

## Пространственная гетерогенность населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте леса и степи: локальный уровень рассмотрения

И. И. ЛЮБЕЧАНСКИЙ\*, А. Н. БЕСПАЛОВ\*\*

*\*Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: lubech@rambler.ru*

*\*\*Институт почвоведения и агрохимии СО РАН  
630099, Новосибирск, ул. Советская, 18  
E-mail: a.bespalov@bk.ru*

### АННОТАЦИЯ

Изучено сообщество жужелиц в лесостепи на юге Западной Сибири на 180-метровом непрерывном трансекте от центра колка через остепненные и мезофитные луга к отдельно стоящему дереву. Показано, что население жужелиц может быть разделено на варианты, свойственные открытым и древесным биотопам. Население открытых биотопов более дифференцировано, чем лесное, и подразделено на варианты степных и луговых местообитаний. Выделены также виды-генералисты, не предпочитающие определенных травяных биотопов.

**Ключевые слова:** жужелицы, Carabidae, биотопическое распределение, структура сообщества, пространственная гетерогенность, лесостепь.

Разнообразным и богатым видами сообществ жужелиц свойственна сложная пространственная и временная структура [1], которая для многих карабидоценозов не выявлена до сих пор. На пространственное распределение этих жуков в мелком и среднем масштабе пространства влияют особенности растительного покрова [2–4]. Для жужелиц как неспециализированных хищников большее значение имеет не флористический состав населяемых ими растительных сообществ, а жизненные формы растений, густота травостоя и прочие параметры, которые не всегда легко учесть [5, 6].

Учеты герпетобионтов обычно приурочивают к границам растительных ассоциаций: т. е. пользуются дискретными и по возможности контрастными биотопами. Такой подход оправдан, когда требуется охватить все разнообразие местообитаний, представленных в

данной местности, что позволяет полнее исследовать локальную фауну и выявить биотопическую приуроченность видов [7]. Однако, чтобы оценить “с точки зрения” жужелиц ширину и проницаемость границ фитоценозов, самостоятельность переходных биотопов, определить пределы толерантности видов, найти зоны сгущения видового богатства и численности, нужно проводить учеты на непрерывном трансекте, где расстояния между пробными площадями близки к размерам самих этих участков.

В этой работе исследована смена фауны и населения жужелиц на профиле длиной около 180 м, расположенном в лесостепи на юге Западной Сибири и включающем фитоценозы колка, опушки, отдельно стоящих деревьев, мезофитных и остепненных лугов. В исследовании дискретных биотопов этого участка показано, что население жужелиц может быть разделено на свойственное древесным и травянистым местообитаниям [8].

Любечанский Илья Игоревич  
Беспалов Алексей Николаевич

Аналогичные данные на этой же территории получены для другой группы членистоногих, связанных с почвой, – ногохвосток (*Collembola*) [9] и даже для аэриобионтов – настоящих мух (*Muscidae*) [10]. Предмет настоящего исследования – “тонкая структура” этого малого по размерам, но весьма репрезентативного карабидоценоза.

#### РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на плоском водоразделе Барабинской южной лесостепи Западной Сибири (окрестности пос. Троицкое Карасукского района Новосибирской области, 53° 42,8' с. ш., 77° 42,5' в. д.) с 28 мая по 21 июня и с 5 по 22 июля 2008 г. От центра березового колка через различные варианты мезофитных и остепненных лугов к отдельно стоящему дереву выбран непрерывный профиль длиной 180 м. Перпендикулярно его оси через каждые 10 м заложили 19 линий ловушек по 5 шт. в линии. Расстояние между ловушками 1 м. Выделено 6 групп линий ловушек (позиций).

Позиции 1–3. Осиново-березовый колкок на лесной дерновой солоди, 200–300 м в диаметре, с низким древостоем (*Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L.) и кустарниками, с общим проективным покрытием около 100 %, с хорошо выраженной подстилкой из мертвых листьев и редким лесным травостоем.

