характера. Они имеют довольно разрозненный характер и направлены, в основном, на хозяйственно важные группы насекомых, или связаны с хозяйственной деятельностью человека. Жужелицы в этот период, исследовались как компонент почвенной мезофауны в различных типах леса и на вырубках (Козловская, 1962; Перель, 1965; Кривошеина, 1966).

Во второй половине XX века исследования насекомых приняли более регулярный характер на юго-западе Вологодской области в связи с созданием Дарвинского заповедника. На его территории в течение многих лет изучались чешуекрылые (Немцев, Антонова, Свиридов, 1991), а также напочвенные насекомые, в том числе и жужелицы (Аренс, 1971; Алексеев, 1986).

В 1980-х гг. сотрудниками и студентами Вологодского государственного педагогического института под руководством Н.М. Радченко проведено обследование энтомофауны некоторых ООПТ Вологодской области. По материалам нескольких экспедиций вышла серия публикаций (Радченко, 1985 и др.), подготовлено методическое пособие для учителей о полезных и редких видах насекомых Вологодской области, среди которых были отмечены и жужелицы (Радченко и др., 1988). На основании этих исследований был составлен первый для региона список редких и нуждающихся в охране видов насекомых (Шабун, Болотова, 1993).

На современном этапе (с конца 1990-х гг. и по настоящее время) отмечается подъем энтомологических исследований в регионе. Это является результатом того, что при сохранении всех направлений исследований, заложенных в предшествующий период, возрождается фаунистическое изучение насекомых в наземных сообще-

ствах. При этом жужелицы изучаются как один из компонентов наземной энтомофауны.

В настоящее время фауно-экологическими исследованиями насекомых в Вологодской области охвачены почти все муниципальные районы. Наиболее активно изучаются центральные и юго-западные районы. Собраны довольно обширные коллекции насекомых, позволяющие в первом приближении дать характеристику состава и особенностей местной фауны.

Исследования фауны жужелиц Вологодской области с начала 2000-х годов проводятся сотрудниками кафедры зоологии и экологии ВГПУ и специалистами Дарвинского заповедника. Они посвящены изучению видового разнообразия, численности и биотопического распределения жужелиц. На основании многолетних исследований вышла серия статей (Белова, 2000, 2005, 2006, 2008, 2009, 2012а, б; Видягина, 2004, 2005; Рыбникова, 2006а, б и др.). Большое внимание уделяется изучению редких видов насекомых Вологодской области (Барсукова, Белова, Воробьева, 2004; Белова, Колесова, Шабунов, 2009.).

Таким образом, история изучения жужелиц в рамках исследования энтомофауны на территории Вологодской области насчитывает более 100 лет. За прошедший период выполнены исследования, посвященные фауне насекомых и ее характеристике, а также связанные с хозяйственно значимыми группами. В целом, следует отметить, что наиболее стабильно на протяжении XX века выполнялись исследования прикладного характера. Фаунистические интересы превалировали в конце XIX и в начале XX веков, и наравне с прочими остаются актуальными и в начале XXI века, именно в это время проводились наиболее активные исследования жужелиц как одного из многочисленных компонентов энтомофауны в экосистемах региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящей работы послужили многолетние полевые исследования фауны и населения жужелиц в различных районах Вологодской области, фондовые энтомологические коллекции кафедры зоологии и экологии Вологодского государственного педагогического университета, а также коллекции районных краеведческих музеев (Вытегорский краеведческий музей, Череповецкий музей природы). Всего в Вологодской области было обследовано более 220 географических пунктов (рис. 1) и проанализировано около 10000 экземпляров жуков.

Сбор полевого материала проводился с 1996 по 2011 г. За это время при участии автора обследовано 22 из 26 административных районов региона, из них наиболее детально изучены центральные районы области (рис. 1).

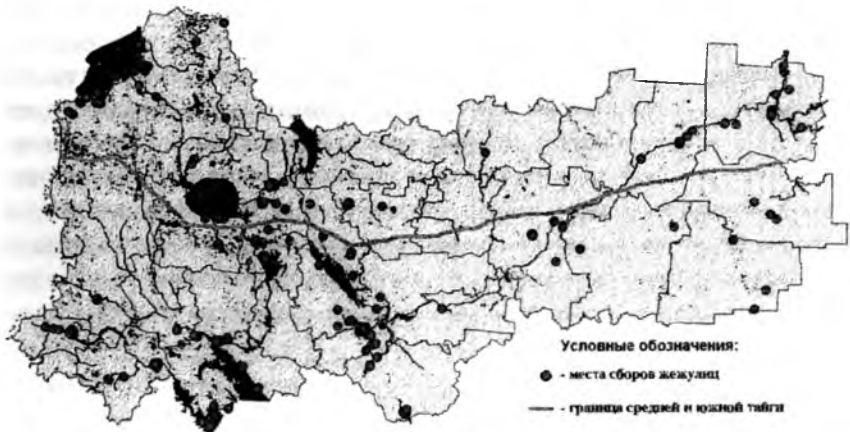


Рис. 1. Места сборов жужелиц на территории Вологодской области

Сбор жуков осуществлялся в различных местообитаниях, типичных для региона: болота, хвойные и мелколиственные леса, луга, территории населенных пунктов. Для сборов жуков исполь-

зовались стандартные зоологические методы: сбор вручную в естественных укрытиях, сбор с помощью почвенных ловушек (Фасулати, 1971). Кроме того, были проанализированы частные коллекции любителей-энтомологов, хранящиеся в фондах районных музеев. В Вытегорском краеведческом музее – коллекция инженера-гидролога Л.Ф. Винницкого. В ее составе жуки, собранные в период с 1913 по 1917 гг. в окрестностях г. Вытегры. В Череповецком музее природы изучена коллекция насекомых краеведа П.А. Березина, собранная в 1960–1970-х гг. в п. Кадуй, и отдельные экземпляры жужелиц, собранные в пределах современного Череповецкого района в 1920-х гг.

Определение жуков проводилось при помощи бинокулярного микроскопа МБС – 10 по определителям О.Л. Крыжановского (1965) и С.Н. Lindroth (1985, 1986). Результаты определения некоторых видов жужелиц проверены Б.М. Катаевым (ЗИН РАН). Латинские названия видов и их порядок принят по списку жужелиц России (Макаров и др., 2007).

Для более полной характеристики жужелиц Вологодской области в работе также использованы литературные источники, описывающие карабидофауну региона (Видягин, 1998, 2001; Видягина, 2004, 2005, 2006; Рыбникова, 2006а, 2006б).

Фауна жужелиц Вологодской области проанализирована по нескольким традиционным для энтомологических исследований направлениям: зоогеографическому, биотопическому, спектру жизненных форм. При зоогеографическом анализе видового состава за основу были взяты сведения о географическом распространении жужелиц, приведенные в работах О.Л. Крыжановского (Крыжановский, 1983; Kryzhanovskij et al., 1995) и А.Г. Воронина (2000). При выделении биотопических групп принимались во внимание результаты собственных исследований и литературные данные о приуроченности жужелиц к местам обитания в лесной зоне Европы (Шарова 1971, 1982; Lindroth, 1985, 1986; Грюнталь. 1981, 1983, 2008; Шарова, Филиппов, 2004; Алалыкина, Целищева, 2005; Конакова, Колесникова, Долгин, 2010 и др.). В работе анализируются следующие биотопические группы имаго жужелиц: лесные, лесоболотные, болотные, околородные, луговые, лугово-болотные, лугово-полевые, полевые, эвритопные, синантропные. Отношение

имаго жужелиц к влажности местообитаний определяли по тому, какие биотопы они заселяют. Для классификации жужелиц по гигропреферендумам использовали литературные данные, а также собственные наблюдения за биотопическим распределением видов. В работе выделяются группы имаго жужелиц: мезофиллы, характерные для биотопов с нормальным увлажнением, мезогигрофилы, заселяющие заболоченные участки и гигрофилы, обитающие в болотных и околотовтных местообитаниях.

Для изучения спектров жизненных форм жужелиц использована система, разработанная И.Х. Шаровой (1981). На ее основе выделены трофические (зоофаги и миксофитофаги) и ярусные группировки жужелиц: поверхностные – эпигеобионты, подстилочные – стратобиотны (поверхностно-подстилочные, подстилочные, подстильно-почвенные), почвенные – геобионты, а также стратохортобионты и геохортобионты, обитающие в нескольких ярусах.

Для анализа особенностей региональной фауны жужелиц были привлечены литературные материалы, в которых характеризуется состав карабидофауны прилегающих и близлежащих территорий: Республики Карелия (Узенбаев, Бобровский, Шорохов, 1986; Узенбаев, Предтеченская, 1991; Яковлев, Полевой, Хумала, 1999), таежных районов Республики Коми (Крылова, 1994; Каталог жесткокрылых..., 2002; Конакова, Колесникова, Долгин, 2010; Конакова, 2012); таежных районов Архангельской (Померанцев, 1908; Шарова, Филиппов, 2004); Кировской (Алалыкина, Целищева, 2005); Костромской (Гусаковский, 1929; Анциферов, 2005); Ярославской (Власов, 2003) областей.

Исследования карабидокомплексов жужелиц таежных лесных биотопов проводились в 2004–2007 гг. в Шалго-Бодуновском лесу. Эта территория располагается в заповедной зоне национального парка «Русский Север». Изучено 9 типов фитоценозов (табл. 1, 2), различающихся по составу древесного и травяно-кустарничкового ярусов, а также по положению в мезорельефе. Названия типов лесных сообществ приводятся по работе Л.В. Заугольной и О.В. Морозовой (2006), а также опубликованной этими же авторами базе данных «Ценофонд лесов Европейской России» (http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/type_forest2.htm).

**ИЗУЧЕННЫЕ ЛЕСНЫЕ СООБЩЕСТВА НА ТЕРРИТОРИИ
ШАЛГО-БОДУНОВСКОГО ЛАНДШАФТНОГО ЗАКАЗНИКА**

Квартал*	Тип леса	Год исследования
13 (3, 4, 5)	Ельник-сосняк кустарничково-зеленомошный	2004–2007
6 (15); 13 (3, 8)	Ельник кустарничково-зеленомошный	2004–2007
13 (5, 14)	Ельник-сосняк мелкотравно-зеленомошный	2007
10 (13); 13 (4, 3)	Ельник мелкотравно-зеленомошный	2004–2007
13 (3, 4, 5, 13)	Ельник крупнотравный	2004–2007
13 (5)	Березняк крупнотравный	2007
13 (7)	Ельник болотно-травяной	2007
13 (3)	Ельник долгомошно-сфагновый	2004–2006
13 (2)	Сосняк кустарничково-сфагновый	2004–2006

* По «Таксационное описание...», 2003», в скобках указаны номера выделов.

Таблица 2

**МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ КОМПЛЕКСОВ ЖУЖЕЛИЦ
ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ**

Лесные биоценозы	Число изученных биотопов	Число ловушек	Время экспозиции ловушек (сутки)	Ловушко-сутки	Число собранных имаго
Ельник-сосняк кустарничково-зеленомошный	4	49	539	11 052	1390
Ельник кустарничково-зеленомошный	4	46	442	9186	1030
Ельник-сосняк мелкотравно-зеленомошный	3	33	172	5676	847
Ельник зеленомошно-мелкотравный	5	60	539	14 022	598
Ельник крупнотравный	5	69	539	15 382	1113
Березняк крупнотравный	1	11	269	2959	163

Лесные биоценозы	Число изученных биотопов	Число ловушек	Время экспозиции ловушек (сутки)	Ловушко-сутки	Число собранных имаго
Ельник болотно-травяной	1	11	172	1892	243
Ельник долгомошно-сфагновый	1	12	270	3240	108
Сосняк кустарничково-сфагновый	1	20	270	3240	47
Итого	26	311	-	66 649	5539

Для сборов жуков применялись почвенные ловушки Барбера. Каждая из них состояла из двух стаканов емкостью 0,5 л, вложенных один в другой для облегчения выборки материала. В качестве фиксатора использовался 4% раствор формалина. В Шалго-Бодуновском лесу в 2004–2005 гг. ловушки размещались в биотопах в количестве от 10 до 16 на расстоянии 10 м друг от друга. Выборка собранного материала осуществлялась через 10–15 дней. В 2006–2007 гг. ловушки располагались в лесных фитоценозах по 11 штук на расстоянии 50 см друг от друга, а между ними вкапывали барьер высотой 5 см. Сбор материала осуществляли через каждые 15 дней. Всего за период исследования в лесных сообществах было размещено 311 ловушек, общее время экспозиции составило 539 суток, отработано 66649 ловушко-суток, собрано более 5500 экземпляров жужелиц.

Карабидокомплексы лесных экосистем характеризовались по комплексу параметров. Основными из которых являются видовой состав и численность. Для сравнения комплексов жужелиц по видовому составу использовался индекс Жаккара по формуле (Пенсенко, 1982):

$$K_j = \frac{C}{A + B - C}$$

где А, В – число видов в двух сравниваемых группировках, С – общее для них число видов.

Численность жужелиц определялась по двум показателям. Это динамическая плотность (уловистость), характеризующая напочвенную активность жуков. Динамическую плотность выражали в единицах уловистости (экз./10 лов.-сут.), то есть числом экземпляров

ров жужелиц, попавшихся за 1 сутки в 10 ловушек. А также абсолютная численность, то есть число экземпляров отдельного вида в сборах. На основании показателей абсолютной численности произведено ранжирование видов по баллам обилия. Для этого использована пятибалльная логарифмическая шкала относительного обилия Ю.А. Песенко (1982). Распределение видов по баллам обилия рассчитывалось на основе формул, приводимых в таблице 3. Словесная характеристика относительного обилия видов принята по работе И.Х. Шаровой и Б.Ю. Филиппова (2004).

Таблица 3

ПЯТИБАЛЛЬНАЯ ОГРАНИЧЕННАЯ СВЕРХУ ЛОГАРИФМИЧЕСКАЯ ШКАЛА ОЦЕНКИ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ОБИЛИЯ ВИДОВ

Балл, а	Граница классового интервала		Словесная характеристика относительного обилия вида (Песенко, 1982)	Словесная характеристика относительного обилия вида (Шарова, Филиппов, 2004)
	Нижняя, n (a) _{min}	Верхняя, n (a) _{max}		
1	1	$N^{0,2}$	Единично	Очень редкий
2	$N^{0,2+1}$	$N^{0,4}$	Мало	Редкий
3	$N^{0,4+1}$	$N^{0,6}$	Средне	Обычный
4	$N^{0,6+1}$	$N^{0,8}$	Много	Многочисленный
5	$N^{0,8+1}$	$N^1=N$	Очень много	Массовый

С целью выявления экологических особенностей лесных карабидокомплексов в разных биотопах проведено их сравнение по спектрам биотопических, размерных и трофических групп жужелиц, а также жизненных форм и типов жизненных циклов. При этом для распределения видов жужелиц по размерным группам использовалась шкала, предложенная П.В. Будиловым (2002). В соответствии с ней выделяют размерные группы имаго: M_1 (менее 3 мм) – очень мелкие; M_2 (от 3 до 5 мм) – мелкие; C_1 (от 5 до 8,5 мм) – средние I группы; C_2 (от 8,5 до 16 мм) – средние II группы; K_1 (от 16 до 21 мм) – крупные; K_2 (более 21 мм) – очень крупные. Типы жизненных циклов жужелиц определялись по продолжительности развития жуков и сроков размножения имаго соглас-

но классификации, предложенной А.В. Маталиным (2006). Для определения типов жизненных циклов использовались собственные и литературные данные (Sharova, Denisova, 1995; Шарова, Филиппов, 2004; Маталин, 2006; Филиппов, 2008; Грюнталь, 2008 и др.).

В работе проведено изучение особенностей восстановления карабидокомплексов после прекращения антропогенной нагрузки на лесные биотопы. Для этого использованы сведения, собранные в 1999–2000 гг. с мая по сентябрь на нескольких площадках, различающихся по интенсивности рекреационной нагрузки, в окрестностях г. Вологды, а также вблизи п. Горицы в Кирилловском районе. Кроме того, использованы материалы, собранные в 2004–2005 гг. вблизи Шалго-Бодуновского массива в молодом мелколиственном лесу (30 лет) на месте бывшей пашни, который представляет собой пример восстановительной сукцессии.

Таким образом, проведенное исследование позволило установить состав фауны жужелиц в Вологодской области, а также характерные черты карабидокомплексов и популяционные параметры жуков в лесных экосистемах. Изучение карабидокомплексов ряда лесных местообитаний, продемонстрировало динамику их восстановления при устранении прямого вмешательства человека. В итоге, это позволило выявить закономерности формирования биоразнообразия карабидокомплексов в лесных экосистемах Вологодской области.

Глава 3

ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ НА ТЕРРИТОРИИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

В настоящее время состав и распределение беспозвоночных животных по территории Вологодской области определяются природными и антропогенными факторами. Наиболее значимыми для формирования фауны жужелиц являются особенности климата, рельефа, почв и растительности территории.

3.1. Зональные природные факторы

Зональные природные факторы изначально определяют состав и закономерности распределения фауны. Географическое положение Вологодской области в пределах таежной зоны обуславливает ее современные климатические особенности. Однако в прошлом на территории региона отмечались неоднократные оледенения. В частности, по западным районам области проходила граница последнего оледенения, что повлияло на распространение животных в регионе. В послеледниковое время территория области заселялась животными с востока, по мере того, как ледник уходил в северо-западном направлении, а впоследствии и с запада (Природа Вологодской..., 2007). Это определило облик региональной фауны, разнообразие которой объясняется перекрыванием ареалов западных (европейских) и восточных (сибирских) форм.

Климат. Для Вологодской области характерен умеренно-континентальный климат таежной зоны, с умеренно-теплым летом, продолжительной умеренно-холодной зимой и неустойчивым режимом погоды (Шевелев, Полякова, 2007).

Одним из важнейших климатообразующих факторов является температура. Температура выше +10°C наблюдается в области с конца второй декады мая и до начала второй декады сентября и составляет суммарно 1550–1700°C. Продолжительность безморозного периода в области невелика и составляет всего 98–116 дней (Шевелев, Полякова, 2007). Именно поэтому в регионе, как и по-

всеместно в умеренных широтах, преобладают виды жужелиц с весенним и весенне-летним размножением, полное развитие которых от стадии яйца до стадии имаго протекает в течение летних месяцев (Грюнталь, 2008). Это объясняется тем, что даже при самых благоприятных условиях существует минимальный временной порог развития, который у жужелиц умеренной зоны составляет 1–1,5 месяца (Маталин, 2007).

Другим условием формирования фауны жужелиц является влажность. Территория находится в зоне избыточного увлажнения, большинство осадков (70%) в области выпадает в теплый период и незначительная часть (30%) – зимой в виде снега (Шевелев, Полякова, 2007). Влажность играет важную роль для формирования комплексов беспозвоночных животных педобионтов и их жизнедеятельности, поскольку у большинства из них покровы обладают слабой способностью удерживать влагу. Многие виды жужелиц обитают в почвах, насыщенность влагой которых составляет от 20 до 80% (Сигида, 2010). Причем, особой чувствительностью к режиму увлажнения отличаются личинки жужелиц, поскольку они в меньшей степени приспособлены к сухости (Крыжановский, 1983).

Рельеф. Вологодская область находится на северо-востоке Русской равнины. На территории области распространены морфологические комплексы низин, средневысотных равнин и низких возвышенностей. Для возвышенностей характерен преимущественно холмистый рельеф, а для низин – волнистый, плоский. Преобладают мелкие формы рельефа, которые формируют сложный мезо- и микрорельеф территории (Кичигин, 2007). Это способствует формированию различных местообитаний для жужелиц в пределах относительно небольших участков. Разнообразие рельефа определяет значительное видовое богатство жужелиц, а также неравномерное распределение видов.

Почвенный покров. Жужелицы как организмы, деятельность которых протекает на поверхности и в толще почвы, зависят от ее химического и механического состава. Известно, что почвенные условия влияют на видовой состав, спектр доминантных видов, а также показатели уловистости жуков (Гиляров, 1965). В целом, представители этого семейства предпочитают песчаные и суглини-

стые почвы с нейтральной или слабо кислой реакцией (Крыжановский, 1983).

Почвенный покров на территории Вологодской области сформировался в условиях большого разнообразия почвообразующих пород, растительности, рельефа и характера увлажнения. Благодаря этому в регионе встречаются разнообразные типы почв: от песчаных до глинистых (по механическому составу), от дерново-карбонатных до подзолов (по химическому составу).

Наиболее распространенными типами почв в области являются подзолистые, дерновые и болотные. Преобладают среди них подзолистые почвы (более 60%), которые разделяются на два подтипа: типичные подзолистые и дерново-подзолистые. Типичные подзолистые почвы занимают северную часть области, где встречаются под хвойными лесами. По механическому составу их относят к средне- и тяжелосуглинистым. Подзолистые почвы имеют кислую реакцию среды (рН 4,6–5), характеризуются низким содержанием оснований (24–58%), гумуса (до 1%), азота, подвижного калия и фосфора (Комиссаров, Борисов, 2007). Такое сочетание признаков неблагоприятно для развития и жизнедеятельности почвенных беспозвоночных и жужелиц в том числе.

Дерново-подзолистые почвы формируются в осветленных хвойных, лиственных и хвойно-мелколиственных лесах, а также под луговой растительностью. Они наиболее распространены в западных и южных частях области. По механическому составу почвы данного типа относятся к средне- и легкосуглинистым. По сравнению с подзолистыми они характеризуются менее кислой реакцией среды, большим содержанием гумуса и подвижных соединений фосфора и калия (Комиссаров, Борисов, 2007). По комплексу необходимых эдафических условий для развития почвенных животных это один из наиболее благоприятных типов почв в регионе.

Значительная часть территории области занята болотными почвами. Они формируются из подзолистых и дерново-подзолистых почв при близком залегании почвенно-грунтовых вод, а также в понижениях рельефа и на обширных плоских низинах, где накапливается атмосферная влага. В таких почвах складывается неблагоприятный газовый режим и кислая реакция среды. Они малопри-

годны для жизнедеятельности беспозвоночных, поэтому для болотных почв, как правило, характерен узкий спектр специализированных видов жужелиц.

Гораздо реже встречаются дерново-карбонатные почвы, которые занимают 5% территории и расположены в западных районах области. Данный тип отличает слабо щелочная реакция среды (рН 6,8–8,3) (Бутузова, 1957), поэтому он характеризуется специфическими условиями для обитания почвенных беспозвоночных. Отмечается, что для дерново-карбонатных почв характерно значительное видовое разнообразие жужелиц, но низкие показатели численности (Хабибуллина, 2012). К числу жужелиц, отдающих предпочтение карбонатным почвам, относится вид *Lebia cyanocephala* (L.), включенный в Красную книгу Вологодской области (Белова, 2010а).

Растительность. Современная растительность области сложилась после окончания четвертичного оледенения (более 10 тыс. лет назад). Она представлена таежными фитоценозами. Площадь, покрытая лесной растительностью, составляет около 70% территории области. Леса с преобладанием хвойных пород (ель, сосна) занимают 50,7% территории, на остальной площади представлены мелколиственные (береза, осина) или хвойно-мелколиственные леса (Доклад о состоянии..., 2011). Зональным типом растительности в Вологодской области являются ельники (Природа Вологодской..., 2007). Появление фитоценозов с участием лиственных пород, как правило, происходит вследствие антропогенного сведения зональных ельников (рубки, строительство, пожары). Вторичные березовые и осиновые леса преобладают в центральных районах области (Шевелев, Комиссаров, 1994).

В центральной части региона по 60-й параллели проходит граница между подзонами средней и южной тайги. Различия между подзонами проявляются, главным образом, в составе древесной растительности. Так, южная тайга характеризуется более широким распространением хвойно-лиственных лесов с березой и осинкой. Кроме того, здесь проходят северные границы распространения некоторых видов широколиственных пород (липа, дуб, клен, вяз и др.). Следовательно, основной фон населения жужелиц в Вологодской области составляют виды типичные для еловых таежных и

производных от них мелколиственных лесов. Специфичность фауны заключается в ее переходном характере от южно- к среднетаежным сообществам.

Значительная часть Вологодской области заболочена. Суммарно на долю низинных, переходных и верховых болот приходится 12% территории. Наиболее распространены в регионе сосново-кустарничково-сфагновые грядово-мочажинные верховые болота (Филиппов, 2007). Такие сообщества неблагоприятны для почвенных беспозвоночных из-за переувлажненности и высокой кислотности почв и поэтому характеризуются малым разнообразием жуужелиц.

Луга в Вологодской области занимают около 10% территории (Природа Вологодской..., 2007). В основном они сформировались на месте сведенных лесов. Лишь незначительная часть лугов возникла естественным путем, например, в поймах рек. В последние десятилетия значительные площади лугов превратились в лесные угодья из-за прекращения сенокосения и выпаса. Однако следует отметить, что луга в таежной зоне являются одним из самых благоприятных для жуужелиц типов местообитаний и характеризуются богатой фауной (Филиппов, Зезин, 2006). Это связано с благоприятными эдафическими условиями для формирования сообществ беспозвоночных луговых дерново-подзолистых почв.

Таким образом, естественно-исторические и природные особенности Вологодской области определяют возможности для обитания в регионе преимущественно трансевразийских видов жуужелиц европейского и сибирского происхождения с различными экологическими предпочтениями. Преобладание лесной растительности создает предпосылки для широкого распространения в регионе лесных видов жуужелиц. Эдафические особенности подзолистых почв хвойных лесов ограничивают формирование значительного видового богатства жуужелиц в зональных сообществах.

3.2. Антропогенные факторы

Фауна жуужелиц лесных экосистем Вологодской области зависит не только от локальных воздействий на лесные массивы, но и от антропогенной трансформации ландшафтов региона в целом.

Это связано с тем, что разнообразная хозяйственная деятельность, включая масштабную вырубку лесов, осушение болот, сельскохозяйственное освоение, урбанизацию, регулирование стока и строительство, приводит к изменению естественных свойств и процессов, происходящих в природных ландшафтах (Болотова и др., 2004). Известно, что основное влияние на распространение жужелиц оказывают почвенно-растительные условия, определяющие микроклимат в биотопах (Thiele, 1977; Крыжановский, 1983 и др.). Антропогенное нарушение ландшафтов, связанное с механическим разрушением почвенного покрова, изменением и уничтожением растительности прямо и косвенно влияет на численность и распространение видов. Причем, антропогенное воздействие имеет неоднозначное влияние на фауну и население жужелиц.

Так, одним из ведущих факторов, оказывающих воздействие на фауну беспозвоночных педобионтов, является широкомасштабная рубка лесов в Вологодской области. Коренные ельники заменяются вторичными мелколиственными и хвойно-мелколиственными лесами, что приводит к существенному изменению местообитаний видов.

