

УДК 574.472:595.762.12

СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ ЖУЖЕЛИЦ Coleoptera, Carabidae УРБАНИЗИРОВАННОГО ЛАНДШАФТА (НА ПРИМЕРЕ г. КАЛУГИ)

© 2019 г. В. В. Алексанов*[@], А. В. Маталин**,
К. В. Макаров**, С. К. Алексеев*, М. Н. Сионова***

*Эколого-биологический центр, Старообрядческий пер., 4, г. Калуга, 248600 Россия

**Московский педагогический государственный университет, ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164 Россия

***Калужский государственный университет им. К.Э. Циолковского, ул. Степана Разина, 26, г. Калуга, 248023 Россия

[@]E-mail: victor_alex@list.ru

Поступила в редакцию 04.03.2019 г.

После доработки 15.04.2019 г.

Принята к публикации 15.04.2019 г.

В четырех биотопах г. Калуги отмечены 64 вида жуужелиц. Установлено, что для локальных популяций 17 видов характерна полноценная демографическая структура хотя бы в одном из изученных биотопов. Эти виды отнесены к резидентам, или стабильному компоненту таксоценов. Обнаружено, что в изученных биотопах резидентами были 5–9 видов, в составе лабильного компонента во всех биотопах преобладали спорадические виды, а по численному обилию стабильный компонент значимо преобладал над лабильным. По-видимому, не более половины видов Carabidae, отмеченных в городах, — постоянные обитатели урбандшафтов. Показано, что по композиции стабильного и лабильного компонентов таксоцены жуужелиц г. Калуги сходны с таксоценонами азональных ландшафтов, но сформированы преимущественно видами зональных сообществ.

DOI: 10.1134/S0002332919050035

Жуужелицы Coleoptera, Carabidae нередко используются в качестве модельной группы при проведении экологических исследований в городской среде (Weller, Ganzhorn, 2004). В ряде работ констатируется снижение общего разнообразия Carabidae в градиенте урбанизации (Sadler *et al.*, 2006), но нередко отмечается противоположная тенденция (Magura *et al.*, 2008). По-видимому, причиной этих противоречивых оценок может быть высокая подвижность жуужелиц, пешие перемещения которых составляют десятки–сотни метров в сутки (Маталин, 1992), а летные могут достигать десятков и сотен километров (Feng *et al.*, 2007). Следовательно, город можно рассматривать и как постоянное местообитание жуужелиц, и как перманентно колонизируемую территорию. В настоящее время не существует методов, позволяющих количественно оценить пригодность городской среды для различных видов Carabidae. Однако сформулированные нами ранее представления о стабильном и лабильном компонентах их таксоценов (Макаров, Маталин, 2009) можно использовать для решения этой дилеммы.

Концепция стабильного и лабильного компонентов предполагает выделение в таксоценонах двух комплексов, первый включает в себя резидентные виды, реализующие жизненный цикл в кон-

кретном местообитании, а второй — мигрантов и спорадические виды, не связанных с данным местообитанием в период размножения (Макаров, Маталин, 2009). Полученные на основе этого подхода результаты (Маталин, Макаров, 2011; Trushitsyna *et al.*, 2016) наглядно показывают, что наличие лабильного компонента существенно влияет на оценку видового разнообразия населения жуужелиц.

Цель работы — выявление резидентного комплекса жуужелиц, обитающих в городских условиях (на примере г. Калуги), и оценка вклада стабильного и лабильного компонентов в видовое разнообразие и численное обилие их таксоценов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельных были выбраны четыре биотопа в южной части г. Калуги, на левом берегу р. Оки, отделенных один от другого и других массивов зеленых насаждений квартальной застройкой и автодорогами.