4–6. Разреженное окружение колка из высоких берез, шириной 10–20 м, с проективным покрытием около 70 % и травяным покровом из луговых трав (горичник *Peucedanum morisonii* Besser ex Spreng., *Anemone* sp., *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Fragaria viridis* (Duchesne) Weston, *Iris ruthenica* Ker Gawl., *Vicia cracca* L., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench и др.) на серой лесной почве.

7–11. Вейниково-горичниковый остепненный приколочный луг с отдельными березами, шириной 30–50 м, с содоминантами из степных, луговых и галофитных трав (*Festuca valesiaca* Gaudin, *Artemisia* spp., *Galatella* sp., *Plantago media* L., *Achillea millefolium* L., *Poa pratensis* L. и др.), 35–40 видов на 100 м<sup>2</sup> на лугово-черноземной солонцеватой почве. Внутри этой позиции отмечена следующая дифференциация: 7–8 – луг у границы колка, 9–10 – открытый луг с доминированием

*P. morisonii*, 11 – то же, в слабом понижении рельефа.

12–13. Пыльно-ковыльно-типчаковые солонцеватые степные участки на среднестолбчатых и глубоких солонцах, расположенные пятнами диаметром 10–15 м среди остепненного луга. Содоминанты: *Elytrigia repens* (L.) Nevsk., *C. epigejos*, *Koeleria* sp., *P. pratensis*, *Potentilla argentea* L., *Artemisia* spp., общее проективное покрытие 60–80 %, 34 вида на 100 м<sup>2</sup>.

14–17. Остепненный луг на обыкновенном черноземе. Проективное покрытие 80–90 %, 40–60 видов на 100 м<sup>2</sup>, доминанты – *P. morisonii*, *Scabiosa* sp., *Poa* spp., *Koeleria* sp., *A. millefolium*, *Trifolium pratense* L., *Onosma simplicissima* L., *Carex macroura* Meinhsh.

18–19. Одиночные березы (*B. pendula*): многоствольные крупные деревья, разбросанные среди остепненного луга на расстоянии 100–150 м друг от друга, с проекцией кроны 10–12 м, с луговым и степным травостоем под кроной (*Stipa krylovii* Roshev., *F. valesiaca*, *Poa* spp., *Anemone* spp., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Medicago sativa* L., *Artemisia* spp.) на обыкновенном черноземе.

В качестве ловушек использовали пластиковые стаканчики диаметром 6,5 см с 3 %-м раствором уксусной кислоты в качестве фиксирующей жидкости. Ловушки проверяли каждые 5 дней. Всего отработано более 5000 ловушко-суток, собрано около 1500 экз. жуужелиц 57 видов (см. таблицу). При обработке использовали программы ECOS 1.3 [11], PAST 1.57 [12].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Ранговое распределение видов по обилию.** Значения численности каждого вида жуужелиц за весь период учетов ранжированы по убыванию (см. таблицу). Уменьшение обилия с увеличением ранга происходит неравномерно – виды жуужелиц разделены на 5 групп в соответствии с их долей от суммарного обилия. Первая группа состоит из одного вида – абсолютного доминанта по суммарной динамической плотности – *Poecilus fortipes* Chaud., доля которого составляет около 21 %. Ко второй группе отнесены 8 видов, суммарная доля которых составляет около 50 %, к третьей – 7 (15 %), к четвертой – 18 (10 %). Пятая группа (малочисленных, редких и еди-



