

УДК 595.762.12:574.43

О. С. Комаров, В. В. Бригадиренко

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара

ТРОФІЧНІ ПЕРЕВАГИ *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В УМОВАХ ПІВДЕННОГО ЛІСОСТЕПУ

Досліджено переваги *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) у виборі об'єктів живлення в умовах лісових біогеоценозів південного Лісостепу Полтавської області. Проаналізовано таксономічну, розмірно-вагову та трофічну структуру запропонованих *P. oblongopunctatus* безхребетних. Установлено критерії вибору *P. oblongopunctatus* потенційних трофічних об'єктів: міцність покривів і розміри здобичі, а також її здатність до швидкого пересування.

А. С. Комаров, В. В. Бригадиренко

Днепрпетровский национальный университет им. Олеся Гончара

ТРОФИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ *PTEROSTICHUS* *OBLONGOPUNCTATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Исследованы предпочтения *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) в выборе потенциальных объектов питания в условиях лесных биogeоценозов южной Лесостепи Полтавской области. Проанализирована таксономическая, размерно-весовая и трофическая структура предложенных *P. oblongopunctatus* беспозвоночных. Установлены критерии выбора *P. oblongopunctatus* потенциальных трофических объектов: твердость покровов и размеры добычи, а также ее способность быстро передвигаться.

О. S. Komarov, V. V. Brygadyrenko

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

TROPHIC PREFERENCES OF *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN CONDITIONS OF SOUTH FOREST-STEPPE

The specific trophic preferences of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) as one of the common litter zoophages in forests biogeocenoses of the south forest-steppe in the Poltava region are investigated. Taxonomic, size-weight and trophic structure of potential food objects offered to the *P. oblongopunctatus* was analysed. *P. oblongopunctatus* choice criteria of potential food objects were established: hardness of exoskeleton and size of prey and also victim's ability for to fast moving.

Вступ

Підстилка – одна з найважливіших складових лісового біогеоценозу, це постійне або тимчасове середовище перебування різноманітних груп безхребетних [15; 23; 24]. Підстилковий біогеогоризонт фокусує всю складність і динамічність біогеоценозу в цілому. Тваринне населення в ньому як група консументів виступає споживачем живої

та відмерлої фітомаси і, таким чином, активізує кругообіг речовин. Разом із тим воно створює певні умови для стимулювання активності редуцентів: актиноміцетів, грибів, бактерій. Підстилкова мезофауна прискорює проходження екосистемою певних етапів кругообігу речовин і трансформації енергії [2; 3; 14]. Серед підстилкової мезофауни особливий інтерес становлять популяції доміантних видів зоофагів, які виконують роль регуляторів чисельності консументів першого та другого порядків. Це, насамперед, такі представники родини Carabidae як *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Calathus ambiguus* (Paykull, 1790), *C. melanocephalus* (Linnaeus, 1758) [16].

Багато літератури з дослідження трофічної спеціалізації турунів присвячено ролі цих комах як корисних для людини ентомофагів [12; 13; 25], які знищують різноманітних шкідників, що описують візуальні та лабораторні експерименти, або з найдосконалішими сучасними методиками, такими як маркування здобичі радіоактивними ізотопами або розпізнавання специфічних протеїнів [1; 8].

Достатньо досліджень присвячено вивченню трофіки турунів, що належать до роду *Pterostichus*, оскільки ці жуки проявляють себе активними хижаками та поширені у лісових біогеоценозах [20; 30; 33; 35; 39]. Вивчення жуків, які мешкають у лісах, проводилися D. F. Dennison та I. D. Hodkinson [31], J. H. Frank [32], M. Loreau [38].

При аналізі літературних джерел привертає увагу той факт, що значну частину хижих турунів, через їх широкий спектр живлення, можна було б віднести до пантофагів. Наприклад, туруни роду *Carabus* окрім різноманітних безхребетних споживають трупи комах [31; 38; 40]. У лабораторних умовах ці жуки відносно добре жили та розмножувалися, харчуючись м'ясом [21]. Крім тваринної їжі вони включають до свого раціону і рослинну: плоди, квіти та інші частини рослин [41]. Здатність перетравлювати рослинну їжу зумовлюється наявністю целюлаз, які містяться у кишковоки [34]. Проте, оскільки рослинна їжа забезпечує лише виживання особин і недостатня для розмноження, а основний раціон складається завдяки тваринній їжі [40], цю групу тварин слід відносити до хижаків.