“Овраг” (54°30′28″ с.ш., 36°16′04″ в.д.) — Жировский овраг площадью 36 140 м², окруженный внутриквартальными и приусадебными садами. Древостой сомкнутый, на днище сформирован преимущественно ивой белой *Salix alba* и тополями *Populus*, на склонах — кленом ясенелистным

Acer negundo; в травостое преобладают лопух паутинистый *Arctium tomentosum*, недотрога железистая *Impatiens glandulifera* и крапива двудомная *Urtica dioica*. Почвы серогумусовые глеевые, местами поверхностно-турбированные, тяжелосуглинистые. Днище характеризуется избыточным увлажнением почвы из-за периодических затоплений в паводки. Склоны и днище не вытаптываются и не окашиваются, засорены твердыми бытовыми отходами.

“Опытный участок” (54°30′30” с.ш., 36°15′49” в.д.) — учебно-опытный участок Областного эколого-биологического центра учащихся площадью 4850 м², окруженный жилой застройкой и проезжей частью. Его центральная часть занята посадками овощных и цветочно-декоративных культур, почва регулярно обрабатывается. По границе расположены мертвопокровная полоса из клена ясенелистного и сирени обыкновенной *Syringa vulgaris*, а также дендрарий с плотным древостоем из березы бородавчатой *Betula pendula*, дуба черешчатого *Quercus robur*, клена остролистного *Acer platanoides* и ясеня американского *Fraxinus americana*. Почвы легкосуглинистые, местами встречаются супесчаные агроземы.

“Двор” (54°30′32.5” с.ш., 36°16′23.5” в.д.) — участок площадью 1300 м² между учебными корпусами университета с сомкнутой, периодически окашиваемой разнотравно-злаковой растительностью с преобладанием ежи сборной *Dactylis glomerata* и мятлики лугового *Poa pratensis* и единичными деревьями березы бородавчатой и груши обыкновенной *Pyrus communis*. Почвы серогумусовые, среднесуглинистые.

“Сад” (54°30′30” с.ш., 36°16′24.5” в.д.) — участок площадью 1400 м² с сомкнутым древостоем, рудеральным высокотравьем и мертвопокровными участками между учебным корпусом КГУ, подсобными помещениями и ул. Мичурина. Древостой сформирован кленом ясенелистным, кленом остролистным и ясенем пенсильванским *Fraxinus pennsylvanica*; в травостое преобладают лопух паутинистый, пустырник пятилопастный *Leonurus quinquelobatus* и крапива двудомная. Почвы серогумусовые, среднесуглинистые. Участок местами вытаптывается и незначительно засорен твердыми бытовыми отходами.

Жуков отлавливали почвенными ловушками (пластиковые стаканы объемом 0.5 л с диаметром ловчего отверстия 85 мм, на треть заполненные 4%-ным раствором формалина). В каждом биотопе в зависимости от его размера и парцеллярного разнообразия экспонировалось 15–30 ловушек. Выборку материала проводили еженедельно в одни и те же дни во всех биотопах. Материал был собран В.В. Алексановым с начала мая по конец октября 2011 г.

При определении репродуктивного статуса особей выделяли шесть физиологических состояний имаго: ювенильные, иматурные, а также генеративные и постгенеративные первого и второго годов жизни (Makarov, Matalin, 2009; Matalin, Makarov, 2011).

Миграционный статус видов оценивали по полноте демографического спектра локальных популяций и хронологии максимумов активности отдельных групп особей, находящихся на различных стадиях развития гонад (Makarov, Matalin, 2009). У видов с “весенним” размножением иматурные, генеративные и постгенеративные имаго материнской генерации последовательно сменяются ювенильными и иматурными имаго дочерней генерации, уходящими на зимовку. У видов с “осенним” размножением хронологически сменяются ювенильные, иматурные, генеративные и постгенеративные имаго материнской генерации, тогда как дочерняя генерация представлена уходящими на зимовку личинками. Виды, у которых тот или иной тип динамики прослеживается полностью, рассматривались как резидентные, а соответствующие биотопы — как жилые. Неполнота демографического спектра вида в конкретном биотопе свидетельствует о невозможности самовоспроизведения локальной популяции. Такие виды рассматривались как мигранты, для которых данный биотоп был транзитным. Виды, найденные в каждом изученном биотопе единично (не более 4 экз.), рассматривались как спорадические. Дальнейший анализ проводили как для полного списка видов, так и для усеченного, включающего в себя только резидентов.