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
30	<i>Amara consularis</i> (Duft.)	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	3,3	3,3	0	0	0	0	0	0	0	14,6
31	<i>Dolichus halensis</i> (Schall.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	8	0	12
32	<i>Harpalus akimiri</i> Tschitsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	12
33	<i>Harpalus amplicollis</i> Men.	0	0	0	0	4	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
34	<i>Harpalus pumilus</i> (Sturm)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	4	0	0	0	12
35	<i>Amara aenea</i> (De Geer)	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
36	<i>Amara infima</i> (Duft.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	8
37	<i>Chaenius tristis</i> (Schall.)	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
38	<i>Cymindis equestris</i> Gebl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	8
39	<i>Harpalus rufuscapus</i> Gebl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	8
40	<i>Symuchus vivalis</i> Ill.	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
41	<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer)	0	0	0	3,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	7,3
42	<i>Amara similata</i> (Gyll.)	0	0	6,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,7
43	<i>Badister lacertosus</i> Sturm	0	0	6,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,7
44	<i>Amara majuscula</i> (Chaud.)	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
45	<i>Amara saxicola</i> Zimm.	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
46	<i>Calosoma denticolle</i> Gebl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4
47	<i>Cymindis lateralis</i> F.-W.	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
48	<i>Cymindis variolosa</i> (F.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	4
49	<i>Harpalus brevicornis</i> Germ.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4
50	<i>Harpalus calathoides</i> Motsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4
51	<i>Harpalus latus</i> (L.)	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
52	<i>Harpalus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4
53	<i>Harpalus subcylindricus</i> Dej.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4
54	<i>Notiophilus germinyi</i> Fauv.	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
55	<i>Panagaeus bipustulatus</i> (F.)	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
56	<i>Pterostichus strenuus</i> (Panz.)	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
57	<i>Harpalus brevis</i> Motsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,3	0	3,3
	Всего в биотопе	92	232	380,7	363,3	387,3	348,5	123,3	83,3	63,3	59,3	109,9	169,2	87,3	91,3	127,3	373,3	131,3	328,5	24	3575,1

ничных видов) – наибольшая по их числу (23) и наименьшая по доле в общей численности (около 4 %). Такое распределение обилия больше всего соответствует модели случайной границы экологической ниши с перекрытием ниш (модель разломанного стержня Р. Мак-Артура, тип 2) [11], которая объясняет 94,66 % дисперсии данных. Подобное распределение обилия типично для многовидовых сообществ жуужелиц, организованных не столько под влиянием конкуренции, сколько по потреблению независимых ресурсов по “принципу сосуществования” [13].

**Классификация видов по биотопической приуроченности.** Проанализирована приуроченность видов жуужелиц к определенным биотопам. При этом из анализа исключены виды (пятая группа), встреченные единично. С помощью метода невзвешенной пары (paired group) по коэффициентам сходства Жаккара построена дендрограмма сходства видов по их пространственному размещению на профиле (рис. 1). Видно четкое разделение на две ветви – видов открытых биотопов и приуроченных к древесным формациям. Однако использование непрерывной линии учетных площадок позволяет выявить биотопическое распре-

деление видов в масштабе десятков метров и отдельных фитоценологических контуров.

Рассмотрим ветвь видов, приуроченных к древесным формациям. От нее отходит небольшая ветвь, включающая *C. melanocephalus* и *Amara consularis*. Они приурочены преимущественно к границе колка (позиции 4–6), но встречаются в небольшом количестве и на лугах (7–11). От оставшейся части лесных видов отделяется *Curtonotus castaneus*, массовый вид на границе колка, но отмеченный и на приколочном лугу. В дальнейшем от основной ветви отходит ветвь *Badister bullatus* и *P. versicolor*, которые встречаются только на краю колка. Остальную часть кластера формируют виды, которые встречаются исключительно в древесных формациях (1–5): во всех или почти во всех. К ним относятся *Pterostichus oblongopunctatus*, *Agonum gracilipes* и ряд видов рода *Amara*: *A. brunnea*, *A. eurynota*, *A. bifrons*, *A. communis*.

Группа видов жуужелиц открытых биотопов очень дифференцирована. В первую очередь от нее отходит ветвь, которая включает виды, приуроченные к остепненному лугу (позиции 14–16), но почти не встреченные на солонцовых позициях профиля (12–13).