На рубках и в мелколиственных лесах фауна жужелиц богаче в сравнении с таковой в хвойных лесах (Кудряшева, 1997; Узенбаев, Предтеченская, 1991; Колесникова, 2008; Анциферов, Полежаева, 2011 и др.). Однако замена состава древостоев может привести к сокращению видового разнообразия на региональном уровне и выпадению ряда видов, связанных с таежными хвойными лесами. Это подтверждается тем, что из 4 собственно таежных видов жужелиц (*Patrobus assimilis*, *Patrobus septentrionis*, *Platynus mannerheimii*, *Carabus shoenherii*), встречающихся в Вологодской области, 3 вида (*Patrobus septentrionis*, *Platynus mannerheimii*, *Carabus shoenherii*) являются редкими.

Неоднозначным фактором, оказывающим прямое и косвенное воздействие на формирование фауны жужелиц, является сельское хозяйство. Видовое богатство карабид на обрабатываемых землях не уступает, а иногда превосходит таковое в примыкающих к агроценозам естественных сообществах (Александрович, 1996), особенно вдоль окраин полей (Мельниченко, Афанасьева, 1988). Сельскохозяйственные угодья разного назначения (пашни, сенокосы

сы, пастбища) создают свои специфические условия для формирования карабидокомплексов.

Наибольшее своеобразие фауны жужелиц характерно для местообитаний, формирующихся на пашнях. Это связано с проводимыми ежегодно агротехническими мероприятиями, такими как вспашка, обработка почвы, внесение удобрений и пестицидов, уборка урожая и др. В Вологодской области площадь земель, занятых под пашни составляет около 5% территории (Доклад о состоянии..., 2011). Жужелицы являются многочисленным компонентом напочвенной фауны беспозвоночных в посевах разных культур. На полях зарегистрировано более 20 видов жуков данного семейства. Благодаря высокому разнообразию и обилию жужелицы являются эффективными энтомофагами на полях овощных крестоцветных и кормовых трав (Прогноз развития..., 1982; Васильева, 2001).

В тоже время в агроценозах угрозой для обитания почвенных беспозвоночных, в том числе и жужелиц, является миграция токсических веществ. В частности, это связано с использованием в сельском хозяйстве минеральных удобрений и пестицидов для борьбы с вредителями. По результатам эколого-токсикологического мониторинга почв было обнаружено содержание остаточных количеств стойких хлорорганических пестицидов: ДДТ и его метаболитов (Доклад о состоянии..., 2008). Опасность обработки пестицидами заключается в том, что у живых организмов, включая насекомых, нет эволюционно выработанных защитных механизмов к воздействию ксенобиотиков. Известно, что внесение удобрений, а также гербицидов отрицательно сказывается на численности жужелиц (Душенков, 1988; Попова, 1988), особенно крупных представителей родов *Carabus* и *Calosoma*, служащих эффективными естественными врагами многих вредителей (Thiele, 1977; Kotze, O'Hara, 2003). Так, единственный в Вологодской области представитель своего рода вид *Calosoma auropunctatum*, характерный для лугов и агроценозов, включен в региональную Красную книгу. Среди факторов, ограничивающих его численность, одним из главных является использование химических препаратов при ведении сельского хозяйства (Белова, 2010б).

Другие условия обитания жужелиц создаются на сенокосах и пастбищах. Эти типы сообществ отличаются особым микроклиматом, характерной чертой которого является ксерофитизация, связанная с удалением или разреженностью травостоя и уплотнением верхних горизонтов почв. По видовому составу жужелиц сенокосы, пастбища и луга практически не отличаются. Однако на сенокосах отмечается увеличение численности жужелиц, а на выпасах – напротив ее снижение (Приставка, 1984). Для формирования фауны жужелиц на территории Вологодской области появление подобного рода местообитаний имеет достаточно важное значение. Это связано с развитым животноводством и разведением крупного рогатого скота, поэтому в области сенокосные луга, а также пастбища занимают значительные площади (Доклад о состоянии..., 2011).

Трансформация местообитаний также связана с развитием сети населенных пунктов и урбанизацией. В Вологодской области в основном преобладают мелкие и средние населенные пункты, включая многочисленные деревни, около которых часто сохраняются естественные местообитания. Соотношение естественных и антропогенно трансформированных местообитаний особенно заметно меняется в городах, имеющих специфический комплекс условий. В основном это крупные города (Череповец, Сокол, Вологда), где располагаются промышленные предприятия и проживает большая часть населения региона (Доклад о состоянии..., 2011).

На урбанизированных территориях лимитирующими факторами для жужелиц являются степень и характер застройки, вытаптывание растительности и др. В тоже время следует подчеркнуть, что фауна жужелиц городов отличается довольно высоким богатством. В ее составе часто встречаются нетипичные для естественных сообществ виды, расселяющиеся по транспортным магистралям, созданным человеком, и выживающие в городах благодаря особому микроклимату (Клауснитцер, 1990). В фауне Вологодской области таким типично «городским» видом является жужелица *Carabus nemoralis*.

Другим фактором, оказывающим сильное воздействие на фауну жужелиц, является механическое разрушение почвенно-растительного покрова. Оно происходит при строительстве раз-

личных магистралей (дорог, газопроводов), добыче полезных ископаемых и пр. Наибольший масштаб разрушений происходит при разработке карьеров (Атлас Вологодской..., 2007). При разрушении грунтов и уничтожении растительности происходит кардинальная перестройка фауны жужелиц. При этом комплексы жужелиц измененных местообитаний формируются за счет видов, способных к активному расселению и колонизации новых территорий. В тоже время в некоторых случаях уничтожение растительности может приводить к увеличению численности отдельных видов жужелиц (Воронин, 1988).

Другим последствием сооружения транспортных путей является фрагментация естественных сообществ. Исследования показали, что четырехрядное дорожное покрытие выполняет такую же барьерную роль, как и водная преграда (Mader, 1979, цит. по: Клауснитцер, 1990).

Исследователи отмечают, что видовой состав антропогенных ландшафтов в различных местностях даже довольно обширных территорий однообразен (Крыжановский, 1983). Хозяйственная деятельность нивелирует специфичность территории и ее фауны. В том числе это характерно и для других групп насекомых, например чешуекрылых (Клепиков, 2009). Аборигенные виды, изначально характерные для данной местности, вытесняются новыми не свойственными для территории, но более конкурентно способными мигрантными представителями.

Таким образом, антропогенная трансформация таежных сообществ на территории Вологодской области сводится к вырубке древостоев и формированию биотопов с преобладанием травянистой растительности. Часто это сопровождается ростом разнообразия и численности жужелиц отдельных территорий по сравнению с естественными сообществами. В целом, это способствует увеличению видового богатства жужелиц на локальном и региональном уровнях за счет возрастающей мозаичности условий. В то же время карабидофауна трансформированных местообитаний и ландшафтов по составу существенно отличается от свойственных территории зональных биоценозов и природно-территориальных комплексов.

Глава 4

ФАУНА ЖУЖЕЛИЦ НА ТЕРРИТОРИИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

4.1. Состав и экологическая характеристика фауны жужелиц

К настоящему времени в Вологодской области обнаружено 160 видов жужелиц из 47 родов. По предварительной оценке это составляет 60–70% от возможного числа видов данного семейства в регионе. Список жужелиц Вологодской области и их характеристика представлены в приложении 2. Наибольшее видовое богатство характерно для родов *Amara* (22 вида), *Bembidion* (16 видов), *Pterostichus* (13 видов), *Agonum* (12 видов), *Harpalus* (12 видов) и *Carabus* (11 видов). Остальные рода включают от 1 до 4 видов.

По зоогеографическому составу для региональной фауны жужелиц отмечено 7 групп ареалов в долготном направлении, 10 групп ареалов – в широтном. В долготном аспекте преобладают виды с европейско-сибирскими (50 видов, 32%), трансевразиатскими (47 видов, 30%) и европейско-западносибирскими (27 видов, 17%) ареалами. Группы с более широкими, голарктическими, транспалеарктическими, или более узкими, европейскими, ареалами соответственно представлены 14 (9%), 9 (6%) и 10 (6%) видами. Два вида *Calosoma auropunctatum* и *Amara equestris* имеют европейско-средиземноморский (1% от общего состава фауны) ареал. В зональном аспекте чаще встречаются виды, распространенные в пределах нескольких природных зон. Так, более многочисленны группы видов с лесостепными (49 видов, 34%), лесными (31 вид, 21%), южнолесостепными (18 видов, 12%), полизональными (26 видов, 18%) ареалами. В фауне жужелиц малочисленны виды, ограниченные в своем распространении бореальной зоной – 4 вида (3%). Незначительное число принадлежит к южному фаунистическому комплексу. В Вологодской области обнаружены виды с южнолесными (9 видов, 6%), неморально-пустынными (3 вида, 2%), неморально-степными (2 вида, 1%), южнолесо-пустынными (2 вида, 1%) ареалами. Достаточно узкое неморальное распространение

характерно для I вида (менее 1%). Вероятно, нахождение этих видов на территории региона объясняется его положением вблизи границы широколиственно-еловых и таежных лесов.

Жужелицы, зарегистрированные в Вологодской области, по биотопическим предпочтениям отнесены к 10 группам: лесная, лесо-болотная, болотная, околородная, луговая, лугово-болотная, лугово-полевая, полевая, эвритоная и синантропная. Наиболее многочисленны лесные и лесоболотные виды. В сумме они представлены 63 (соответственно, 53 и 10) видами и составляют 39,4% от общего числа видов. Также многочисленны виды открытых пространств: луговые (19 видов, 11,9%), лугово-болотные (2 вида, 1,2%), лугово-полевые (25 видов, 15,6%) и полевые (4 вида, 2,5%). В сумме они представлены 50 видами и составляют 31,2% от общего числа видов. Велика доля околородных видов (27 видов, 16,9%). Менее богаты видами группы болотных (11 видов, 6,9%), эврибионтных (6 видов, 3,8%) и синантропных (4 вида, 2,5%) жужелиц.

Среди жужелиц в Вологодской области по типу питания преобладают зоофаги, которые представлены 118 видами и составляют 73,8% от общего числа видов. Доля миксофитофагов значительно меньше (42 вида, 26,2%). Из зоофагов в населении жужелиц преобладают виды, связанные в своем ярусном распределении с подстилкой. По видовому богатству выделяются поверхностно-подстилочные (52 вида, 32,5%) и подстилочные (22 вида, 13,8%) виды. Довольно много крупных поверхностнообитающих форм жужелиц – эпигеобионтов (ходячих, бегающих и летающих). Они в сумме представлены 24 видами и составляют 15,0% от общего числа видов. Из них преобладают эпигеобионты ходячие крупные (13 видов, 8,1%). Также в региональной фауне жужелиц присутствуют подстильно-почвенные (8 видов, 5,0%) и подстильно-подкорные (4 вида, 2,5%) стратобионты, роющие геобионты (4 вида, 2,5%) и листовые хортобионты (3 вида, 1,9%). Такие группы как подстильно-трещинные стратобионты, бегающе-роющие геобионты и стеблевые хортобионты включают по одному виду каждая (по 0,6%). Среди миксофитофагов преобладают виды, относящиеся к группе геохортобионтов. Они представлены 33 видами и составляют 20,6% от общего числа видов.

Таким образом, результаты исследований показали, что в региональной фауне жужелиц преобладают широко распространенные хищные лесные виды, активные преимущественно на поверхности почвы, в подстилке и в верхних горизонтах почвы. Это связано с преобладанием в регионе территорий, покрытых лесами.

В настоящей работе основное внимание уделено комплексам жужелиц зональных лесных сообществ. Вологодская область располагается в пределах природных подзон южной и средней тайги. На рисунке 2 указаны географические пункты, в которых проводили исследования фауны жужелиц лесных местообитаний и их распределение между подзонами южной и средней тайги. Далее рассмотрена фауна жужелиц каждой из подзон по единому алгоритму: видовое богатство, преобладающие по численности виды, зоогеографическая характеристика, спектр трофических групп и жизненных форм.



Рис. 2. Места сбора жужелиц в лесных местообитаниях на территории Вологодской области

Жужелицы южнотаежных лесных экосистем. В лесах южной тайги Вологодской области обнаружено 70 видов жужелиц из 27 родов. Наибольшее число видов характерно для родов

Pterostichus (9 видов), *Carabus* (10 видов), *Amara* (6 вида), *Agonum* и *Harpalus* (по 5 видов). Остальные рода включают от 1 до 3 видов.

Массовыми в лесах южной тайги являются виды: *Trechus secalis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus melanarius*, *Calathus micropterus*, *Platynus assimilis*.

Зоогеографический анализ показал, что в составе фауны лесных местообитаний южной тайги Вологодской области имеются жуужелицы 6 групп ареалов (рис. 3). Преобладают виды с широкими ареалами: европейско-сибирские и трансевразийские, которые представлены, соответственно, 23 (32,9% от общего числа видов) и 21 (30,0%) видами. Группы с европейско-западносибирскими, голарктическими и европейскими ареалами включают, соответственно, 10 (14,3%), 8 (11,4%) и 6 (8,6%) видов. Транспалеарктический тип ареала характерен только для двух видов – *Cicindela sylvatica*, *Badister lacertosum* (2,9%).

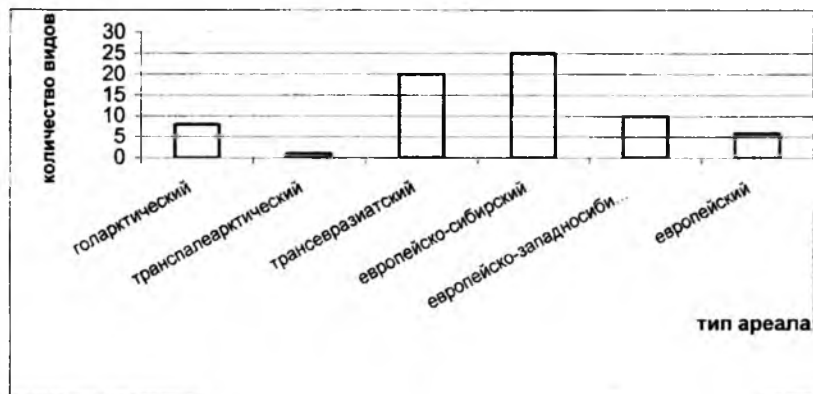


Рис. 3. Зоогеографическая характеристика фауны жуужелиц лесных местообитаний подзоны южной тайги в Вологодской области

При анализе экологической структуры фауны жуужелиц с учетом биотопического предпочтения установлено, что все виды относятся к 9 группам: лесные, лесо-болотные, болотные, лугово-болотные, околородные, эвритопные, луговые, лугово-полевые и полевые (табл. 4). Наиболее многочисленны лесные и лесоболотные виды. В сумме они представлены 41 видом и составляют

58,5% от общего числа видов. Богаты видами группы открытых пространств: лугово-полевые (11 видов, 15,7%) и луговые (5 видов, 7,1%). Остальные группы включают от 1 до 4 видов. Богатство видов открытых пространств связано с тем, что южнотаежные леса значительно трансформированы. Они фрагментированы просеками, дорогами, ЛЭП, по которым луговые виды могут проникать в лесные сообщества.

Таблица 4

БИОТОПИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Биотопические группы видов	Число видов	Доля видов (%)
Лесные	29	41,4
Лесо-болотные	12	17,1
Болотные	5	7,1
Околоводные	2	2,9
Лугово-болотные	1	1,4
Луговые	5	7,1
Лугово-полевые	11	15,7
Полевые	1	1,4
Эвритопные	4	5,7

По типу питания в лесных местообитаниях южной тайги Вологодской области преобладают зоофаги, которые представлены 56 видами и составляют 80% от общего числа видов. Доля миксофитофагов значительно меньше (14 видов, 20%). Из зоофагов в населении жужелиц лесных сообществ южной тайги, как и во всей области, преобладают виды, связанные в своем ярусном распределении с подстилкой (табл. 5). По видовому богатству преобладают поверхностно-подстилочные (18 видов, 25,7%) и подстилочные (13 видов, 18,6%) стратобионты. Довольно многочисленны крупные поверхностно обитающие формы жужелиц – эпигеобионты (ходячие, бегающие и летающие). Они в сумме представлены 14 видами и составляют 20,1% от общего числа видов. Из них преобладают эпигеобионты ходячие крупные (11 видов, 15,7%). Также

в фауне жужелиц присутствуют подстилочно-почвенные (7 видов, 10%) и подстилочно-подкорные (3 вида, 4,3%) виды. Всего один вид относится к группе роющих геобионтов. Среди миксофитофагов значительно преобладают виды из группы геохортобионтов гарпалоидных. Они представлены 10 видами и составляют 14,3% от общего числа видов.

Таблица 5

**ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ БИОТОПОВ
ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

Жизненная форма	Число видов	Доля видов (%)
Зоофаги	56	80
Эпигеобионты летающие	2	2,9
Эпигеобионты ходящие крупные	11	15,7
Эпигеобионты бегающие	1	1,4
Стратобионты поверхностно-подстилочные	18	25,7
Стратобионты подстилочные	13	18,6
Стратобиоты подстилочно-подкорные	3	4,3
Стратобионты подетилочно-почвенные	7	10,0
Геобионты роющие	1	1,4
Миксофитофаги:	14	20
Стратобионты	3	4,3
Стратохортобионты	1	1,4
Геохортобионты гарпалоидные	10	14,3

Таким образом, в фауне жужелиц лесных местообитаний южной тайги преобладают широко распространенные хищные лесные виды, активные преимущественно на поверхности почвы, в подстилке и в верхних горизонтах почвы. Распространение видов открытых пространств в лесных сообществах обусловлено значительной антропогенной трансформацией данных местообитаний.

Жужелицы среднетаежных лесных экосистем. В лесах средней тайги Вологодской области обнаружен 61 вид жужелиц из

26 родов. Наибольшее число видов характерно для родов *Pterostichus* (10 видов), *Carabus* (6 видов), *Agonum* (6 видов).

Массовыми видами, также как и в лесных сообществах южной тайги, являются *Trechus secalis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus melanarius*, *Calathus micropterus*, *Platynus assimilis*.

Зоогеографический анализ показал, что для фауны жужелиц лесных местообитаний средней тайги Вологодской области отмечены виды с 5 типами ареалов (рис. 4). Преобладают виды с широкими ареалами: европейско-сибирские (20 видов, 35,1%) и трансевразийские (16 видов, 28,1%). Группы с европейско-западносибирскими и голарктическими ареалами представлены соответственно 9 (16,7%) и 8 (14,8%) видами. Для 3 (5,5%) видов характерен европейский тип ареала.

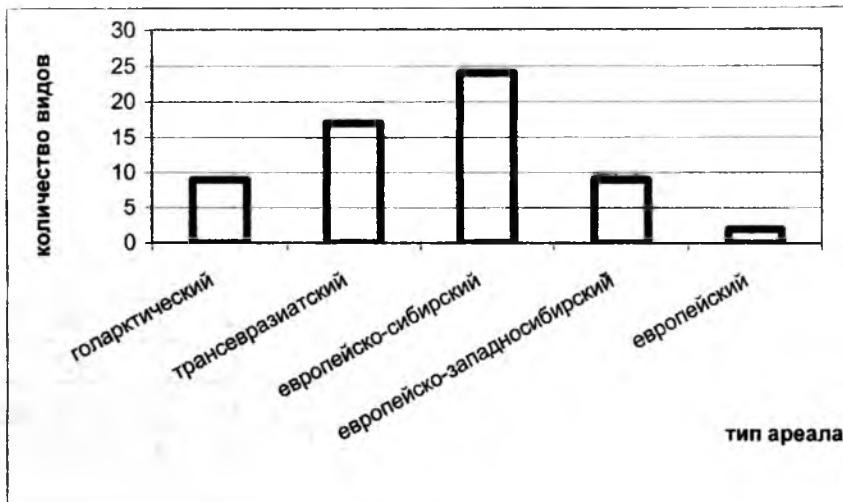


Рис. 4. Зоогеографическая характеристика фауны жужелиц лесных местообитаний подзоны средней тайги в Вологодской области

По биотопическим предпочтениям жужелицы, зарегистрированные в лесных местообитаниях средней тайги Вологодской области, относятся к 9 группам. Это лесные, лесо-болотные, болотные, околотовные, лугово-болотные, луговые, эвритопные, лугово-полевые и полевые виды (табл. 6). Преобладают лесные и лесо-

болотные виды жужелиц. В сумме они представлены 34 видами и составляют 61,4% от общего числа видов. Среди видов открытых пространств больше лугово-полевых (8 видов, 15,8%). Группа эвритопных представлена 4 видами (7,0%). Присутствие в среднетаежных лесах нашей области лугово-полевых видов является результатом их антропогенной трансформации и фрагментированности сетью дорог и просек.

Таблица 6

БИОТОПИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Биотопическая группа видов	Число видов	Доля видов (%)
Лесные	19	31,1
Лесо-болотные	15	24,6
Болотные	5	8,2
Околоводные	2	3,3
Лугово-болотные	2	3,3
Луговые	4	6,6
Лугово-полевые	9	14,8
Полевые	1	1,6
Эвритопные	4	6,6

По типу питания наблюдается значительное преобладание зоофагов, которые представлены 50 видами и составляют 87,7% от общего числа видов. Доля миксофитофагов мала (7 видов, 12,3%). Среди зоофагов в населении жужелиц встречены представители 7 экологических групп (табл. 7). Преобладают виды, связанные в ярусном распределении с подстилкой: поверхностно-подстилочные (19 видов, 33,3%) и подстилочные (13 видов, 22,8%) стратобионты. Доля эпигеобионтов (ходячих, бегающих и летающих) составляет 21,1% (12 видов). В фауне жужелиц присутствуют подстилично-почвенные виды (6 видов, 10,5%). Среди миксофитофагов значительно преобладают виды, относящиеся к группе геохортобионтов. Они представлены 5 видами и составляют 8,8% от общего числа видов.

**ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ
ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

Жизненная форма	Число видов	Доля видов (%)
Зоофаги:	54	88,5
Эпигеобионты летающие	2	3,3
Эпигеобионты ходящие крупные	7	11,5
Эпигеобионты бегающие	2	3,3
Стратобионты поверхностно-подстилочные	21	34,4
Стратобионты подстилочные	15	24,6
Стратобионты подстилично-почвенные	6	9,8
Геобионты бегающе-роющие	1	1,6
Миксофитофаги:	7	11,5
Стратобионты	1	1,6
Стратохортобионты	1	1,6
Геохортобионты гарпалоидные	5	8,2

Таким образом, в фауне жуужелиц лесных местообитаний средней тайги преобладают широко распространенные хищные лесные виды, активные преимущественно на поверхности почвы и в подстилке.

Сравнительный анализ фауны жуужелиц лесных местообитаний Вологодской области. В целом, для лесных местообитаний средней и южной тайги Вологодской области обнаружено 79 видов жуужелиц. Собранные данные позволили расширить имеющийся список жуужелиц европейских южнотаежных лесов России на 12 видов, а среднетаежных на 2 вида (прилож. 1).

Фауна жуужелиц зональных сообществ Вологодской области в разных подзонах тайги обнаруживает значительное сходство. Общими для лесных местообитаний средней и южной тайги являются 46 видов (58,2% от их общего количества). По сравнению с южной тайгой, в средней тайге сокращается общее число видов (от 70 до 61) жуужелиц. Уменьшается число преобладающих родов (от 5 до 3). При этом сокращение видового богатства характерно для таких родов как *Amara* и *Harpalus*. Кроме того, род *Carabus* хотя и остается в лесах средней тайги одним из лидирующих по количеству зарегистрированных видов, но его богатство заметно сокращается

от 10 до 6 видов. В то же время в лесных местообитаниях обеих подзон сохраняется спектр массовых видов.

В отношении зоогеографического распределения видов следует отметить, что в обеих подзонах тайги сохраняется приблизительно одинаковое соотношение видов с разными типами ареалов. Преобладают жукелицы с европейско-сибирскими и трансевразиатскими ареалами. В тоже время в средней тайге исчезают представители с транспалеарктическим типом ареала. Также сокращается число видов с европейским распространением (от 6 до 2).

Анализ биотопических предпочтений показал, что среди жукелиц лесных местообитаний обеих подзон тайги представлены одинаковые спектры групп, однако их соотношение различается. Так, в подзоне средней тайги сокращается число и общий вклад в состав фауны лесных видов от 29 (41,1%) до 19 (31,1%) видов. Увеличивается количество и доля видов, связанных с местообитаниями повышенной влажности. Это относится к лесо-болотным, болотным, лугово-болотным видам жуков. Суммарно их вклад в лесах южной тайги составляет 25,7% (18 видов), в средней тайге – 36,1% (22 вида).

По типу питания в обеих подзонах тайги зарегистрировано значительное преобладание зоофагов. Причем отмечается рост их представительства от 80% (56 видов) в южной тайге до 88,5% (54 вида) в средней тайге. Соответственно, в средней тайге, в сравнении с южной, доля миксофитофагов сокращается от 20% (14 видов) до 11,5% (7 видов). Наблюдаются отличия и в ярусном распределении жуков в лесах разных подзон тайги. Так, в южной тайге доля поверхностно-подстилочных, подстилочных и подстилочно-почвенных форм составляет 58,6% (41 вид), а в среднетаежных сообществах она возрастает до 68,8% (42 вида). В тоже время в северном направлении уменьшается число крупных эпигеобитонных видов жукелиц (исчезают *Carabus coriaceus*, *Carabus hortensis*, *Carabus nemoralis*, *Carabus clathratus*). Также в средней тайге, в сравнении с южной тайгой, заметно сокращается доля жуков геохортобионтов, связанных с травянистой растительностью (соответственно, 5 видов, 8,2% и 10 видов, 14,3%).

Таким образом, при сравнении жукелиц в лесах южной и средней подзон тайги Вологодской области можно выявить несколько закономерностей в их видовом и пространственном распределении.

В направлении с юга на север сокращается общее число видов жуков. Снижается представительство видов с европейским и транспалеарктическим распространением. Увеличивается доля влаголюбивых видов. Уменьшается число крупных видов, и жуков, связанных с травостоем. Растет доля зоофагов и подстилочных видов. Такое распределение жужелиц в лесах Вологодской области подтверждает общие зональные закономерности изменения видового состава и структуры фауны жужелиц таежных лесов в направлении с юга на север (Шарова, Филиппов, 2004; Филиппов, 2008; Грюнталь, 2008). Изменения в составе фауны лесных местообитаний средней тайги, в сравнении с южной тайгой, связаны с зональной динамикой климатических и фитоценологических условий. Более низкие температуры, бедный растительный покров и почвы ограничивают распространение некоторых видов жужелиц. Прежде всего, это относится к хищным крупным эпигеобионтным видам рода *Carabus* и миксофитотрофным, связанным с травостоем, видам родов *Harpalus* и *Amara*. Условия среднетаежных лесных сообществ являются более оптимальными для хищных влаголюбивых подстилочных форм жужелиц.