Статистическая обработка была проведена на базе пакета Vegan 2.13.0. Для оценки видового разнообразия использовали индекс Шеннона (H'), сходство таксоценов с учетом обилия оценивали на основании индекса Брея–Кертиса (K_b) (Песенко, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За период исследований в модельных биотопах были зарегистрированы 3253 экз. 64 видов жужелиц (табл. 1). Резидентный статус хотя бы в одном из исследованных биотопов был доказан только для 17 из них (26.5%). Общее число видов в изученных местообитаниях варьировало от 24 до 51, число резидентных — от 5 до 9. В составе лабильного компонента всех таксоценов преобладали спорадические виды, доля которых варьировала от 43.1 до 59.5%. Максимальная доля мигрантов (41.2%) была отмечена в таксоцене “Опытного участка” (табл. 1), что, скорее всего, связано с наибольшим разнообразием растительности на этой территории.

Общими для всех модельных биотопов были 16 видов, но полноценный демографический спектр хотя бы в одном из биотопов был отмечен всего у девяти видов. Только для *Carabus granulatus* жилими оказались все четыре биотопа, для *Pterostichus melanarius* и *Platynus assimilis* – три, для *Poecilus versicolor*, *Anisodactylus binotatus* и *Harpalus rufipes* – два, а для *Carabus nemoralis* и *Pterostichus niger* – один. *Harpalus progrediens* был отмечен в трех, а *Patrobus atrorufus* – в двух биотопах, каждый из которых был для вида жилым. Еще семь видов были отмечены и проявили себя как резиденты лишь в одном местообитании: *Carabus cancellatus*, *Bembidion femoratum* и *Pterostichus anthracinus* – в “Овраге”; *Asaphidion flavipes* и *Bembidion lampros* – на “Опытном участке”; *Amara communis* и *Harpalus xanthopus* – во “Дворе” (табл. 1).

Наибольшее видовое разнообразие по общему списку (51 вид) было отмечено для “Опытного участка”, а наименьшее (24 вида) – для “Сада”, который тем не менее обладал большей выравненностью ($H = 2.406$) по сравнению с таксоценоми “Оврага” (37 видов, $H = 2.298$) и “Двора” (34 вида, $H = 2.234$). При рассмотрении только стабильного компонента таксоцен “Сада” достоверно отличался от всех остальных как низким видовым разнообразием (пять видов), так и наиболее низкой выравненностью ($H = 1.431$). Таким образом, исключение лабильного компонента значительно меняет показатели видового разнообразия.

Во всех модельных биотопах виды стабильного компонента существенно преобладают над видами лабильного компонента по численному обилию. Доля резидентов в отдельных таксоценомах составляет не менее 62%, а в половине случаев превышает 80%. Все доминантные виды оказались резидентами, за одним исключением – *P. melanarius* проявил себя как мигрант в “Саду”. Напротив, в двух из четырех изученных таксоценов субдоминанты были преимущественно мигрантами (табл. 1).

Наибольшее сходство по численному обилию выявлено для “Оврага” и “Сада” ($K_b = 0.401$), наименьшее – для “Оврага” и “Двора” ($K_b = 0.138$). При исключении лабильного компонента дистанция между сообществами возрастала; наиболее сходными оставались таксоцены “Оврага” и “Сада” ($K_b = 0.388$), в которых сверхдоминировали *P. assimilis* и *C. granulatus*. Минимум сходства показали таксоцены “Двора” и “Сада” ($K_b = 0.091$), хотя топографически это наиболее близко расположенные биотопы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ядро населения жужелиц, т.е. комплекс резидентных видов отдельных городских таксоценов, представлено относительно небольшим (5–9)

