

## Биотопические предпочтения жуужелиц Баргузинского хребта на примере *Carabus odoratus barguzinicus* Shil.

### Biotopic preferences of carabid beetles from Barguzinsky range (Baikal Region, Russia) by the example of *Carabus odoratus barguzinicus* Shil.

Т.А. Ананина

T.L. Ananina

Объединённая дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка, ул. Комсомольская 44–64, Бурятия, Улан-Удэ 670045 Россия. E-mail: a\_ananin@mail.ru.

United Administration of Barguzinsky State Nature Reserved and Zabaikalsky National Park, Komsomolskaya Str. 44–64, Buryatia, Ulan-Ude 670045 Russia.

**Ключевые слова:** жуужелицы, биотоп, численность, биотопический предпочтительный.

**Key words:** Carabid beetles, biotope, abundance, biotope preference.

**Резюме.** Выполнена сравнительная оценка биотопической предпочтительности жуужелиц комплексом статистических процедур на модельном виде *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996, широко представленном в спектре биотопов Баргузинского хребта. Характеристика биотопической привязанности выполнена на основе индекса численности, коэффициента вариации и индекса численности, коэффициента относительной биотопической приуроченности, коэффициента верности биотопу, коэффициента размножения, полового индекса популяций в характерных местообитаниях жуужелиц. Установлено, что численность и тип динамики численности — основные показатели, определяющие биотопическую привязанность *C. odoratus*. Показано, что повышенные значения минимальной напочвенной температуры, продолжительности безморозного периода и глубины снежного покрова создают привлекательные микробиотопические условия; неблагоприятны высокие значения влажности почвы, продолжительности залегания снежного покрова, сомкнутости кроны и проективного покрытия мхами в лесных биотопах. В условиях резко континентального климата Баргузинского хребта тепловой фактор оказывает положительное воздействие, а фактор влажности — отрицательное. Оптимальными местообитаниями являются зональные леса низкогорий, парковые березняки и тундры высокогорья, пессимальными — интразональные луга, ельники в долинах рек и кедровые стланики в верхней части горно-лесного пояса.

**Abstract.** The comparative estimation of biotope ground beetles preference is executed by a statistical procedures complex. Research is performed on the *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996. This one is widely presented biotopes in Barguzin Range. The characteristic of biotope attachment was carried out on the indicators: number index, a variation coefficient of number index, coefficient of relative biotope preference, coefficient of biotope fidelity, coefficient of reproduction, sexual index in typical habitats of ground beetles. By results of the factorial analysis it is established that

number index and type of dynamics number are the main indicators defining biotope attachment. Also environment factors from the point of view *C. odoratus* ecological needs were analysed. It is established that the increased values of the minimum temperature on surface soil, the durations of the frost period and depth of snow cover create attractive microbiotope conditions. of the studied look The high values of soil humidity, duration of a snow cover bedding, density of crown and a projective mosses covering in forest biotopes are not favourable. In the sharply continental climate of Barguzin Range the thermal factor renders positive impact and the humidity factor — negative impact on *C. odoratus*. The zone forests of low mountain belt, birch park forests and the tundra in highland are optimum habitats. The intrazonal meadows, fir forest in the rivers valleys and *Pinus pumila* forest in high mountain belt are pessimal habitats.

## Введение

В основные задачи заповедников Российской Федерации, наряду с охраной и экологическим просвещением, входит проведение долговременных мониторинговых исследований природных комплексов. В Баргузинском государственном заповеднике с 1984 г. проводятся режимные стационарные наблюдения за основными метеорологическими параметрами, фенологическими явлениями, динамикой численности млекопитающих, птиц, насекомых.

Мониторинг экосистем требует углубленных исследований взаимодействия животных с местообитаниями [Ананин, 2010 (Ananin, 2010); Ананин, Ананина, 2013 (Ananin, Ananina, 2013)]. Реакцией видов на биотопическое разнообразие является предпочтительное, т.е. избирательное к ним отношение.