В тоже время следует отметить некоторые особенности фауны жужелиц лесных местообитаний в Вологодской области в сравнении с другими территориями Европейской России. Так, в наших исследованиях обнаружено довольно много луговых видов (*Poecilus cupreus*, *Poecilus lepidus*, *Poecilus versicolor*, *Amara aenea*, *Anisodactylus binotatus* и др.), не указанных для лесных таежных сообществ другими исследователями (Крылова, 1994; Шарова, Филиппов, 2004; Грюнталь, 2008 и др.). Кроме того, в регионе значительно расширяется спектр преобладающих по числу видов родов. К самому богатому во всех таежных подзонах роду *Pterostichus*, в Вологодской области добавляются *Carabus*, *Amara*, *Agonum* и *Harpalus*. Причем, многие виды родов *Amara* и *Harpalus* характеризуются приуроченностью к открытым местообитаниям и могут быть отнесены к луговым. Это определено особенностями изученных лесных территорий, а именно их расчлененностью густой сетью дорог и просек, по которым виды открытых местообитаний проникают в лесные биоценозы. В то же время некоторые многочисленные для таежных сообществ жуки, например, виды рода *Bembidion* (Шарова, Филиппов, 2004; Конакова, Колесникова, Долгин, 2010) в наших исследованиях были слабо представлены.

4.2. Редкие виды жужелиц

Установлено, что редкими, локально встречающимися в зональных сообществах являются 11 видов (табл. 8). Это жужелицы, обитающие в регионе на границах своих ареалов (2 вида), где их существование в зональных сообществах лимитируют климатические факторы (*Carabus coriaceus*, *Carabus schoenherrri*). Также, в число редких входят узкоспециализированные стенобионтные виды (9 видов). На их распределение и численность существенное влияние оказывают антропогенные факторы, связанные с эксплуатированием территории в хозяйственных целях. Например, вырубка лесов приводит к сокращению численности вида *Cicindela sylvatica*, осушение болот – к исчезновению видов *Carabus clathratus*, *Carabus menetriesii*. Особенно опасно для жужелиц применение ядохимикатов в лесном хозяйстве. Чаще всего, виды оказываются под воздействием нескольких ограничивающих факторов, что повышает их уязвимость и снижает устойчивость популяций.

Таблица 8

РЕДКИЕ ВИДЫ ЖУЖЕЛИЦ, ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

№	Вид	Местообитания	Распространение в регионе
1.	<i>Carabus clathratus</i> (L.)	Биотопы с торфяными почвами и густой растительностью по берегам различных водоемов: сырые луга, хвойные и мелколиственные леса и их опушки, болота	Юго-западные районы области
2.	<i>Carabus coriaceus</i> (L.)	Леса	Известна одна находка на территории Дарвинского заповедника (Рыбникова, 2006)
3.	<i>Carabus menetriesi</i> (Fald.)	Обитает в сырых местах – по заболоченным берегам водоемов, на торфяных болотах, а также во влажных лесах	Юго-западные (Череповецкий (Рыбникова, 2006)), южные (Грязовецкий) и центральные (Кирилловский) районы области

№	Вид	Местообитания	Распространение в регионе
4.	<i>Carabus schoenherri</i> (Fisch.)	Леса	Юго-восточные (Кич-Городецкий и Никольский) районы области
5.	<i>Cicindela sylvatica</i> L.	Биотопы с сухими песчаными почвами и скудной растительностью: сосновые леса, сухие луга, свежие гари	В области отмечается повсеместно
6.	<i>Patrobus septentrionis</i> (Dej.)	Влажные местообитания, берега водосемов, хвойные леса	Юго-западная часть области (Череповецкий район) (Козодой, 1984; Рыбникова, 2006)
7.	<i>Pelophila borealis</i> (Payk.)	Болота, берега водосемов	Юго-западная часть области (Череповецкий район) (Козодой, 1984; Рыбникова, 2006)
8.	<i>Pterostichus aterrimus</i> (Herbst)	Болота, сплавины, сырые леса	В центральных (Кирилловский) и юго-западных (Череповецкий (Рыбникова, 2006)) районах
9.	<i>Pterostichus gracilis</i> (Dej.)	Влажные участки: преимущественно берега озер, мелколиственные леса	Юго-западная часть области (Череповецкий район) (Рыбникова, 2006)
10.	<i>Pterostichus quadrifoveolatus</i> Letzner	Биотопы со скудной растительностью: сосновые леса, сухие луга, свежие гари	Центральная часть области (Кирилловский район)
11.	<i>Platynus mannerheimii</i> (Dej.)	Влажные хвойно-мелколиственные и хвойные леса	Центральные (Кирилловский) и северо-западные (Вытегорский) районы

Виды жужелиц, характеризующиеся естественной редкостью в Вологодской области, встречаются в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах нормального увлажнения. Так, вид *Carabus schoenherri* находится на западном рубеже своего распространения в юго-восточных районах области (Кич-Городецкий и Никольский). Жужелица *Carabus coriaceus* зарегистрирована на юго-западе области на территории Дарвинского заповедника в 1980-х гг. на северной границе своего распространения (Рыбникова, 2006б). Причем, это единственная находка данного представителя вида в области и его обитание в регионе требует подтверждения.

Основная часть редких стенобионтных видов жужелиц в зональных сообществах Вологодской области – это влаголюбивые

представители (7 видов), приуроченные к заболоченным лесам по берегам водоемов. Кроме того, они встречаются в биотопах на заболоченных почвах: болота, опушки, луга. Все эти виды обнаружены в западных и юго-западных районах области, что объясняется наибольшей для региона заболоченностью территории и многочисленностью озер. Виды *Carabus menetriesi* и *Pterostichus aterrimus* отмечались в сырых лесах центральной части (Кирилловский район) и на юге региона (Грязовецкий район).

Это позволяет предположить, что влаголюбивые болотные виды определяют специфичность фауны жужелиц в лесах таежной зоны. Следовательно, стратегия сохранения разнообразия насекомых в регионе должна строиться не только на сохранении типичных таежных биотопов, но и связанных с ними болотных экосистем.

К числу редких в Вологодской области относится и другая группа стенобионтных видов жужелиц, характерных для сухих разреженных сосновых лесов. Это вид *Pterostichus quadrifoveolatus*, отдающий предпочтение свежим гарям (Гонгальский и др., 2003), встреченный в центральной части Вологодской области (Кирилловский район), а также вид *Cicindela sylvatica*, имеющий широкое, но спорадическое распространение в регионе.

Сохранение редких видов возможно с помощью опробованных инструментов стратегии поддержания биоразнообразия. Известно, что наибольший положительный результат может дать сеть особо охраняемых природных территорий, где хозяйственная деятельность ограничена или устранена полностью. Поэтому для изучения эффективности охраны редких видов жужелиц в Вологодской области был проведен анализ их представленности в региональной сети ООПТ. Несмотря на многочисленность охраняемых территорий, охватывающих разные районы области, они не в полной мере выполняют задачу охраны беспозвоночных, включая жужелиц. Это связано с тем, что создание ООПТ изначально было ориентировано на сохранение таежных ландшафтов, где обитают редкие виды сосудистых растений и охотничьи виды позвоночных животных (Платонова, Белова, 2011). В результате, местообитания редких видов жужелиц в большинстве случаев оказались за пределами сети ООПТ (рис. 5). Так, из 191 объектов ООПТ в Вологодской области (Доклад о состоянии..., 2011) редкие виды жужелиц в лес-

ных местообитаниях зарегистрированы только в двух из них: Дарвинском государственном природном биосферном заповеднике (*Cicindela sylvatica*, *Carabus menetriesi*, *Carabus clathratus*, *Patrobus septentrionis*, *Pelophila borealis*, *Pterostichus aterrimus*, *Pt. gracilis*) и национальном парке «Русский Север» (*Cicindela sylvatica*, *Carabus menetriesi*).

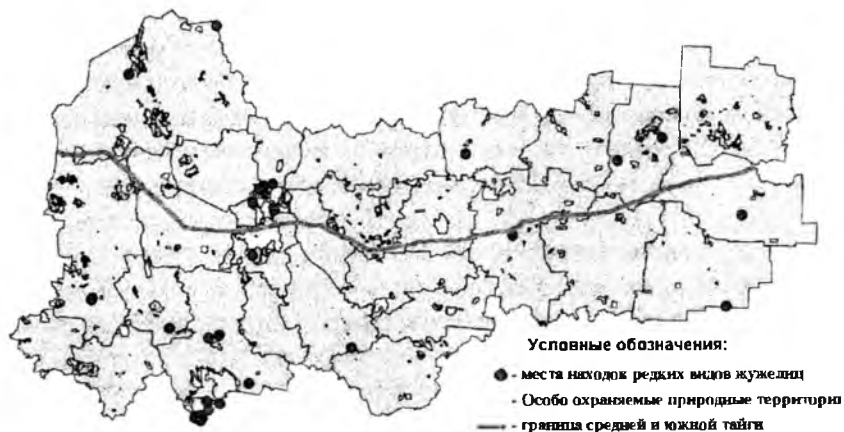


Рис. 5. распространение редких видов жуков в сети ООПТ Вологодской области

Другим важным инструментом сохранения популяций редких видов является их включение в Красные книги. Это один из наиболее действенных механизмов охраны природы, позволяющий на практике ограничивать хозяйственное использование в местах обитания популяций уязвимых видов. Красная книга Вологодской области учреждена постановлением Правительства области № 320 от 29.03. 2004 г. («Положение о Красной книге Вологодской области»). Список животных, охраняемых в регионе, был утвержден постановлением Правительства Вологодской области от 19.12. 2006 № 1274.

В состав Красной книги Вологодской области вошла только часть видов жуков, редко встречающихся в зональных сообществах (табл. 9). Это *Cicindela sylvatica*, *Carabus clathratus* и *Carabus menetriesii*. Еще 2 вида (*Carabus coriaceus*, *Carabus schoenherri*) включены в список таксонов, нуждающихся в зоологическом контроле. В целом семейство жуков представлено в региональной

Красной книге 6 видами (табл. 9) (Красная книга..., 2010). В ее состав вошли виды, заселяющие различные типы местообитаний, в том числе вторичные сообщества – луга. Так, вид *Lebia cyanocephala* приурочен к лугам на сухих песчаных почвах. Вид *Carabus nitens* занимает хорошо освещенные и прогреваемые открытые участки, вне зависимости от их влажности: торфяные болота, опушки, луга, пустыри, а также берега рек и окраины болот. Вид *Calosoma auropunctatum* встречается на открытых участках, включая агроценозы, а также в светлых лиственных лесах.

Многие из редких, и в том числе и охраняемых, в Вологодской области видов жуужелиц входят в состав Красных книг регионов, граничащих с областью или расположенных поблизости, что подтверждает их уязвимость (табл. 9). Вид *Carabus menetriesi* включен в Красную книгу РФ (2001).

Таблица 9

РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ ЖУЖЕЛИЦ В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Вид	Статус в Красной книге Вологодской области (2010)	Регионы, в которых вид охраняется*
<i>Cicindela sylvatica</i> L.	3 (LC) – редкий вид, требующий внимания на региональном уровне	Ленинградская, Тверская, Ярославская области
<i>Calosoma auropunctatum</i> Herbst	3 (LC) – редкий вид, требующий внимания на региональном уровне	Республика Коми, Ленинградская область
<i>Carabus coriaceus</i> (L.)	Вид, нуждающийся в зоологическом контроле	Ярославская область
<i>Carabus nitens</i> L.	3 (VU) – редкий, уязвимый вид	Республика Карелия, Республика Коми, Архангельская, Ленинградская, Тверская, Ярославская области
<i>Carabus clathratus</i> L.	3 (LC) – редкий вид, требующий внимания на региональном уровне	Республика Коми, Ленинградская и Тверская области

Вид	Статус в Красной книге Вологодской области (2010)	Регионы, в которых вид охраняется*
<i>Carabus menetriesi</i> Fald.	2 (EN) – вид, сокращающийся в численности, находящийся в опасности	Вид Красной книги РФ. Охраняется в Республике Карелия, Кировской, Ленинградской, Ярославской областях
<i>Pterostichus aterrimus</i> (Herbst)	--	Ярославская область
<i>Platymus mannerheimii</i> (Dej.)	–	Республика Карелия
<i>Lebia cyanocephala</i> (L.)	4 (DD) – вид неопределенного статуса из-за недостатка данных	Ленинградская область

Примечания: * – ссылки на соответствующие Красные книги приведены в списке литературы; «--» – вид не включен в состав Красной книги Вологодской области.

В настоящее время общепринятым является мнение, что для благополучного существования популяций необходимо сохранение целостности их местообитаний. Для животных, деятельность которых протекает в почве и на ее поверхности, обязательным условием их сохранения является поддержание целостности почвенного и растительного покрова. Это в равной степени относится как к мховому ярусу, так и ярусам травянистых и древесных растений, поскольку в формировании микроклимата биотопа принимают участие все растительные горизонты. Особенно строгие охранные меры должны быть предусмотрены для болотных экосистем, поскольку их растительность медленно восстанавливается. Однако в некоторых случаях без вмешательства человека невозможно сохранение биотопов и обитающих в них видов. Прежде всего, это касается видов, заселяющих открытые участки. В условиях таежной зоны для поддержания луговых и опушечных сообществ необходимы мероприятия, препятствующие их зарастанию древесной растительностью.

Очевидно, более эффективными будут природоохранные мероприятия в отношении видов, обитающих в пределах основного ареала, поскольку численность их популяций определяется преимущественно антропогенными факторами. Более сложной задачей является сохранение видов, обитающих вблизи границ своих

ареалов, которые уязвимы не только по отношению к антропогенному воздействию, но и подвержены значительным колебаниям численности под влиянием абиотических факторов.

Таким образом, редкими и наиболее уязвимыми в зональных сообществах на территории Вологодской области являются влаголюбивые виды жужелиц, отдающие предпочтения сырым лесам и болотам. Только часть из них включена в состав региональной Красной книги. Для поддержания разнообразия и специфичности фауны жужелиц на региональном уровне необходимо внесение этих видов в список охраняемых видов и ограничение использования лесов, в которых они обитают. С природоохранной точки зрения наибольшую ценность имеют мало трансформированные леса, граничащие с болотными экосистемами и формирующими единый природный комплекс. Одновременно в местах обитания нескольких редких видов необходима организация энтомологических заказников.

Глава 5

НАСЕЛЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ТЕРРИТОРИИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

5.1. Зональные особенности

Исследования населения жужелиц в лесных экосистемах Вологодской области проводились на модельной территории в Шалго-Бодуновском лесу в заповедной зоне национального парка «Русский Север». Выбор модельной территории был определен отсутствием прямого антропогенного вмешательства и наличием фрагментов коренных лесов. Другой особенностью изученного массива является положение на границе подзон южной и средней тайги. Это позволило исключить влияние прямых антропогенных факторов на население жужелиц и выявить зональные особенности карабидокомплексов при сравнении с известными данными по другим подзонам тайги.

Для сравнительного анализа использовались следующие показатели населения жужелиц: численность (по уловистости имаго), видовое богатство, экологическая структура (по соотношению топических групп и жизненных форм), соотношение групп видов с разной продолжительностью развития и сроками размножения, популяционные показатели (на примере доминантных видов).

Среднегодовая уловистость жуков в Шалго-Бодуновском лесу, косвенно отражающая их численность, колеблется от 0,2 до 3,45 экз./10 лов.-сут. В среднем значение этого показателя составляет 1,86 экз./10 лов.-сут. Это соответствует данным других авторов, проводивших исследования в среднетаежных лесах. Так С.Ю. Грюнталь (1996, 2008) указывает, что уловистость жужелиц в среднетаежных ельниках черничных Архангельской области составляет 1,65 экз./10 лов.-сут. Более высокие показатели численности отмечены для среднетаежных ельников Республики Коми. Средняя за сезон уловистость в еловых лесах составляла 3,24 – 6,42 экз./10 лов.-сут. (Конакова, Колесникова, Долгин, 2010).

Уловистость жужелиц в биотопах изученного массива занимает промежуточное значение между аналогичными параметрами для южной и северной тайги. Так, для населения жужелиц южнотаежных хвойных лесов разными авторами приводятся значения уловистости от 1,95–3,85 в Кировской (Алалыкина, Целищева, 2004) до 6,38 в Вологодской (Рыбникова, 2006) и 6,21–10,92 экз./10 лов.-сут. В Ярославской (Грюнталь, 1981, 2008) областях. В северотаежных хвойных и хвойно-мелколиственных лесах Архангельской области показатели уловистости жужелиц изменяются от 0,31 до 0,96 экз./10 лов.-сут. (Шарова, Филиппов, 2004).

В составе населения жужелиц Шалго-Бодуновского леса насчитывалось в разные годы от 23 до 33 видов, что в сумме за период исследований составило 35 видов жужелиц (табл. 10). Это соответствует известным сведениям о количестве видов жужелиц в фауне лесов средней тайги на локальном уровне. В частности, для отдельных лесных территорий данной подзоны указывается до 38 видов (Грюнталь, 2008).

Таблица 10

**ВИДОВОЙ СОСТАВ ЖУЖЕЛИЦ ШАЛГО-БОДУНОВСКОГО ЛЕСА
в 2004 – 2007 гг.**

№	Виды	Частотные группы		
		2004 г.	2005 г.	2007 г.
1.	<i>Leistus terminatus</i> Hellw.	-	-	р.
2.	<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	оч.р.	оч.р.	оч.р.
3.	<i>Notiophilus biguttatus</i> F.	-	оч.р.	р.
4.	<i>Carabus arvensis</i> Hbst.	-	-	р.
5.	<i>Carabus granulatus</i> L.	оч.р.	р.	об.
6.	<i>Carabus glabratus</i> Pk.	мн.	об.	мн.
7.	<i>Cychrus caraboides</i> L.	р.	об.	об.
8.	<i>Lorocera pilicornis</i> F.	оч.р.	об.	об.
9.	<i>Trechus rivularis</i> (Gyll.)	-	р.	р.
10.	<i>Trechus secalis</i> Pk.	р.	мн.	мн.
11.	<i>Pterostichus niger</i> Schall.	об.	об.	р.
12.	<i>Pterostichus minor</i> Gyll.	оч.р.	оч.р.	р.
13.	<i>Pterostichus nigrita</i> F.	об.	р.	мн.
14.	<i>Pterostichus diligens</i> Sturm	-	р.	р.
15.	<i>Pterostichus strenuus</i> Panz.	р.	об.	р.
16.	<i>Patrobus assimilis</i> Pk.	об.	об.	об.
17.	<i>Pterostichus aethiops</i> Pz.	р.	р.	мн.

№	Виды	Частотные группы		
		2004 г.	2005 г.	2007 г.
18.	<i>Pterostichus quadriveolatus</i> Letz.	-	-	оч.р.
19.	<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F.	мн.	мн.	мас.
20.	<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.	мн.	мн.	мн.
21.	<i>Calathus melonocephalus</i> L.	-	-	оч.р.
22.	<i>Calathus micropterus</i> Duft.	мн.	мн.	мн.
23.	<i>Agonum sexpunctatum</i> L.	-	-	оч.р.
24.	<i>Agonum fuliginosus</i> Panz.	об.	об.	об.
25.	<i>Agonum gracile</i> Sturm.	оч.р.	-	-
26.	<i>Agonum micans</i> Nic.	-	оч.р.	-
27.	<i>Platynus assimilis</i> Payk.	оч.р.	оч.р.	р.
28.	<i>Platynus mannerheimii</i> Dej.	оч.р.	оч.р.	об.
29.	<i>Synuchus nivalis</i> Pk.	-	-	оч.р.
30.	<i>Amara brunnea</i> Gyll.	оч.р.	р.	р.
31.	<i>Harpalus quadripunctatus</i> Dej.	р.	оч.р.	р.
32.	<i>Badister bipustulatus</i> F.	оч.р.	оч.р.	р.
33.	<i>Badister peltatus</i> (Pz.)	-	-	оч.р.
34.	<i>Dromius agilis</i> F.	-	-	оч.р.
35.	<i>Dromius</i> sp.	-	-	оч.р.
	Всего	23	26	33

Примечание: масс. – массовый вид; мн. – многочисленный; об. – обычный; р. – редкий; оч. р. – очень редкий; «-» – вид в сборах отсутствовал.

Ближайшие показатели видового богатства указываются и для локальных фаун хвойных лесов южной тайги. Так, в массивах южнотаежных хвойных лесов отмечено 22–32 вида жуличиц (Воронин, 2000, Рыбникова, 2006а; Грюнталь, 1981, 2008).

Анализ биотопического распределения жуличиц в Шалго-Бодуновском лесу показывает, что в разных биоценозах изученного массива число видов жуличиц варьирует от 9 до 21. Это больше чем в отдельных ельниках средней тайги Республики Коми, где регистрировалось от 6 до 12 видов жуличиц (Жонакова, 2012). А также значительно больше, чем число видов жуличиц в отдельных хвойных фитоценозах северной тайги Архангельской области – от 10 до 13 видов (Шарова, Филиппов, 2004). Видовое богатство жуличиц в лесных биотопах изученного массива близко к таковому в южнотаежном ельнике Вологодской области, в котором было обнаружено 22 вида жуков данного семейства (Рыбникова, 2006а). Высокое видовое богатство населения жуличиц биотопов Шалго-

Бодуновского массива, по-видимому, связано с его положением в зоне контакта подзон южной и средней тайги.

Проведенный анализ гигротермических и биотопических преферендумов жужелиц, обитающих на территории Шалго-Бодуновского массива, показал следующее: в составе фауны представлены гигрофильные, мезофильные и мезогигрофильные виды жужелиц. Здесь встречаются представители 6 биотопических групп: лесные, лесо-болотные, болотные, лугово-болотные и лугово-полевые виды. В целом для изученной территории характерно преобладание мезогигрофильных лесо-болотных (34,3%) и мезофильных лесных (48,5%) видов (табл. 11).

Таблица 11

**СООТНОШЕНИЕ ГРУПП ВИДОВ ПО ТОПИЧЕСКИМ ПРЕФЕРЕНДУМАМ
В СОСТАВЕ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ ШАЛГО-БОДУНОВСКОГО ЛЕСА
(2004–2007 гг.)**

Преферендумы видов	Число видов	Доля видов
Гигрофилы:	2	5,7
болотные	2	5,7
Мезогигрофилы:	14	40,0
лесо-болотные	12	34,3
лугово-болотные	2	5,7
Мезофилы:	19	54,3
лесные	17	48,5
луговые	1	2,9
лугово-полевые	1	2,9
Итого	35	100,0

Близкие показатели отмечены и для лесов средней тайги. Так при исследовании лесных фитоценозов в Архангельской области зарегистрированы представители 7 биотопических групп. Ведущая роль принадлежит также лесным и лесо-болотным жужелицам, суммарно на долю которых приходилось около 60% видов (Грюнталь, 2008).

В лесах южной тайги Ярославской области обнаружены представители 8 биотопических групп, преобладают лесные (52%) и лесо-болотные (16%) виды жуков (Грюнталь, 2008). В лесах северной тайги Архангельской области обнаружены жуки 6 групп (Шарова, Филиппов, 2004). На долю лесных видов приходится 34%

видов, лесо-болотных – 21%, околородных – 9%, эвритопных – 8%, лугово-полевых – 21%, полевых – 7,5%.

Таким образом, в лесных биотопах таежной зоны отмечается преобладание лесных и лесо-болотных видов. Главный тренд изменения структуры фауны жужелиц лесных местообитаний в направлении с юга на север – это снижение представительства лесных видов и увеличение богатства лесо-болотных жуков. Кроме того, сравнение собственных данных и сведений, полученных разными исследователями (Шарова, Филиппов, 2004; Грюнталь, 2008), показывает увеличение доли видов открытых пространств (луговых и лугово-полевых) в направлении к северу. Вероятно, это объясняется опосредованной зависимостью видового состава жужелиц от типа растительности. Известно, что приоритетными факторами среды, определяющими пространственное распределение жужелиц, являются зональные изменения температуры и влажности (Крыжановский, 1983). Еще одной возможной причиной наблюдаемой динамики структуры карабидокомплексов могут служить различия в антропогенной нагрузке на лесные территории. Известно, что хорошо развитая тропиновая и дорожная сеть, а также линии электропередач способствуют проникновению видов открытых пространств в лесные зооценозы.

Другим важным показателем, характеризующим население жужелиц, является соотношение жизненных форм имаго. Поэтому был проведен анализ данных структурных отличий комплексов жужелиц в разных природных зонах. Для территории пограничной между южной и средней тайгой установлено преобладание жуков-зоофагов (94,2%). В ярусном распределении жужелиц большая часть видов связана с лесной подстилкой (табл. 12). Так, на долю поверхностно-подстилочных представителей приходится 31,4% от общего числа видов. Подстилочные и подстильно-почвенные формы составляют по 22,9%. Миксофитофаги, питающиеся как животной, так и растительной пищей, под пологом леса представлены всего 2 видами жужелиц.

**СПЕКТР ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУЖЕЛИЦ
ШАЛГО-БОДУНОВСКОГО ЛЕСА (2004–2007 гг.)**

Жизненная форма	Число видов	Доля видов
ЗООФАГИ	33	94,2
Эпигеобионты ходящие крупные	4	11,4
Стратобионты, в том числе:	29	82,8
поверхностно-подстилочные	11	31,4
подстилочные	8	22,9
подстильно-почвенные	8	22,9
подстильно-подкорные	2	5,7
МИКСОФИТОФАГИ	2	5,8
Стратохортобионты	1	2,9
Геохортобионты	1	2,9
Итого	35	100,0

В целом близкие результаты получены при изучении лесов средней тайги в Архангельской области (Грюнталь, 2008). На долю зоофагов в составе населения жужелиц приходилось более 87% видов. Среди них преобладали стратобионты поверхностно-подстилочные и подстилочные к которым принадлежали. соответственно, 33,3% и 30,7% видов от их общего количества. Однако в исследованиях в Архангельской области доля подстильно-почвенных видов оказалась заметно меньше (10,3%).

Соотношение групп видов жужелиц разных жизненных форм в зооценозах лесных экосистем довольно устойчиво и в других подзонах тайги. Так, в лесах южной тайги Ярославской области зоофаги составляли 90,4% от общего числа видов. Преобладали группы стратобионтов поверхностно-подстилочных и подстилочных (25,8% и 32,2%). Значительный вклад в состав населения отмечался для подстильно-почвенных видов – 16,1% (Грюнталь, 2008). В северной тайге Архангельской области представительство зоофагов составляло 86,8% от общего числа видов. Также преобладала группа стратобионтов поверхностно-подстилочных и подстилочных (соответственно 34%, 26,4%). На долю подстильно-почвенных форм приходилось 9,4% видов (Шарова, Филиппов, 2004).

