

УДК 591.5:595.762.12(470.6)

UDC 591.5:595.762.12(470.6)

ОСОБЕННОСТИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ МАССОВЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В МОЗАИКЕ ГОРНЫХ БИОТОПОВ СЕВЕРНОГО МАКРОСКЛОНА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

PICULIARITIES OF DIFFERENTIATION OF THE ECOLOGICAL NICHEs OF PREVALENT GROUND BEETLES SPECIES (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN MOSAICS OF THE MOUNTAIN BIOTOPES OF THE NORTHERN MACRO-SLOPE OF THE NORTH-WEST CAUCASUS

Бондаренко Александр Сергеевич
 Филиал ФБУ «Российский центр защиты леса»
 «Центр защиты леса Краснодарского края»,
 Краснодар, Россия

Bondarenko Alexander Sergeevich
 Federal budget institution «Russian centre of forest health» branch «Centre of forest health of the Krasnodar region», Krasnodar, Russia

Замотайлов Александр Сергеевич
 д.б.н., профессор
 Кубанский государственный аграрный университет, Краснодар, Россия

Zamotaylov Alexandr Sergeevich
 Dr.Sci.Biol., professor
 Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia

Приведены результаты изучения дифференциации экологических ниш массовых видов жуужелиц нагорной части Северо-Западного Кавказа. Обсуждены наиболее значимые формы изоляции экологических ниш, которые позволяют снижать или совсем избегать конкуренции между видами

The differentiation of ecological niches of prevalent species of ground beetles of the mountainous part of the North-West Caucasus is reviewed. The most significant ways of separation of ecological niches, reducing or completely avoiding competition between species, are discussed

Ключевые слова: ЖУЖЕЛИЦЫ, ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ, СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ

Keywords: GROUND BEETLES, DIFFERENTIATION OF ECOLOGICAL NICHEs, NORTH-WEST CAUCASUS

Введение

В настоящее время весьма актуальным в плане изучения механизмов организации сообществ живых организмов является вопрос формирования экологических ниш родственных таксонов. Вкратце можно выделить несколько форм такой дифференциации: пространственная, временная и трофическая разобщенности, а также изменение сроков развития отдельных фаз в онтогенезе, трансформация морфометрических показателей и соотношения полов. Для более эффективного снижения или полного ухода от конкуренции у многих видов живых организмов одновременно реализуются две или более формы экологической дифференциации. Многие виды семейства Carabidae обладают высокой экологической пластичностью, проявляющейся, главным образом, как реакции на изменение параметров среды обитания, и являются прекрасными индикаторами природных условий.

Для оптимального сосуществования массовых видов жужелиц в одном биотопе должны существовать определенные формы экологической дифференциации, позволяющие совместно обитающим видам снижать или совсем избегать конкуренции. Мы предполагаем, что критериями такой дифференциации являются, прежде всего, принадлежность к разным таксонам родового ранга (определяющая морфологический хиатус), различия жизненных форм, типов жизненных циклов, сроков яйцекладки, а также значимых морфологических различий (линейных размеров и т.п.). Так, известна закономерность, выражаемая коэффициентом пропорциональности (закон Дайара): если совместно обитающие виды различаются по морфологическим признакам в 1,3 раза или по массе в 2 раза, то между ними конкуренция отсутствует [2].

Цель проведенных исследований заключалась в изучении форм дифференциации экологических ниш у наиболее массовых видов жужелиц в ряде модельных биотопов, расположенных на территории Северного макросклона Северо-Западного Кавказа, для подтверждения сформулированного выше предположения. В ходе ее реализации решалось несколько задач:

1) Изучение в отобранных биотопах видового состава жужелиц с выделением доминирующих, принимаемых в дальнейшем за модельные.

2) Дифференциация модельных видов жужелиц по жизненным формам.

3) Дифференциация изучаемых видов жужелиц по морфометрическим показателям, в частности, по размеру тела (коэффициент пропорциональности).