Незважаючи на досить численні здобутки у вивченні трофічних особливостей підстилкових безхребетних, залишаються маловивченими такі питання як трофічна спеціалізація доміантних видів турунів у лісових біогеоценозах південного Лісостепу (Полтавська обл.). Вирішенню цих питань на прикладі трофоконсортивних зв'язків хижих видів турунів, обраних як модельні об'єкти, що домінують, присвячено дану статтю.

Один із доміантних видів у регіоні – *P. oblongopunctatus* – транспалеарктичний неморальний вид. У Західній Європі та на території колишнього Радянського Союзу [26; 27] – характерний мешканець лісів, який домінує серед інших турунів. У європейській частині колишнього СРСР поширений від середньої тайги до байрачних дібров степової зони [7]. Населяє як хвойні, так і листяні ліси [9]. У північній тайзі поодинокі реєструється на приморських луках [6]. *P. oblongopunctatus* – екологічно пластичний вид, що віддає перевагу температурі +16...+20 °C та вологості 40–95 % [4; 5; 18]. Переважно нічний і сутінковий вид.

У зоні широколистяних лісів Московської області зимують жуки, активні із середини квітня до середини липня, а також із кінця серпня до кінця вересня [7; 10]. Мають весняний тип розмноження, два піки активності. Першого максимуму споживання їжі жуки досягають навесні: активізуються дорослі комахи. Максимальна активність спостерігається у кінці травня – на початку червня, під час розмноження. У середині літа (липень) переходять у укриття і припиняють жити. Другий максимум (середина вересня) пояснюється активністю особин, що пов'язано з появою молодих

жуків, які готуються до зимівлі. Популяції *P. oblongopunctatus* складаються з особин трьох–чотирьох поколінь. Причому особини другого року життя складають 30–40 %, третього – не більше 8 %. Спостереження за сезонною активністю турунів виявили, що особини старших віків стають активнішими раніше за жуків, які вийшли з лялечок минулої осені [29].

Свідчення про живлення *P. oblongopunctatus* на основі серологічного аналізу наведені в роботах Н. Koehler [36], М. Loreau [38], Т. К. Сергєєвої та С. Ю. Грюнталя [11; 19]. Склад здобичі, що наводиться, доволі широкий, включає довгоносиків, стафілінів, різноманітних личинок (коваликів, мух, павуків, попелиць, метеликів) колембол, дощових черв'яків, кліщів, цикад, клопів тощо.

Мета даної роботи – визначити трофічні переваги *P. oblongopunctatus* і оцінити роль хижака в регулюванні чисельності домінуючих видів ґрунтово-підстилкової мезофауни природних лісових біогеоценозів південного Лісостепу Полтавської області.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження підстилкової мезофауни та трофічних спектрів домінуючих турунів у герпетобії природних лісових угруповань проводились у Кременчуцькому та Козельщанському районах Полтавської області. Безхребетних збирали за допомогою пасток Барбера [17; 28] без фіксатора з невеликою кількістю сухого листа або хвої та методом ручного розбирання підстилки [22] рано вранці або у першій половині дня. Після ночі у пастках опиняється велика кількість дрібних безхребетних, які часто поїдаються хижими безхребетними, що також потрапляють до пасток. Тому виникає необхідність у їх розподілі. Для перебування безхребетних у лабораторних умовах, їх тривалого зберігання, використовували пластикові контейнери з вентиляцією, зразками підстилки та ґрунту лісових біогеоценозів, звичайних для даної групи безхребетних. Періодично зразки підстилки зволожували або замінювали на нові.

При проведенні досліджень трофіки використовували чашки Петрі зі зволоженим піском. Під час експерименту до хижака в окрему чашку Петрі (з відповідним номером) підсаджували один екземпляр передбачуваної жертви. Чашку Петрі заносили до темного прохолодного приміщення та залишали на добу. Потім перевіряли результат. У тих випадках, коли жертва не була з'їдена (негативний результат) її заміняли на іншу особину цього ж виду. Таким чином, кратність експериментів у середньому дорівнює 10. Винятки – тільки ті випадки, коли не було можливості дістати кормові об'єкти у необхідній кількості.

Результати проведених дослідів щодо трофічної спеціалізації *P. oblongopunctatus* схематично відображені на просторово-функціональній моделі. Для окремого біогео-горизонту (підстилки) модель побудована у двовимірній системі координат. Шкала осі абсцис відображає середню суху вагу тварин. Окремі трофічні рівні на осі ординат роз'єднані: знизу розподілені фітофаги та сапрофаги (разом із фітосапрофагами, копрофагами та некрофагами), над ними зоофаги I, II та III порядків (із паразитами та пантофагами включно). Таким чином, на моделі схематично показано розподіл безхребетних у окремому біогеоценозі залежно від ваги та трофічної спеціалізації.