числом видов. Однако их доля на фоне небольшого числа видов, найденных в городе, оказывается значительной – 17–26%, что сравнимо с изученными ранее зональными сообществами разных ландшафтов (Makarov, Matalin, 2009; Trushitsyna et al., 2016). Это позволяет с уверенностью считать, что в городе формируется собственное население жужелиц, в определенной мере не зависящее от окружающих его биотопов. При этом в г. Калуге самыми обильными оказались *P. assimilis*, *C. nemoralis*, *C. granulatus* и *P. melanarius*, входящие в состав доминантов городских сообществ Carabidae лесной зоны Европы (Magura et al., 2008; Niemela, Kotze, 2009) и европейской части России (Шарова, Киселев, 1999), Урала (Семенова, 2008) и Западной Сибири (Еремеева, Ефимов, 2006). Обычно эти виды характеризуются как лесные, что указывает на зональный характер населения, хотя *C. granulatus* и *P. melanarius* могут достигать высокой численности и на лугах (Trushitsyna et al., 2016).

Детальный анализ соотношения стабильного и лабильного компонентов в настоящее время выполнен только для таксоценов жужелиц зональных и азональных биотопов Приэльтонья (Makarov, Matalin, 2009; Matalin, Makarov, 2011) и пойменных лугов Окской поймы (Trushitsyna et al., 2016). По доле стабильного компонента исследованные таксоцены жужелиц г. Калуги близки к таксоценомам зональных станций Приэльтонья (Makarov, Matalin, 2009). В то же время высокая доля спорадических видов (41.2–59.5%) сближает их с таксоценомами наиболее сухих вариантов лугов Окской поймы (Trushitsyna et al., 2016). Значительное число спорадических видов и мигрантов свидетельствует о масштабных перемещениях жужелиц в городской среде и окрестностях. Таким образом, видовое разнообразие городских таксоценов Carabidae, выявляемое в рамках традиционных исследований, подвержено существенным флуктуациям.

Распределение резидентных видов в изученных биотопах оказалось довольно неравномерным. Лишь четыре из них (*C. granulatus*, *H. xanthopus*, *P. atrorufus*, *B. femoratum*) оказались резидентными во всех местообитаниях, где они были обнаружены. Остальные 14 видов были резидентами лишь в 1–2 биотопах, хотя встречались гораздо шире – иногда во всех изученных местообитаниях (табл. 1). В условиях лугов Окской поймы 50–56% резидентных видов были связаны лишь с 1–2 биотопами, а значительно меньшая часть резидентных видов (22–31%) была оседлой более чем в половине биотопов (Trushitsyna et al., 2016). Аналогичное соотношение было обнаружено в полупустынях Приэльтонья (Makarov, Matalin, 2009), причем в зональных сообществах доля резидентных, отмеченных лишь в 1–2 биотопах, была заметно меньше (50%), чем в азональных (75%).

Таблица 1. Число особей и миграционный статус видов в таксоценах Carabidae г. Калуги