Оценка биотопических связей животных и растений сталкивается со значительными методическими трудностями. В настоящее время существует несколько

ко пригодных способов оценки биотопических предпочтений животных, однако строгого унифицированного метода в настоящее время не выработано. Биотопическую привязанность возможно выяснить на качественном уровне — по частоте встреч, по примерному балльному или процентному соотношению особей [Беклемишев, 1961 (Beklemishev, 1961), Орлов, 1973 (Orlov, 1973)]. Отношение вида к биотопу, установленное таким способом, является, как правило, субъективным [Ердаков и др., 1978 (Erdakov, et al., 1978)]. Более точную оценку дают количественные показатели [Песенко, 1982 (Pesenko, 1982); Ефимов, 1988 (Efimov, 1988); Дэю, 1990 (Dadu, 1990)]. Одна из значимых характеристик популяции — это её численность. Разбор соответствия количественных методов оценивания биотопического предпочтения весьма актуален.

Выбор предпочитаемого биотопа позволяет избегать неблагоприятных факторов окружающей среды и выбирать подходящие сочетания условий [Чернов, 2008 (Chernov, 2008)]. В этой связи факторы среды, которые оказывают значимое воздействие на жизнедеятельность жужелиц и которые можно распознать и оценить количественно, также представляют для нас особый интерес.

Пространственное распределение насекомых, и, в частности, жужелиц, имеет выраженные биотопические предпочтения [Крыжановский, 1983 (Kryzhanovskiy, 1983); Мордкович, 2005 (Mordkovich, 2005)].

Для разных видов животных значимы разные компоненты среды. К важнейшим факторам для жужелиц относятся влажность и температура почвы, характер субстрата, пригодного для кормового передвижения, наличие подстилки и убежищ, освещённость местообитания [Гиляров, 1960 (Gilyarov, 1960); Thiele, 1977; Чернов, 1989 (Chernov, 1989); Хобракова, Шарова 2004 (Khobrakova, Sharova, 2004); Гречаниченко, 2009 (Grechanichenko, 2009); Koivula, 2011]. Погодные условия текущего и предыдущих лет также оказывают существенное воздействие на численность карабид [Ананина, 2012 (Ananina, 2012)].

## Материал и методы

Оценка методов выявления биотопического предпочтения решалась на примере модельного вида *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996 — байкальского подвида сибирского *Carabus odoratus* Motsch., 1844. Этот подвид является эндемиком и доминантом, широко представленным в спектре биотопов Баргузинского хребта [Шиленков, 1996 (Shilenkov, 1996)]. Показатели численности у *C. odoratus* значительно превышают таковые у других видов карабид (17 % от плотности населения всех видов) [Ананина, 2013 (Ananina, 2013)]. Для расчётов биотопического отношения привлечена база данных многолетних количественных учётов жужелиц, вы-

полненная на территории Баргузинского заповедника (1988–2012 гг.). За период исследования на маршрутах и постоянных площадях выявлено 152 вида жужелиц. Небogatый видовой состав определён горно-таёжным характером ландшафтов и континентальностью климата Баргузинского хребта [Ананин, 2010].

На стационарных площадях 30-км высотного трансекта, протянувшегося от берега оз. Байкал (454 м н.у.м.) до высокогорий Баргузинского хребта (1700 м н.у.м.) с 1988 г. осуществляется слежение за группой герпетобийных видов насекомых (в том числе жужелиц) (рис. 1).

Жуков отлавливали почвенными ловушками, в качестве которых использовали пол-литровые стеклянные банки диаметром 8 см, наполненные 4% раствором формалина на четверть. Ловушки вкапывались в почву на расстоянии 5 м друг от друга в одну линию. Проверку проводили ежедекадно с июня по август.

Для статистической оценки биотопических привязанностей популяций *C. odoratus* использованы количественные данные учётов жужелиц за двадцатипятилетний период. Рассмотрены показатели: индекс численности, коэффициент относительной биотопической приуроченности, коэффициент верности биотопу, половой индекс. Также был рассчитан коэффициент размножения и диапазон его варьирования, по которому устанавливали тип динамики численности.