4) Изучение спектра возрастной структуры популяций модельных видов жужелиц, а также особенностей развития их личинок для дифференциации видов на резидентов и мигрантов, определения продолжительности фаз онтогенетического развития и установления типа жизненного цикла.

5) Статистический анализ полученных результатов с целью установления количества совпадений различных форм экологической дифференциации, являющихся основными факторами ухода от конкуренции.

Материал и методы

Исследования проводились в период с 2009 г. по 2011 г. в 11 естественных биотопах (табл. 1). Для сбора жужелиц использовались модифицированные почвенные ловушки [7-9], в качестве которых применялись пластиковые стаканы емкостью 0,5 л с крышкой, на одну треть заполненные 4% раствором формалина. Стаканы вкапывались вровень с почвой. В каждом модельном биотопе устанавливалось по 20 ловушек на расстоянии 10 м одна от другой. Выборка материала проводилась один раз в декаду с апреля по октябрь.

Участие видов в составе населения жужелиц выражалось в индексах по шкале Ренконена [11], согласно которой доминирующие виды составляли более 5% от общего количества отловленных жужелиц. Определение жизненных форм имаго жужелиц проводилось по системе И.Х. Шаровой [6]. Размеры тела измеряли с помощью бинокулярного микроскопа с нанесенной разметкой на измерительном окуляре.

Анализ возрастной структуры популяций проводили по методике Валлина [12] с некоторыми модификациями [3], по состоянию гонад, а также степени истертости мандибул, коготков и покровов тела, выделяли шесть физиологических состояний имаго: ювенильные, имматурные, генеративные первого и второго годов жизни, постгенеративные первого и второго годов жизни. Для установления типа жизненного цикла мы руководствовались пятью критериями, детально рассмотренными в работах К.В. Макарова и А.В. Маталина [3-5]: длительностью онтогенетического развития, вольтинностью (количеством генераций в сезоне), стабильностью воспроизведения цикла развития (облигатные и факультативные циклы), сезонностью (периода размножения) и повторяемостью репродукции (рециклические и моноциклические типы).

Дифференциацию видов на резидентов и мигрантов проводили на основании полноты спектров возрастной структуры популяций [1, 3, 5]. Список видов жужелиц приведен в соответствии с Каталогом жужелиц России и сопредельных стран [10].

Таблица 1 – Характеристика исследованных биотопов

№	Биотоп	Географическое положение	Высота над ур. м., м	Сокращенное название биотопа
1	Широколиственный низкогорный старовозрастной дубовый лес с примесью граба	окр. пос. Кура-Цеце, хр. Котх	260-290	НДЛ
2	Широколиственный низкогорный средневозрастной дубово-буковый лес	окр. г. Апшеронск	400-410	НДБЛ
3	Широколиственный среднегорный средневозрастной буково-грабовый лес	пр. берег р. Белая, окр. ст. Даховская	460-500	СБГЛ
4	Широколиственный среднегорный средневозрастной лес с преобладанием дуба черешчатого	лев. берег р. Белая, окр. ст. Даховская, ур. Скала	790-830	СДЛ
5	Широколиственный высокогорный молодняковый грабовый лес	восточное окончание хр. Гуам, ур. Пятигорская поляна	1200-1250	ВГЛ
6	Высокогорный низкотравный луг	восточное окончание хр. Гуам, ур. Пятигорская поляна	1200-1250	ВНЛг
7	Широколиственный высокогорный средневозрастной буковый лес с примесью граба	хр. Азиштау	1300-1320	ВБЛ
8	Смешанный высокогорный средневозрастной буково-пихтовый лес	хр. Азиштау	1350-1380	ВБПЛ
9	Высокогорный высокотравный мезофитный луг	хр. Азиштау, окр. ур. Ардова поляна	1400-1450	ВВЛг
10	Хвойный высокогорный средневозрастной пихтовый лес с примесью бука	хр. Азиштау, окр. ур. Ардова поляна	1400-1450	ВПЛ
11	Субальпийский луг	плато Лаго-Наки, окр. балки Сухая	1800-1850	САЛг