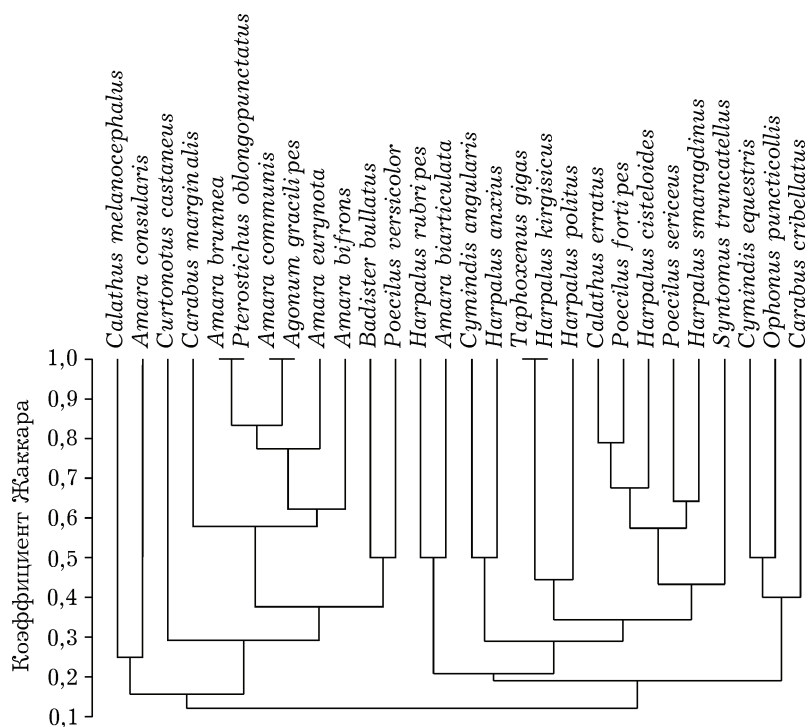


Рис. 1. Совместная встречаемость видов в сообществе жуужелиц южной лесостепи (коэффициент Жаккара, метод невзвешенной пары)

В нее вошли *A. equestris*, *Ophonus puncticollis* и *Carabus cribellatus*. Затем выделена группа малочисленных видов, встречающихся в большинстве луговых позиций: это *H. rubripes* и *A. biarticulata*. Следующая ветвь также состоит из двух видов – *Cymindis angularus* и *H. anxius*, которые предпочитают наиболее влажные позиции: приколочный луг (7–8) и луг с доминированием горчичника (9–11). Следующей от кластера отделяется ветвь степных видов: к ним относятся *Tarphoxenus gigas* и *H. kirgisisicus*, найденные исключительно в степных позициях (12–13), и *H. politus*, который в малом количестве встречен и на соседних лугах (6, 11, 15, 17). Затем отделена ветвь из одного вида *Syntomus truncatellus*: он встречается не только в открытых биотопах, но и в древесных позициях. Оставшуюся часть кластера образуют виды, имеющие наиболее сходное распределение по профилю. В ней можно выделить две ветви видов: луговые и приуроченные к солонцу. К строго луговым относятся *P. fortipes*, *Calathus erratus* и *H. cisteloides*. Последний может встречаться и на границе колка, при этом не заходя в глубь него. К видам луговых формаций, которые предпочитают солонец, относятся *P. sericeus* и *H. smaragdinus*.

**Классификация вариантов населения.** Население жужелиц изученной трансекты также можно разделить на варианты, свойственные открытым и древесным биотопам. Население открытых биотопов, в свою очередь, делится на варианты мезоксерофитных степных и мезофитных луговых местообитаний (рис. 2).

В лесную группу отнесены варианты сообществ позиций с 1-й по 5-ю, где доминирует *P. oblongopunctatus*. Степная группа менее однородна и разделена на две подгруппы. В первую входят карабидокомплексы 16-й и 18-й позиций, где доминирует *P. fortipes*. На ее образование повлияло большое количество особей *C. erratus*, так как *P. fortipes* преобладает во всех открытых биотопах. Во вторую входят сообщества 10–15-й позиции за счет обильных *S. truncatellus* и *P. sericeus*. Третья, луговая, группа сообществ также делится на две подгруппы. Первая – население 7-го и 9-го биотопов, формируемое преимущественно *H. smaragdinus*, *H. cisteloides* и *Calathus erratus*. Вторая подгруппа – население 6, 8 и 17-й позиции. К перечисленным