Виды	Модельные биотопы							
	“Овраг” (2450 л.-с.)		“Сад” (1050 л.-с.)		“Двор” (1401 л.-с.)		“Опытный участок” (2614 л.-с.)	
	экз.	статус	экз.	статус	экз.	статус	экз.	статус
<i>Leistus ferrugineus</i> (L.)	2	С	3	С	3	С	<u>24</u>	М
<i>Notiophilus germinyi</i> Fauv.	—	—	2	С	—	—	—	—
<i>N. pallustris</i> (Duft.)	3	С	2	С	12	М	12	М
<i>Carabus cancellatus</i> Ill.	17	Р	—	—	—	—	13	М
<i>C. granulatus</i> L.	119	Р	83	Р	65	Р	<u>40</u>	Р
<i>C. nemoralis</i> Mueller	<u>24</u>	М	<u>21</u>	М	300	Р	<u>41</u>	М
<i>Loricera pilicornis</i> (F.)	5	С	—	—	2	С	—	—
<i>Clivina fossor</i> (L.)	4	С	—	—	—	—	3	С
<i>Dyschirioides globosus</i> Herbst	1	С	—	—	—	—	—	—
<i>Broscus cephalotes</i> (L.)	—	—	—	—	2	С	9	М
<i>Epaphius secalis</i> (Payk.)	4	С	—	—	2	С	—	—
<i>Asaphidion flavipes</i> L.	<u>37</u>	М	8	М	—	—	57	Р
<i>Bembidion biguttatum</i> (F.)	2	С	—	—	—	—	—	—
<i>B. bruxellense</i> Wes.	9	М	—	—	—	—	—	—
<i>B. dentellum</i> Thunb.	1	С	—	—	—	—	—	—
<i>B. femoratum</i> Sturm	<u>36</u>	Р	—	—	—	—	—	—
<i>B. lampros</i> (Herbst)	7	М	2	С	—	—	<u>23</u>	Р
<i>B. obliquum</i> Sturm	—	—	—	—	—	—	1	С
<i>B. properans</i> (Steph.)	3	С	—	—	2	С	9	М
<i>B. quadrimaculatum</i> (L.)	1	С	—	—	1	С	16	М
<i>Patrobis atrorufus</i> (Stroem)	<u>36</u>	Р	<u>12</u>	Р	—	—	—	—
<i>Stomis pumicatus</i> (Panz.)	2	С	3	С	—	—	3	С
<i>Poecilus cupreus</i> (L.)	1	С	2	С	5	С	8	М
<i>P. versicolor</i> (Sturm)	8	М	<u>17</u>	М	175	Р	105	Р
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Ill.)	126	Р	—	—	—	—	1	С
<i>P. melanarius</i> (Ill.)	117	Р	23	М	209	Р	48	Р
<i>P. niger</i> (Schall.)	12	М	<u>17</u>	М	<u>26</u>	Р	6	М
<i>P. oblongopunctatus</i> (F.)	9	М	5	С	1	С	8	М
<i>P. strenuus</i> (Panz.)	3	С	1	С	1	С	12	М
<i>P. vernalis</i> (Panz.)	6	М	—	—	5	С	6	М
<i>Agonum gracilipes</i> (Duft.)	—	—	—	—	1	С	—	—
<i>A. lugens</i> Duft.	1	С	—	—	—	—	—	—
<i>Platynus assimilis</i> (Payk.)	292	Р	110	Р	10	М	91	Р
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.)	2	С	3	С	1	С	8	М
<i>Calathus erratus</i> Sahlb.	—	—	—	—	1	С	—	—
<i>Amara aenea</i> Deg.	—	—	—	—	1	С	2	С
<i>A. bifrons</i> (Gyll.)	—	—	—	—	—	—	3	С
<i>A. communis</i> (Panz.)	—	—	—	—	<u>42</u>	Р	10	М
<i>A. consularis</i> Duft.	—	—	—	—	—	—	2	С
<i>A. convexior</i> Steph.	—	—	—	—	1	С	—	—
<i>A. familiaris</i> (Duft.)	—	—	—	—	—	—	9	М