Для характеристики условий существования жужелиц в разных природных зонах проведен анализ размерной структуры их населения. Она отражает трофическую обеспеченность жуков в природных сообществах. В Шалго-Бодуновском массиве, расположенном на границе южной и средней тайги, преобладает среднеразмерная группа жуков – более 74% от общего числа видов (табл. 13).

Таблица 13

**СПЕКТР РАЗМЕРНЫХ ГРУПП ЖУЖЕЛИЦ
ШАЛГО-БОДУНОВСКОГО ЛЕСА (2004–2007 гг.)**

Размерная группа	Число видов	Доля видов
Мелкие (M2)	4	11,4
Средние I группа (C1)	18	51,4
Средние II группа (C2)	8	22,9
Крупные (K1)	5	14,3
Итого	35	100,0

Размерная структура комплексов жужелиц заметно преобразуется в условиях северной тайги. Так, исследования карабидокомплексов в лесных ценозах этой подзоны (Шарова, Филиппов, 2004) показали преобладание видов, имаго которых относятся к среднеразмерной группе (52,2%). В тоже время были выявлены представители самой мелкоразмерной группы жуков (13,2%), не зарегистрированные в лесах средней тайги. Также в зооценозах северной тайги заметно ниже доля видов жужелиц с крупноразмерными имаго (7,5%). Наблюдаемая динамика связана с уменьшением численности почвенных беспозвоночных в северотаежных сообществах, являющихся трофическими объектами жужелиц.

Другим показателем условий существования жужелиц в разных зонах служит соотношение групп видов с разной продолжительностью жизненного цикла жуков. Установлено, что в Шалго-Бодуновском массиве на границе южной и средней тайги преобладают виды с однолетним развитием (57,1% от общего числа видов). Высока доля видов с облигатно двулетним жизненным циклом (17,1%). Самые низкие показатели представительства отмечены для видов с факультативно двулетним развитием (8,6%) (табл. 14). Близкое соотношение видов с разной продолжительностью онтогенеза указывается для экосистем средней тайги в целом (Филиппов, 2008). Отмечается, что жужелицы с однолетним развитием

составляют 67% от общего числа видов, виды с двулетним развитием – 28%, виды с факультативно двухгодичным развитием – 5%. Б.Ю. Филиппов (2008) указывает на то, что в северной тайге наблюдается сокращение доли видов жужелиц с одногодичным развитием (55%) и увеличение представительства видов с двухгодичным жизненным циклом (45%).

Таблица 14

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ ЖУЖЕЛИЦ ФАУНЫ ШАЛГО-БОДУНОВСКОГО ЛЕСА*

Продолжительность развития видов	Число видов	Доля видов
2 года	6	17,1
факультативно 2 года	3	8,6
1 год	20	57,1
Итого	29	82,9

* Продолжительность развития не удалось выявить для видов: *Pterostichus quadri-foveolatus*, *Agonum gracile*, *A. micans*, *A. sexpunctatum*, *Dromius agilis*, *Dromius* sp.

Таким образом, население жужелиц Шалго-Бодуновского леса, расположенного на границе южной и средней тайги, по совокупности показателей их структуры, близко к таковым в лесных экосистемах средней тайги и занимает промежуточное положение между сообществами южной и северной тайги. Наиболее яркими зональными трендами в динамике карабидокомплексов, отражающими изменения климатических особенностей, в направлении к северу являются: уменьшение численности жуков, увеличение доли лесо-болотных видов, снижение представительства видов с крупноразмерными имаго, а также увеличение представительства видов с двулетним развитием. Это определяется динамикой абиотических факторов среды, а также и трофической обеспеченностью жуков в экосистемах. Аналогичные закономерности динамики состава и структуры населения жужелиц лесных экосистем в различных подзонах тайги были выявлены другими авторами (Шарова, Филиппов, 2004; Филиппов, 2008). Специфичность населения жужелиц Шалго-Бодуновского массива, расположенного на границе подзон южной и средней тайги, отражается в их высоком видовом богатстве в лесных биотопах, близком по значению к южнотаежным сообществам.

5.2. Динамика населения жужелиц при восстановлении антропогенно трансформированных лесных местообитаний

Отсутствие прямого антропогенного вмешательства на территории Шалго-Бодуновского массива дает возможность использовать сведения о фауне и населении жужелиц лесных биотопов массива для оценки особенностей комплексов жужелиц в лесах, находящихся под влиянием деятельности человека. Также сведения о жужелицах Шалго-Бодуновского массива могут быть использованы для анализа динамики их населения при восстановлении антропогенно трансформированных лесных местообитаний.

5.2.1. Динамика населения жужелиц при вторичной сукцессии лесных экосистем

Одним из основных последствий антропогенного воздействия на таежные экосистемы является значительное сокращение площадей коренных хвойных лесов и широкое распространение вторичных мелколиственных и хвойно-мелколиственных древостоев. Смена состава древесного яруса в лесных экосистемах приводит к значительным перестройкам биотических отношений, а также изменениям микроклимата. Это отражается на организмах, обладающих ограниченными возможностями к миграциям, к числу которых принадлежат почвенные беспозвоночные. Жужелицы, обладая высокой чувствительностью к микроклиматическим и эдафическим факторам, являются индикаторами сукцессионных изменений в комплексах педобионтов при смене состава древостоев.

Нами проведено исследование населения жужелиц лесных местообитаний на нескольких стадиях вторичной сукцессии: молодой лиственный лес (30 лет), старовозрастный хвойно-мелколиственный лес (130–150 лет), коренной еловый лес. Анализ карабидо-комплексов осуществлялся по критериям, которые отражают их приспособления к комплексу факторов занимаемых местообитаний: видовой состав, особенности жизненных циклов, спектр и соотношение жизненных форм, размерная структура (табл. 15).

**ХАРАКТЕРИСТИКА ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ
С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

№	Вид	Гигропреферен-дум ¹	Биотопическая группа ²	Трофическая группа ³	Жизненная форма ⁴	Размерная группа ⁵	Жизненный цикл ⁶
1.	<i>Leistus terminatus</i> Hellw.	м	л	з	сп	С1	1пЛ
2.	<i>Leistus ferrugineus</i> L.	м	л	з	сп	С1	1пЛ
3.	<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	м	л	з	спп	М2	1пЛ
4.	<i>Notiophilus biguttatus</i> F.	м	л	з	спп	М2	1пЛ
5.	<i>Carabus arvensis</i> Hbst.	м	л	з	эх(к)	К1	1В-Л
6.	<i>Carabus granulatus</i> L.	мг	лб	з	эх(к)	К1	1рЛ
7.	<i>Carabus glabratus</i> Pk.	м	л	з	эх(к)	К1	2Л
8.	<i>Carabus hortensis</i> L.	м	л	з	эх(к)	К1	2рЛ
9.	<i>Cychrus caraboides</i> L.	м	л	з	эх(к)	С2	2пЛ
10.	<i>Loricera pilicornis</i> F.	мг	лб	з	спп	С1	1В
11.	<i>Trechus secalis</i> Pk.	м	л	з	сп	М2	1пЛ
12.	<i>Trechus rivularis</i> (Gyll.)	мг	лб	з	сп	М2	1пЛ
13.	<i>Patrobus assimilis</i> Pk.	мг	лб	з	сп	С1	1Л
14.	<i>Poecilus versicolor</i> Sturm	м	лп	з	сп-пч	С2	1рЛ

№	Вид	Гигропреферен-дум ¹	Биотопическая группа ²	Трофическая группа ³	Жизненная форма ⁴	Размерная группа ⁵	Жизненный цикл ⁶
15.	<i>Pterostichus niger</i> Shall.	м	л	з	сп-пч	К1	2Л
16.	<i>Pterostichus vernalis</i> Pz.	мг	лб	з	сп	С1	1В
17.	<i>Pterostichus minor</i> Gyll.	мг	лб	з	сп	С1	1В
18.	<i>Pterostichus nigrita</i> F.	мг	лб	з	сп-пч	С2	1В
19.	<i>Pterostichus strenuus</i> Pz.	мг	лб	з	сп	С1	1В-Л
20.	<i>Pterostichus diligens</i> Dej.	мг	лб	з	сп	С1	1В-Л
21.	<i>Pterostichus aethiops</i> Pz.	м	л	з	сп-пч	С2	2Л
22.	<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F.	м	л	з	сп-пч	С2	1В-Л
23.	<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.	м	л	з	сп-пч	С2	2Л
24.	<i>Calathus microp-terus</i> Duft.	м	л	з	спп	С1	(2)Л
25.	<i>Agonum duftschmidi</i> J. Schmidt	мг	лугб	з	спп	С1	—
26.	<i>Agonum fuliginosus</i> Pz.	мг	лб	з	спп	С1	1Л
27.	<i>Agonum</i> sp.	—		з	спп	С1	—
28.	<i>Platynus assimilis</i> Pk.	мг	лб	з	спп	С2	1В-Л
29.	<i>Platynus mannerheimii</i> Dej.	мг	лб	з	спп	С2	1В
30.	<i>Synuchus nivalis</i> Pk.	м	лп	з	сп	С1	—
31.	<i>Amara brunnea</i> Gyll.	м	л	м	сх	С1	2Л

№	Вид	Гигропреферен-дум ¹	Биотопическая группа ²	Трофическая группа ³	Жизненная форма ⁴	Размерная группа ⁵	Жизненный цикл ⁶
32.	<i>Harpalus laevipes</i> Zett.	м	л	м	гх	С2	(2)рЛ
33.	<i>Oodes helopioides</i> F.	г	б	з	спп	С1	
34.	<i>Badister bullatus</i> Schr.	мг	лб	з	спп	С1	1В
35.	<i>Badister peltatus</i> (Pz.)	мг	лугб	з	сп	С1	1В

Примечания:

¹ м – мезофилл, мг – мезогигрофил

² л – лесной, лб – лесо-болотные, лп – лугово-полевой, лугб – лугово-болотный

³ з – зоофаг, м – миксофитофаг

⁴ э – эпигеобионт: х – ходячий, к – крупный; с – стратобионт: пп – поверхностно-подстилочный, п – подстилочный, п-пч – подстилочно-почвенный; гх – геохортобионт; сх – страгохортобионт

⁵ М1 – очень мелкая, М2 – мелкая, С1 – средняя I группы, С2 – средняя II группы, К1 – крупная, К2 – очень крупная

⁶ Продолжительность жизненного цикла: «-» – продолжительность жизненного цикла не установлена. 1 – одногодичный, 2 – двухгодичный, (2) – факультативно двухгодичный. Сроки размножения: В – весеннее, В-Л – весенне-летнее, рЛ – раннелетнее, Л – летнее, пЛ – позднелетнее

С целью выявления специфичности карабидокомплексов лесных сообществ на разных стадиях развития проанализирован их видовой состав. В рассматриваемых лесных местообитаниях отмечено 29 видов жуличиц. На каждом из изученных участков обнаружено от 20 до 23 видов. Так, 20 видов жуличиц отмечено в мелколиственном лесу, 23 вида – в хвойно-мелколиственном и 20 видов в коренном еловом (табл. 16). Близкое число видов, зарегистрированных в биотопах с различными древостоями, определено зональными климатическими факторами и свидетельствует о видовой насыщенности карабидокомплексов.

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТАТУСЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ
ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ НА РАЗНЫХ
СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ**

Вид	Мелколиственный лес	Хвойно-мелколиственный лес	Коренной еловый лес
<i>Leistus terminatus</i> Hellw.	р	ор	р
<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	—	ор	-
<i>Notiophilus biguttatus</i> F.	—	—	р
<i>Carabus arvensis</i> Hbst.	—	об	ор
<i>Carabus granulatus</i> L.	ор	р	ор
<i>Carabus glabratus</i> Pk.	ор	об	об
<i>Cychrus caraboides</i> L.	—	р	об
<i>Lorocera pilicornis</i> F.	ор	р	р
<i>Trechus rivularis</i> (Gyll.)	—	р	—
<i>Trechus secalis</i> Pk.	—	об	мн
<i>Patrobus assimilis</i> Pk.	р	—	—
<i>Pterostichus niger</i> Shall.	ор	р	ор
<i>Pterostichus minor</i> Gyll.	ор	ор	ор
<i>Pterostichus nigrita</i> F.	об	мн	ор
<i>Pterostichus diligens</i> Dej.	об	ор	ор
<i>Pterostichus strenuus</i> Pz.	ор	р	—
<i>Pterostichus aethiops</i> Pz.	об	об	об
<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F.	мн	м	м
<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.	об	мн	мн
<i>Calathus micropterus</i> Duft.	р	об	мн
<i>Agonum fuliginosus</i> Pz.	мн	об	об
<i>Agonum duftschmidi</i> J. Schmidt	ор	—	—
<i>Platynus assimilis</i> Pk.	об	—	—

Вид	Мелколиственный лес	Хвойно-мелколиственный лес	Коренной еловый лес
<i>Platynus mannerheimii</i> Dej.	ор	об	р
<i>Synuchus nivalis</i> Pk.	—	—	ор
<i>Harpalus laevipes</i> Zett.	ор	ор	р
<i>Oodes helopioides</i> F.	ор	—	—
<i>Badister bullatus</i> Schr.	—	р	—
<i>Badister peltatus</i> (Pz.)	—	ор	—

Примечание: м – массовый, мн – многочисленный, об – обычный, р – редкий, ор – очень редкий, «—» – вид не был встречен

Сравнение комплексов жуужелиц по видовому составу с помощью индекса Жаккара показало, что общими для сравниваемых сообществ являются 59% видов. Большое сходство видового состава жуужелиц характерно для хвойно-мелколиственных и коренных лесов (69%) (рис. 6). Это указывает на довольно значительные различия видового состава жуужелиц в зависимости от возраста лесных фитоценозов. Однако постепенно по мере развития сообществ сходство карабидокомплексов возрастает, что связано с динамикой микроклиматических условий, формирующихся под лесным пологом.

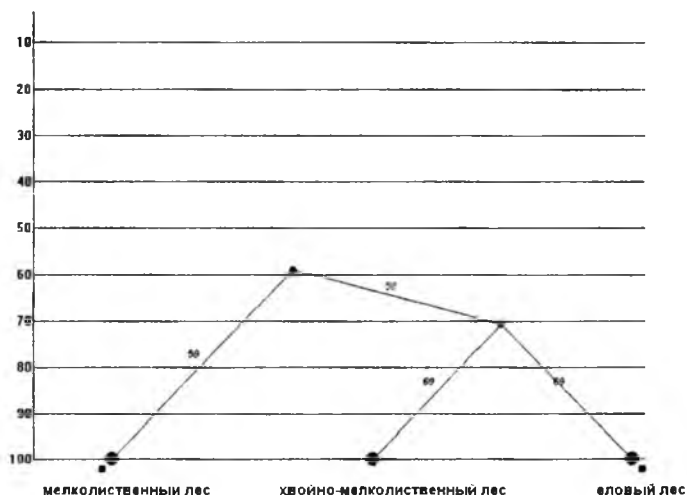


Рис. 6. Сравнение комплексов жуужелиц лесных сообществ на разных стадиях вторичной сукцессии по видовому составу с помощью индекса Жаккара

Для выделения отличий населения жужелиц по особенностям развития видов проведено их сравнение по продолжительности жизненных циклов жужелиц в лесных сообществах разных стадий сукцессии. Сведения о продолжительности и сроках размножения видов получены на основании собственных данных и литературных источников (Маталин, 2007; Филиппов, 2008). Выявлено, что соотношение видов с различной длительностью развития во всех биотопах является довольно устойчивым (табл. 17). При этом отмечается преобладание видов с однолетним развитием (60–70% от общего числа видов жужелиц). Доля видов с факультативно двухлетним развитием составляет 9–10%. Жуки, развивающиеся на протяжении 2 лет, в составе сообществ представлены 20–24% от общего числа видов.

Однако характеристики комплексов в лесах разного возраста отличаются, если рассматривать структуру населения жужелиц. Выявлен четкий тренд увеличения численности жуков с двухгодичным и факультативно двухгодичным развитием в коренных лесах в сравнении с мелколиственными и хвойно-мелколиственными. Так, в мелколиственных лесах на долю жуков с двухгодичным развитием приходится 14% от общего числа жужелиц, а с факультативно двухгодичным – 6%. В хвойно-мелколиственных лесах развитие продолжительностью два года имеют 15% жуков, факультативно двухгодичное развитие – 3% жужелиц. В то время как в коренных еловых лесах эти показатели составляют, соответственно, 28% и 8%. Также по мере развития лесных сообществ отмечается сокращение доли видов с одногодичным развитием (соответственно, 79%, 83%, 64%).

Виды, развитие которых продолжается 2 года, значительную часть времени проводят на стадии личинки. Однако личинки жужелиц обладают слабыми в сравнении с имаго способностями к регуляции водного баланса и миграционным перемещениям (Крыжановский, 1983). Поэтому увеличение численности жужелиц с продолжительным развитием свидетельствует о большей стабильности условий обитания для беспозвоночных в климаксом сообществе по сравнению с более ранними стадиями.

Продолжительность развития жужелиц
лесных сообществ на разных стадиях вторичной сукцессии

Продолжительность жизненного цикла *	Мелколиствен- ный лес	Хвойно- мелколиственный лес	Коренной еловый лес
Доля видов, %			
1 год	60,0	69,6	61,9
Факультативно			
2 года	10,0	8,7	9,5
2 года	20,0	21,7	23,8
Доля от общей численности жужелиц, %			
1 год	78,8	82,7	63,9
Факультативно			
2 года	5,7	2,7	8,2
2 года	14,4	14,6	27,7

Примечания: * - для видов *Agonum duftschmidi*, *Oodes helopioides*, *Synuchus nivalis* продолжительность жизненного цикла не установлена.

Для выявления сезонной динамики размножения в карабидо-комплексах проведен сравнительный анализ соотношения фенологических групп жужелиц в лесных фитоценозах на разных стадиях сукцессии (табл. 18). Выявлено, что зарегистрированные виды жуков характеризуются весенним, весенне-летним, ранне-летним, летним, поздне-летним размножением. Разнообразие сроков размножения определяет более эффективное разделение ресурсов среды между различными видами жужелиц и способствует поддержанию численности жуков в лесных биотопах. В молодых лиственных и коренных еловых лесах преобладают жуки с летним размножением (соответственно, 35% и 24% от общего числа видов), а в хвойно-мелколиственных лесах – с весенним размножением (26%).

**ПЕРИОДЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ
НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ***

Период размножения	Мелколиственный лес	Хвойно-мелколиственный лес	Коренной еловый лес
Доля видов, %			
Весеннее	15,0	26,1	19,0
Весенне-летнее	20,0	17,4	19,0
Ранне-летнее	10,0	17,4	19,0
Летнее	35,0	21,7	23,8
Поздне-летнее	8,7	17,4	14,3
Доля от общей численности, %			
Весеннее	6,9	26,9	6,2
Весенне-летнее	45,6	43,8	41,9
Ранне-летнее	20,1	5,7	8,5
Летнее	23,8	16,2	31,4
Поздне-летнее	2,5	7,4	11,9

Примечания: * – для видов *Agonum duftschmidi*, *Oodes helopioides*, *Synuchus nivalis*. Особенности жизненных циклов не установлены.

Установлено, что по мере развития лесных сообществ от мелколиственных к хвойно-мелколиственным и коренным еловым доля видов с весенне-летним размножением слабо изменяется от 17% до 20% от общего числа видов. В указанной последовательности лесных сообществ прослеживается постепенное увеличение доли видов с ранне-летним размножением. Представители данной фенологической группы в карабидокомплексах составляют соответственно 10%, 17%, 19%. Тренд увеличения представительства от мелколиственных фитоценозов к лесам с участием хвойных, хвойно-мелколиственным и коренным хвойным характерен для весенних (соответственно, 15%, 26% 19%) и поздне-летних (9% 17%, 14%) видов. Доля видов с летним размножением в лесных фитоценозах по мере их развития сокращается. Так, в комплексах жуэлиц мелколиственных лесов данная группа представлена 35% ви-

дов, хвойно-мелколиственных – 22%, коренных еловых – 24%. Следует подчеркнуть, что в коренных лесах доли фенологических групп выравниваются и колеблются от 14% до 19%, за исключением доминирующей группы с летним размножением, представленной 24% от общего числа видов.

Несколько иная картина наблюдается при анализе динамики фенологической структуры населения жужелиц. Во всех рассматриваемых биотопах преобладают виды с весенне-летним размножением. Они составляют в карабидокомплексах от 42% до 46% суммарной численности. Высока доля видов с летним размножением. Кроме того, прослеживается ее увеличение по мере сукцессии лесных сообществ от молодых лиственных лесов (24% от общей численности жуков) к коренным еловым лесам (31%). Аналогичный тренд выявлен для доли видов с поздне-летним размножением. Представительство этой фенологической группы последовательно увеличивается от мелколиственных лесов (2,5%) к хвойно-мелколиственным (7%) и коренным хвойным (12%). Доля жуков с ранне-летним размножением снижается в данном ряду местообитаний и составляет в карабидокомплексах соответственно 20%, 6%, 8,5% от суммарной численности.

По нашему мнению, основные сдвиги в фенологической структуре карабидокомплексов в зависимости от стадии развития лесного сообщества отражают общие тренды изменения их видового состава и населения. Так, в комплексах жужелиц на разных стадиях сукцессии преобладают весенне-летние виды, что отвечает зональным закономерностям формирования карабидокомплексов (Шарова, Филиппов, 2004; Грюнталь, 2008). Причем их соотношение с представителями других фенологических групп в составе комплексов жужелиц лесных фитоценозов довольно устойчиво. Специфичность коренных лесов заключается в высокой доле жужелиц с летним размножением. Кроме того, выделяется тренд увеличения доли жуков с поздне-летним размножением по мере развития лесных сообществ от молодых лиственных фитоценозов к коренным еловым. Виды с летним и поздне-летним размножением – наиболее уязвимая часть карабидокомплексов, поскольку их развитие сопряжено с большим количеством рисков (короткий благоприятный

период для личиночного развития после отрождения из яйца, зимовка на стадии личинки и т.д.). Рост их представительства в коренных лесах отражает большую стабильность факторов среды в зрелых сообществах в сравнении с предшествующими стадиями развития.

Для характеристики состава карабидокомплексов проведен анализ спектров размерных групп имаго жуков в лесных сообществах на разных стадиях сукцессии. Установлено, что в лесных местообитаниях обитают представители 3–4 групп: средне-размерные жуки из групп С1 и С1, крупноразмерные жужелицы группы К1, мелкоразмерные виды группы М2 (табл. 19). По числу видов во всех рассматриваемых биотопах преобладают жуки со средними размерами тела из группы С1. Однако отмечается постепенное снижение доли видов данной группы по мере развития лесных сообществ от мелколиственных лесов (50%) к хвойно-мелколиственным (39%) и коренным еловым древостоям (33%). Параллельно происходит увеличение представительства видов с крупноразмерными жуками из группы К1 (соответственно, 10%, 22%, 24% от общего числа видов). Виды жужелиц с мелкоразмерными имаго обитают в хвойно-мелколиственных и коренных еловых лесах. При этом в составе карабидокомплексов они представлены, соответственно, 13% и 9,5% от общего числа видов.

Таблица 19

**ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ
КАРАБИДОКОМПЛЕКСОВ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ
НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ**

Размерная группа	Мелколиственный лес	Хвойно-мелколиственный лес	Коренной еловый лес
Доля видов, %			
М2	—	13,0	9,5
С1	50,0	39,1	33,3
С2	40,0	26,1	33,3
К1	10,0	21,7	23,8

Доля от общей численности, %			
M2	–	7,3	11,2
C1	40,6	10,1	13,4
C2	56,9	75,6	65,1
K1	2,5	7,0	10,3

Примечания: M1 – очень мелкая, M2 – мелкая, C1 – средняя I группы, C2 – средняя II группы, K1 – крупная, K2 – очень крупная; «–» – представители размерной группы не были встречены.

Анализ размерной структуры населения жужелиц в рассматриваемом ряду лесных биотопов показал несколько иную картину. В карабидокомплексах отмечено доминирование жуков группы C2. В мелколиственных, хвойно-мелколиственных и коренных лесах представительство этой размерной группы составляет, соответственно, 57%, 76%, 65% от суммарной численности жуков. По мере увеличения возраста лесных сообществ выявлено снижение доли жуков группы C1. В мелколиственном лесу к данной группе относится 41% всех особей имаго, в хвойно-мелколиственном – 10%, в коренном еловом – 13%. Параллельно в указанном ряду местообитаний происходит увеличение доли крупноразмерных жуков группы K1, которые в составе карабидокомплексов лесных фитоценозов составляют соответственно 2,5%, 7%, 10%. Доля мелкоразмерных жуков группы M2 в хвойно-мелколиственных и коренных лесах слабо изменяется и колеблется от 7% до 11% от общей численности жужелиц. Особенностью размерной структуры населения карабидокомплексов в коренных лесах является то, что на фоне выделения доминирующей группы C2 (65%) представительство прочих групп выравнивается и находится в интервале от 10% до 13%.

Таким образом, в карабидокомплексах изученных лесных сообществ разных стадий сукцессии доминируют среднеразмерные жуки как по показателям видового богатства, так и суммарной численности. Это соответствует результатам, полученным другими исследователями, изучавшими население жужелиц в таежных сообществах (Шарова, Филиппов, 2004). Сдвиги размерной структуры карабидокомплексов при развитии лесных экосистем направлены в сторону увеличения количества видов крупных жуков и численности их популяций. Также в населении жужелиц сообществ

более поздних стадий развития происходит расширение размерного ряда имаго за счет мелкоразмерных видов группы М2.

Для выявления специфичности карабидокомплексов в лесных местообитаниях разных возрастов по видовым топическим предпочтениям проведен анализ преферендумов жужелиц (табл. 20). Установлено, что зарегистрированные виды характеризуются приуроченностью к лесным, лесо-болотным, болотным и лугово-болотным местообитаниям. Преобладающими в изученных биотопах по числу видов являются группы лесных (40–57%) и лесо-болотных (38–50%) жуков. По мере развития лесных сообществ от мелколиственных к хвойно-мелколиственным и коренным еловым лесам в составе карабидокомплексов приблизительно на одном уровне во всех изученных биотопах остается представительство лугово-болотных видов (4% – 5%). В то же время в указанном ряду местообитаний отмечается увеличение доли лесных видов (соответственно, 40%, 52%, 57%), при этом сокращается доля лесо-болотных видов жужелиц (50%, 43,5%, 38%). В хвойно-мелколиственных и коренных еловых лесах исчезают болотные виды жуков.