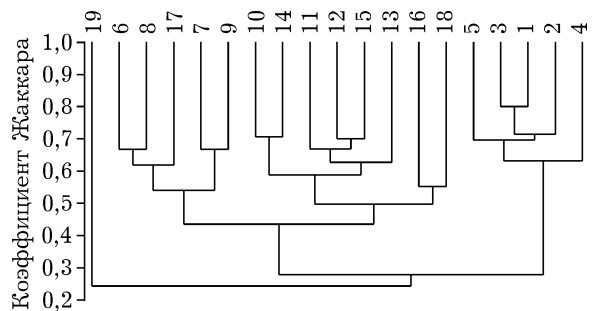


Рис. 2. Сходство населения жужелиц на трансекте колка – луг (коэффициент Жаккара, метод невзвешенной пары). Обозначения биотопов см. в тексте

видам добавляются представители *Amara*, в частности *A. bifrons*. Вариант населения жужелиц под кроной одиночной березы (19) обособлен в связи с бедностью фауны и низким обилием в этой позиции.

При классификации видов по их “верности” биотопам (см. рис. 1) виды открытых биоценозов не образуют компактные “луговую” и “степную” группы, хотя варианты населения лугов хорошо обособляются от степных при группировке сообществ жужелиц различных позиций профиля (см. рис. 2). Это можно объяснить меньшей избирательностью многочисленных видов в выборе биотопов. Малочисленные виды более специализированы, их “наборы” и придают своеобразие населению отдельных местообитаний.

**Пространственное распределение жужелиц доминирующих видов.** При анализе биотопической приуроченности видов в соответствии с распределением их численности по профилю (рис. 3) их можно разделить на 4 группы: 1) виды древесных формаций (“лесные”); виды открытых биотопов, предпочитающие: 2) луговые позиции, 3) степные позиции и 4) не имеющие определенного предпочтения в выборе открытого местообитания. Биотопическое распределение доминирующих видов, выявляемое непосредственно, в целом соответствует полученному с помощью кластерного анализа населения всего профиля.

Существует точка зрения, что многочисленные виды воспринимают окружающую среду более однородной, чем малочисленные, и среди первых больше видов-генералистов, а среди последних – специалистов [14]. Возможно, в такой особенности обильных видов и лежит причина их большей экологической