Результати та їх обговорення

Для визначення трофічної спеціалізації *P. oblongopunctatus* проведено 4 399 лабораторних експериментів, у результаті яких встановлено, що обрана здобич визначається ступенем хітинізації, розмірами та трофічною спеціалізацією (табл.).

**Трофічні зв'язки *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787)
із доміантними групами безхребетних лісових біогеоценозів (Полтавська обл.)**

Вид харчового об'єкта	Загальна кількість дослідів	Частка особин (%), з'їдених <i>P. oblongopunctatus</i>
<i>Entomobridae sp.</i>	87	3,4
<i>Eurygaster integriceps</i> Puton, 1881	38	7,9
<i>Lathrobium sp.</i>	43	9,3
<i>Acari sp.</i>	42	9,5
<i>Syntomus truncatellus</i> Linnaeus, 1761	50	18,0
<i>Mesostigmata sp.</i>	61	26,2
<i>Porcellio scaber</i> Latreille, 1804 (2 мм)	56	62,5
<i>P. scaber</i> Latreille, 1804 (1 мм)	56	78,6
<i>Geophilidae sp.</i>	38	78,9
<i>Lygaeidae sp. (larvae)</i>	37	81,1
<i>Nabis sp.</i>	26	84,6
<i>Geophilidae sp.</i>	41	85,4
<i>Megalonotus dilatatus</i> (Herrich-Schäffer, 1840)	58	89,7
<i>M. chiragrus</i> (Fabricius, 1794)	43	93,0
<i>Linyphia sp.</i>	30	93,3
<i>Dermestes lanarius</i> Illiger, 1801	17	94,1
<i>Cetonia aurata</i> (Linnaeus, 1758) (larvae)	26	96,2
<i>Elateridae sp. (larvae)</i>	39	100,0
<i>Leptothorax crassispinus</i> Karavaiev, 1926	40	100,0
<i>Diptera sp. (larvae)</i>	45	100,0
<i>Nematocera sp.</i>	88	100,0
<i>Anthocoridae sp.</i>	32	100,0
<i>Chrysomelidae sp. (pupa)</i>	41	100,0
<i>Lygaeidae sp. (larvae)</i>	33	100,0
<i>Inocellia crassicornis</i> Schneid (larvae)	15	100,0
<i>Thanasimus formicarius</i> Linnaeus, 1758	17	100,0
<i>Forficula tomis</i> (Kolenati, 1846)	25	100,0
<i>Asilidae sp. (larvae)</i>	17	100,0
<i>Cantharis sp. (pupa)</i>	36	100,0
<i>Harpalus sp. (larvae)</i>	20	100,0
<i>Opiliones sp.</i>	6	100,0
<i>Prosternon tessellatum</i> Linnaeus, 1758 (pupa)	41	100,0
<i>Curculionidae sp.</i>	42	100,0
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	43	100,0
<i>Serica brunnea</i> (Linnaeus, 1758)	39	100,0
<i>Lagriia hirta</i> (Linnaeus 1758)	41	100,0

Трофічна спеціалізація *P. oblongopunctatus* характеризується особливими рисами. Серед спожитої здобичі зафіксовано випадки поїдання *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 (Scutellaridae), *Lathrobium sp.* (Staphylinidae) та *Linyphia sp.* (Linyphiidae). Перші два види здобичі вживались неохоче, останній, навпаки, поїдався у досить значній кількості (рис. 1).

При згодовуванні представників підряду Entomobryomorpha зафіксовано невисокі результати (див. табл.). Цікавість туруна до пропонованих Асагі набуває особливих характеристик: відсотки поїдання Асагі sp. збільшилися удвічі, а кількість спожитих *Mesostigmata sp.* скоротилася учетверо порівняно з іншими доміантними хижими турунами (*Calathus ambiguus* (Paykull, 1790)), що мешкають у тих самих біогеоценозах [16].