Таблица 1. Окончание

Виды	Модельные биотопы							
	“Овраг” (2450 л.-с.)		“Сад” (1050 л.-с.)		“Двор” (1401 л.-с.)		“Опытный участок” (2614 л.-с.)	
	экз.	статус	экз.	статус	экз.	статус	экз.	статус
<i>A. ingenua</i> (Duft.)	—	—	—	—	—	—	1	С
<i>A. nitida</i> Sturm	1	С	2	С	12	М	6	М
<i>A. ovata</i> F.	2	С	—	—	1	С	1	С
<i>A. spreta</i> Dej.	—	—	—	—	—	—	1	С
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panz.)	—	—	—	—	1	С	2	С
<i>Anisodactylus binotatus</i> F.	2	С	6	М	<u>39</u>	Р	<u>35</u>	Р
<i>A. signatus</i> (Panz.)	1	С	—	—	—	—	1	С
<i>Stenolophus teutonius</i> (Schrank)	—	—	—	—	—	—	1	С
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank)	2	С	1	С	7	М	<u>19</u>	М
<i>H. latus</i> (L.)	1	С	—	—	—	—	8	М
<i>H. luteicornis</i> (Duft.)	—	—	—	—	—	—	8	М
<i>H. progrediens</i> Shaub.	—	—	57	Р	<u>46</u>	Р	67	Р
<i>H. quadripunctatus</i> Dej.	—	—	—	—	—	—	2	С
<i>H. rubripes</i> (Duft.)	—	—	—	—	1	С	2	С
<i>H. rufipes</i> (Deg.)	2	С	39	Р	<u>38</u>	М	73	Р
<i>H. tardus</i> (Panz.)	—	—	—	—	—	—	<u>20</u>	М
<i>H. xanthopus</i> Gem. et Har.	—	—	<u>15</u>	М	<u>26</u>	Р	7	М
<i>Ophonus laticollis</i> Dej.	—	—	8	М	1	С	<u>28</u>	М
<i>O. puncticollis</i> (Payk.)	—	—	—	—	—	—	1	С
<i>O. rufibarbis</i> (F.)	—	—	—	—	—	—	4	С
<i>Badister bullatus</i> (Schrank)	—	—	—	—	—	—	2	С
<i>Microlestes maurus</i> (Sturm)	—	—	—	—	—	—	1	С
<i>M. minutulus</i> (Goeze)	—	—	—	—	1	С	1	С
Итого видов	37		24		34		51	
резидентов	7 (18.9%)		5 (20.8%)		9 (26.5%)		9 (17.6%)	
мигрантов	8 (21.6%)		8 (33.4%)		5 (14.7%)		22 (43.1%)	
спорадических	22 (59.5%)		11 (45.8%)		20 (58.8%)		20 (39.3%)	
Итого особей	901		442		1041		861	
резидентов	743 (82.5%)		301 (68.1%)		916 (87.9%)		539 (62.6%)	
мигрантов	113 (12.5%)		115 (26.0%)		91 (8.8%)		287 (33.3%)	
спорадических	45 (5.0%)		26 (5.9%)		34 (3.3%)		35 (4.1%)	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминанты (численное обилие >5%), подчеркнуты — субдоминанты (численное обилие 2–5%), Р — резиденты, М — мигранты, С — спорадические виды, “—” — вид не обнаружен, л.-с. — ловушко-суток.

Изученные таксоцены жулици Калуги в этом отношении ожидаемо напоминают аazonальные группировки — доля резидентов, населяющих 1–2 биотопа, составляет здесь 70%.

Следует отметить различные вклады изученных участков в формирование фауны жулици г. Калуги. Так, в небольшом по площади “Дворе” успешно размножаются *C. nemoralis*, *P. niger*, *A. communis* и *H. xanthopus*, встречающиеся в дру-

гих биотопах только в качестве мигрантов. Крупный элемент овражно-балочной сети “Овраг” обеспечивает воспроизводство *C. cancellatus*, *B. femoratum* и *P. anthracinus*, немногочисленных в других обследованных биотопах. Кроме того, для метапопуляций обычных и массовых видов жулици он может иметь важное резервное значение в случае угнетения или вымирания других локальных популяций. “Сад” для большинства видов

можно трактовать как элемент матрикса, который может иметь значение для поддержания метапопуляционной структуры городских жуужелиц благодаря миграциям (Niemela, 2001).

Судя по нашим данным, в условиях города территориальная близость и сходство условий не отражаются на сходстве населения жуужелиц. Так, расположенные рядом “Двор” и “Сад” обладают всего двумя общими резидентными видами, один из которых — фоновый *C. granulatus*. Напротив, в естественных условиях совпадение комплексов резидентов в сходных и расположенных рядом биотопах составляет 46–64% (Makarov, Matalin, 2009).

Хотя нами доказан резидентный статус для 17 видов, число резидентных видов в городе, вероятно, выше, поскольку был изучен неполный набор биотопов. В частности, виды, резидентные хотя бы в одном местообитании, в других, как правило, регистрируются в качестве мигрантов. Следовательно, можно считать потенциальными резидентами виды, для которых доказан статус мигрантов в нескольких биотопах. Таким образом, ожидаемое число видов жуужелиц, постоянно обитающих в условиях г. Калуги, может оказаться почти вдвое выше (23–38).