Таблица 20

Характеристика биотопических преферендумов жужелиц, представленных в лесных сообществах на разных стадиях вторичной сукцессии

Биотопический преферендум	Мелколиственный лес	Хвойно-мелколиственный лес	Коренной еловый лес
Доля видов, %			
Лесные	40	52,2	57,1
Лесо-болотные	50	43,5	38,1
Болотные	5	–	–
Лугово-болотные	5	4,3	4,8
Доля от общей численности, %			
Лесные	53,8	66,6	89,5
Лесо-болотные	45	33,3	10,4
Болотные	0,6	–	–
Лугово-болотные	0,6	0,1	0,1

Примечания: «–» – представители биотопической группы не были встречены

Схожие тренды отмечаются в динамике структуры населения с учетом численности жужелиц по мере развития лесных сообществ. В комплексах преобладают жуки, отдающие предпочтения лесным территориям. Причем, их роль в сообществах увеличивается в ряду местообитаний: мелколиственные (54%), хвойно-мелколиственные (67%), коренные еловые леса (89,5%). В этом же направлении отмечается снижение доли лесо-болотных (соответственно, 45%, 33%, 10%) и лугово-болотных видов (0,6%, 0,1%, 0,1%).

В целом молодые леса отличаются значительным участием влаголюбивых видов (лесо-болотных, болотных, лугово-болотных) в составе карабидокомплексов. Это отражает избыточную влажность биотопа и является результатом слабой способности растительности к дренажу территории. Смена состава древостоя в сукцессионном ряду способствует снижению влажности биотопа. Данное изменение условий среды приводит к сокращению разнообразия видовых предпочтений жужелиц в карабидокомплексах за счет болотных представителей, а также к преобладанию мезофильных лесных жуков.

Для выявления особенностей ярусного распределения карабидокомплексов в лесных сообществах разных стадий развития проанализирован спектр жизненных форм имаго жужелиц. Установлено, что зарегистрированные виды принадлежат к 5 ярусным группировкам (табл. 21). Среди них по количеству видов преобладают подстилично-почвенные жуки, причем их доля в карабидокомплексах лесных биотопов слабо изменяется и колеблется от 30% до 33%. Значительное участие в комплексах жужелиц отмечено для стратобионтов поверхностно-подстильных, причем в рассматриваемых биотопах их доля снижается от мелколиственных лесов (35% от общего числа видов) к хвойно-мелколиственным (26%) и коренным еловым (29%). В составе комплексов жужелиц с увеличением возраста лесных сообществ постепенно увеличивается доля видов эпигеобионтов ходящих крупных. Так, в молодых мелколиственных лесах они составляют 10% от общего числа видов, в хвойно-мелколиственных – 17%, в коренных еловых – 19%. В карабидокомплексах лесных местообитаний довольно устойчивым является представительство жуков геохортобионтов (4–5% от общего числа видов).

**ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ, ПРЕДСТАВЛЕННЫХ
В КОМПЛЕКСАХ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ
НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ**

Жизненная форма*	Мелколиственный лес	Хвойно-мелколиственный лес	Коренной еловый лес
Доля видов, %			
эжк	10	17,4	19,0
спп	35	26,1	28,6
сп	20	21,7	14,3
сп-пч	30	30,4	33,3
гх	5	4,3	4,8
Доля от суммарной численности, %			
эжк	2,5	5,8	10
спп	31,3	12,2	13,6
сп	8,1	8,3	11,4
сп-пч	56,8	73,6	64,4
гх	1,3	0,1	0,6

Примечания: э – эпигеобионт; х – ходячий, к – крупный; с – стратобионт; спп – поверхностно-подстилочный; п – подстилочный; сп-пч – подстилочно-почвенный; гх – геохортобионт; сгх – стратохортобионт

Анализ населения жужелиц выявил несколько иные тенденции в динамике ярусного распределения при развитии лесных сообществ. По показателям численности в карабидокомплексах лесных фитоценозов разных стадий сукцессии преобладающей является группа стратобионтов подстилочно-почвенных, причем ее доля увеличивается по мере развития сообществ. Так, в лиственных лесах подстилочно-почвенные жуки составляют 57% от числа всех особей, в хвойно-мелколиственных – 74%, а в коренных еловых – 64%. Отмечено последовательное увеличение представительства эпигеобионтных жужелиц от более молодых лесных сообществ к зрелым. В мелколиственных лесах данная жизненная форма представлена 2,5% от суммарной численности жуков, в хвойно-мелколиственных – 6%, коренных еловых – 10%. Кроме того, в данном ряду местообитаний отмечается снижение представительства поверхностно-подстилочных жужелиц (соответственно, 31%, 12%, 14%).

Таким образом, по видовому богатству и суммарной численности в лесных сообществах разных стадий развития преобладают стратобионты подстильно-почвенные. Причем, их доля незначительно увеличивается в экосистемах на заключительных стадиях развития в сравнении с молодыми сообществами. Это связано с формированием и увеличением мощности подстилки в хвойных лесах в сравнении с таковой в мелколиственных и хвойно-мелколиственных древостоях. В этом же ряду местообитаний в составе карабидокомплексов отмечается рост представительства эпигеобионтов. Также по мере развития лесных сообществ происходит снижение доли стратобионтов подстильно-поверхностных. Согласно исследованиям С.Ю. Грюнталя (2008), в различных типах местообитаний Русской равнины от лесостепи до тайги, стратобионты подстильно-поверхностные характерны преимущественно для влажных биотопов (сырые леса, берега водоемов). Нашими исследованиями эта связь подтверждается. Снижение представительства поверхностно-подстильных видов отмечается при уменьшении влажности биотопов от мелколиственных лесов к хвойно-мелколиственным и коренным еловым в результате сукцессионной смены состава древостоев.

Обобщая вышеизложенное, следует подчеркнуть, что комплексы жужелиц во всех лесных сообществах независимо от стадии их развития подчиняются общим закономерностям формирования, определенным зональными климатическими особенностями. Это выражается в близких значениях параметров видового богатства карабидокомплексов и значительном сходстве по спектру доминирующих фенологических, размерных и биотопических групп, а также жизненных форм. Так, в лесных сообществах на разных этапах сукцессии обитают от 20 до 23 видов жужелиц. Из них преобладают представители класса среднеразмерных с весенне-летним размножением, жизненной формы подстильно-почвенных и отдающие предпочтение лесным местообитаниям.

Несмотря на общие черты, в лесных сообществах по мере их сукцессионного развития прослеживается ряд изменений карабидокомплексов. В частности, в коренных лесах увеличивается представительство жужелиц с крупноразмерными имаго, развитие которых продолжается 2 года, а размножение протекает в середине

лета. Также в комплексах жужелиц коренных лесов увеличивается вклад видов с поздне-летним размножением. Данные изменения отражают большую устойчивость сообществ на более поздних стадиях развития в сравнении с предшествующими. Это подтверждается известным экологическим правилом о более высокой резидентной устойчивости климаксных сообществ в сравнении с предыдущими стадиями развития (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989).

В карабидокомплексах при развитии лесных сообществ происходит изменение соотношения групп жуков разных ярусных групп и биотопических преферендумов. В лесах на заключительных стадиях развития увеличивается доля подстильно-почвенных жужелиц. Это отражает изменение мощности подстилки лесных сообществ, являющейся в таежных лесах основным жизненным пространством жужелиц. Известно, что в молодых лесах подстилка формируется через несколько десятилетий (40–50 лет) после зарастания открытых участков древесной растительностью (Токарева, 2009; Ерохова, 2009). С точки зрения биотопических преферендумов в коренных лесах в сравнении с молодыми уменьшается представительство влаголюбивых лесо-болотных и болотных видов. Это связано с динамикой влажности местообитаний, обусловленной разной дренажной способностью растительности лесов.

Таким образом, сукцессионные изменения лесных сообществ оказывают влияние на состав и структуру карабидокомплексов через изменение мощности подстилки, параметров влажности и стабильности среды.

5.2.2. Динамика населения жужелиц при восстановлении экосистем после рекреационного использования

Жужелицы, являясь компонентом почвенной фауны, испытывают многофакторное влияние деятельности человека. В умеренных широтах зональные лесные сообщества часто находятся под действием такого антропогенного фактора, как рекреация. Особенно мощный рекреационный пресс стал ощущаться в последние десятилетия, что связано с увеличением активности передвижения населения и высокой привлекательностью лесных массивов для отдыха людей, проживающих в городах. Известно, что рекреационная нагрузка приводит к значительному преобразованию лесных

экосистем, а именно: к уменьшению запаса влаги в подстилке и почве, смене видового состава травянистой растительности и трансформации светового режима в сторону увеличения освещенности (Казанская, Панина, Марфенин, 1977). Это вызывает изменения состава и экологических особенностей почвенных беспозвоночных животных, в том числе и жужелиц. Имеются работы, описывающие результаты рекреационного воздействия на состав и свойства комплексов жужелиц лесных экосистем (Грюнталь, Бутовский, 1997; Логвиновский, Кречетова, 2000; Сионова, Алексеев, 2003; Грюнталь, 2008; Александрович, 1996). В некоторых публикациях указывается на возможность восстановления состава и структуры населения жужелиц после устранения антропогенного влияния (Грюнталь, Бутовский, 1997; Грюнталь, 1998). Однако сведения об изменениях карабидокомплексов после прекращения рекреационного воздействия и в условиях восстановления биотопов отсутствуют.

Для выделения закономерностей динамики лесных комплексов жужелиц при рекреационном воздействии и после прекращения антропогенного влияния были проведены исследования на модельных площадках.

Для изучения особенностей карабидокомплексов антропогенно трансформированных лесных территорий рассмотрены биотопы, находящиеся под рекреационным прессом. Исследования проводились на юге Вологодской области в лесном массиве (Хреновский лес), расположенном в 12 км от города Вологды. Площадь массива более 300 гектаров. В целом территория хорошо дренирована благодаря уклону к реке и ручьям. Однако в низинах сток затруднен, происходит застаивание поверхностных и грунтовых вод. Около двух третей территории занимают еловые древостои в возрасте 50–60 лет. Преобладают кисличные ассоциации. Массив фрагментирован трассой газопровода, сенокосами, выгонами, пашней (Воробьев, 1997). Территория Хреновского леса является традиционным местом отдыха жителей областного центра. Здесь имеется хорошо развитая дорожная и тропиночная сеть, отдельные участки захламлены мусором.

Для выявления особенностей карабидокомплексов в условиях незначительной рекреационной нагрузки были изучены жужелицы ельника мелкотравно-зеленомошного. Эта территория находится в

окрестностях с. Горицы Кирилловского района в центральной части Вологодской области. Местность хорошо дренирована благодаря уклону к чаше Шекснинского водохранилища. Возраст отдельных елей в составе древостоев около 80 лет. В составе яруса травянистых растений преобладает кислица. Территория испытывает умеренное рекреационное воздействие. Здесь хорошо развита только тропиночная сеть, проходит лесная дорога, захламленность территории незначительная.

В качестве контроля были рассмотрены особенности населения жужелиц на участках таких же типов лесов в пределах заповедной зоны национального парка «Русский Север» (Кирилловский район), различающихся по продолжительности восстановительного после рекреационного воздействия периода (табл. 22).

Сравнение состояния карабидокомплексов лесов, находящихся в настоящее время под рекреационным воздействием разной интенсивности, и лесных массивов, которые не посещаются людьми, дало возможность проследить динамику населения жужелиц в условиях восстановления экосистем. Изменения комплексов жужелиц были прослежены по нескольким критериям, которые по современным представлениям наиболее четко отражают их приспособление к особенностям занимаемых местообитаний. Это биотопические предпочтения видов, спектр жизненных форм и размерных групп имаго, а также особенности жизненных циклов (табл. 15, п. 5.2.1).

Таблица 22

**ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗУЧЕННЫХ ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ,
ИСПЫТЫВАЮЩИХ РАЗЛИЧНОЕ АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ**

Тип леса	Расположение	Антропогенное воздействие
Ельник и ельник с осиной мелкотравно-зеленомошный*	Заповедная зона национального парка «Русский Север» (Кирилловский район)	Прямое антропогенное воздействие отсутствует около 30 лет
Ельник мелкотравно-зеленомошный	Национальный парк «Русский Север» (Кирилловский район)	Прямое антропогенное воздействие отсутствует около 10 лет

Тип леса	Расположение	Антропогенное воздействие
Ельник мелкотравно-зеленомошный	Леса, прилегающие к населенным пунктам сельского типа (с. Горицы, Кирилловский район)	Средняя степень рекреационной нагрузки, имеется развитая тропиночная сеть, проходит лесная дорога, отмечается слабая степень захламленности
Ельник с осиной мелко-травно-зеленомошный	Леса, прилегающие к г. Вологде	Высокая степень рекреационной нагрузки, имеется хорошо развитая тропиночная сеть, проходит лесная дорога, отмечается высокая степень захламленности (имеются свалки мусора), кострища

Примечания: * – для характеристики карабидокомплексов на контрольном участке использованы сведения о жужелицах, собранные в границах между собой ельником и ельником с осиной для более полного учета вариабельности микроусловий, так как ловушки в этих биотопах располагались более компактно в сравнении с другими рассматриваемыми площадками.

На лесных площадках с разной интенсивностью рекреационного воздействия и на контрольных участках в ООПТ суммарно обнаружено 32 вида жужелиц. Самые низкие показатели видового богатства отмечены для территорий, испытывающих воздействие рекреации или находившихся под ее влиянием в недавнем прошлом. Так, в пригородных лесах было обнаружено только 14 видов жуков. В лесах, прилегающих к сельскому населенному пункту, и лесах с прекратившимся рекреационным воздействием в недавнем прошлом (10 лет назад) обнаружено по 17 видов жуков данного семейства. На лесном участке, где рекреация отсутствует несколько десятилетий (30 лет) встречены представители 23 видов жужелиц (табл. 23). Следует отметить, что все зарегистрированные в ходе исследований жужелицы типичны для лесных местообитаний в Вологодской области за исключением вида *Poecilus versicolor*, который наиболее характерен для лугов и полей.

**ВИДОВОЙ СОСТАВ ЖУЖЕЛИЦ В ЛЕСНЫХ БИОТОПАХ
С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Вид	Лесные биотопы							
	1 ¹		2		3		4	
	Ста- тус ²	Доля (%)	Ста- тус	Доля (%)	Ста- тус	Доля (%)	Ста- тус	Доля (%)
<i>Leistus terminatus</i> Hellw.	ор	0,1	–	–	–	–	–	–
<i>Leistus ferrugineus</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	об	6,1
<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	ор	0,1	–	–	–	–	–	–
<i>Notiophilus biguttatus</i> F.	–	–	–	–	ор	1,0	р	1,8
<i>Carabus arvensis</i> L.	об	1,8	–	–	–	–	–	–
<i>Carabus granulatus</i> L.	р	0,5	ор	0,6	ор	1,0	–	–
<i>Carabus glabratus</i> Pk.	об	2,5	р	3,0	р	3,1	–	–
<i>Carabus hortensis</i> L.	–	–	–	–	р	2,1	–	–
<i>Cychrus caraboides</i> L.	р	1,0	–	–	р	1,0	–	–
<i>Loricera pilicornis</i> F.	р	0,9	р	3,0	ор	1,0	об	4,7
<i>Trechus secalis</i> Pk.	об	6,5	об	8,9	р	4,1	мн	11,2
<i>Trechus rivularis</i> (Gyll.)	р	0,6	ор	0,6	–	–	–	–
<i>Patrobus assimilis</i> Pk.	–	0,0	об	10,1	р	2,1	р	2,2
<i>Poecilus versicolor</i> Sturm	–	–	–	–	ор	1,0	ор	0,4
<i>Pterostichus niger</i> Shall.	р	1,2	об	6,5	об	6,2	р	2,2
<i>Pterostichus vernalis</i> Pz.	–	–	–	–	р	5,2	р	3,2
<i>Pterostichus minor</i> Gyll.	ор	0,3	–	–	–	–	–	–
<i>Pterostichus nigrita</i> F.	мн	21,2	р	3,0	ор	1,0	р	1,1
<i>Pterostichus strenuus</i> Pz.	р	0,9	об	5,3	–	–	об	4,0
<i>Pterostichus diligens</i> Dej.	ор	0,3	р	1,8	–	–	–	–
<i>Pterostichus aethiops</i> Pz.	об	1,9	–	–	–	–	–	–
<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F.	м	40,8	мн	27,8	мн	21,6	м	38,6

Вид	Лесные биотопы							
	1 ¹		2		3		4	
	Ста- тус ²	Доля (%)	Ста- тус	Доля (%)	Ста- тус	Доля (%)	Ста- тус	Доля (%)
<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.	мн	7,9	мн	14,8	р	4,1	об	4,0
<i>Calathus micropterus</i> Duft.	об	2,6	об	9,5	мн	24,7	об	8,7
<i>Agonum fuliginosus</i> Pz.	об	4,1	р	3,0	–	–	–	–
<i>Agonum</i> sp.	–	–	–	–	р	4,1	–	–
<i>Platynus assimilis</i> Pk.	–	–	ор	0,6	мн	16,5	мн	11,9
<i>Platynus mannerheimii</i> Dej.	об	3,6	–	–	–	–	–	–
<i>Amara brunnea</i> Gyll.	–	–	ор	0,6	–	–	–	–
<i>Harpalus laevipes</i> Zett.	ор	0,1	–	–	–	–	–	–
<i>Badister bullatus</i> Schr.	р	0,8	ор	1,2	–	–	–	–
<i>Badister peltatus</i> (Pz.)	ор	0,1	–	–	–	–	–	–
Итого видов	23		17		17		14	

Примечания:

¹ 1 – ельник и ельник с осиной мелко травно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 30 лет); 2 – ельник мелко травно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет); 3 – ельник мелко травно-зеленомошный (средняя интенсивность рекреации); 4 – ельник-осинник мелко травно-зеленомошный (высокая интенсивность рекреации);

² м – массовый; мн – многочисленный; об – обычный; р – редкий; ор – очень редкий; «–» – вид не был встречен.

Сравнение жужелиц изученных участков по видовому составу с помощью индекса Жаккара показало, что они могут быть сгруппированы в 2 кластера. В один из них попадают комплексы жуков лесных фитоценозов, не затронутых рекреацией в настоящее время, с уровнем видового сходства 57%. В другом кластере оказались комплексы жуков рекреационных лесов, для которых 63% видов являются общими. Показатель видового сходства жужелиц разных кластеров составил 38% (рис. 7). Это свидетельствует о наличии зависимости видового состава комплексов жужелиц лесных местообитаний от рекреационного пресса.

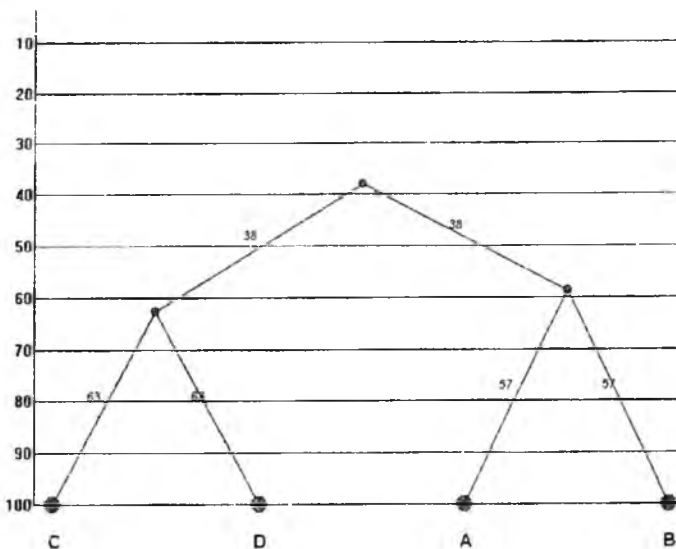


Рис. 7. Видовое сходство карабидокомплексов лесных местообитаний с различной степенью антропогенного воздействия (по индексу Жаккара): А – ельник и ельник с осиной мелко травно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 30 лет); В – ельник мелко травно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет); С – ельник мелко травно-зеленомошный (средняя интенсивность рекреации); Д – ельник-осинник мелко травно-зеленомошный (высокая интенсивность рекреации).

Для анализа изменения комплексов жуужелиц в лесах при рекреационном воздействии и после его прекращения были использованы сведения об особенностях их жизненных циклов (продолжительность и сроки размножения) (табл. 15, п. 5.2.1). Изучение продолжительности циклов жуков показывает, что в лесных биотопах представлены виды, развивающиеся на протяжении одного, а также двух лет (табл. 24). Во всех изученных местообитаниях преобладают виды, проходящие развитие от яйца до имаго на протяжении теплого периода одного года. Сравнение жизненных циклов жуков в разных биотопах показывает, что по мере снижения рекреационной нагрузки сокращается доля видов с однолетним вариантом развития от 79% в пригородных лесах до 63% в биотопах вблизи сельского населенного пункта. Параллельно с этим увеличивается доля видов с двухгодичным циклом от 14% до 31%.

Вклад видов с факультативно двулетним развитием остается относительно устойчивым и составляет 6–7%. На площадках, где антропогенное воздействие отсутствует, 10 и 30 лет структура комплексов жужелиц изменяется слабо. Так, доля видов с однолетним развитием соответственно составляет 71 и 69%; с двулетним вариантом развития – 22–23%. Вклад видов с факультативным двулетним развитием с продолжительностью восстановительного периода слабо увеличивается от 6 до 9%.

Таблица 24

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ ЖУЖЕЛИЦ
В ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ
АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Продолжительность жизненного цикла жужелиц	Доля видов (%)			
	1 ¹	2	3	4
1 год	70	71	63	79
факультативно 2 года	9	6	6	7
2 года	22	24	31	14

Примечания:

¹ 1 – ельник и ельник с осинной мелкотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 30 лет); 2 – ельник мелкотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет); 3 – ельник мелкотравно-зеленомошный (средняя интенсивность рекреации); 4 – ельник-осинник мелкотравно-зеленомошный (высокая интенсивность рекреации);

Наблюдаемая динамика структуры фауны жужелиц, вероятно, вызвана тем, что виды жужелиц с продолжительным развитием более уязвимы по отношению к негативным изменениям среды при антропогенном воздействии, чем виды короткоциклового. Жуки с двулетним развитием больше времени проводят на стадии личинки. Однако, как уже отмечалось, личинки жужелиц обладают слабыми способностями к регуляции водного баланса и миграционным перемещениям (Крыжановский, 1983). Следовательно, изменение экологических параметров местообитаний, в том числе влажности, при рекреационной нагрузке лимитирует существование личинок и видов, для которых эта стадия является продолжительной. Ослабление или исчезновение антропогенного воздействия приводит к увеличению доли видов с более длительным развитием.

Изучение спектров и соотношения групп видов жужелиц с разными сроками размножения (весенние, весенне-летние, раннелет-

ние, летние, позднелетние) не выявило зависимости этих параметров в лесных местообитаниях от наличия или интенсивности рекреационной нагрузки (табл. 25). Весенние, весенне-летние, раннелетние, позднелетние виды представлены в составе комплексов лесных территорий 10–20% от общего числа видов. Исключение составляют виды с летним размножением, на долю которых приходится от 26 до 41%. Это связано с тем, что сроки размножения в популяциях жужелиц определяются созреванием их половых желез под влиянием изменений продолжительности светового дня (Крыжановский, 1983; Маталин, 2007).

Таблица 25

**ПЕРИОДЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ
В ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ
АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Период размножения	Доля видов (%)			
	1 ¹	2	3	4
Весеннее	26	18	19	21
Весенне-летнее	17	24	13	21
Раннелетнее	9	6	19	7
Летнее	26	41	31	29
Позднелетнее	22	12	19	21

Примечания:

¹ 1 – ельник и ельник с осиной мелкотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 30 лет); 2 – ельник мелкотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет); 3 – ельник мелкотравно-зеленомошный (средняя интенсивность рекреации); 4 – ельник-осинник мелкотравно-зеленомошный (высокая интенсивность рекреации).

Для выявления особенностей пространственного распределения имаго жужелиц в антропогенно трансформированных и восстанавливающихся лесах проведен сравнительный анализ спектра их жизненных форм на территориях, находящихся под влиянием рекреационного пресса и контрольных площадках (табл. 26). Отмечено, что во всех лесных биотопах преобладают стратобионты поверхностно-подстилочные, подстилочные и подстилочно-почвенные. Суммарно на их долю приходится от 76 до 100% всех видов. Это соответствует зональным закономерностям формирования фауны жужелиц лесных фитоценозов.

**ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ В ЛЕСНЫХ БИОТОПАХ
С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Биотоп	Жизненная форма имаго, доля видов (%)					
	эжк ¹	спп	сп	сп-пч	гх	сх
1 ²	17	26	30	22	4	-
2	12	29	29	24	-	6
3	24	29	18	29	-	-
4	-	28	36	36	-	-

Примечания:

¹ э – эпигеобионт: х – ходячий, к – крупный; с – стратобионт: пп – поверхностно-подстилочный, п – подстилочный, п-пч – подстильно-почвенный; гх – геохортобионт; сх – стратохортобионт;

² 1 – ельник и ельник с осиной мелко травно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 30 лет); 2 – ельник мелко травно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет); 3 – ельник мелко травно-зеленомошный (средняя интенсивность рекреации); 4 – ельник-осинник мелко травно-зеленомошный (высокая интенсивность рекреации).

В рекреационных лесах обнаружены представители 4 жизненных форм, в то время как в восстанавливающихся биотопах обитают жуки 6 ярусных группировок. Причем в биотопах, испытывающих антропогенное воздействие, отмечены виды, жизнедеятельность которых протекает главным образом в толще подстилки (поверхностно-подстилочные, подстилочные и подстильно-почвенные). Кроме того, для рекреационных местообитаний характерны самые высокие значения долей подстильно-почвенных видов. Их отличает существование в более влажных пространственных горизонтах, а именно, в толще подстилки и верхних горизонтах почвы. Вероятно, это является следствием уплотнения лесной подстилки в результате вытаптывания и сокращения запасов содержащейся в ней влаги. Роль подстильно-почвенных жуков в рекреационных местообитаниях снижается по мере ослабления антропогенного воздействия от 36% в пригородных лесах до 29% на участках, прилегающих к сельским населенным пунктам. В лесах со средним уровнем рекреационного воздействия представлены эпигеобионты, отсутствующие в биотопах при интенсивном антропогенном воздействии.

В восстанавливаемых лесах спектр жизненных форм имаго жужелиц расширяется в сравнении с рекреационными территориями благодаря появлению геохортобионтов и стратохортобионтов. Это жуки, обитающие, соответственно, в почве или лесной подстилке и питающиеся в травостое. Вероятно, их отсутствие в лесах, прилегающих к населенным пунктам, связано с изменением травянистой растительности под пологом леса и, в частности, заменой типично лесных видов на луговые при рекреационном воздействии. Другая возможная причина упрощения структуры карабидокомплексов в рекреационных лесах заключается в изменении микроклиматических параметров местообитаний под влиянием осветления. Экологическая структура карабидокомплексов в лесных биотопах, не испытывающих антропогенного воздействия в настоящее время, проявляет значительное сходство. С увеличением продолжительности периода восстановления отмечается слабый рост доли эпигеобионтных жуков (от 12 до 17%) и незначительное снижение представительства подстильно-почвенных жужелиц (от 24 до 22%), а также видов жужелиц, связанных с травостоем (от 6 до 4%).