P. oblongopunctatus характеризується нами як доволі агресивний хижак (рис. 1). Підкреслимо зафіксовані результати при поїданні Isopoda. Як передбачувана здобич згодувували личинок *Porcellio scaber* Latreille, 1804 молодих віків, розрізняючи їх за довжиною тіла. На противагу *C. ambiguus*, підслідних *P. oblongopunctatus* не приваблювали мокриці, що мали довжину тіла 3 мм і більше, відсотки з'їденої здобичі значно нижчі. Це підтверджує, що *P. scaber* не входить до основного раціону *P. oblongopunctatus*. Турун полює на цих безхребетних скоріше за все при випадкових зустрічах. Дослідження даного трофічного об'єкта у природних умовах (або наближених до таких) продовжуються. Серед запропонованих імаго Carabidae позитивна реакція відмічена при підсаджуванні *Syntomus truncatellus* Linnaeus, 1761: кількість з'їдених екземплярів найвища порівняно з іншими видами турунів, які використовувалися як передбачувана здобич (рис. 2). Високі результати отримані при згодовуванні личинок *Harpalus sp.* (100 %). Привабливі об'єкти живлення для *P. oblongopunctatus* – представники Hemiptera. Досліди з невеликими клопами та їх личинками, поширеними у підстилковому горизонті, відмічені високими результатами. Постійний мешканець підстилки *Geophilidae sp.* активно поїдався туруном.

Серед безхребетних із м'якими покривами *Dermestes lanarius* Illiger, 1801 та личинки *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1758) реєструється більша кількість спожитих екземплярів порівняно з *C. ambiguus*, що свідчить про суттєвий вплив *P. oblongopunctatus* на трофічну структуру підстилкової мезофауни обстежених лісових біогеоценозів [16]. Це підтверджують високі результати (100 %), зафіксовані при згодовуванні *Forficula tomis* (Kolenati, 1846), *Thanasimus formicarius* (Linnaeus, 1758), *Curculionidae sp.* (pupa), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826).

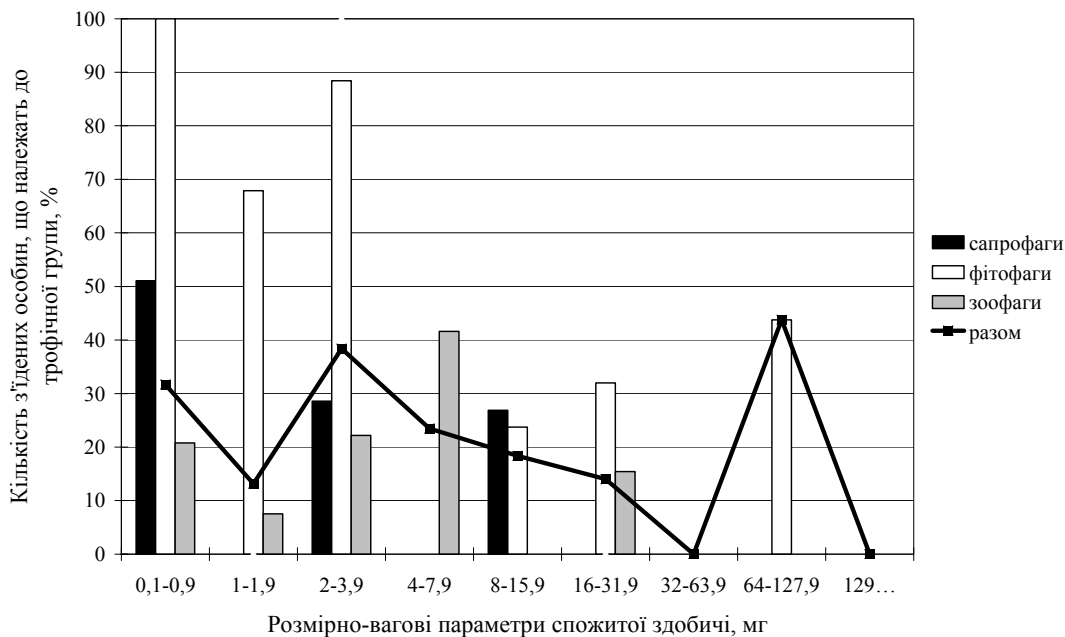


Рис. 1. Показники поїдання здобичі *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) залежно від розмірів та належності до функціональних груп