Результаты и обсуждение

В ходе исследований был изучен видовой состав жуужелиц, встречающихся в модельных биотопах, и выделены доминирующие виды. В низкогорном дубовом лесу это были *Carabus starckianus* Ganglbauer, 1886, *Carabus convallium* Starck, 1889 и *Carabus cumanus* Fischer von Waldheim, 1823. В низкогорном дубово-буковом лесу доминировали *Carabus prometheus* Reitter, 1887, *Carabus convallium* Starck, 1889 и *Carabus cumanus* Fischer von Waldheim, 1823. В среднегорном буково-грабовом лесу преобладали *Carabus miroshnikovi* Zamotajlov, 1990, *Carabus reitteri* Retowski, 1885, *Carabus convallium* Starck, 1889 и *Carabus cumanus* Fischer von Waldheim, 1823. В среднегорном дубовом лесу доминирующие виды жуужелиц были представлены четырьмя видами: *Carabus prometheus* Reitter, 1887, *Carabus convallium* Starck, 1889, *Carabus titan* Zolotarev, 1913, *Thermoscelis insignis* Chaudoir, 1846. В высокогорном грабовом лесу преобладали *Carabus convallium* Starck, 1889, *Carabus titan* Zolotarev, 1913, *Pterostichus caucasicus* Ménétriés, 1832. В условиях высокогорного низкотравного луга доминировали *Carabus prometheus* Reitter, 1887 и *Carabus cumanus* Fischer von Waldheim, 1823. Доминирующие виды жуужелиц высокогорного букового леса были представлены 3 видами: *Carabus prometheus* Reitter, 1887, *Carabus convallium* Starck, 1889 и *Carabus titan* Zolotarev, 1913. В высокогорном буково-пихтовом лесу преобладали *Carabus prometheus* Reitter, 1887 и *Carabus convallium* Starck, 1889. В условиях высокогорного высокотравного луга наиболее массовыми были 6 видов жуужелиц: *Carabus prometheus* Reitter, 1887, *Carabus reitteri* Retowski, 1885, *Carabus convallium* Starck, 1889, *Carabus circassicus* Ganglbauer, 1886, *Carabus cumanus* Fischer von Waldheim, 1823 и *Thermoscelis insignis* Chaudoir, 1846. Наибольшее количество доминирующих видов (8) отмечено в высокогорном пихтовом лесу: *Carabus prometheus* Reitter, 1887, *Carabus reitteri* Retowski, 1885, *Carabus convallium* Starck, 1889, *Carabus*

circassicus Ganglbauer, 1886, *Pterostichus caucasicus* Ménétriés, 1832, *Pterostichus pseudopedius* Reitter, 1887, *Pterostichus fornicatus* Kolenati, 1845 и *Thermoscelis insignis* Chaudoir, 1846. В условиях субальпийского лугового ценоза доминировали 7 видов жуужелиц: *Carabus prometheus* Reitter, 1887, *Carabus circassicus* Ganglbauer, 1886, *Carabus cumanus* Fischer von Waldheim, 1823, *Carabus decolor* Fischer von Waldheim, 1823, *Carabus koenigi* Ganglbauer, 1887, *Pterostichus pseudopedius* Reitter, 1887 и *Pterostichus fornicatus* Kolenati, 1845.

Анализ жизненных форм доминирующих видов жуужелиц проведен по классификации, разработанной И.Х. Шаровой, и приведен в таблице 2.