Был предпринят сравнительный анализ размерной структуры фауны жужелиц лесных биотопов, испытывающих воздействие рекреационной нагрузки разной интенсивности и восстанавливаемых после ее прекращения. Установлено, что во всех изученных биотопах представлены виды трех размерных классов и четырех групп (M2, C1, C2, K1). Преобладают среднеразмерные жуки групп C1, C2, суммарно на их долю приходится от 64 до 79% общего числа видов. Следует отметить, что доля видов группы M2 с самыми мелкоразмерными имаго слабо изменяется в лесных биотопах и колеблется от 12 до 14% от общего числа видов.

Выявлено, что при ослаблении рекреационной нагрузки в лесных сообществах значительно сокращается доля среднеразмерных жуков группы C1 от 43 до 29%. При этом доля видов группы C2, отличающихся более крупными имаго, характеризуется близкими значениями показателей (35–36%). В то же время происходит увеличение доли видов жужелиц с самыми крупными половозрелыми особями из группы K1. Так, в окрестностях города доля крупных видов составляет только 7%, а вблизи села – 24% (табл. 27). В лесных сообществах, не испытывающих антропогенного воздействия,

по мере увеличения периода восстановления отмечаются схожие тенденции. Происходит снижение представительства более мелко-размерной группы С1 с 47 до 39% от общего числа видов, а также увеличение доли более крупноразмерных видов группы С2 от 24 до 30%. Доля видов группы К1 практически не изменяется и составляет 17–18%.

Таблица 27

**РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ
МЕСТООБИТАНИЙ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ
АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Биотоп	Размерная группа, доля видов (%)			
	М2 ¹	С1	С2	К1
1 ²	13	39	30	17
2	12	47	24	18
3	12	29	35	24
4	14	43	36	7

Примечания:

¹ М2 – мелкая, С1 – средняя I, С2 – средняя II, К1 – крупная группы.

² 1 – ельник и ельник с осинкой мелкоотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 30 лет); 2 – ельник мелкоотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет); 3 – ельник мелкоотравно-зеленомошный (средняя интенсивность рекреации); 4 – ельник-осинник мелкоотравно-зеленомошный (высокая интенсивность рекреации).

По-видимому, наблюдаемая динамика карабидокомплексов связана с изменением кормовой базы жужелиц в лесах при нарастающем антропогенном воздействии, а также при восстановлении лесных биотопов после его прекращения. Известно, что в условиях рекреационной нагрузки количество животных в почве, в том числе являющихся кормовыми объектами жужелиц, заметно сокращается (Грюнталь, 1987; Синенок, Веремеев, Рожаловская, 2000). Это определяет снижение численности или исчезновение крупных видов жуков. Кроме того, для видов, имаго которых отличаются крупными размерами, часто характерно длительное развитие на протяжении 2 лет. Как уже отмечалось, жуки с таким вариантом жизненного цикла обладают повышенной чувствительностью к рекреационной нагрузке. Устранение антропогенного воздействия способствует восстановлению свойств лесной подстилки и кормовой базы жужелиц и определяет рост числа видов с крупными имаго.

Для анализа динамики комплексов жужелиц в условиях антропогенного воздействия и после его прекращения нами проведено изучение биотопических предпочтений и гигропреферендумов жужелиц, зарегистрированных в рекреационных лесах и на контрольных участках (табл. 28). Во всех лесных фитоценозах преобладают лесные мезофилы и мезогигрофилы, отдающие предпочтение заболоченным местообитаниям. В рекреационных лесах в составе карабидокомплексов лесные мезофилы преобладают над мезогигрофилами. Так, в пригородных лесах доля видов лесных мезофилов составляет 50%, а мезогигрофилов – 43%. В лесах, прилегающих к сельскому населенному пункту – соответственно 63 и 31%. Кроме того, в рекреационных биотопах представлены мезофилы открытых пространств (6–7% от общего числа видов). Эти экологические особенности фауны жужелиц четко отражают специфичность микроклиматических параметров местообитаний в трансформированных рекреацией лесах, а именно: увеличение освещенности и снижение влажности. В то время как на контрольных площадках вне зависимости от срока восстановительного периода карабидокомплексы представлены только лесными и лесоболотными видами жуков, причем их доли почти равнозначны.

Таблица 28

**БИОТОПИЧЕСКИЕ ПРЕФЕРЕНДУМЫ ЖУЖЕЛИЦ
ЛЕСНЫХ БИОТОПОВ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ
АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Гигропреферендум, биотопическая группа	Доля видов (%)			
	1 ¹	2	3	4
Мезофилы, в том числе:	52	53	69	57
лесные	52	53	63	50
открытых участков	–	–	6	7
Мезогигрофилы (виды заболоченных участков)	48	47	31	43

Примечания:

¹ 1 – ельник и ельник с осиной мелкоотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 30 лет); 2 – ельник мелкоотравно-зеленомошный (рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет); 3 – ельник мелкоотравно-зеленомошный (средняя интенсивность рекреации); 4 – ельник-осинник мелкоотравно-зеленомошный (высокая интенсивность рекреации).

Анализ населения жужелиц в лесных биотопах показывает, что к числу доминирующих на контрольных участках относятся такие типичные для зональных таежных сообществ виды, как *Pterostichus oblongopunctatum* и *Pterostichus melanarius*. Из них вид *Pterostichus oblongopunctatum*, проявляя толерантность по отношению к антропогенному воздействию, отличается высоким обилием в условиях рекреационной нагрузки. Кроме того, в лесах, затронутых антропогенным влиянием, доминируют обычные для тайги виды *Trechus secalis* и *Calathus micropterus*. Еще один многочисленный в рекреационных лесах вид *Platynus assimilis* (табл. 29) приурочен в таежных условиях, главным образом, к листовенным лесам (Грюнталь, 2008; Шарова, Филиппов, 2004). В наших исследованиях данный вид был встречен в биотопах, испытывающих рекреационную нагрузку в настоящее время или недалеко прошлом (10 лет назад). При этом его доля в рекреационных лесах колебалась от 11,9 до 16,5%, а на восстанавливаемом участке составила 0,6% (табл. 23). На этом основании вид *Platynus assimilis* в зональных сообществах тайги может быть использован в качестве индикатора антропогенной трансформации лесных сообществ.

Таблица 29

**ДОМИНАНТНЫЕ ВИДЫ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ
С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Тип леса	Интенсивность рекреации	Преобладающие виды (массовые и многочисленные по шкале Песенко)
Ельник и ельник с осинкой мелко травно-зеленомошный	Отсутствует 30 лет	<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F., <i>Pterostichus melanarius</i> Ill., <i>Pterostichus nigrita</i> F.
Ельник мелко травно-зеленомошный	Отсутствует 10 лет	<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F., <i>Pterostichus melanarius</i> Ill.
Ельник мелко травно-зеленомошный	Средняя	<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F., <i>Calathus micropterus</i> Duft., <i>Platynus assimilis</i> Pk.
Ельник-осинник мелко травно-зеленомошный	Высокая	<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> F., <i>Trechus secalis</i> Pk., <i>Platynus assimilis</i> Pk.

Доминирующие на контрольных площадках и в рекреационных биотопах виды формируют ядро населения жужелиц, составляя от 42 до 69% их суммарной численности. Их экологические особенности можно рассматривать как способствующие существованию в занимаемых лесных местообитаниях. Так, в лесных сообществах с высоким уровнем рекреационной нагрузки доминирующие виды отличаются однолетним развитием. Для них характерно весенне-летнее (*Pterostichus oblongopunctatum*, *Platynus assimilis*) или позднелетнее (*Trechus secalis*) размножение. Они принадлежат к классу мелкоразмерных (M2 – *Trechus secalis*) и среднеразмерных (C2 – *Pterostichus oblongopunctatum*, *Platynus assimilis*) видов. Многочисленные виды жужелиц в лесах с высокой интенсивностью рекреационной нагрузки относятся к стратобионтам подстилочным (*Trechus secalis*), поверхностно-подстилочным (*Platynus assimilis*) и подстилочно-почвенным (*Pterostichus oblongopunctatum*). По биотопическому преферендуму они входят в состав группы лесных (*Pterostichus oblongopunctatum*, *Trechus secalis*) и лесо-болотных (*Platynus assimilis*) видов.

В рекреационных лесах со средней интенсивностью антропогенного воздействия преимущество имеют виды, развивающиеся на протяжении 1 года (*Pterostichus oblongopunctatum*, *Platynus assimilis*) или факультативно на протяжении 2 лет (*Calathus micropterus*). Для них характерно весенне-летнее (*Pterostichus oblongopunctatum*, *Platynus assimilis*) или летнее размножение (*Calathus micropterus*). Доминирующие виды относятся к группе стратобионтов поверхностно-подстилочных (*Platynus assimilis*, *Calathus micropterus*) и подстилочно-почвенных (*Pterostichus oblongopunctatum*). По своим размерным параметрам преобладающие виды принадлежат к классу среднеразмерных особей (C1 – *Calathus micropterus*; C2 – *Pterostichus oblongopunctatum*, *Platynus assimilis*). С позиции биотопических предпочтений многочисленные виды биотопов со средним уровнем рекреации являются лесными мезофилами (*Pterostichus oblongopunctatum*, *Calathus micropterus*) и лесо-болотными мезогигрофилами (*Platynus assimilis*).

В лесах, где рекреационная нагрузка отсутствует 10 лет, преобладают виды с однолетним (*Pterostichus oblongopunctatum*) и двулетним развитием (*Pterostichus melanarius*), весенне-летним

(*Pterostichus oblongopunctatum*) и летним (*Pterostichus melanarius*) размножением. Они принадлежат к классу среднеразмерных особей (C2) и относятся к жизненной форме стратобионтов подстилично-почвенных. С точки зрения биотопических преферендумов – это лесные мезофилы. В лесах, где рекреационное воздействие отсутствует несколько десятилетий (30 лет), преобладают виды с однолетним (*Pterostichus oblongopunctatum*, *Pterostichus nigrita*) и двулетним развитием (*Pterostichus melanarius* Ill.), с весенним (*Pterostichus nigrita* F.), весенне-летним (*Pterostichus oblongopunctatum*) и летним (*Pterostichus melanarius*) размножением. Они принадлежат к классу среднеразмерных особей (C2) и относятся к жизненной форме стратобионтов подстилично-почвенных. С точки зрения биотопических преферендумов – это лесные мезофилы (*Pterostichus oblongopunctatum*, *Pterostichus melanarius*) и влаголюбивые лесо-болотные (*Pterostichus nigrita*) виды.

Следовательно, по мере ослабления антропогенного воздействия и восстановления лесных территорий после прекращения рекреационной нагрузки отмечается смена особенностей доминантных видов жужелиц по таким составляющим, как размер имаго, продолжительность развития и сроки размножения, а также занимаемый пространственный ярус.

Некоторые из полученных нами результатов соотносятся с данными других исследователей. Так, в рекреационных лесах Костромской области к числу наиболее уязвимых относятся крупные виды рода *Carabus* (Сионова, Алексеев, 2003). В качестве наиболее характерной особенности экологической структуры фауны жужелиц рекреационных лесов в Республике Беларусь и Подмоскowie указывается присутствие видов открытых пространств (Грюнталь, 2008; Александрович, 2010). В то же время некоторые результаты наших исследований не находят подтверждения в публикациях, посвященных воздействию рекреационной нагрузки на комплексы жужелиц. Так, для рекреационных лесов Республики Беларусь (Александрович, 2010) отмечается рост видового богатства жужелиц, увеличение доли жуков-миксофитофагов, связанных с травостоем, а также преобладание видов с весенним размножением.

Обобщая вышеизложенное, можно выделить общие тренды в изменениях состава фауны и населения жужелиц при ослаблении

рекреационного воздействия на лесные сообщества, а также при их восстановлении после прекращения антропогенного влияния. В указанном направлении происходит постепенное увеличение видового богатства жужелиц. В том числе за счет уязвимых к антропогенному влиянию крупных жуков (размерная группа K1), развивающихся на протяжении двух лет и обитающих на поверхности лесной подстилки. Параллельно в составе фауны жужелиц по мере устранения нагрузки и восстановления местообитаний происходит снижение доли видов с однолетним развитием, относящихся к более мелкоразмерным группам (размерные группы C1, M2) и обитающих в подстилке и верхних горизонтах почвы. Кроме того, из состава сообществ исчезают виды открытых пространств (лугово-полевые). Соответственно, в составе населения жужелиц по мере снижения антропогенного влияния и восстановления сообществ преимущество от короткоциклового однолетнего вида с мелкоразмерными имаго (группы C1 и M2) переходит к среднеразмерным видам (группа C2), имеющим однолетнее или двулетнее развитие. Также ослабление и полное устранение антропогенного пресса приводит к уменьшению доли жужелиц, обитающих в толще лесной подстилки и размножающихся в течение летних месяцев.

Воздействие рекреации сохраняется после ее прекращения и прослеживается, по крайней мере, на протяжении 10 лет. Это выражается в низком видовом богатстве карабидокомплекса и подтверждается наличием вида-индикатора антропогенной трансформации таежных лесов (*Platynus assimilis*). Однако в целом происходит постепенное восстановление населения жужелиц, что отражается близкими значениями их параметров в лесных биотопах с прекратившимся рекреационным прессом 10 и 30 лет назад по таким критериям, как размерная структура, спектр жизненных форм, биотопические преферендумы видов. Также отмечается сходство карабидокомплексов лесных биотопов, не испытывающих рекреационного воздействия в настоящее время, по видовому составу и спектру доминирующих видов.



Жужелица гладкая *
Carabus glabratus
(Paykull, 1790)



Жужелица лесная **
Carabus nemoralis
(O. F. Muller, 1764)



Улиткоед **
Cychrus caraboides
(Linnaeus, 1758)

Быстряк лесной **
Platynus assimilis
(Paykull, 1790)



Жужелица разноцветная *
Poecilus versicolor
(Sturm, 1824)

Жужелица ямчатоточечная **
Pterostichus oblongopunctatum
(Fabricius, 1787)



Примечания:

* – фото Шабунова А. А.

** – фото, размещенные в интернете на условиях свободного доступа (<http://macroclub.ru>)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав региональной фауны и структура населения жужелиц лесных экосистем зависят от особенностей мезоклимата и почвенно-растительных условий подзон южной и средней тайги. При этом на границе подзон население жужелиц характеризуется промежуточными признаками, обладая высоким видовым богатством, свойственным более южным территориям, но соответствуя структурным параметрам населения среднетаежной подзоны.

Важной группой факторов, оказывающих значительное влияние на структуру региональной фауны и население жужелиц, является антропогенное воздействие. На территории Вологодской области масштабное сведение лесов и формирование вторичных сообществ привело к сокращению численности типично таежных видов и ограничило их распространение. Наиболее уязвимыми к изменению местообитаний оказались влаголюбивые лесоболотные виды жужелиц.

В лесных массивах, испытывающих антропогенное воздействие при рекреационном использовании, развитии дорожно-тропиночной сети и захламленности, происходит снижение видового богатства жужелиц, а также наблюдается смена доминантных видов. Одним из индикаторов антропогенной трансформации таежных лесных сообществ служит доминирование вида *Platynus assimilis* (фото на цветной вклейке).

Изменение населения жужелиц в лесных биотопах под влиянием хозяйственной деятельности носит обратимый характер. Одним из механизмов адаптации жужелиц к меняющимся условиям среды в лесных местообитаниях является сдвиг размерной структуры населения. В экосистемах, испытывающих антропогенную нагрузку, в сравнении с фоновыми увеличивается доля видов с мелкоразмерными имаго. В старовозрастных хвойно-мелколиственных и устойчивых климаксных лесах в сравнении с молодыми лесами увеличивается доля крупных, более длительно развивающихся видов. Вместе с тем, в старовозрастных вторичных и климаксных лесах происходит снижение разнообразия населения жужелиц из-за рез-

кого преобладания по обилию вида *Pterostichus oblongopunctatum* (около 40% суммарной численности).

Особенности состава и структуры населения жужелиц в антропогенно измененных и восстанавливающихся лесных биотопах могут служить биоиндикационными параметрами и использоваться для проведения экологического мониторинга. В условиях изменения интенсивности рекреационной нагрузки, в том числе при восстановлении экосистем после завершения использования изменяются показатели сообществ почвенных беспозвоночных. Наиболее наглядными являются следующие параметры карабидокомплексов:

- обилие вида-индикатора *Platynus assimile*, возрастающее в трансформированных лесных экосистемах и снижающееся вплоть до его исчезновения в малоизмененных таежных сообществах;
- доля видов открытых пространств (*Poecilus* и др., фото на цветной вклейке), возрастающая в лесах с хорошо развитой тропиной и дорожной сетью и снижающаяся вплоть до исчезновения в малоизмененных таежных сообществах;
- доля видов с крупными имаго (*Carabus*, *Cychrus*; фото на цветной вклейке), снижающаяся вплоть до исчезновения в лесах, коорые испытывают антропогенное влияние, и возрастающая при восстановлении лесных экосистем. Исключение составляет вид *Carabus nemoralis* (фото на цветной вкладке), характерный для парковых и лесопарковых территорий, прилегающих к населенным пунктам.

Следует подчеркнуть, что знание факторов и механизмов формирования животного населения является научной основой организации его сохранения. С целью сохранения населения жужелиц, чувствительных к микроклиматическим факторам, рекомендуется в зональных сообществах Вологодской области создание ООПТ в районах с различающимися параметрами мезоклимата (южные, северные, западные и восточные). Причем в качестве охраняемых предпочтительны лесные массивы с пересеченным рельефом, мозаичностью условий увлажнения, граничащие с болотными экосистемами, с наличием старовозрастных и разнообразных по составу древостоев. На таких территориях складываются благоприятные

условия для формирования богатой фауны жужелиц с участием редких видов. Мозаичность условий в экосистемах создает предпосылки для реализации разных механизмов поддержания устойчивости структуры населения беспозвоночных. Это делает возможным умеренное регулируемое использование лесных массивов для рекреации и экологического туризма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алалыкина Н., Целищева Л. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Кировской области и возможность использования данных в оценке экологического состояния ее территории // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2005. – № 2 (88). – С. 16–22.
2. Александрович О.Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Прилуки, 1996. – 34 с.
3. Анциферов А.Л. Биocenотические взаимодействия фауны Carabidae в лесных и полевых экологических системах: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Ярославль, 2005. – 19 с.
4. Анциферов А.Л., Полежаева А.Ю. Трансформация карабидофауны (Coleoptera, Carabidae) на стадиях вторичной сукцессии лесных вырубок // Современные проблемы экологии, геоботаники, систематики и флористики. Материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова: в 2 т. – Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. – Т. 1. – С. 263–267.
5. Аренс Л.Е. Энтомофауна нижних ярусов леса // Труды Дарвинского государственного заповедника на Рыбинском водохранилище. – Вологда: Северо-Западное книжное изд-во, 1971. – Вып. X. Материалы по изучению природных ресурсов Молого-Шекснинской низины – С. 191–230.
6. Арнольди Л.В. Жесткокрылые, или жуки – Coleoptera // Животный мир СССР. – М.; Л., 1953. – Т. 4. Лесная зона.
7. Атлас Вологодской области. – СПб.: ФГУП «Аэрогеодезия», 2007. – 108 с.
8. Барсукова С.Н., Белова Ю.Н., Воробьева М.Н. Проблемы охраны редких видов насекомых Вологодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XI молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – Сыктывкар, 2004. – С. 22–23.
9. Барсукова С.Н., Белова Ю.Н., Воробьева М.Н. Редкие и исчезающие насекомые Красной книги Вологодской области // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Сборник мате-

риалов. – Смоленск: изд-во Смоленского государственного педагогического университета, 2004. – Вып. 4. – С. 531–534.

10. Беззубова (Белова) Ю.Н. Динамика ассамблей жужелиц хвойных лесов // Сборник научных трудов студентов и аспирантов ВГПУ. – Вологда: ВГПУ, 2000. – Вып. VIII. – С. 82–90.

11. Белова Ю.Н. Влияние мезоклимата на биотопическое распределение жужелиц среднетаежных лесов // Индикация пространственной вариабельности мезоклимата водосборов таежной зоны. Сборник статей. – Вологда, 2010. – С. 61–68.

12. Белова Ю.Н. Влияние мезорельефа на фауну и население жужелиц среднетаежных лесов // Тезисы докладов Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». – СПб., 2011. – С. 16.

13. Белова Ю.Н. Жужелица блестящая // Красная книга Вологодской области / отв. ред. Болотова Н.Л., Ивантер Э.В., Кривохатский В.А. – Вологда, 2010. – Т. 3. Животные. – С. 42.

14. Белова Ю.Н. Жужелица золотистоямчатая // Там же. – С. 43.

15. Белова Ю.Н. Жужелица менетрие // Там же. – С. 44.

16. Белова Ю.Н. Жужелицы как индикаторы состояния коренных среднетаежных сообществ на водосборе озера Воже // Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: биоиндикация и мониторинг. Сборник статей. – Вологда, 2007. – С. 104–109.

17. Белова Ю.Н. Жужелицы НП «Русский Север» // Вестник национального парка «Русский Север». – № 4. – С. 20–21.

18. Белова Ю.Н. Изменения карабидокомплексов во вторичных хвойно-мелколиственных лесах средней тайги // Проблемы региональной экологии. – 2012б. – № 3. – С. 92–96.

19. Белова Ю.Н. Комплекс лесных плотоядных жужелиц (Coleoptera, Carabidae) НП «Русский Север» // Биология – наука XXI века. 9-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов. – Пущино, 2005. – С. 255.

20. Белова Ю.Н. Комплексы жужелиц коренных среднетаежных лесов (на примере Вологодской области) // Современные проблемы науки и образования. – 2009. – № 3. – С. 14–21.

21. Белова Ю.Н. Красотел золотистоямчатый // Красная книга Вологодской области / отв. ред. Болотова Н.Л., Ивантер Э.В., Кривохатский В.А. – Вологда: 2010б. – Т. 3. Животные. – С. 41.

22. Белова Ю.Н. Краткая характеристика энтомофауны // Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области / под ред. Н.Л. Болотовой, Н.К. Максutowой, А.А. Шабuнова. – Вологда: Вологодский государственный педагогический университет, 2008. – С. 90–92.

23. Белова Ю.Н. Лебья синеголовая // Красная книга Вологодской области / отв. ред. Болотова Н.Л., Ивантер Э.В., Кривоухатский В.А. – Вологда: 2010а. – Т. 3. Животные. – С. 45.

24. Белова Ю.Н. Насекомые как индикаторы состояния природных сообществ Вологодской области // VI Международный контактный форум по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе. Тезисы докладов. – Архангельск, 2010. – С. 27–28.

25. Белова Ю.Н. Особенности формирования карабидокомплексов в лесах на границе южной и средней тайги // Проблемы региональной экологии. – 2012а. – № 2. – С. 132–137.

26. Белова Ю.Н. Отряд жуки (жесткокрылые) – Coleoptera // Разнообразие насекомых Вологодской области / под ред. Ю.Н. Беловой, А.А. Шабuнова. – Вологда: Центр оперативной полиграфии «Коперник», 2008. – С. 48–137.

27. Белова Ю.Н. Отряд стрекозы – Odonata // Там же. – С. 16–26.

28. Белова Ю.Н. Плотоядные жужелицы Вологодской области // Международный симпозиум «Информационные системы по биоразнообразию видов и экосистем». Сборник тезисов. – СПб., 2003. – С. 47–48.

29. Белова Ю.Н. Редкие виды насекомых // Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области / под ред. Н.Л. Болотовой, Н.К. Максutowой, А.А. Шабuнова. – Вологда: Вологодский государственный педагогический университет, 2008. – С. 92–96.

30. Белова Ю.Н. Скакун лесной // Красная книга Вологодской области / отв. ред. Болотова Н.Л., Ивантер Э.В., Кривоухатский В.А. – Вологда, 2010. – Т. 3. Животные. – С. 40.

31. Белова Ю.Н. Структура комплекса лесных жужелиц Национального парка «Русский Север» // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XII Молодежной конфe-

ренции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – Сыктывкар, 2006. – С. 29–32.

32. Белова Ю.Н. Устойчивость комплекса жужелиц по отношению к антропогенным факторам // Разнообразие беспозвоночных животных на Севере. Тезисы докладов II Международной конференции. – Сыктывкар, 2003. – С. 8–9.

33. Белова Ю.Н. Фауна и структура населения жужелиц Национального парка «Русский Север» // Международный контактный форум по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе. Четвертое совещание. Материалы докладов. – Сыктывкар, 2005. – С. 254–257.

34. Белова Ю.Н., Долганова М.Н., Колесова Н.С., Шабун А.А., Филоненко И.В. Разнообразие насекомых Вологодской области / под ред. Ю.Н. Беловой, А.А. Шабунова. – Вологда: Центр оперативной полиграфии «Коперник», 2008. – 368 с.

35. Белова Ю.Н., Думнич Н.В., Филоненко И.В. Беспозвоночные животные // Природа Вологодской области. – Вологда: Издательский дом «Вологжанин», 2007. – С. 251–271.

36. Белова Ю.Н., Левашов А.Н., Филоненко И.В., Шабун А.А. Лесопромышленное освоение водосборов западной части Вологодской области и проблема поддержания биоразнообразия // Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: биоиндикация и мониторинг. Сборник статей. – Вологда, 2007. – С. 65–96.

37. Белова Ю.Н., Шабунов А.А., Колесова Н.С. Экологический анализ и подходы к охране редких видов насекомых Вологодской области // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. – Сыктывкар, 2009. – С. 353–356.

38. Белоусов И.А. Факторы, определяющие карабидокомплексы в агроценозах и пути их обогащения // Интродукция, акклиматизация и селекция энтомофагов. Сборник трудов Ленинградского ВИЗР, 1987. – С. 55–64.

39. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества: В 2 т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 660 с.; Т. 2. – 473 с.

40. Будилов П.В. Формирование населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на посттехногенных территориях на примере Урей-

ского щелбнедобывающего карьера: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2002. – 16 с.

41. Бутовский Р.О. Изучение влияния автодороги на структуру комплекса жуужелиц в агроэкосистемах по показателям биомассы // Экология. – 1994. – № 6. – С. 90–93.

42. Бутовский Р.О., Гонгальский К.Б. Морфометрические изменения жуужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) под влиянием рекреации // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 1999. – Т. 104. – Вып. 3. – С. 22–25.

43. Бутовский Р.О., Еремина О.Ю. Влияние автодороги на численность жуужелиц лесных биоценозов // Экологические проблемы охраны живой природы. – М.: РУ НИ центра Росагропронопт, 1999. – Ч. 2. – С. 94–95.