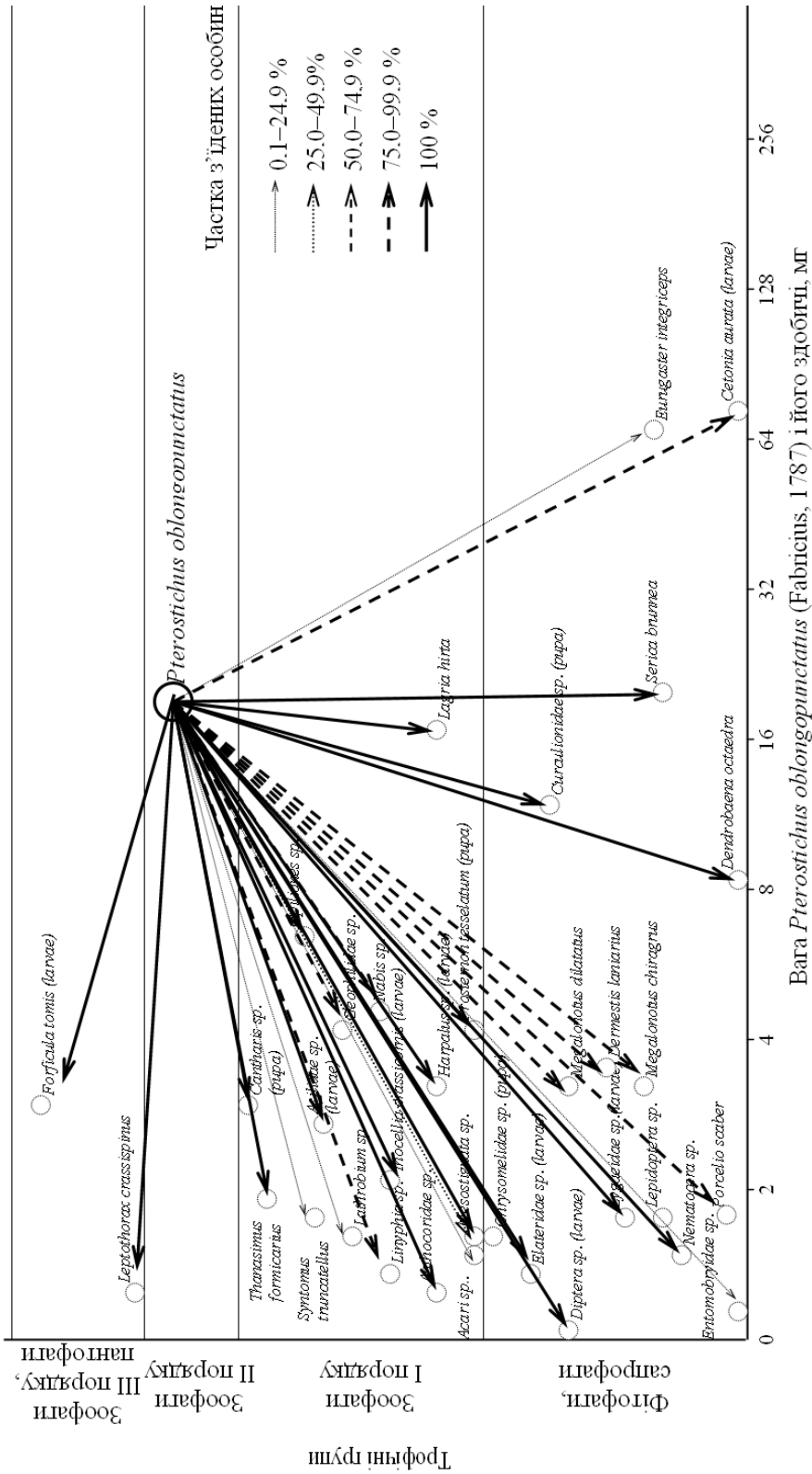


Рис 2. Спектр живлення та профічні переваги *Pterostichus oblongornitatus* (Fabicius, 1787) у лабораторних умовах

Відзначимо, що турун у виборі здобичі віддає перевагу безхребетним, вагою до 4 мг із незначним хітиновим покривом або без нього (личинки, м'які лялечки, дощові черви тощо). Тварини з м'якою кутикулою виявляються привабливою здобиччю, яка легко вражається, і тому переважна більшість таких безхребетних становить основний раціон *P. oblongopunctatus*.

Порівнюючи трофічні переваги *P. oblongopunctatus* із *C. ambiguus* [16], треба відзначити подібність у виборі здобичі залежно від розмірно-вагових параметрів і належності їх до функціональних груп (рис. 1, рис. 2). Турун віддає перевагу невеликим жертвам, серед яких домінують сапрофаги. Зростають показники поїдання фітофагів (масою до 4 мг) та зоофагів (4–8 мг). Серед фітофагів вагою понад 10 мг відсотки з'їденої здобичі вищі завдяки більшій кількості спожитих лялечок довгоносиків.

Збільшується кількість таксонів, спожитих *P. oblongopunctatus* порівняно з *C. ambiguus* [16]. Зростає кількість з'їдених екземплярів – перевага у виборі здобичі віддається безхребетним другого та третього трофічного рівнів.