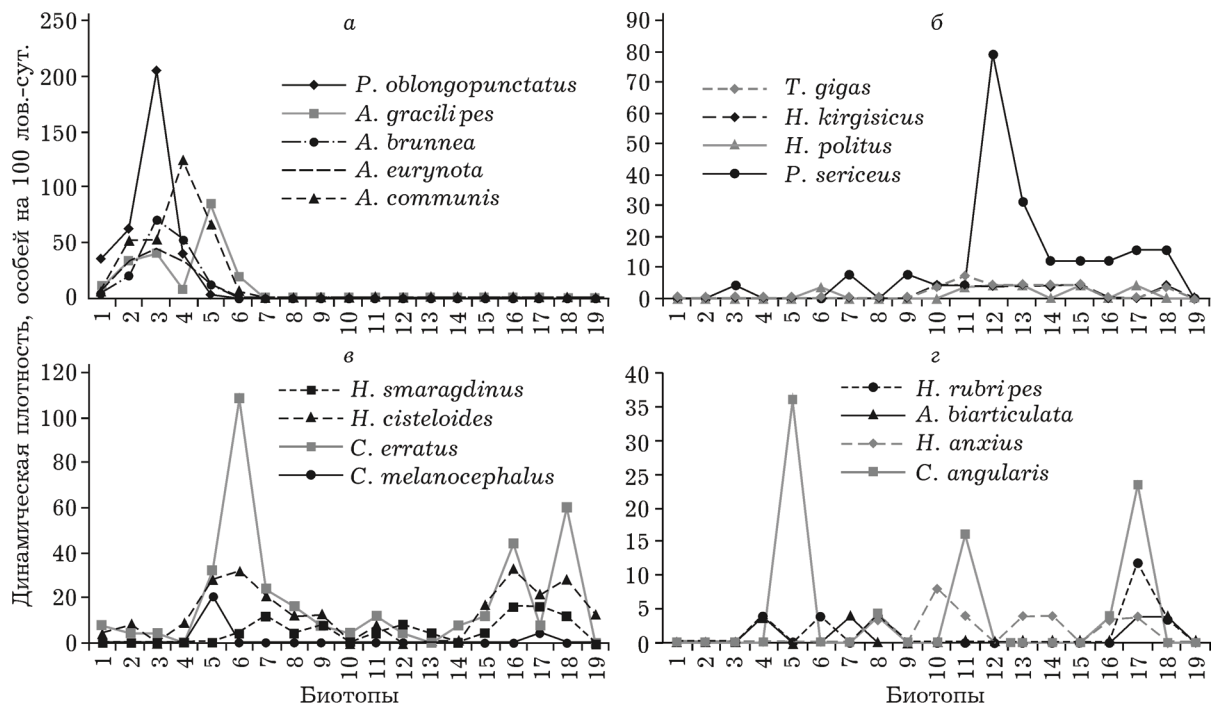


Рис. 3. Распределение видов жуужелиц по трансекте колок – луг: а – древесных местообитаний, б – луговых, в – степных, г – видов-генералистов открытых биотопов

пластичности. Так, *P. fortipes* является генералистом, но и он четко различает лесные и травяные формации. Среди “лесных” видов генералистов нет. Среди обитателей открытых ландшафтов к ним можно отнести некоторые другие обильные виды: *C. erratus*, *H. cisteloides*, *P. sericeus* и *C. angularis*.

#### Зоогеографическая характеристика видов.

При анализе использована ранее опубликованная классификация ареалов жуужелиц [15, 16], за основу которой взята классификация М. Г. Сергеева [17]. Отдельно рассмотрены широтная и долготная составляющие ареала. По широтным составляющим выделены бореальная, суббореальная гумидная, субаридная и полизональная группы. Северная граница распространения видов бореальной группы проходит в тундровой или в лесотундровой зоне. На юге бореальные виды могут проникать в степную зону в центральном секторе Палеарктики или в зону широколиственных лесов в западном и восточном секторах. К суббореальной гумидной группе отнесены виды, которые не встречены севернее средней тайги в центральном секторе Палеарктики. Южная граница распространения видов этой группы проходит по степной зоне. Субаридная группа включает виды, распространенные не

севернее лесостепи. Распространение полизональных видов на севере сходно с бореальными, на юге они проникают в зону полупустынь или еще южнее.

Долготные группы ареалов выделены на основании отношения видов к границам панатлантического, континентального и панпацифического секторов Палеарктики [18]. Виды жуужелиц, встреченные в Барабинской южной лесостепи, разделены на четыре долготные группы: транспалеарктические (в трех секторах Палеарктики), западно-палеарктические (в панатлантическом и континентальном секторах), центральнопалеарктические (в континентальном секторе) и восточно-палеарктические (в континентальном и панпацифическом секторах).

Соотношение ареалогических групп жуужелиц в целом по профилю и в наиболее контрастных биотопах дано на рис. 4.

По числу видов по широтной составляющей ареала в изученной фауне преобладают субаридные виды (36 %), следом – суббореальные гумидные (31 %), потом – полизональные виды (22 %) и меньше всего бореальных видов (11 %). По долготной составляющей ареала в изученном районе преобладают западно-палеарктические виды (61 %),