44. Васильева Т.В. Видовой состав жуужелиц и их значение на посевах новых нетрадиционных культур // Перспективные направления научных исследований молодых ученых северо-запада России. – Вологда; Молочное, 2001. – С. 20–21.

45. Видягин И. Видовое разнообразие и биотопическое распределение жуужелиц северо-восточного побережья Рыбинского водохранилища // Вовлекая в творчество: Педагогический альманах. – Вологда, 1998. – Вып. 1. – С. 222–228.

46. Видягин И. Видовое разнообразие и распределение жуужелиц на побережье Рыбинского водохранилища // Программа практической экологии – в действии: Из опыта экологической работы со школьниками. – Вологда, 2001. – С. 105–114.

47. Видягина Е.О. Видовое разнообразие и биотопическое распределение жуужелиц побережья Рыбинского водохранилища и города Череповца // Известия Вологодского общества изучения Северного края. – Вологда: Древности Севера, 2004. – Вып. XIII. – С. 126–129.

48. Видягина Е.О. Фауна жуужелиц побережья Рыбинского водохранилища и г. Череповца // Молодые исследователи – регионам: Материалы Всероссийской научной конференции студентов и аспирантов. В 2-х т. – Вологда: ВоГТУ, 2005. – Т. I. – С. 196–197.

49. Видягина Е.О. Фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) побережья Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища и г. Че-

реповца // Интеллектуальное будущее Вологодского края. Тезисы межвузовской научной студенческой конференции. – Вологда: Изд-во ВГПУ, 2006. – С. 175.

50. Власов Д.В. К фауне жесткокрылых Ярославской области. Сообщение первое: виды, регистрируемые впервые // Деп. в ВИНТИ 14.04.95 № 1050 – В 95. – Ярославль: Яросл. ун-т, 1995. – 8 с.

51. Власов Д.В. Редкие жесткокрылые Мологского края // Мологский край: проблемы и пути их решения. Материалы круглого стола. – Ярославль: Издание ВВО РЭА, 2003. – С. 138–143.

52. Власов Д.В. Редкие жесткокрылые окрестностей биостанции ЯрГУ и предложения по их охране // Проблемы формирования региональных систем особо охраняемых природных территорий. – Ярославль, 2001. – С. 134–139.

53. Власов Д.В., Русинов А.А. Животные Красной книги Переславского района Ярославской области // Эколого-аналитический контроль за средой обитания человека. Ситуация и перспективы. Сборник научных докладов Первой региональной научно-практической конференции. – Переславль-Залесский, 1997. – С. 51–52.

54. Власов Д.В., Рыбникова И.А. К фауне ксилофильных жесткокрылых Дарвинского заповедника // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. – Череповец, 2006. – Вып. XVI. – С. 183–188.

55. Волкова И.П., Узенбаев С.Д. О составе и сезонной динамике численности беспозвоночных в сосняке осоково-сфагновом в связи с рубками ухода // Энтомофауна и патогенная микрофлора лесных фитоценозов Карелии и Мурманской области. – Петрозаводск, 1980. – С. 21–31.

56. Воробьев Г.А. Вологда: город и лес // Вологда: Краеведческий альманах. – Вологда: ВГПУ, 1997. – Вып. 2. – С. 740–754.

57. Воронин А.Г. Влияние полного или частичного уничтожения растительности на структуру населения жуужелиц // Биологические основы использования полезных насекомых. – М., 1988. – С. 131–132.

58. Воронин А.Г. Зоогеографический анализ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесной зоны среднего Урала // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Вып. 2. – С. 328–340.

59. Гонгальский К.Б. Почвенные беспозвоночные как биоиндикаторы промышленного воздействия в лесных экосистемах Центра Европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2004. – 21 с.

60. Гонгальский К.Б., Викарш Л.-У., Першон Т. Влияние пожаров в бореальных лесах Швеции на сообщества жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Разнообразие беспозвоночных животных на Севере. – Сыктывкар, 2003. – С. 19.

61. Гринько Р.А. Репродуктивная структура популяций как отражение качества окружающей среды (на примере жужелиц) // Разнообразие беспозвоночных животных на Севере. Тезисы докладов II Международной конференции. – Сыктывкар, 2003. – С. 20–21.

62. Грюнталь С.Ю. Влияние рекреационного лесопользования на почвенное население сосняков // Природные аспекты рекреационного использования леса. – М.: Наука, 1987. – С. 137–141.

63. Грюнталь С.Ю. Зональные особенности изменения биомассы и средней массы тела жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах Восточно-Европейской (Русской) равнины // Русский Энтомологический журнал. – 2001. – Т. 10. – Вып. 3. – С. 201–204.

64. Грюнталь С.Ю. Комплексы жужелиц в различных типах леса средней тайги // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1996. – Т. 101. – Вып. 1. – С. 50–60.

65. Грюнталь С.Ю. Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах подзоны широколиственно-еловых лесов // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. – М.: Наука, 1983. – С. 85–98.

66. Грюнталь С.Ю. Мезофауна различных типов почв под южнотаежными ельниками (Гверская область) // Почвоведение. – 2010. – № 11. – С. 1370–1380.

67. Грюнталь С.Ю. О некоторых особенностях популяций жужелиц *Agonum assimile* Pk (Coleoptera, Carabidae) в лесных почвах // Экология. – 1990. – № 6. – С. 75–78.

68. Грюнталь С.Ю. Отношение средних масс тела животных – один из критериев оценки видовой насыщенности ценозов (на примере жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Русской равнины) // Известия РАН. Серия биологическая – 1998. – № 2. – С. 292–299.

69. Грюнталь С.Ю. Пространственно-временная организация населения жужелиц (Carabidae) в лесах европейской части СССР // Проблемы почвенной зоологии. Материалы X Всесоюзного Совещания. – Новосибирск, 1991. – С. 48.

70. Грюнталь С.Ю. Распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах южной тайги // Вестник зоологии. – 1981. – № 5. – С. 20–24.

71. Грюнталь С.Ю. Сегрегация экологических ниш доминантных видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесных биоценозах подзоны широколиственно-еловых лесов // Известия РАН. Серия биологическая. – 1993. – № 5. – С. 732–748.

72. Грюнталь С.Ю. Суточная активность жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах Подмосквья // Экология. – 1988. – № 5. – С. 37–42.

73. Грюнталь С.Ю., Бутовский Р.О. Жужелицы как индикаторы рекреационного воздействия на лесные экосистемы // Энтомологическое обозрение. – 1997. – Т. LXXVI. – Вып. 3. – С. 547–554.

74. Грюнталь С.Ю., Сергеева Т.К. Особенности пищевых связей лесных жужелиц родов *Carabus* и *Cychrus* // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68. – Вып. 1. – С. 45–51.

75. Гуссаковский В.В. Список жуков (Coleoptera) окрестностей г. Костромы // Работы Костромской биологической станции. – Кострома, 1929. – С. 21–75.

76. Душенков В.М. Влияние минеральных удобрений на население жужелиц ржаного поля // Биологические основы использования полезных насекомых. – М., 1988. – С. 170–171.

77. Емец В.М. Изменение плотности и структуры популяции *Pterostichus melanarius* III (Coleoptera, Carabidae) под влиянием рекреации // Зоологический журнал. – 1983. – Т. LXII. – Вып. 10. – С. 1505–1509.

78. Еремин П.К. Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) девственных еловых лесов южной тайги // Кологривский лес (экологические исследования). – М., 1986. – С. 110–115.

79. Ермаков А.И. Изменение структуры населения жужелиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки // Экология. – 2004. – № 6. – С. 450–455.

80. Ерохова А.А. Анализ динамики запасов гумуса в дерново-подзолистых почвах при зарастании пашни лесом на основе мате-

матической модели круговорота углерода. – 2009. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://shmain.ru/nauchnye-stati/eroxova-a-a-analiz-dinamiki-zapasov-gumusa-v-dernovo-podzolistyx-pochвах-pri-zarastanii-pashni-lesom-na-osnove-matematicheskoi-modeli-krugovorota-ugleroda.html>

81. Заугольнова Л.В., Морозова О.В. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 34–48.

82. Казанская Н.С., Панина В.В., Марфенин Н.Н. Рекреационные леса. – М., 1977. – 96 с.

83. Каталог жуков комплексного заказника «Белоярский». – Сыктывкар, 2002. – 104 с.

84. Кауфман Б.З., Бобровских Т.К. Фото- и термопреферендум некоторых представителей комплекса хищных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) // Энтомологическое обозрение. – 1991. – Т. LXX. – № 1. – С. 23–27.

85. Кашеваров Б.Н. Изучение жужелиц северной Карелии // Фауна и экология жужелиц. – Кишинев, 1990. – С. 29–30.

86. Киселев С.В. Экологические аспекты энтомофауны промышленных зон г. Тулы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Калуга, 2005. – 19 с.

87. Клауснитцер Б. Экология городской фауны. – М.: Мир, 1990. – 246 с.

88. Клепиков М.А. Эколого-фаунистический обзор чешуекрылых (Lepidoptera) Верхней Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2009. – 23 с.

89. Козодой Е.М. Структура мезофауны северного побережья Рыбинского водохранилища // Фауна и экология беспозвоночных животных. Межвузовский сборник научных трудов. – М.: МГПИ, 1984. – С. 53–62.

90. Козулько Г.А., Козулько Т.Н. Почвенные беспозвоночные лесов Беловежской пуци: состав, плотность, зоомасса и распределение // Сохранение биологического разнообразия лесов Беловежской пуци. – Каменюки; Минск, 1996. – С. 161–182.

91. Колесникова А.А. Почвенная мезофауна лесов Корткеросского района Республики Коми // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2008. – № 3 (125). – С. 12–18.

92. Колесникова А.А., Долгин М.М. Отряд Жесткокрылые, или Жуки – Coleoptera // Животный мир Республики Коми. Паукообразные и насекомые. – Сыктывкар, 2011. – С. 112–160.

93. Конакова Т.Н. Разнообразие и экология герпетобионтных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в лесах подзоны средней тайги Республики Коми: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2012. – 18 с.

94. Конакова Т.Н., Колесникова А.А., Долгин М.М. Разнообразие и экология жужелиц (Coleoptera: Carabidae) в среднетаежных лесах Республики Коми // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2010. – Т. 115. – Вып. 2. – С. 9–16.

95. Красная книга Архангельской области. – Архангельск: Комитет по экологии Архангельской области, 2008. – 351 с.

96. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. – Екатеринбург: Уральское изд-во, 2001. – 288 с.

97. Красная книга Московской области / отв. ред. В.А. Зубакин, В.Н. Тихомиров. – М.: Аргус: Рус. ун-т, 1998. – 560 с.

98. Красная книга природы Ленинградской области / под ред. Г.А. Носкова. – СПб.: АНО НПО «Мир и семья», 2002. – Т. 3. Животные. – 480 с.

99. Красная книга Республики Карелия / науч. ред. Э.В. Ивантер, О.Л. Кузнецов. – Петрозаводск: Карелия, 2007. – 368 с.

100. Красная книга Республики Коми. – Сыктывкар, 2009. – 792 с.

101. Красная книга Российской Федерации. Животные. – М.: АСТ Астрель, 2001а. – 862 с.

102. Красная книга Ярославской области / под ред. Л.В. Воронина. – Ярославль: Изд-во Александра Рутмана, 2004. – 384 с.

103. Криволицкий Д.А., Семьяшкина Т.М., Михальцова З.А., Груздев В.И. Почвенная фауна средней тайги на Тиманском кряже // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58. – Вып. 7. – С. 1063–1065.

104. Крыжановский О.Л. Жесткокрылые. Жуки подотряда Adephaga: семейства Trachypachidae, Carabidae // Фауна СССР. – Л.: Наука, 1983. – Т. 1. – Вып. 2. – 341 с.

105. Крыжановский О.Л. Сем. Carabidae – Жужелицы // Определитель насекомых Европейской части СССР. – М.; Л.: Наука, 1965. – Т. II. Жесткокрылые и Веерокрылые. – С. 29–77.

106. Крылова Л.П. Беспозвоночные животные (отряд Жуки – Coleoptera) окрестностей города Сыктывкара // Экология животных в естественных и антропогенных ландшафтах европейского Северо-Востока России. – Сыктывкар, 1994. – С. 60–79.

107. Крылова Л.П. Жужелицы как характерный компонент лесных биоценозов Республики Коми // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. – Сыктывкар, 1996. – С. 90–96.

108. Кудряшова И.В. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) лесов низовьев р. Онеги // Почвенная фауна Северной Европы. – М.: Наука, 1987. – С. 39–50.

109. Кудряшова И.В. Изменение населения почвообитающих беспозвоночных в связи со сменой коренных лесов производными осинниками в разных природных зонах // Известия РАН. Серия биологическая. – 1997. – № 4. – С. 446–454.

110. Логвиновский В.Д., Кречетова Т.В. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как объект биоиндикационных исследований в условиях северо-запада России // Вестник ВГУ. Серия химия, биология. – 2000. – С. 108–111.

111. Макаров К.В., Крыжановский О.Л., Белоусов И.А., Замогильцов А.С., Кабак И.И., Катаев Б.М., Шиленков В.Г., Маталин А.В., Федоренко Д.Н. Систематический список жужелиц (Carabidae) России. – 2007. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm

112. Маталин А.В. Типология жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) западной Палеарктики // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86. – № 10. – С. 1196–1220.

113. Матвеев А.Б. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Южного Урала и Приуралья: (Фауна, биотопическое распределение, зоогеографический анализ, возможности использования в мониторинге): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1990. – 19 с.

114. Матвеева В.Г., Манькова Т.С., Писанов В.С. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) в гидрологическом ряду сосняков Дарвинского заповедника // Фауна и экология беспозвоночных животных. – М., 1983. – С. 171–182.

115. Мельниченко А.Н., Афанасьева И.М. Экологические особенности и защитная роль жуков-жужелиц в полях севооборотов //

Биологические основы использования полезных насекомых. – М., 1988. – С. 132–133.

116. Перель Т.С. Почвенное население ельников южной тайги и его изменение в связи с рубкой и при смене пород // *Pedobiologia*. – 1965. – № 5. – С. 102–121.

117. Платонова М.А. Белова Ю.Н. Охрана насекомых на территории Вологодской области // *Успехи современного естествознания*. – М.: Академия естествознания, 2011. – № 7. – С. 29.

118. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.

119. Померанцев Д. Список жуков окрестностей города Вельска и других мест Вологодской губернии // *Труды Русского Энтомологического Общества*. – 1908. – Т. XXXVIII. – С. 421–506.

120. Попова А.А. Влияние гербицидов на численность полевых жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // *Биологические основы использования полезных насекомых*. – М., 1988. – С. 131–132.

121. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения / под ред. М.С. Гилярова. – Минск: Наука и техника, 1982. – 264 с.

122. Природа Вологодской области. – Вологда: Издательский Дом «Вологжанин», 2007. – 434 с.

123. Приставко В.П. Жизненные формы насекомых как критерий при отборе видов-индикаторов для экологического мониторинга (на примере жужелиц – Coleoptera, Carabidae) // *Энтомологическое обозрение*. – 1984. – Т. LXIII. – № 1. – С. 52–56.

124. Радченко Н.М. Фауна памятников природы Вологодской области // *Охраняемые территории Севера европейской части СССР*. – Вологда, 1985. – С. 99–103.

125. Радченко Н.М., Сакович А.В., Шабунов А.А., Бузановская М.В., Жилина Л.П., Романова Л.П., Богданова Е.Н. Насекомые Вологодской области и их охрана: методические рекомендации для учителей биологии. – Вологда, 1988. – 12 с.

126. Разнообразие насекомых Вологодской области / под ред. Ю.Н. Беловой, А.А. Шабунова. – Вологда: Центр оперативной полиграфии «Коперник», 2008. – 368 с.

127. Рыбникова И.А. Аннотированный список жужелиц (Carabidae, Coleoptera) Дарвинского заповедника // *Труды Дарвин-*

ского государственного природного биосферного заповедника. – Череповец, 2006б. – Вып. XVI. – С. 221–228.

128. Рыбникова И.А. Видовое разнообразие и численность жуужелиц (Carabidae, Coleoptera) и стафилинов (Staphylinidae, Coleoptera) северо-западного побережья Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. – Вып. XVI. – Череповец, 2006а. – С. 166–170.

129. Рыбникова И.А., Власов Д.В., Видягина Е.В., Белова Ю.Н. Жуужелицы прибрежных биотопов Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сборник материалов IV (XXVII) Международной конференции. – Вологда, 2005. – Часть 2. – С. 104–108.

130. Сигида Р.С. Адаптации жуужков-жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) к эдафическим факторам в условиях антропогенных ландшафтов Центрального Предкавказья: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Астрахань, 2010. – 37 с.

131. Сидоренко М.В. Беспозвоночные наземных ярусов лесных биогеоценозов в системе индикации рекреационной дигрессии лесов (на примере Нижегородской области): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Нижний Новгород, 1997. – 26 с.

132. Синенко Н.Л., Веремеев В.Н., Рожаловская О.В. Состояние почвенной мезофауны лесов зеленой зоны Гомеля // Материалы школы-семинара «Экология 2000: Эстафета поколений» I Международная межвузовская школа-семинар по экологии. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.bioscience.ru/Conference/Ecology/forest.htm>

133. Сионова М.Н., Алексеев С.К. Воздействие рекреации на ловистость представителей супертрибы Carabitae (Coleoptera: Carabidae) в условиях Калужской области // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Материалы X Региональной научной конференции. – Калуга: Изд-во «Гриф», 2003. – С. 734–739.

134. Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области / под ред. Н.Л. Болотовой, Н.К. Максутовой, А.А. Шабунова. – Вологда: ВГПУ, 2008. – 226 с.

135. Старостина И.Н., Колесникова А.А. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) лесных биоценозов заказника «Белоярский» // Тезисы докладов пятнадцатой Коми республиканской молодежной конференции. – Сыктывкар, 2004. – Т. II. – С. 280–283.

136. Стриганова Б.Р. Зональные тренды динамики разнообразия животного населения почв // Динамика разнообразия животного мира. – М.: ИПЭЭ РАН, 1997. – С. 25–34.

137. Стриганова Б.Р. Изменение структуры и биоразнообразия животного населения почвы на лесостепной катене в центральной России // Известия РАН. Серия биологическая. – 1995. – № 2. – С. 191–208.

138. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 244 с.

139. Стриганова Б.Р. Почвенная фауна и энтомофауна // Российский Европейский трансект. – М.: Комиссия РАН по заповедному делу, 1996. – С. 38–44.

140. Стриганова Б.Р. Почвенная фауна северного побережья Кольского полуострова // Экология почвенных беспозвоночных. – М.: Наука, 1973 – С. 75–83.

141. Стриганова Б.Р., Порядина Н.М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 234 с.

142. Токарева В.С. Динамика свойств дерново-подзолистых почв в процессе зарастания пашни лесом. – 2009. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://shmain.ru/nauchnye-stati/tokareva-vs-dinamika-svoystv-derново-podzolistyx-pochv-v-processe-zarastaniya-pashni-lesom.html>

143. Ужакина О.А. Семейство Carabidae – Жужелицы // Каталог жуков комплексного заказника «Белоярский». – Сыктывкар, 2002. – С. 21–26.

144. Узенбаев С.Д., Бобровских Т.К., Шорохов В.В. Видовой состав и распространение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) южной Карелии // Фауна и экология членистоногих Карелии. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. – С. 74–83.

145. Узенбаев С.Д., Предтеченская О.О. Структура сообществ в герпетобии лесных биоценозов заповедника «Кивач» // Энтомоло-

гические исследования в заповеднике «Кивач». – Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР, 1991. – С. 130–137.

146. Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1971. – 424 с.

147. Феоктистов В.Ф. Состав и экологическая структура населения жуужелиц фитоценологических рядов в Мордовском заповеднике // Фауна и экология беспозвоночных животных. – М.: МГПИ, 1978. – С. 53–70.

148. Феоктистов В.Ф., Душенков В.М. Сезонная динамика активности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в различных типах леса у южной границы тайги // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61. – Вып. 2. – С. 227–232.

149. Филиппов Б.Ю. Пути адаптации и экологические закономерности освоения жуужелицами (Coleoptera, Carabidae) Севера Русской равнины: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2008. – 42 с.

150. Филиппов Б.Ю. Сезонные аспекты жизненных циклов жуужелиц *Calathus melanocephalus* и *C. micropterus* (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85. – № 10. – С. 1196–1204.

151. Филиппов Б.Ю., Зезин И.С. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) лугов окрестностей Архангельска // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки. – 2004. – № 4. – С. 40–52.

152. Филиппов Б.Ю., Зезин И.С. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) лугов карстового ландшафта северной тайги европейской части России // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки. – 2005. – № 1 (7). – С. 72–83.

153. Филиппов Б.Ю., Зезин И.С. Экологическая характеристика населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лугов северной тайги Архангельской области // Известия РАН. Серия биологическая. – 2006. – № 4. – С. 1–9.

154. Хабибуллина Н.Р. Сообщества почвенной мезофауны агроценозов западной части Республики Татарстан: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 2012. – 25 с.

155. Шабунов А.А., Болотова Н.Л. Редкие и исчезающие виды животных Вологодской области // Особо охраняемые природные

территории, растения и животные Вологодской области. – Вологда, 1993. – С. 194–207, 230–236.

156. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц. – М.: Наука, 1981. – 283 с.

157. Шарова И.Х. Особенности биотопического распределения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмосквы // Ученые записки МПГИ им. В.И. Ленина. – М., 1971. – С. 61–68.

158. Шарова И.Х. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области и степень ее изученности // Почвенные беспозвоночные Московской области. – М.: Наука, 1982. – С. 223–236.

159. Шарова И.Х., Филиппов Б.Ю. Экология жужелиц лесов в дельте Северной Двины: монография. – Архангельск: Поморский университет, 2004. – 116 с.

160. Шевелев Н.Н., Комиссаров В.В. Природопользование и экологические проблемы Вологодской области. – Вологда: ВГПУ, изд-во, 1994. – 94 с.

161. Юферев Г.И. Отряд Coleoptera – Жесткокрылые // Животный мир Кировской области (беспозвоночные животные). Дополнение: сборник статей. – Киров: изд-во ВГПУ, 2001. – Т. 5. – С. 120–180.

162. Яковлев А.И. Список жуков (Coleoptera) Ярославской губернии // Труды Ярославского естественно-исторического общества. – Ярославль, 1902. – Т. 1. – С. 88–186.

163. Яковлев Е.Б., Полевой А.В., Хумала А.Э. Энтомофауна заказника «Кижские шхеры» // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Биогеография Карелии». – 1999. – Вып. 1. – Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. – С. 87–90.

164. Kotze D.J., O'Hara R.B. Species decline - but why? - Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe // Oecologia. – 2003. – № 135. – P. 138–148.

165. Kryzhanovskij O.L., Belousov I.F., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Schilenkov V.G. A Checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). – Sofia-Moscow: Pensoft publishers, 1995. – 171 pp.

166. Lindroth Carl H. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna entomologica Scandinavica. – 1985. – Vol. 15, part 1. – P. 1–205.

167. Lindroth Carl H. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark //

168. Red Data Book of East Fennoscandia. – Helsinki, 1998. – 351 pp.

169. Sharova I.Kh. Denisova M.I. Life cycles and reproduction rhythms of *Calathus erratus* C. R. Sahlberg and *C. micropterus* Duftschmidt (Coleoptera, Carabidae) in the forests of Russian forest-steppe zone // Russian Entomological Journal. – 1995. – № 4. – P. 159–165.

170. Thiele H.-U. Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. – Berlin – Heidelberg – New York, 1977. – 369 pp.