До раціону *P. oblongopunctatus* не потрапляють представники родини Carabidae (*Notiophilus hypocrita* Curtis, 1829, *Badister bullatus* (Schrank, 1798), *B. sadalis* (Duftschmid, 1812), *Pterostichus ovoideus* (Sturm, 1824), *Harpalus tardus* (Panzer, 1797), *H. caspius* (Steven, 1806)). Відзначимо, що турун не живиться представниками даної родини, незважаючи на наявність комах вагою менше 4 мг.

Представники Staphylinidae не виступають як об'єкти живлення, хоча є численними в обстежених природних лісових біогеоценозах. Турун не споживав *Gabrius sp.*, *Habrocerus capillaricornis* (Gravenhorst, 1806), *Astenus sp.*, *Tachyporus hypnorum* (Fabricius 1775), *Drusilla canaliculata* (Fabricius, 1787), *Stenus humilis* Erichson, 1839, *S. clavicornis* (Scopoli, 1763), *Oxypoda sp.*, *Bryoporus sp.*, *Gabrius osseticus* (Kolenati, 1846), *Tachinus signatus* Gravenhorst, 1802, *Rugilus rufipes* Germar, 1863, *Xantholinus sp.*, *Lathrobium sp.*, *Staphylinus erythopterus* Linnaeus, 1758, *Quedius sp.*

Павуки, видове представництво та чисельність яких у герпетобії досліджених лісів перебуває в кореляційній залежності з турунами та мурашками, оскільки існує пряма конкуренція [4; 5], не виступають як основна здобич *P. oblongopunctatus*. Із павуків залишилися не з'їденими представники родин Lycosidae (*Pardosa sp.*, *Trochosa terricola* Thorell, 1856), Philodromidae (*Philodromus sp.*), Tetragnathidae (*Pachygnatha listeri* Sundevall, 1830) Theridiidae (*Robertus lividus* (Blackwall, 1836)).

Серед інших запропонованих зоофагів негативні результати виявлено при згодюванні представників Lithobidae, Mutillidae та хижих видів Elateridae (*Prosternon tessellatum*, *Conoderini sp.* (larvae)).

Серед пантофагів турун не живиться Formicidae (*Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771), *Lasius platythorax* Seifert, 1991, *L. fuliginosus* (Latreille, 1798), *L. flavus* (Fabricius, 1781), *L. alienus* (Forster, 1850), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. rugulosa* Nylander, 1846, *M. scabrinodis* Nylander, 1849, *Formica glauca* Ruzsky, 1895, *F. imitans* Ruzsky, 1902) та Forficulidae (*Forficula tomis* (Kolenati, 1846)), як імаго так і личинками старших віків.

Серед консументів першого порядку виявлено сапрофагів, які не входять до раціону *P. oblongopunctatus*, це Tenebrionidae (*Crypticus ruberi* Marsuel, 1875, *C. quisquilius* (Linnaeus, 1761), *Uloma rufa* (Piller et Mitterpacher, 1783), Silphidae (*Silpha tristis* Illiger, 1798 (larvae), *S. carinata* Herbst, 1783 (larvae)), Latridiidae *sp.*, Julidae (*Rossiulus kessleri* (Lochmander, 1927)), Isopoda (*Porcellio scaber* Latreille, 1804, (3 мм і більше), *Geophilina* (*Trichia hispida* (Linnaeus, 1758))).

Фітофаги, якими не живився турун – Curculionidae (*Otiorrhynchus raucus* (Fabricius, 1776) та *O. ovatus* (Linnaeus, 1758)), Hemiptera (*Ceraleptus gracilicornis* Herrich-Schaeffer, 1835, *Dicranocephalus agilis* (Scopoli, 1763), *Canthophorus sp.*, Pirrhocoridae (*Pyrhhocoris apterus* Linnaeus, 1758), Scutellaridae (*Aelia acuminata* Fieber, 1868), Lucanidae (*Dorcus paralellopedus* (Linnaeus, 1758)), *Psychida sp.* Привертає увагу, що серед безхребетних, які не були з'їдені, траплялися личинки *Lepidoptera sp.* з м'якими покривами, проте вкриті жорсткими волосками.