Индекс численности ( $n$ ) оценивает количество отловленных экземпляров жужелиц в пересчёте на 100 ловушко-суток [Ананина, 2006 (Ananina, 2006)]. Коэффициент вариации плотности популяции  $CV$  применяют в качестве показателя изменчивости временного ряда.

$$CV = \sigma/n$$

где  $\sigma$  — стандартное отклонение в вариационном ряду плотности населения,

$n$  — среднеемноголетний (25 лет) индекс численности (экз. на 100 ловушко-суток), рассчитанный для каждого исследуемого биотопа.

Популяции с более высоким индексом численности имеют меньший коэффициент вариации [Глотов и др., 1982 (Glotov et al., 1982); Чернов, 2008 (Chernov, 2008)]: Тип динамики численности более стабилен при наименьшем значении  $CV$ .

Относительная биотопическая приуроченность ( $dp$ ) даёт оценку степени привязанности вида к местообитанию [Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]. Биотопическое предпочтение выражено по доле его участия, не в абсолютном смысле, а по отношению ко всему многовидовому населению:  $dp = p_j - p$  интерпретируется как разница долей, где:  $n_j$  — абсолютное количество экземпляров *C. odoratus* в  $j$ -ом биотопе с населением  $N_j$ ;  $n$  — абсолютное количество особей *C. odoratus* в общем населении всех биотопов  $N$ ,  $p_j = n_j/N_j$  — доля *C. odoratus* в населении каждого биотопа,  $p = n/N$  — доля *C. odoratus* в насе-



Рис. 1. Расположение исследуемых биотопов на высотном трансекте западного макросклона Баргузинского хребта.  
Fig. 1. Location studied along altitudinal transect biotopes in the western macroslope of Barguzinsky range.

лении всех биотопов. При  $dp > 0$  вид предпочитает данное  $j$ -е местообитание, при  $dp < 0$  — избегает, при  $dp = 0$  — безразличен. Достоверность разницы долей определялась по критерию Фишера. Степень относительной биотопической приуроченности вида  $F$  вычисляется по формуле:

$$F_j = (n_j N - n N_j) / (n_j N + n N_j - 2n_j N_j)$$

Верность местообитанию ( $w$ ) выражает регулярность присутствия вида, когда он всегда представлен в данном биотопе, даже в небольшом числе особей. Биологический смысл определения верности биотопу — в постоянстве присутствия вида в конкретном местообитании, которое можно установить по многолетним данным о его встречаемости. Зная коэффициент верности за  $N$  лет, можно найти среднеемноголетний коэффициент верности и его ошибку по обычным формулам вариационной статистики [Ердаков и др., 1978 (Erdakov et al., 1978)]:

$w = n_j - n$ , где  $n_j$  — количество экземпляров *C. odoratus* в  $j$ -ом биотопе;  $n = \sum n_j / M$  — количество экземпляров *C. odoratus* относительно всех биотопов;  $M$  — количество биотопов.

Значения коэффициента верности  $w$  могут быть положительными или отрицательными. Биотопическую привязанность отражают высокие положительные значения коэффициентов верности биотопу, а избегание биотопов — отрицательные.

Коэффициент размножения ( $k$ ) характеризует скорость изменения численности живых [Варли и др., 1978 (Varley et al., 1978)]. С увеличением численности популяции начинает возрастать и  $k$ . Расчёт

коэффициента размножения основан на использовании первой суммы индекса численности популяции  $n_j$  между двумя соседними членами временного ряда ( $t+1$ ) [Ананина, 2009 (Ananina, 2009); Ананина, 2010 (Ananina, 2010)]:  $k = n_{(t+1)} / n_t$ , где  $n_t$  — индекс численности *C. odoratus* (экз. на 100 ловушко-суток) в  $t$ -й год наблюдения,  $dk = k_{\max} - k_{\min}$  — разница между минимальным и максимальным значениями  $k$ .