Таблица 2 – Жизненные формы изучаемых видов жуужелиц

№	Виды	Жизненная форма
1.	<i>Carabus cumanus</i> Fischer von Waldheim, 1823	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
2.	<i>Carabus koenigi</i> Ganglbauer, 1887	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
3.	<i>Carabus decolor</i> Fischer von Waldheim, 1823	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
4.	<i>Carabus circassicus</i> Ganglbauer, 1886	Зоофаг, стратобионт-скважник подстильно-трещенный
5.	<i>Carabus titan</i> Zolotarev, 1913	Зоофаг, стратобионт-скважник подстильно-трещенный
6.	<i>Carabus convallium</i> Starck, 1889	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
7.	<i>Carabus reitteri</i> Retowski, 1885	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
8.	<i>Carabus starckianus</i> Ganglbauer, 1886	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
9.	<i>Carabus prometheus</i> Reitter, 1887	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
10.	<i>Carabus miroshnikovi</i> Zamotailov, 1990	Зоофаг, эпигеобионт ходящий
11.	<i>Pterostichus caucasicus</i> Ménétriés, 1832	Зоофаг, стратобионт-скважник поверхностно-подстильный
12.	<i>Pterostichus fornicatus</i> Kolenati, 1845	Зоофаг, стратобионт-скважник поверхностно-подстильный
13.	<i>Pterostichus pseudopedius</i> Reitter, 1887	Зоофаг, стратобионт-скважник подстильный
14.	<i>Thermoscelis insignis</i> Chaudoir, 1846	Зоофаг, стратобионт-скважник подстильно-трещенный

В ходе изучения возрастной структуры популяций модельных видов жуужелиц было выяснено, что не все они являются оседлыми (стабильная компонента карабидокомплекса), а часть из них представлена мигрантами, отмечающимися в биотопе в процессе миграции из соседних при выходе

из мест зимовки, ухода на зимовку, либо в поисках пищевых ресурсов (лабильная компонента карабидокомплекса). Но, так или иначе, для всех доминирующих видов жуžелиц хотя бы один биотоп был жилым, то есть в этом биотопе реализовывался весь спектр возрастных фаз онтогенеза. Для дальнейшего анализа дифференциации экологических ниш модельными видами жуžелиц наше внимание уделялось только стабильной компоненте, поскольку, по мнению ряда специалистов [3, 5], роль лабильной компоненты в формировании таксоценоза является неочевидной и нуждается в дальнейшем более глубоком изучении.

Основываясь на результатах возрастной динамики личинок и вскрытия имаго жуžелиц, по состоянию гонад, а также степени истертости покровов тела и изношенности мандибул, были определены продолжительность и сроки развития возрастных онтогенетических фаз, а также особенности жизненных циклов доминантов. Варианты реализации жизненных циклов модельных видов жуžелиц в разрезе изучаемых биотопов представлены в таблице 3.

Таблица 3 – Варианты реализации жизненных циклов доминирующих видов жуžелиц в разрезе изучаемых биотопов

Биотоп	Вид	Тип жизненного цикла
НДЛ	<i>C. starckianus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. cumanus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
НДБЛ	<i>C. prometheus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. cumanus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
СБГЛ	<i>C. miroshnikovi</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. reitteri</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. convallium</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. cumanus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
СДЛ	<i>C. prometheus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл

	<i>C. convallium</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. titan</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный раннелетний моноцикл
	<i>Th. insignis</i>	одногодичный моновольтинный облигатный раннелетний моноцикл
ВГЛ	<i>Pt. caucasicus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний моноцикл
ВНЛг	<i>C. prometheus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний моноцикл
	<i>C. cumanus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
ВБЛ	<i>C. prometheus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
ВБПЛ	<i>C. prometheus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний моноцикл
ВВЛг	-	-
ВПЛ	<i>C. prometheus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний моноцикл
	<i>C. reitteri</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. convallium</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. circassicus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>Pt. caucasicus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний моноцикл
	<i>Pt. pseudopedius</i>	одногодичный моновольтинный облигатный раннелетний моноцикл
	<i>Th. insignis</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний моноцикл
САЛг	<i>C. prometheus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный раннелетний рецикл
	<i>C. circassicus</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный раннелетний рецикл
	<i>C. cumanus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный раннелетний рецикл
	<i>C. decolor</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>C. koenigi</i>	двухгодичный моновольтинный облигатный весенне-летний рецикл
	<i>Pt. fornicatus</i>	одногодичный моновольтинный облигатный весенне-летний моноцикл

Примечание: расшифровка сокращенных названий биотопов приведена в таблице 1

Для всех изученных видов Carabidae был характерен облигатный тип цикла развития. В общей сложности в ходе наших исследований было

выявлено 8 вариантов реализации жизненных циклов доминировавших видов жуужелиц.