Висновки

Трофічні особливості *P. oblongopunctatus* мають ряд специфічних характеристик. На кількість об'єктів живлення впливають декілька чинників, головними з яких виступають міцність покривів і розміри здобичі, а також здатність її до швидкого пересування. Серед безхребетних, які становлять основу спектра живлення *P. oblongopunctatus*, домінують невеликі нерухливі та малорухливі об'єкти з відносно м'якими покривами тіла. Турун уникає більших за себе тварин, які характеризуються твердими покривами. У невеликій кількості *P. oblongopunctatus* споживає особин видів із високою активністю. Основу раціону дослідженого виду складають здебільшого фітофаги, зоофаги, некрофаги та фітосапрофаги, які належать до таких класів і родин: Anthocoridae, Asilidae, Cantharidae, Chrysomelidae, Cleridae, Curculionidae, Diptera, Eleteridae, Forficulidae, Inocellidae, Lagriidae, Lumbricidae, Opiliones. Біотопічний аналіз запропонованих туруну безхребетних вказує на вибір зоофагом лісових, переважно ґрунтових форм. Подальші дослідження трофічних зв'язків *P. oblongopunctatus* із домінантними безхребетними герпетобією необхідні для з'ясування ролі турунів у механізмах перетворення енергії та органічної речовини в консорціях.

Бібліографічні посилання

1. **Антоненко О. П.** Изучение хищников вредной черепашки с помощью радиоизотопа C^{14} // Сборник научно-технической информации. – 1971. – № 5. – С. 15–16.
2. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР. – К. : КГУ, 1950. – 264 с.
3. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М. : Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
4. **Бригадиренко В. В.** Закономерности распределения подстилочных беспозвоночных степных экосистем центрального степного Приднепровья // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2004. – Вип. 12, т. 1. – С. 13–18.
5. **Бригадиренко В. В.** Экологические аспекты взаимодействия муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с подстилочными беспозвоночными в условиях степных лесов // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Вип. 9 (34). – Д. : ДНУ, 2005. – С. 181–192.
6. **Бызова Ю. Б.** Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандакшского заповедника / Ю. Б. Бызова, А. Л. Уваров, В. Г. Губина. – М. : Наука, 1986. – 311 с.
7. **Волкова И. П.** О составе и сезонной динамике численности беспозвоночных в сосняке осоково-сфагновом в связи с рубками ухода / И. П. Волкова, С. Д. Узенбаев // Энтомофауна и патогенная миклофлора лесных фитоценозов Карелии и Мурманской области. – Мурманск, 1980. – С. 21–31.
8. **Гриванов Г. А.** Изучение хищников вредной черепашки *Eurigaster entegriceps* в активный период ее жизни с помощью радиоизотопа ^{14}C / Г. А. Гриванов, О. П. Антоненко // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49, вып. 10. – С. 1563–1568.
9. **Грюнталь С. Ю.** Ландшафтно-зональные особенности распределения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах центральных районов европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, № 5. – С. 15–25.