Многолетняя динамика численности популяций жужелиц Баргузинского хребта имеет волновой характер. Отмечено, что в отдельных местообитаниях флуктуация численности *C. odoratus* не была высокой, а в других она достигала значительных амплитуд [Ананина, 2013]. Известно, что в благоприятных для вида местообитаниях численность жужелиц более стабильна [Маталин, 2007 (Matalin, 2007)]. Тип динамики численности популяции можно установить по значениям коэффициента размножения ( $k$ ) и амплитуде колебания  $dk$  [Исаев и др., 1984 (Isaev et al., 1984)]. Высокая амплитуда колебания  $dk$  — показатель нестабильной численности. Популяции с малым диапазоном изменения  $dk$  отнесены нами к стабильному, а с повышенным — к продромальному типу динамики численности. Для удобства оперирования данными будем называть  $dk$  «типом динамики численности». Стабильный тип отличает отсутствие существенной депрессии при изменении условий среды и быстрое восстановление до уровня устойчиво плотной популяции. Продромальный тип нестабилен, характеризуется периодическим повышением и падением чис-

ленности. Эруптивный тип, характеризующийся резкими всплесками массового размножения [Варли и др., 1978 (Varley at al., 1978)], в экосистемах Баргузинского хребта не зафиксирован [Ананина, 2009].

Половой индекс  $I$  определяется отношением количества самок в популяции к количеству самцов [Дедю, 1990 (Dadu, 1990)]. При  $I > 1$ , когда количество самок преобладают над количеством самцов, биотоп считается привлекательным для вида [Пучков, 1989 (Puchkov, 1989)].

Для каждого вида благоприятные характеристики местообитаний уникальны. Параллельно с учётами на стационарных площадях высотного трансекта рассматривалось взаимодействие возможных параметров среды, оказывающих совокупное воздействие на жизнедеятельность *C. odoratus*.

В настоящем исследовании большое внимание было уделено количеству тепла, влаги и их соотношениям в почве и на её поверхности. Проанализированы: средние, минимальные, максимальные среднесуточные температуры толщи воздуха и на поверхности почвы, температура горизонтов почвы, уровень атмосферных осадков за вегетационный период (июнь–август). Помимо обычных метеорологических показателей использованы расчётные индексы: продолжительность безморозного периода или «биологическое лето» (количество дней с положительными минимальными температурами воздуха); температурный фон на поверхности почвы (средние, минимальные, максимальные температуры) летом (помесячно, июнь–август), осенью (сентябрь–ноябрь), зимой (декабрь–январь), весной (март–май); среднегодовые значения среднесуточной напочвенной температуры. Изучена влажность почвы, характер субстрата (в частности, проективное покрытие мхами и лишайниками), толщина подстилки, освещённость местообитания (сомкнутость крон), глубина снежного покрова и продолжительность его залегания [Ананина, 2015 (Ananina, 2015)].

Годовая динамика температур (минимальные, максимальные, среднесуточные) изучалась в течение 2012–2013 гг. Для фиксации температуры толщи воздуха и напочвенных температур применялись автоматические термохроны DS1921G-F5, запрограммированные на измерение каждые 3 часа. Оценка влажности и температуры почвы, уровня атмосферных осадков фиксировалась с мая по сентябрь 1989–1990 гг. Влажность почвы определялась в лабораторных условиях весовым методом. Температуру почвенных горизонтов ( $h = 5, 10$  см) регистрировали почвенными термометрами Савинова. Для подсчёта атмосферных осадков использовали стандартные осадкосборники (мл).

Информация по глубине (см) и продолжительности залегания (дни) снежного покрова, мощности подстилки (см), степени проективного покрытия почвы мхами и лишайниками (%), общей сомкнутости крон (баллы) взяты из архивных материалов «Летопись природы Баргузинского заповедника» за 1989–2012 гг. (Архив Баргузинского заповедника, рукописи).

## Результаты

Для определения факторов, ответственных за биотопический преферендум жужелиц, был проведён факторный анализ методом главных компонент [Ефимов, 1988 (Efimov, 1988); Тюрин, Макаров, 1998 (Tyurin, Makarov, 1998)]. Факторный анализ объединяет группы коррелирующих переменных и отражает глубинные процессы, являющиеся причиной этих корреляций. Переменные коррелируют внутри, но не между группами [Митина, Михайловская, 2001 (Mitina, Mikhailovskaya, 2001)].