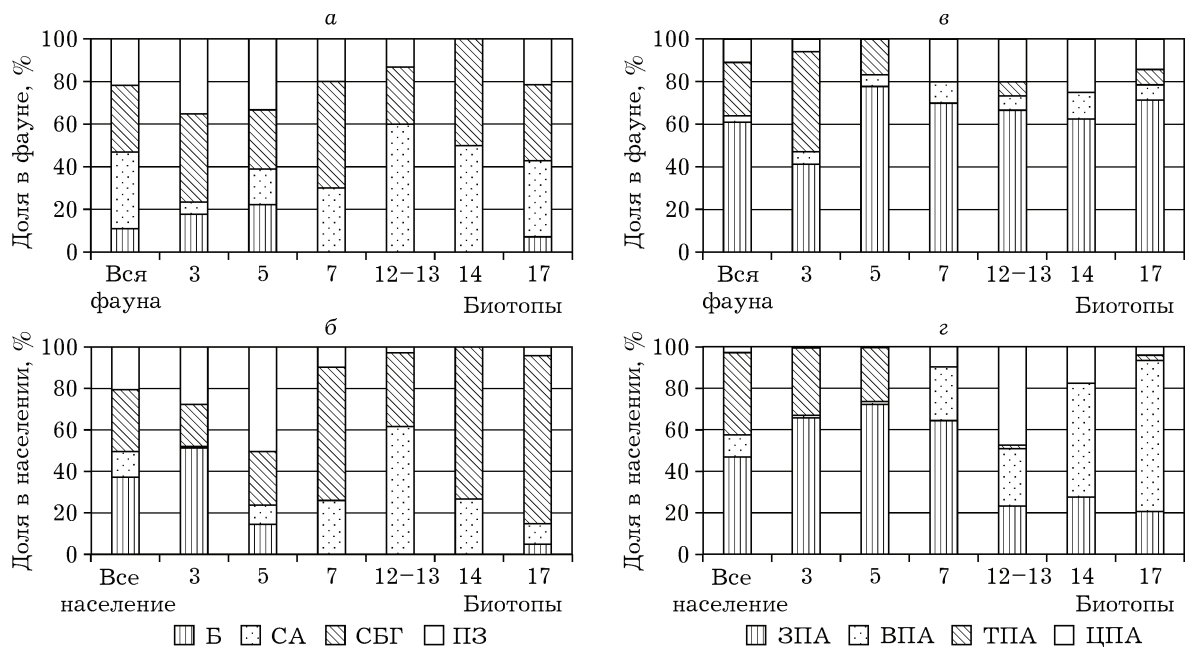


Рис. 4. Встречаемость видов жуужелиц различных ареалогических групп на трансекте в целом и в ее наиболее контрастных местообитаниях. Обозначения биотопов см. в тексте.

а, б – типы ареалов по широтной составляющей. Условные обозначения: Б – бореальные, СА – субаридные, СБГ – суббореальные гумидные, ПЗ – полизональные виды;

в, г – Типы ареалов по долготной составляющей. Условные обозначения: ЗПА – западно-палеарктические, ВПА – восточно-палеарктические, ТПА – транспалеарктические, ЦПА – центральнопалеарктические

сравнительно многочисленны и транспалеаркты (25 %). Меньше всего центрально- (11 %) и восточно-палеарктических (3 %) видов. В целом фауна жуужелиц изученного района может быть охарактеризована как “степная” и “западно-палеарктическая”.

Ареалогический состав населения жуужелиц определяется главным образом доминирующими видами (*A. brunnea*, *P. oblongopunctatus*, *P. fortipes*, *A. communis*, *H. cisteloides* и *C. marginalis*). Преобладают бореальные виды (37 %), следом идут суббореальные гумидные (30 %), а меньше всего полизональных (21 %) и субаридных видов (12 %). По долготной составляющей ареала в населении жуужелиц, как и в фауне, преобладают западно-палеарктические виды (47 %), много транспалеарктов (40 %), а меньше всего восточно- и центральнопалеарктических видов (10 и 3 %). Таким образом, население жуужелиц южной лесостепи можно назвать в целом “лесостепным” или даже “лесным” и (как и фауну) “западно-палеарктическим”.

Такое различие связано с тем, что большее число видов, придающих фауне степной облик, имеет низкую численность. Основ-

ную же массу населения колка и лугов составляют виды, имеющие бореальное и суббореальное гумидное распространение. В населении становится заметной доля восточных палеарктов из-за единственного обильного вида *P. fortipes*.

Таким образом, в южной лесостепи Западной Сибири переходная зона между древесными и травяными биоценозами на локальном уровне не уступает им обоим по площади и отличается специфическим населением жуужелиц. Виды этих жуков по биотопической приуроченности разделяются на лесные, степные и тяготеющие к границе между лесом и степью.