10. **Грюнталь С. Ю.** О распределении жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах волосисто-осокового цикла в условиях Подмосковья // Фауна и экология беспозвоночных животных. – М. : МГПИ, 1978. – С. 68–77.
11. **Грюнталь С. Ю.** Особенности пищевых связей лесных жужелиц родов *Carabus* и *Cychrus* / С. Ю. Грюнталь, Т. К. Сергеева // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, вып. 1. – С. 45–51.
12. **Загороднюк И. В.** Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов / И. В. Загороднюк, И. Г. Емельянов, В. Н. Хоменко // Доповіді НАН України. – 1995. – № 7. – С. 145–148.
13. **Заева И. П.** Сравнительная роль весенних химических обработок и комплекса хищников и паразитов в динамике численности вредной черепашки // Зоологический журнал. – 1969. – Т. 48, вып. 10. – С. 1652–1660.
14. **Зонн С. В.** Влияние леса на почвы. – М. : Наука, 1954. – 144 с.
15. **Карпачевский Л. О.** Лес и лесные почвы. – М., 1981. – 264 с.
16. **Комаров О. С.** Екологічні особливості формування підстилкової мезофауни у природних лісах південного Лісостепу Полтавської області: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Д. : ДНУ, 2009. – 22 с.
17. **Маталин А. В.** Об использовании световых ловушек в экологических исследованиях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75, № 5. – С. 744–756.
18. **Россолимо Т. Е.** Термо- и гиетропарферендумы некоторых почвенных беспозвоночных в связи с их биотопическим распределением / Т. Е. Россолимо, Л. Б. Рыбалов // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, вып. 12. – С. 1802–1810.
19. **Сергеева Т. К.** Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, вып. 4. – С. 548–556.
20. **Сорокин Н. С.** Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) – естественные враги колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say // Энтомол. обозр. – 1981. – Т. 60, вып. 2. – С. 282–288.
21. **Стипайс М. А.** Выращивание жужелиц рода *Carabus* L. // Фауна Латвийской ССР. – Рига, 1961. – Т. 3. – С. 147–162.
22. **Тихомирова А. Л.** Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. – М. : Наука, 1975. – С. 73–81.
23. **Травлеев А. П.** Лес и почва в условиях степи / А. П. Травлеев, Л. П. Травлеев. – Д. : ДГУ, 1988. – 85 с.
24. **Травлеев А. П.** Некоторые черты разложения органического опада древесных пород и взаимодействие продуктов их разложения с почвой // Вопросы степного лесоведения. – Д. : ДГУ, 1968. – Вып. 1. – С. 15–29.
25. **Тремль А. Г.** К вопросу о хищниках и паразитах вредной черепашки / А. Г. Тремль, Е. И. Баткина // Зоол. журн. – 1971. – Т. 30, вып. 2. – С. 190–192.
26. **Утробина Н. М.** Обзор жужелиц Среднего Поволжья // Почвенная фауна Среднего Поволжья. – М. : Наука, 1964. – С. 93–119.
27. **Шарова И. Х.** Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). – М. : Наука, 1981. – 360 с.
28. **Barber H. S.** Traps for cave-inhabiting // J. Elish. Mitcell. Sci. Sos. – 1931. – Vol. 46, N 3. – P. 259–266.
29. **Boer P. J.** The individual behaviour and population dynamics of some Carabid beetles of forest // On the Evolution of Behaviour in Carabid Beetles. – Amsterdam, 1979. – P. 151–166.
30. **Chapman P. A.** Control of leatherjackets by natural enemies: The potential role of a ground beetle *Pterostichus melanarius* // Brighton Crop Protection Conference on Pest and Diseases. – 1994. – P. 933–934.
31. **Dennison D. F.** Structure of the predatory beetle community in a woodland soil ecosystem. I. Prey selection / D. F. Dennison, I. D. Hodkinson // Pedobiologia. – 1983. – Vol. 25, N 2. – P. 109–115.
32. **Frank J. H.** The effect of pupal predators on a population of winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Hydriomenidae) // Ibidem. – 1967. – Vol. 36. – P. 611–621.
33. **Hagley E. A. C.** Laboratory studies of the food preferences of some orchard carabids (Coleoptera: Carabidae) / E. A. C. Hagley, N. J. Holliday, D. R. Barber // Canad. Entomol. – 1982. – Vol. 114, N 5. – P. 431–437.

34. **Jaspar-Versali M. E.** La plase das carabiques dans les chaines trophiques, envisag'ee sous l'ange de la composition de leur arsenal enzymatique digestif // New Trends Soil Biol. – 1983. Proc. 8 Intern. Collog. Soil. Sool., Louvain-la-Neuve, 30 Aug. – 2 Sept. – Louvain-la-Neuve, 1982. – P. 610–611.
35. **Johnson N. E.** Phytophagous ground beetles / N. E. Johnson, R. S. Cameron // Ann. Entomol. Soc. Am. – 1969. – Vol. 62. – P. 909–914.
36. **Koehler H.** Nahrungsspektrum and nahrungskonnex von *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) und *Pterostichus metallicus* (F.) (Coleoptera, Carabidae) // Verhandlungen der gesellschaft für ÖKologia. Göttingen. – 1976. – P. 103–111.
37. **Lauterbach A. W.** Verteilung und Aktivitäts bestimmende Factoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern // Abh. Landesmus. Naturk. Munster. Westf. – 1964. – Vol. 26, N 4. – P. 58–103.
38. **Loreau M.** Le régime alimentaire de huit carabides (Coleoptera) communs en milieu forestier // Acta Oecologia. – 1983. – Vol. 4, N 4. – P. 331–343.
39. **Pollet M.** Prey selection in carabid beetles (Coleoptera, Carabidae): Are diet activity patterns of predators and prey synchronized / M. Pollet, K. Desender // Ibidem. – 1986. – Vol. 51, N 3. – P 957–972.
40. **Sota T.** Activity, patterns diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae) // Ecol. Entomol. – 1984. – Vol. 10, N 3. – P. 315–324.
41. **Sota T.** Long adult life span and polyphagy of a carabid beetle, *Leptocarabus kumagaii* in relation to reproduction and survival // Res. Pop. Ecol. – 1985. – Vol. 26, N 2. – P. 389–400.

Надійшла до редколегії 19.02.2011