Для составления матрицы различия между расчётными показателями использовали: индекс численности, коэффициент относительной биотопической приуроченности, коэффициент верности биотопу, диапазон коэффициента размножения, половой индекс. В первом варианте анализа в качестве переменных принята изменчивость показателей  $n$ ,  $CV$ ,  $dp$ ,  $w$ ,  $dk$ ,  $I$ ,  $F$ , а в качестве наблюдений — ряд биотопов (луг–пустошь). Графическое представление переменных выглядит более информативным и позволяет провести более точную интерпретацию полученных результатов (рис. 2).

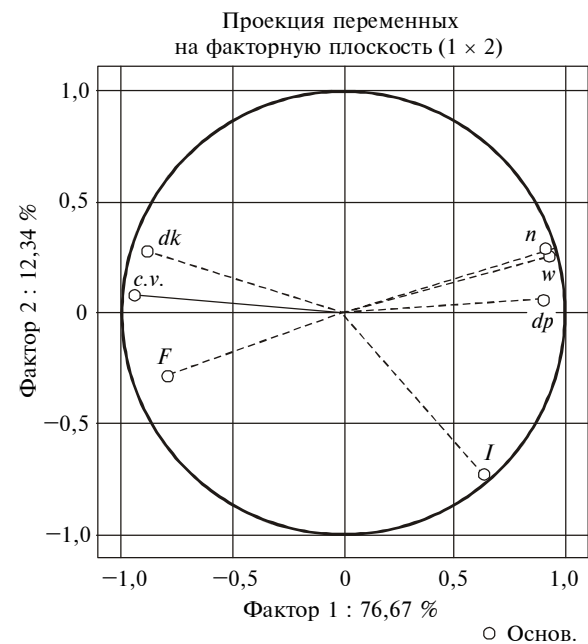


Рис. 2. Распределение переменных  $n$ ,  $CV$ ,  $dp$ ,  $w$ ,  $dk$ ,  $I$ ,  $F$  на факторной плоскости. Обозначения:  $n$  — индекс численности;  $CV$  — коэффициент вариации индекса численности;  $dp$  — коэффициент относительной биотопической приуроченности,  $w$  — коэффициент верности биотопу;  $dk$  — коэффициент размножения;  $I$  — половой индекс;  $F$  — степень относительной биотопической приуроченности.

Fig. 2. Distribution of variables  $n$ ,  $CV$ ,  $dp$ ,  $w$ ,  $dk$ ,  $I$ ,  $F$  on the factorial plane. Legend:  $n$  — number index,  $CV$  — variation coefficient of number index,  $dp$  — coefficient of relative biotope preference,  $w$  — coefficient of biotope fidelity,  $dk$  — coefficient of reproduction,  $I$  — sexual index;  $F$  — degree of relative biotope preference.

В ходе анализа исследуемые переменные разделились на две группы, образовав отдельные факторы. Первый фактор коррелирован с группой переменных *n*, *w*, *dp*, *I*, второй — с переменными *dk*, *CV*, *F*. Доля дисперсии, объяснённая первым фактором (76,6 %) выше, чем у второго фактора (12,3 %). На долю остальных факторов пришлось 10,9 % общей дисперсии, в анализ их не включили. В результате, первая компонента учла в себе подавляющую долю изменчивости переменных (рис. 2).

Переменные реагируют на факторы тоже по-разному, на что указывает их значение и знак (табл. 1).

Согласно критерию Кайзера (собственные значения превышают 1), обнаружены сильные взаимосвязи переменной *n* с первым фактором, а переменной *dk* — со вторым фактором.

Во втором варианте анализа мы транспонировали матрицу данных, в качестве переменных был взят ряд биотопов, а в качестве наблюдений — показатели *n*, *c.v.*, *dp*, *w*, *dk*, *I*. Получена новая матрица различия между местообитаниями. Факторные нагрузки отражают корреляции между соответствующими биотопами и факторами (рис. 3).