Для 7 видов жуужелиц был характерен одногодичный облигатный моновольтинный тип жизненного цикла. Для 4 из них было характерно отсутствие повторного размножения в следующем сезоне, и только у 3 видов жуужелиц наблюдалась рециклика. У некоторых видов отмечены различные сроки сезонного развития в различных биотопах. Так, например, размножение *C. sutanus* в большинстве биотопов происходило в весенне-летний период, за исключением субальпийского луга, где период спаривания и откладки яиц приходился на более поздние сроки – начало – середину лета.

У 7 видов жуужелиц наблюдалось прохождение полного онтогенетического цикла в течение 2 лет. У большинства видов с двухгодичным развитием отмечено повторное размножение имаго в следующем сезоне, хотя жизненный цикл некоторых видов, таких как *C. prometheus*, в одних биотопах реализовывался как рецикл, а в других – как моноцикл. Сезонная активность, связанная с периодом размножения, также как и у видов с одногодичным развитием, происходила либо в весенне-летний, либо раннелетний период. Отдельные виды, в зависимости от биотопа, проявляли как весенне-летнюю, так и раннелетнюю активность. Такая ситуация наблюдалась у *C. circassicus*, для которого размножение в условиях высокогорного пихтового леса происходило с конца мая до начала июля, а в условиях субальпийки – с середины июня до августа.

Варианты совпадений различных форм разобшенности у изучаемых видов жуужелиц и их количество в разрезе модельных биотопов представлены в таблице 4.

Таблица 4 - Формы разобщенности и количество их совпадений у совместно обитающих модельных видов жуужелиц одного рода

Биотоп (сокращенно е название)	Жизненная форма	Совпадение			Число совпадений
		линейные размеры	тип жизненного цикла	сроки яйцекладки	
род <i>Carabus</i> Linnaeus, 1758					
НДЛ	+	-	-	+	6
НДБЛ	+	-	-	+	6
СБГЛ	+	+	+	+	24
СДЛ	+	-	-	+	16
ВГЛ	-	-	-	-	0
ВНЛг	-	-	-	-	0
ВБЛ	-	-	-	-	0
ВБПЛ	-	-	-	-	0
ВВЛг	-	-	-	-	0
ВПЛ	+	+	+	+	23
САЛг	+	+	+	+	34
род <i>Pterostichus</i> Bonelli, 1810					
ВПЛ	-	-	-	+	2

Примечание: расшифровка сокращенных названий биотопов приведена в таблице 1

Заключение

Массовые виды Carabidae в условиях Северо-Западного Кавказа в большинстве биотопов снижают или избегают межвидовую конкуренцию за счет одновременной реализации ряда форм дифференциации экологических ниш. Представленные результаты свидетельствуют, что у большинства совместно обитающих видов наблюдались различия минимум по двум важнейшим критериям, наличие которых, на наш взгляд, лежит в основе оптимального сосуществования видов в пределах одного биотопа и ареала. Немногие Carabidae имели различие только по одному рассматриваемому параметру разделения экологических ниш. И только в среднегорном буково-грабовом лесу, высокогорном пихтовом лесу и субальпийском луговом ценозе ряд видов рода *Carabus* L. не имел значимых различий по предложенным критериям. Поскольку у совместно обитающих жуужелиц этих биотопов не наблюдалось нарушений возрастной структуры популяций и изменений последовательности возрастных фаз, что свидетельствует в пользу удовлетворительно-

оптимального взаимодействия имаго Carabidae, то у них реализуются очевидно иные формы дифференциации экологических ниш. В наших исследованиях не изучались пищевая специализация, суточная активность имаго, биологические и морфологические особенности личинок и ряд других параметров, присущих этим видам жуужелиц, которые также могут выступать факторами дифференциации экологических ниш. Тем не менее, мы склонны предполагать, что именно благодаря таким параметрам возможно совместное существование этих видов.