Фондовые материалы

1. Таксационное описание Шалго-Бодуновского лесничества национального парка «Русский Север» МПР России (Вологодская область). – Вологда, 2003. – Том III. Книга 1. Кварталы 1–54.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЖУЖЕЛИЦ В ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1.	<i>Trachypachus zetterstedti</i> (Gyllenhal, 1827)				1								
2.	<i>Cicindela hybrida</i> Linnaeus, 1758			1			1			1			
3.	<i>Cicindela sylvatica</i> Linnaeus, 1758			1	1	1	1	1		1			
4.	<i>Cicindela campestris</i> Linnaeus, 1758						1	1		1			
5.	<i>Pelophila borealis</i> (Paykull, 1790)		1	1	1		1		1		1		1
6.	<i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758).			1	1	1	1	1					
7.	<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig in Panzer, 1793)		1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
8.	<i>Leistus piceus</i> Froelich, 1799					1							
9.	<i>Nebria rufescens</i> (Ström, 1768)				1			1	1		1		
10.	<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)			1*	1	1	1	1	1		1		1
11.	<i>Notiophilus aestuans</i> Motschulsky, 1864					1							
12.	<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)		1	1	1	1	1	1	1		1		1
13.	<i>Notiophilus germinyi</i> Fauvel, 1863			1		1	1			1	1		
14.	<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
15.	<i>Notiophilus reitteri</i> Spaeth, 1899								1		1		1
16.	<i>Calosoma inquisitor</i> Linnaeus, 1758					1							
17.	<i>Calosoma investigator</i> Illiger, 1798										1		
18.	<i>Carabus arvensis</i> Herbst, 1784		1	1	1	1	1	1			1		

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
19.	<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798			1	1		1	1					1
20.	<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1761			1*	1	1		1	1	1	1		1
21.	<i>Carabus menetriesi</i> (Falderman, 1827)			1*			1	1					
22.	<i>Carabus aeruginosus</i> Fischer von Waldheim, 1820					1					1		
23.	<i>Carabus odoratus</i> Motschulsky, 1844										1		
24.	<i>Carabus nemoralis</i> (O. F. Muller, 1764)			1	1	1	1				1		
25.	<i>Carabus clathratus</i> Linnaeus, 1761			1									
26.	<i>Carabus nitens</i> (Linnaeus, 1758)		1		1		1				1		
27.	<i>Carabus glabratus</i> (Paykull, 1790)		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
28.	<i>Carabus hortensis</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1	1	1	1				1		
29.	<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775					1					1		
30.	<i>Carabus violaceus</i> Linnaeus, 1758						1						
31.	<i>Carabus aurolimbatus</i> Dejean, 1929				1	1						1	1
32.	<i>Carabus schoenherrri</i> (Fischer von Waldheim, 1820)			1*		1		1		1	1		
33.	<i>Carabus coriaceus</i> (Linnaeus, 1758)		1	1									
34.	<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
35.	<i>Blethisa multipunctata</i> (Linnaeus, 1758)		1				1						1
36.	<i>Elaphrus cupreus</i> (Duftschmid, 1812)										1		1
37.	<i>Elaphrus riparius</i> (Linnaeus, 1758)							1	1				1
38.	<i>Elaphrus uliginosus</i> (Fabricius, 1775)										1		
39.	<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)		1	1	1	1	1	1	1	1	1		1

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
40.	<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)			1	1					1		1	
41.	<i>Dyschiriodes globosus</i> (Herbst, 1783)									1			
42.	<i>Brosicus cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)				1	1	1			1			
43.	<i>Miscodera arctica</i> (Paykull, 179)		1			1	1			1			
44.	<i>Trechobiemus micros</i> (Herbst, 1784)					1						1	
45.	<i>Trechus rivularis</i> (Gyllenhal, 1810)				1	1		1	1	1		1	
46.	<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
47.	<i>Trechus quadristriatus</i> (Schränk, 1781)		1			1	1					1	
48.	<i>Trechus rubens</i> (Fabricius, 1792)				1	1	1						
49.	<i>Tachyta nana</i> (Gyllenhal, 1810)				1	1	1			1			
50.	<i>Asaphidion flavipes</i> (Linnaeus, 1761)		1		1								
51.	<i>Asaphidion pallipes</i> (Duftschmid, 1812)			1	1			1				1	
52.	<i>Bembidion lapponicum</i> Zetterstedt, 1828									1			
53.	<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)				1		1			1			
54.	<i>Bembidion properans</i> (Stephens, 1828)						1						
55.	<i>Bembidion dentellum</i> (Thunberg, 1787)							1					
56.	<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius, 1792)									1			
57.	<i>Bembidion mannerheimi</i> Sahlberg, 1827		1			1	1		1	1			
58.	<i>Bembidion doris</i> (Panzer, 1796)									1			
59.	<i>Bembidion schuppelii</i> Dejean, 1831									1			
60.	<i>Bembidion assimile</i> Gyllenhal, 1810									1			

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
61.	<i>Bembidion humerale</i> Sturm, 1825						1						
62.	<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761)				1		1				1		
63.	<i>Bembidion femoratum</i> (Sturm, 1825)							1			1		
64.	<i>Bembidion bruxellense</i> Wesmael. 1835						1				1		
65.	<i>Bembidion saxatile</i> Gyllenhal, 1827										1		
66.	<i>Bembidion grapii</i> Gyllenhal, 1827					1					1		
67.	<i>Patrobis assimilis</i> (Chaudoir, 1844)			1		1	1	1			1	1	1
68.	<i>Patrobis atrorufus</i> (Stroem, 1768)			1*	1	1	1	1	1		1		1
69.	<i>Patrobis septentrionis</i> (Dejean, 1828)			1		1	1			1	1		1
70.	<i>Stomis pumicatus</i> (Panzcr, 1796)			1	1	1		1					
71.	<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)		1	1*				1			1		
72.	<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)			1	1		1	1			1		
73.	<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)			1*			1	1			1		
74.	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1
75.	<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1797)				1	1					1		
76.	<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)				1	1		1			1		
77.	<i>Pterostichus gracilis</i> (Dejean, 1828)		1	1	1	1							
78.	<i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal, 1827)		1			1	1	1			1		1
79.	<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
80.	<i>Pterostichus rhaeticus</i> Heer, 1837					1							1
81.	<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm, 1824)		1	1*	1	1	1	1	1		1	1	1

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
82.	<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1797)	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
83.	<i>Pterostichus aterrimus</i> (Herbst, 1784)			1							1		
84.	<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1797)		1	1	1	1	1	1			1		
85.	<i>Pterostichus mannerheimi</i> Dejean, 1831					1							1
86.	<i>Pterostichus adstrictus</i> Eschscholtz, 1823					1					1		1
87.	<i>Pterostichus quadrioveolatus</i> Letzner, 1852				1	1	1	1					
88.	<i>Pterostichus oblongopunctatum</i> (Fabricius, 1787)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
89.	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
90.	<i>Calathus ambiguus</i> (Paykull, 1790)										1		
91.	<i>Calathus erratus</i> (C. R. Sahlberg, 1827)			1	1		1	1			1		
92.	<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)				1		1	1			1		1
93.	<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
94.	<i>Sericoda quadripunctata</i> (De Geer, 1774)				1						1		
95.	<i>Agonum duftschmidi</i> J. Schmidt, 1994										1		
96.	<i>Agonum viduum</i> (Panzer, 1797)			1	1	1					1		
97.	<i>Agonum versutum</i> (Sturm, 1824)										1		
98.	<i>Agonum ericeti</i> (Panzer, 1809)		1				1					1	
99.	<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linnaeus, 1758)			1*	1		1	1	1		1		
100.	<i>Agonum micans</i> (Nicolai, 1822)							1	1				1
101.	<i>Agonum gracile</i> (Sturm, 1824)			1*	1			1					
102.	<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	1	1	1*	1	1	1	1	1	1	1	1	1

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
103.	<i>Agonum piceum</i> (Linnaeus, 1758)				1				1				
104.	<i>Agonum thoreyi</i> (Dejean, 1828)			1*				1			1		
105.	<i>Platynus assimilis</i> (Paykull, 1790)		1	1	1	1		1	1	1	1		1
106.	<i>Platynus krynickii</i> Sperk, 1835					1					1		
107.	<i>Platynus longiventre</i> (Mannerheim, 1825)			1		1							
108.	<i>Platynus mannerheimii</i> (Dejean, 1828)			1*			1	1			1		1
109.	<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)	1	1			1		1					
110.	<i>Synuchus vivalis</i> (Panzer, 1796)		1	1			1	1	1		1		1
111.	<i>Sericoda bogemannii</i> (Gyllenhal, 1813)					1							
112.	<i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal, 1810)										1		
113.	<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)			1*							1		
114.	<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)						1		1			1	1
115.	<i>Amara eurynota</i> (Panzer, 1797)										1		
116.	<i>Amara famelica</i> (Zimmermann, 1832)										1		
117.	<i>Amara familiaris</i> (Duftschmid, 1812)		1										
118.	<i>Amara lunicollis</i> Schiodte, 1837						1		1			1	
119.	<i>Amara nitida</i> (Sturm, 1825)										1		1
120.	<i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792)						1				1		
121.	<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)		1	1				1					
122.	<i>Amara spreta</i> (Dejean, 1831)			1*				1			1		
123.	<i>Amara tibialis</i> (Paykull, 1798)			1									1

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
124.	<i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810)			1			1						
125.	<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
126.	<i>Amara praetermissa</i> (C. R. Sahlberg, 1827)					1					1		
127.	<i>Amara ingenua</i> (Duftschmid, 1812)												1
128.	<i>Amara municipalis</i> (Duftschmid, 1812)												1
129.	<i>Amara quenseli</i> (Schonherr, 1806)										1		
130.	<i>Amara apricaria</i> (Paykull, 1790)										1		
131.	<i>Amara equestris</i> (Duftschmid, 1812)										1		
132.	<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1796)			1*	1		1				1		1
133.	<i>Curtonotus torridus</i> (Panzer, 1797)												1
134.	<i>Curtonotus alpinus</i> Paykull, 1790										1		
135.	<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)			1							1		
136.	<i>Bradycellus caucasicus</i> Chaudoir, 1846						1						
137.	<i>Dicheirotichus placidus</i> (Gyllenhal, 1827)			1*			1						
138.	<i>Harpalus griseus</i> (Panzer, 1796)										1		
139.	<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)			1	1			1			1		1
140.	<i>Harpalus signaticornis</i> Duftschmid, 1812										1		
141.	<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812)										1		
142.	<i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt, 1828			1	1		1	1	1		1		1
143.	<i>Harpalus flavescens</i> (Piller et Mitterpacher, 1783)		1										
144.	<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1797)				1	1							

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
145.	<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)			1	1	1	1	1		1		1	
146.	<i>Harpalus xanthopus</i> Gemminger & Harold, 1868					1							
147.	<i>Harpalus solitaris</i> (Duftschmid, 1812)									1			
148.	<i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)			1	1								
149.	<i>Harpalus affinis</i> (Schränk, 1781)			1*			1	1		1			
150.	<i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812)									1			
151.	<i>Chlaenius nigricornis</i> (Fabricius, 1787)											1	
152.	<i>Chlaenius tristis</i> (Schaller, 1783)								1				
153.	<i>Oodes helopioides</i> (Fabricius, 1792)							1		1			
154.	<i>Licinus depressus</i> (Paykull, 1790)					1				1			
155.	<i>Badister bullatus</i> Schrank, 1798			1*	1	1	1	1	1	1	1		
156.	<i>Badister lacertosum</i> (Sturm, 1815)		1	1	1								
157.	<i>Badister sodalis</i> (Duftschmid, 1812)					1		1					
158.	<i>Badister peltatus</i> (Panzer, 1796)				1								
159.	<i>Dromius agilis</i> (Fabricius, 1787)			1	1	1	1	1	1		1	1	
160.	<i>Dromius angusticollis</i> J. Sahlberg, 1880					1							
161.	<i>Dromius fenestratus</i> (Fabricius, 1794)			1	1	1							
162.	<i>Dromius schneideri</i> Crotch, 1871				1					1			
163.	<i>Dromius quadraticollis</i> Morawitz, 1862					1							
164.	<i>Philorhizus sigma</i> (Rossi, 1790)			1			1						
165.	<i>Syntomus truncatellus</i> (Linnaeus, 1761)								1			1	

№	Вид	Подзоны тайги											
		южная					средняя					северная	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
166.	<i>Cymindis angularis</i> Gyllenhal, 1810					1							
167.	<i>Cymindis macularis</i> Fischer von Waldheim, 1824					1							
168.	<i>Cymindis vaporariorum</i> (Linnaeus, 1758)					1	1				1		
	Итого видов	10	38	70	66	71	71	61	39	19	108	19	54
	Итого видов по подзонам	125					133					56	
	В том числе по литературным данным	113					131					56	
	В том числе дополнения к списку видов по результатам собственных исследований	12					2						

Примечания:

Южная тайга

1 – Тверская область: Грюнталь, 2010;

2 – Ярославская область: Власов, 2003; Красная книга, 2004; Грюнталь, 2008;

3 – Вологодская область: Рыбникова, 2006; собственные данные. Виды, отмеченные *, приводятся только на основании собственных данных;

4 – Костромская область: Гуссаковский, 1929; Анциферов, 2005; Еремин, 1986;

5 – Кировская область: Алалыкина, Целищева, 2005;

Средняя тайга

6 – Республика Карелия: Бобровских, Шорохов, 1986; Яковлев, Полевой, Хумала, 1999;

7 – Вологодская область: собственные данные;

8 – Архангельская область: Померанцев, 1908; Кудряшова, 1997; Грюнталь, 2008;

9 – Кировская область: Алалыкина, Целищева, 2005;

10 – Республика Коми: Криволицкий и др., 1979; Крылова, 1994, 1996; Каталог жесткокрылых..., 2002; Старостина, Колесникова 2004; Колесникова, 2008; Конакова, Колесникова, Долгин, 2010;

Северная тайга

11 – Республика Карелия: Волкова, Узенбаев, 1980; Кашеваров, 1990;

12 – Архангельская область: Шарова, Филиппов, 2004.

ФАУНА И ХАРАКТЕРИСТИКА ЖУЖЕЛИЦ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

№	Вид	Южная тайга	Средняя тайга	Тип питания ¹	Жизненная форма имаго ²	Зоогеографическая характеристика ³	Биотопический преферендум ⁴
1.	<i>Cicindela hybrida</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эл	ес	лг
2.	<i>Cicindela sylvatica</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эл	тп	л
3.	<i>Cicindela campestris</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эл	ес	лг
4.	<i>Pelophila borealis</i> (Paykull, 1790)	+		з	спп	га	пр
5.	<i>Leistus ferrugineus</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	сп	езс	л
6.	<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig in Panzer, 1793)	+	+	з	сп	ес	л
7.	<i>Nebria rufescens</i> (Strom, 1768)		+	з	спп	га	л
8.	<i>Nebria livida</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	спп	те	б
9.	<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	спп	га	л
10.	<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	+	+	з	спп	ес	л
11.	<i>Notiophilus germinyi</i> (Fauvel, 1863)	+		з	спп	езс	л
12.	<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	+	+	з	спп	езс	л
13.	<i>Calosoma auropunctatum</i> (Herbst, 1784)	+	+	з	эх(к)	е-ср	п
14.	<i>Carabus arcensis</i> (Herbst, 1784)	+	+	з	эх(к)	те	л
15.	<i>Carabus cancellatus</i> (Illiger, 1798)	+	+	з	эх(к)	ес	э
16.	<i>Carabus granulatus</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эх(к)	те	лб
17.	<i>Carabus menetriesi</i> (Falderman [in Hummel], 1827)	+	+	з	эх(к)	е	б
18.	<i>Carabus nemoralis</i> (O.Muller, 1764)	+	+	з	эх(к)	е	л
19.	<i>Carabus clathratus</i> (Linneus, 1761)	+		з	эх(к)	те	пр
20.	<i>Carabus nitens</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эх(к)	ес	л

21.	<i>Carabus glabratus</i> (Paykull, 1790)	+	+	з	эх(к)	езс	л
22.	<i>Carabus hortensis</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эх(к)	е	л
23.	<i>Carabus schoenherri</i> (Fischer von Waldheim, 1820)	+	+	з	эх(к)	ес	л
24.	<i>Cychrus caraboides</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эх(к)	езс	л
25.	<i>Carabus coriaceus</i> (Linneus, 1758)	+		з	эх(к)	е	л
26.	<i>Blethisa multipunctata</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	эб	га	пр
27.	<i>Elaphrus cupreus</i> (Duftschmid, 1812)	+	+	з	эб	ес	л
28.	<i>Elaphrus riparius</i> (Linneus, 1758)		+	з	эб	га	пр
29.	<i>Elaphrus uliginosus</i> (Fabricius, 1775)		+	з	эб	тп	б
30.	<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	+	+	з	спп	га	лб
31.	<i>Clivina fossor</i> (Linneus, 1758)	+		з	гр	те	лп
32.	<i>Dyschirius obscurus</i> (Gyllenhal, 1827)	+		з	гр	е	пр
33.	<i>Dyschirius arenosus</i> (Stephens, 1827)	+		з	гр	езс	л
34.	<i>Dyschiriodes globosus</i> (Herbst, 1783)	+		з	гр	те	э
35.	<i>Broscus cephalotes</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	гб-р	ес	л
36.	<i>Blemus discus</i> (Fabricius, 1792)	+	+	з	сп	те	л
37.	<i>Trechus rivularis</i> (Gyllenhal, 1810)		+	з	сп	ес	лб
38.	<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	+	+	з	сп	ес	л
39.	<i>Trechus quadristriatus</i> (Schrank, 1781)	+		з	сп	езс	лп
40.	<i>Trechus rubens</i> (Fabricius, 1792)	+	+	з	сп	ес	л
41.	<i>Asaphidion flavipes</i> (Linneus, 1761)	+	+	з	эб	тп	пр
42.	<i>Asaphidion pallipes</i> (Duftschmid, 1812)	+	+	з	эб	ес	л
43.	<i>Bembidion argenteolum</i> (Ahrens, 1812)	+		з	эб	те	пр
44.	<i>Bembidion litorale</i> (Olivier, 1790)	+	+	з	эб	ес	пр
45.	<i>Bembidion velox</i> (Linneus, 1761)	+		з	спп	те	пр
46.	<i>Bembidion striatum</i> (Fabricius, 1792)	+		з	спп	езс	пр
47.	<i>Bembidion pygmaeum</i> (Fabricius, 1792)	+	+	з	спп	е	пр
48.	<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)	+	+	з	спп	ес	лп
49.	<i>Bembidion properans</i> (Stephens, 1828)	+		з	спп	те	лп
50.	<i>Bembidion punctulatum</i> (Drapiez, 1820)	+	+	з	спп	езс	пр

51.	<i>Bembidion obliquum</i> (Sturm, 1825)	+		3	спп	те	л
52.	<i>Bembidion semipunctatum</i> (Donovan, 1806)	+		3	спп	га	пр
53.	<i>Bembidion varium</i> (Olivier, 1795)	+		3	спп	те	пр
54.	<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius, 1792)	+	+	3	спп	ес	пр
55.	<i>Bembidion minimum</i> (Fabricius, 1792)	+		3	спп	ес	пр
56.	<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linneus, 1761)	+	+	3	спп	га	э
57.	<i>Bembidion andreae</i> (Fabricius, 1787)	+	+	3	спп	ес	л
58.	<i>Bembidion femoratum</i> (Sturm, 1825)	+	+	3	спп	ес	пр
59.	<i>Patrobus assimilis</i> (Chaudoir, 1844)	+	+	3	сп	ес	лб
60.	<i>Patrobus atrorufus</i> (Stroem, 1768)	+	+	3	сп	езс	лб
61.	<i>Patrobus septentrionis</i> (Dejean, 1828)	+		3	сп	га	лб
62.	<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer, 1796)	+	+	3	сп	е	пр
63.	<i>Poecilus cupreus</i> (Linneus, 1758)	+	+	3	спп	ес	лп
64.	<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	+	+	3	спп	те	лп
65.	<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	+	+	3	спп	езс	лп
66.	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	+	+	3	сп- пч	те	л
67.	<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1797)	+	+	3	сп	ес	лб
68.	<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	+	+	3	спп	езс	лб
69.	<i>Pterostichus gracilis</i> (Dejean, 1828)	+		3	сп- пч	ес	лб
70.	<i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal, 1827)		+	3	сп	ес	лб
71.	<i>Pterostichus nigrata</i> (Paykull, 1790)	+	+	3	сп- пч	те	лб
72.	<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm, 1824)	+	+	3	сп	ес	лб
73.	<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	+	+	3	сп	те	лб
74.	<i>Pterostichus aterrimus</i> (Herbst, 1784)	+	+	3	сп- пч	езс	б
75.	<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1796)	+	+	3	сп- пч	езс	л
76.	<i>Pterostichus quadrifoveolatus</i> (Letzner, 1852)		+	3	сп- пч	езс	л
77.	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	+	+	3	сп- пч	ес	л

78.	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	+	+	з	сп-пч	ес	л
79.	<i>Calathus erratus</i> (C.R.Sahlberg, 1827)	+	+	з	сп	те	лп
80.	<i>Calathus melanocephalus</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	сп	те	лг
81.	<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	+	+	з	сп	те	л
82.	<i>Agonum muelleri</i> (Herbst, 1784)	+	+	з	спп	езс	пр
83.	<i>Agonum duftschmidi</i> (Schmidt, 1994)	+	+	з	спп	ес	лп
84.	<i>Agonum viduum</i> (Panzer, 1797)	+	+	з	спп	ес	лп
85.	<i>Agonum versutum</i> (Sturm, 1824)	+		з	спп	тп	б
86.	<i>Agonum dolens</i> (C.R.Sahlberg, 1827)	+		з	спп	те	пр
87.	<i>Agonum ericeti</i> (Panzer, 1809)	+		з	спп	ес	л
88.	<i>Agonum impressum</i> (Panzer, 1797)	+		з	спп	те	л
89.	<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	спп	те	лугб
90.	<i>Agonum micans</i> (Nicolai, 1822)	+	+	з	спп	ес	б
91.	<i>Agonum gracile</i> (Sturm, 1824)	+	+	з	спп	те	б
92.	<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	+	+	з	спп	те	лб
93.	<i>Agonum thoreyi</i> (Dejean, 1828)	+	+	з	спп	га	б
94.	<i>Platynus livens</i> (Gyllenhal, 1810)	+		з	спп	ес	б
95.	<i>Platynus assimile</i> (Paykull, 1790)	+	+	з	спп	те	лб
96.	<i>Platynus longiventre</i> (Mannerheim, 1825)	+		з	спп	езс	л
97.	<i>Platynus mannerheimii</i> (Dejean, 1828)	+	+	з	спп	га	лб
98.	<i>Oxypselaphus obscurum</i> (Herbst, 1784)	+	+	з	спп	га	л
99.	<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pontoppidan, 1763)	+		з	спп	те	лг
100.	<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger, 1798)	+	+	з	сп	те	лп
101.	<i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal, 1810)	+	+	м	гх	те	лп
102.	<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)	+		м	гх	ес	лп
103.	<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	+	+	м	гх	те	лп
104.	<i>Amara eurynota</i> (Panzer, 1797)	+	+	м	гх	ес	лг
105.	<i>Amara famelica</i> (Zimmermann, 1832)	+		м	гх	те	л
106.	<i>Amara familiaris</i> (Duftschmid, 1812)		+	м	гх	тп	лг

107	<i>Amara nitida</i> (Sturm, 1825)	+	+	М	ГХ	те	ЛП
108	<i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792)	+		М	ГХ	те	ЛГ
109	<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	+		М	ГХ	те	ЛГ
110	<i>Amara spreata</i> (Dejean, 1831)	+		М	ГХ	ес	ЛГ
111	<i>Amara tibialis</i> (Paykull, 1798)	+		М	ГХ	те	ЛГ
112	<i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810)	+		М	СП	ес	ЛП
113	<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	+	+	М	СП	га	Л
114	<i>Amara infima</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	ес	ЛП
115	<i>Amara praetermissa</i> (C.R.Sahlberg, 1827)	+		М	ГХ	те	Л
116	<i>Amara ingenua</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	ТП	П
117	<i>Amara municipalis</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	ес	С
118	<i>Amara apricaria</i> (Paykull, 1790)	+		М	ГХ	ТП	С
119	<i>Amara consularis</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	ес	ЛП
120	<i>Amara fulva</i> (O.F.Muller, 1776)	+	+	М	ГХ	ес	ЛП
121	<i>Amara majuscula</i> (Chaudoir, 1850)	+		М	ГХ	те	ЛП
122	<i>Amara equestris</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	е-ср	СТ
123	<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1797)	+	+	М	ГХ	ес	ЛП
124	<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	+		М	ГХ	ес	ЛП
125	<i>Anisodactylus nemorivagus</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	ес	ЛГ
126	<i>Dicheirotichus placidus</i> (Gyllenhal, 1827)	+		М	ССК	езс	Л
127	<i>Stenolophus mixtus</i> (Herbst, 1785)	+		М	ССК	езс	Б
128	<i>Harpalus griseus</i> (Panzer, 1796)	+		М	СХ	те	П
129	<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	+	+	М	СХ	ес	П
130	<i>Harpalus calceatus</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	ТП	СТ
131	<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	те	ЛП
132	<i>Harpalus laevipes</i> (Zetterstend, 1828)	+	+	М	ГХ	га	Л
133	<i>Harpalus picipennis</i> (Duftschmid, 1812)	+		М	ГХ	ЗЕ,К,В С	Л
134	<i>Harpalus flavescens</i> (Piller et Mitterpacher, 1783)	+		М	ГХ	е	Л
135	<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1796)	+		М	ГХ	ес	Л

136.	<i>Harpalus latus</i> (Linneus, 1758)	+	+	м	гх	те	э
137.	<i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)	+		м	гх	ес	лг
138.	<i>Harpalus smaragdinus</i> (Duftschmid, 1812)	+		м	гх	ес	лг
139.	<i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781)	+	+	м	гх	те	лп
140.	<i>Ophonus nitidulus</i> (Stephens, 1828)	+	+	м	сх	езс	лг
141.	<i>Ophonus rufibarbis</i> (Fabricius, 1792)	+	+	м	сх	ес	лг
142.	<i>Panagaeus crux - major</i> (Linneus, 1758)	+	+	з	спп	ес	л
143.	<i>Chlaenius nitidulus</i> (Schrank, 1781)	+		з	спп	е	б
144.	<i>Chlaenius nigricornis</i> (Fabricius, 1787)	+	+	з	спп	ес	пр
145.	<i>Chlaenius tristis</i> (Schaller, 1783)	+		з	спп	те	пр
146.	<i>Oodes helopioides</i> (Fabricius, 1792)	+	+	з	спп	ес	пр
147.	<i>Licinus depressus</i> (Paykull, 1790)	+		з	спп	езс	пр
148.	<i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798)	+	+	з	спп	те	лб
149.	<i>Badister lacertosum</i> (Sturm, 1815)	+		з	сп	тп	л
150.	<i>Badister unipustulatus</i> (Bonell, 1813)	+		з	спп	езс	пр
151.	<i>Badister peltatus</i> (Panzer, 1796)		+	з	сп	ес	лугб
152.	<i>Odacantha melanura</i> (Linneus, 1767)	+		з	хс	езс	пр
153.	<i>Lebia chlorocephala</i> (Hoffmannssegg, 1803)	+	+	з	хл	ес	лг
154.	<i>Lebia cyanocephala</i> (Linneus, 1758)	+		з	хл	езс	лг
155.	<i>Lebia cruxminor</i> (Linneus, 1758)	+		з	хл	те	лг
156.	<i>Dromius agilis</i> (Fabricius, 1787)	+		з	сп- пк	ес	л
157.	<i>Dromius fenestratus</i> (Fabricius, 1794)	+		з	сп- пк	е	л
158.	<i>Philorhizus sigma</i> (Rossi, 1790)	+		з	сп- пк	те	л
159.	<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze, 1777)	+		з	сп-т	те	лг
160.	<i>Acupalpus meridianus</i> (Linneus, 1761)	+		м	сск	езс	лп

Примечания: полужирным шрифтом выделены виды, обнаруженные в лесных местообитаниях.

¹ Тип питания: з – зоофаг; м – миксофитофаг.

² Жизненная форма имаго: э – эпигеобионт; х(к) – ходячий крупный; б – бегающий; л – летающий; с – стратобионт; п – подстилочный; п-п – поверхностно-подстилочный; п-пч – подстилочно-почвенный; п-пк – подстилочно-подкорный; ск – скважник; п-г – подстилочно-трещинный; г – геобионт; р – роющий, б-р – бегающе-роющий; х – хортобионт; с – стеблевой; л – листовой; гх – геохортобионт; сх – стратохортобионт.

³ Зоогеографическая характеристика: га – голарктический; зп – западно-палеарктический; тп – транспалеарктический; ес – европейско-сибирский; е – европейский; езс – европейско-западносибирский; те – трансевразиатский; е-ср – европейско-средиземноморский; ЗЕ, К, СВ – Западная Европа, Кавказ, Восточная Сибирь.

⁴ Биотопический преферendum: л – лесной; лб – лесо-болотный; пр – прибрежный; лугб – лугово-болотный; лг – луговой; п – полевой; лп – лугово-полевой; б – болотный; э – эврибионтный; с – синантроп; ст – синантроп-троглобионт.

Белова Юлия Николаевна

**ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE)
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ТЕРРИТОРИИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

Монография

Редактор – *Л.И. Беззина*

Подписано к печати 20. 11. 2014. Формат 60x84 1/16. Печать офсетная.
Бумага ксероксная. Уч.-изд. л. 7. Усл. печ. л. 7,75. Тираж 100 экз.

160035, г. Вологда, ул. С. Орлова, 6, ВоГУ
Отпечатано: Филиал ФГУП «Рослесинфорг» «Севлеспроект»
160014, г. Вологда, ул. Некрасова, 51.