Факторные нагрузки оси X (фактор 1) приходятся на группу местообитаний: пустошь, сосняк, кедрач, тундра, лиственничник, березняк, осинник. Факторные нагрузки оси Y (фактор 2) падают на группу: ельник, стланик и луг. В результате сопоставления результатов первого и второго вариантов анализа значительная сопряжённость биотопов выявлена по *n* и *dk*. Фактору 1 можно присвоить название «численность», фактору 2 — «динамика численности». Биотопы, коррелирующие с первой главной компонентой характеризуются высоким индексом численности и стабильным типом размножения, а биотопы, коррелирующие со второй главной компонентой — низкой численностью и нестабильным типом динамики численности. Таким образом, биотопы с высоким показателем численности и стабильным типом размножения для *C. odoratus* оптимальны, а с низким индексом численности и нестабильным типом размножения — пессимальны.

Также проведён факторный анализ факторов среды, оказывающих непосредственное воздействие на биотопическое отношение *C. odoratus*. В качестве переменных отобраны параметры среды, в качестве

Таблица 1. Факторные значения переменных *n*, *CV*, *dp*, *w*, *dk*, *I*, *F*

Table 1. Factorial values of variables *n*, *CV*, *dp*, *w*, *dk*, *I*, *F*

	Фактор 1	Фактор 2
<i>n</i>	1,752277	-0,344036
<i>dp</i>	-0,643687	-0,500523
<i>w</i>	-0,559644	-0,642235
<i>dk</i>	-0,114287	1,771349
<i>I</i>	-0,434659	-0,284556

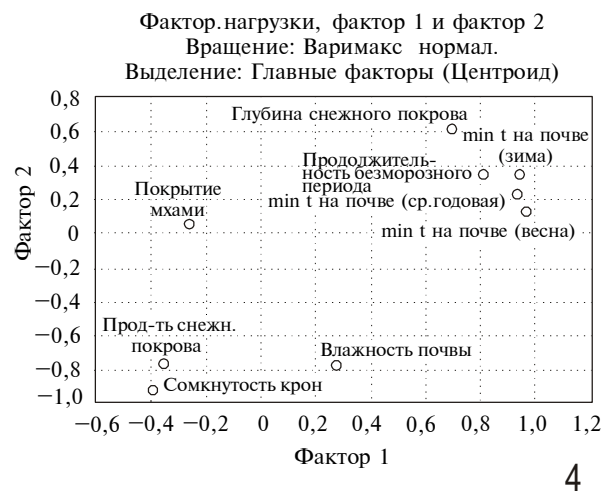
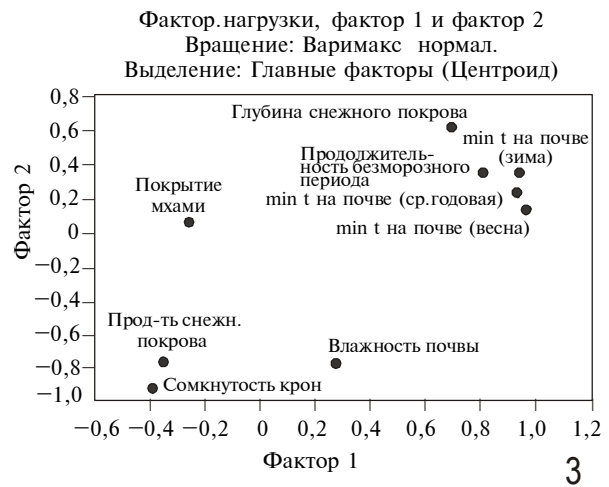


Рис. 3–4. Ординация биотопов (3) и параметров среды (4) в двух осях факторных нагрузок.

Figs 3–4. Ordination of biotopes (3) and environment parameters (4) in two axes of factorial loadings.

наблюдений — биотопы. Матрица данных с большим количеством переменных (всего 18) оказалась сингулярной. Корреляционный анализ не выявил достаточной сопряжённости параметров: средние, минимальные, максимальные среднесуточные температуры толщи воздуха, проективное покрытие лишайниками, минимальные температуры на почве (лето), средние, максимальные температуры на поверхности почвы, уровень атмосферных осадков, толщина подстилки. Эти переменные оказались избыточными и были из анализа исключены. Характерно, никакие параметры температуры толщи воздуха не вошли в анализ, вероятно, температурный фон толщи воздуха, в отличие от напочвенной температуры, для жулициц малозначим. Информацию новой матрицы в количестве оставшихся 9 переменных уже стало возможным использовать. Распределение факторных нагрузок отражено на рис. 4.