Список использованной литературы

1. Боховко Е.Е. Жизненные циклы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроландшафте юга Кубанско-Приазовской низменности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 22 с.
2. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
3. Макаров К.В., Маталин А.В. Локальная фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях: Сборник, посвящённый 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова; М.–София: Т-во научных изданий КМК – Pensoft Publ., 2009. С. 353-374.
4. Маталин А.В. Типология жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Зоол. ж. 2007. Т. 86, Вып. 10. С. 1196-1220.
5. Маталин А.В. Жизненные циклы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Автореф. дис. ... доктора биол. наук. М., 2011. 47 с.
6. Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 283 с.
7. Barber H.S. Traps for cave-inhabiting insect // J. Elish. Mitchell Sci. Soc. 1931. Vol. 46, № 3. P. 259-266.
8. Heydemann B. Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren // Wanderversammlung Deut. Entomol., Ber. über die 7, Berlin, 8-10 Sept. 1954; Berlin: Deut. Akad. d. Ldwiss., 1955. S.172-185.
9. Heydemann B. Über die Bedeutung der «Formalin fallen» für die zoologische Landesforschung // Faun. Mitt. N. dtsh. 1956. Bd 6. S.19-24.
10. A Checklist of the Ground-Beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae) / O.L. Kryzhanovsky, I.A. Belousov, I.I. Kabak et al. Sofia – Moscow: Pensoft, 1995. 271 p.
12. Renkonen O. Statisch-ecologisch Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1938. № 6. S. 1-226.
13. Wallin H. Distribution, movement and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields // Plant protection reports and dissertation of the Swedish Univ. for Agric. Sci. Uppsala. 1987.Vol. 15. P. 3-19.

References

1. Bohovko E.E. The life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in agricultural landscapes of southern Kuban-Azov Lowland: Author. dis. ... Candidate. biol. Science. M., 2006. 22.
2. Dzhiller P. Structure of communities and ecological niche. Springer-Verlag, 1988. 184 p.
3. Makarov K.V., Matalin A.V. Local fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as an object of study (for example karabidofauna Prieltonya) // Species and communities in extreme conditions: The collection is dedicated to the 75th anniversary of academician Yuri Ivanovich Chernov, Moscow-Sofia: Association of scientific publications KMC - Pensoft Publ., 2009. Pp. 353-374.
4. Matalin A.V. Typology of the life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palearctic // Zool. Well. 2007. T. 86, Vol. 10. Pp. 1196-1220.
5. Matalin A.V. The life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) West Palaearctic // Author. dis. ... Dr. biol. Science. M., 2011. 47.
6. Sharov I.H. Life forms of beetles (Coleoptera, Carabidae). Moscow: Nauka, 1981. 283 p.
7. Barber H.S. Traps for cave-inhabiting insect // J. Elish. Mitchell Sci. Soc. 1931. Vol. 46, № 3. P. 259-266.
8. Heydemann B. Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren // Wanderversammlung Deut. Entomol., Ber. über die 7, Berlin, 8-10 Sept. 1954; Berlin: Deut. Akad. d. Ldwiss., 1955. pp.172-185.
9. Heydemann B. Über die Bedeutung der «Formalin fallen» für die zoologische Landesforschung // Faun. Mitt. N. dtsch. 1956. Bd 6. pp.19-24.
10. A Checklist of the Ground-Beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae) / O.L. Kryzhanovsky, I.A. Belousov, I.I. Kabak et al. Sofia - Moscow: Pensoft, 1995. 271 p.
12. Renkonen O. Statisch-ecologisch Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1938. № 6. pp. 1-226.
13. Wallin H. Distribution, movement and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields // Plant protection reports and dissertation of the Swedish Univ. for Agric. Sci. Uppsala. 1987.Vol. 15. Pp. 3-19.