При переходе к более мелким биотопическим выделам становится видно, что различные биотопы (древесные, луговые, степные) имеют специфичные фауну и население жуужелиц в соответствии с типом растительности, причем население луговых биотопов имеет переходный характер между лесным и степным. Ареалогический состав фауны и населения также обусловлен характером растительного покрова. Эта резкая смена происходит на протяжении не более нескольких де-



сятков метров. Даже такие сравнительно подвижные животные, как жужелицы, имеют строгую биотопическую приуроченность и, по-видимому, небольшой радиус индивидуальной миграционной активности, связанный с соответствующими контурами растительности.

Авторы благодарны Р. Ю. Дудко за консультации при определении жужелиц и заведующему Карасукским научным стационаром ИСиЭЖ СО РАН В. А. Шило за помощь в организации полевых работ. Исследование частично поддержано Советом молодых ученых ИСиЭЖ СО РАН.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Крыжановский О. Л. Фауна СССР. Жестокрылые. Жуки подотряда Aderphaga: семейства Rhysodidae, Trachyrachidae, Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. Т. 1, вып. 2.
2. Арнольди К. В., Шарова И. Х., Ключанова Г. Н., Бутрина Н. Н. Жужелицы Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных. М.: МГПИ, 1972. С. 215–230.
3. Niemela J., Haila J., Halme E. Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the Southern Finnish taiga // J. of Biogeography. 1992. Vol. 19, N 2. P. 173–180.
4. Грюнталь С. Ю. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины. М.: Галлея-Принт, 2008.
5. Lindroth C. H. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. 1985. Vol. 15, part 1.
6. Lindroth C. H. Ibid. 1986. Vol. 15, part 2.
7. Макаров К. В., Маталин А. В. Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Москва; София: КМК – Pensoft, 2009. С. 353–374.
8. Любечанский И. И. Население жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) типичных биотопов южной лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомол. журн. 2009. Т. 8, вып. 3. С. 315–318.
9. Березина О. Г. Пространственная структура сообщества коллембол (Hexapoda, Collembola) южной лесостепи Западной Сибири // Там же. 2008. Т. 7, вып. 3. С. 196–202.
10. Сорокина В. С. Фауна и население настоящих мух (Diptera, Muscidae) лесостепной зоны Барабинской низменности // Там же. 2008. Т. 7, вып. 2. С. 161–166.
11. Азовский А. И. ECOS. Проблемно-ориентированный пакет по экологии сообществ. Общее описание программы. М.: МГУ, 1993.
12. PAST: Palaeontological Statistics. 2010. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
13. Den Boer P. J. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationships between species // Netherl. J. of Zoology. 1980. Vol. 30. P. 278–306.
14. Kolasa J. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // Ecology. 1989. Vol. 70, N 1. P. 36–47.
15. Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Фауна и зоогеографическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области // Евразийский энтомол. журн. 2002. Т. 1, вып. 1. С. 30–45.
16. Любечанский И. И. Население жуков-жужелиц западно-сибирской северной тайги и его изменение в процессе зарастания песчаных карьеров // Сиб. экол. журн. 2002. Вып. 6. С. 711–719.
17. Сергеев М. Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986.
18. Емельянов А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомол. обозрение. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 497–522.

## Spatial Heterogeneity of Carabid Beetle Population (Coleoptera, Carabidae) in the Gradient of Forest and Steppe: Local Level of Consideration

I. I. LYUBECHANSKY\*, A. N. BESPALOV\*\*

*\*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: lubech@rambler.ru*

*\*\*Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS  
630099, Novosibirsk, Sovetskaya str., 18  
E-mail: a.bespalov@bk.ru*

Carabid community in the forest-steppe in the south of West Siberia at the 180 m continuous transect from the centre of a small birch forest through steppe and mesophytic meadows to a single tree was studied. It was shown that the carabid communities can be divided into versions characteristic of open and forest habitats. The community of open habitats is more differentiated than the forest one, and it is subdivided into the versions of steppe and meadow habitats. Generalist species exhibiting no preferences for definite grass habitats were also revealed.

**Key words:** Carabidae, habitat, distribution, structure of community, spatial heterogeneity, forest-steppe.