Первая компонента отражает тесные взаимные корреляции между переменными: глубина снежного

покрова и продолжительность безморозного периода, минимальная температура на почве (зима), минимальная температура на почве (весна), минимальная температура на почве (среднегодовая). Вторая компонента создана переменными: влажность почвы, продолжительность залегания снежного покрова, сомкнутость крон, проективное покрытие мхами. Анализ расположения переменных позволяет дать названия главным компонентам. Первую компоненту логично обозначить как «температурный фактор», вторую — как «фактор влажности». Первая компонента несёт больший вес (61,5% объяснённой дисперсии) и со второй компонентой (20,1%) проявляет обратную зависимость. Взаимные корреляции между переменными второй компоненты несколько меньше. Среди анализируемых параметров среды лидирующее положение занимают напочвенные температуры, их значимость особенно повышается в периоды зимней диапаузы и период выхода из неё.

## Выводы

В результате анализа было установлено, что показатели численность и тип динамики численности эффективнее других характеризуют биотопический преферendum *C. odoratus*.

В условиях резко континентального климата Баргузинского хребта тепловой фактор оказывает на жизнедеятельность *C. odoratus* положительное воздействие, а фактор влажности — отрицательное.

Оптимальными местообитаниями *C. odoratus* выступают зональные леса низкогорья, парковые березняки и тундры высокогорья, пессимальными — интразональные луга, ельники в долинах рек и кедровые стланики в верхней части горно-лесного пояса.

## Благодарности

Автор искренне благодарит администрацию и коллег из научного отдела Баргузинского заповедника за помощь в сборе данных.

## Литература

- Ananin A.A. 2010. [Birds of Northern Baikal: dynamics and peculiarities of formation of the population]. Ulan-Ude: Izdatelstvo Buryatskogo gosuniversiteta. 296 p. [In Russian].
- Ananin A.A., Ananina T.L. 2013. [Use catena method in entomological and ornithological studies (on the example of the West slope of the Barguzin mountain range)] // Geografiya i prirodnye resursy. No.1. Irkutsk: Institut geografii SO RAN. P.43–49. [In Russian].
- Ananina T.L. 2006. [Ground beetles of the Western slope of the Barguzin ridge]. Ulan-Ude: Izdatelstvovo Buryatskogo nauchnogo centra SO RAN. 201 p. [In Russian].
- Ananina T.L. 2009. [Spatial organization of communities of ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in height-belt gradient of the Barguzin mountain range] // Vestnik Tomskogo gosuniversiteta. No.328. P.178–182. [In Russian].
- Ananina T.L. 2010. [Population dynamics of ground beetles in the mountainous North-Eastern Baikal region]. Ulan-

- Ude: Izdatelstvo Buryatskogo gosuniversiteta. 103 p. [In Russian].
- Ananina T.L. 2011. [Biodiversity of ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in the altitudinal belt gradient of the Barguzin mountain range] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. Vol.13(39). No.1(5). P.1045–1047. [In Russian].
- Ananina T.L. 2012. [Carabus odoratus barguzinicus Shil. (Carabidae, Coleoptera) as the object of study long-term abundance dynamics in ecosystems the Barguzinsky ridge] // Bajkalskij zoologicheskij zhurnal. No.1(9). P.15–18. [In Russian].
- Ananina T.L. 2013. Experience in the analysis of perennial records of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Barguzin mountain ridge (North Pribaikalye) // 2nd Global Conference on Entomology, November 8–12. Kuching, Sarawak, Malaysia. P.341.
- Ananina T.L. 2015. [Assessment of factors influencing the number of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) along a gradient in conditions of the Barguzin ridge] // Fundamental and applied questions of forest soil science: Materials of reports of the VI Russian scientific conference on forest soil with International Participation. Syktyvkar. P.126–127. [In Russian].
- Beklemishev V.N. 1961. [Terms and concepts required in the quantitative study of populations of ectoparasites and nidicolous] // Zoologicheskij zhurnal. Vol.40. No.2. P.149–158. [In Russian].
- Chernov Y.I. 1989. [Heat conditions and Arctic biota] // Ecology. No.2. P.49–57. [In Russian].
- Chernov Y.I. 2008. [Ecology and biogeography. Selected works]. M.: KMK Scientific Press. 580 p. [In Russian].
- Dadu I.I. 1969. Environmental encyclopedic dictionary. Kishinev. 406 p. [In Russian].
- Efimov V.M., Galaktionov Yu.K., Shushpanova N.F. 1988. [Analysis and forecast of the time series principal component analysis]. Novosibirsk: Nauka. 71 p. [In Russian].
- Erdakov L.N., Efimov V.M., Galaktionov K., Sergeev V.E. 1978. [Quantitative assessment of fidelity to the habitat] // Ecology. No.3. P.105–107. [In Russian].
- Gilyarov M.S. 1960. [Soil invertebrates as indicators of soil characteristics and vegetation cover of forest-steppe] // Trudy Centralno-Chernozemnogo zapovednika. Kursk. No.6. P.283–320. [In Russian].
- Glotov N.In., Zhivotovsky L.A., Khovanov N.In., Khromov-Borisov N.N. 1982. [Biometrics: Uchebnoe posobie]. L.: Izdatelstvovo Leningradskogo universiteta. 264 p. [In Russian].
- Grechanichenko T.E. 2009. [Prospects mesodynamics biomonitoring in the reserve (on the example of ground beetles)] // Aktualnye voprosy v oblasti ohrany prirodnoj sredy: informacionnyj sbornik FGU «Vserossijskij nauchno-issledovatel'skij institut ohrany prirody». M.: FGU «VNII prirody» P.140–145. [In Russian].
- Isaev A.S., Khlebopros R.G., Nedorezov L.V., Kondakov Y.P., Kiselev V.V. 1984. [Population dynamics of forest insects]. Novosibirsk: Nauka. 224 p. [In Russian].
- Khobrakova L.Ts., Sharova I.H. 2004. [Ecology of ground beetles of the Eastern Sayan]. Ulan-Ude. 158 p. [In Russian].
- Koivula S.M. 2011. Evolution of insect life histories in relation to time constraints in seasonal environments. Oulu: University of Oulu. 70 p.
- Kryzhanovskiy O.L. 1983. [Beetles of suborder Adephaga<sup>^</sup> families Rhyssodidae, Trachypachidae; family Carabidae (introduction and review of the fauna of USSR) Fauna USSR. Coleoptera. Vol.1. Iss.2. L.: Nauka. 341 p. [In Russian].
- Matalin A.V. 2007. [Typology of life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Western Palearctic] // Zoologicheskij zhurnal. Vol.86. No.10. P.1196–1220. [In Russian].

- Mitina O.V., Mikhailovskaya I.B. 2001. [Factor analysis for psychologists. Uchebnoe posobie]. M.: Uchebno-metodicheskij kollektor «Psixologiya». 169 p. [In Russian].
- Mordkovich V.G. 2005. [Fundamentals of biogeography]. M.: KMK Scientific Press. 236 p. [In Russian].
- Orlov L.M. 1973. [Basic concepts, terms and formulas of quantitative ecology] // Nauchnye trudy Kujbyshevskogo pedinstituta. Vol.116. P.70–78. [In Russian].
- Pesenko J.A. 1982. [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. M.: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Puchkov A.V. 1989. [The sex ratio of species of ground beetles in agrocenoses] // Ecology. No.69. P.68–69 [In Russian].
- Shilenkov V.G. 1996. Carabids of the genus Carabus (Coleoptera, Carabidae) of South Siberia. Irkutsk: Izdatelstvo Irkutskogo gosuniversiteta. 80 p. [In Russian].
- Thiele H.-U. 1977. Carabid beetles in their environments. A Study on Habitat Selection by adaptations in physiology and behaviour. Berlin–New York: Spriger-Verlag. 333 p.
- Tyurin Yu.N., Makarov A.A. 1998. [Statistical analysis data on the computer]. M: INFRA. 528 p. [In Russian].
- Varley J.K., Gradwel J.R, Hassel M.P. 1978. Ecology of insect populations. M.: Kolos. 222 p. [In Russian].

*Поступила в редакцию 26.3.2014*