Общее видовое разнообразие таксоценов жуужелиц г. Калуги (64 вида) оказалось несколько выше по сравнению с данными по городам России и Восточной Европы (24–47 видов) (Шарова, Киселев, 1999; Семенова, 2008; Magura *et al.*, 2008). Случаи низкого видового разнообразия (6–16 видов) связаны с различиями в методах учета, главным образом с экспонированием меньшего числа ловушек (Weller, Ganzhorn, 2003; Deichsel, 2006).

Оценивая эти данные, мы полагаем, что при общем разнообразии 25–50 видов жуужелиц, обнаруживаемых в городах, не более половины из них являются постоянными обитателями городской территории. Высокая доля резидентных видов (до 90% численного обилия) позволяет считать население жуужелиц г. Калуги самовозобновляющейся группировкой. При этом особенности стабильного (большинство резидентов населяют 1–2 биотопа) и лабильного (преобладание спорадических видов) компонентов таксоценов Carabidae города сходны с таковыми для азональных биотопов разных природных зон (Matalin, Makarov, 2011; Trushitsyna *et al.*, 2016). Однако в отличие от азональных группировок население жуужелиц города составляют преимущественно виды зональных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еремеева Н.И., Ефимов Д.А. Жуки-жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) естественных и урбанизированных территорий Кузнецкой котловины. Новосибирск: Наука, 2006. 107 с.

Маталин А.В. Соотношение пеших и летных миграций в популяциях массовых видов жуужелиц (Insecta, Coleoptera, Carabidae) в условиях юго-запада степной зоны // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 9. С. 57–68.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Семенова О.В. Экология жуужелиц в промышленном городе // Экология. 2008. № 6. С. 468–474.

Шарова И.Х., Киселев И.Е. Динамика структуры населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных ландшафтов города Саранска. Саранск: Изд-во МордовГПИ, 1999. 213 с.

Deichsel R. Species change in an urban setting — ground and rove beetles (Coleoptera: Carabidae and Staphylinidae) in Berlin // Urban Ecosyst. 2006. V. 9. № 3. P. 161–178.

Feng H.-Q., Zhang Yu.-H., Wu K.-M., Cheng D.-F., Gou Yu-Yu. Nocturnal windborne migration of ground beetles, particularly *Pseudoophonus griseus* (Coleoptera: Carabidae), in China // Agricult. Forest Entomol. 2007. V. 9. P. 103–113.

Magura T., Tóthmérész B., Molnar T. A species-level comparison of occurrence patterns in carabids along an urbanisation gradient // Landscape Urban Plan. 2008. V. 86. P. 134–140.

Makarov K.V., Matalin A.V. Ground-beetle communities in the Lake Elton region, southern Russia: a case study of a local fauna (Coleoptera, Carabidae) // Species and Communities in Extreme Environments. Festschrift towards the 75th Anniversary and a Laudatio in Honour of Academician Yuri Ivanovich Chernov / Eds Babenko A.B., Matveeva N.V., Makarova O.L., Golovatch S.I. Sofia; M.: Pensoft Publ. & KMK, 2009. P. 357–384.

Matalin A.V., Makarov K.V. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // ZooKeys. Special issue “Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. Proc. XIV Eur. Carabidologists Meeting, Westerbork, 14–18 Sept., 2009”. 2011. V. 100. P. 223–254. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1530>

Niemela J. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and fragmentation: a review // Eur. J. Entomol. 2001. V. 98. P. 127–132.

Niemela J., Kotze D.J. Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review // Landscape Urban Plan. 2009. V. 92. P. 65–71.

Sadler J.P., Small E.C., Fiszpan H., Telfer M.G., Niemela J. Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban–rural gradient using woodland carabid assemblages // J. Biogeogr. 2006. V. 33. P. 1126–1138.

Trushitsyna O.S., Matalin A.V., Makarov K.V. Long-term dynamics and spatial distribution of stable and labile components in ground beetle communities (Coleoptera: Carabidae) in a mosaic of flood-plain meadows // Period. Biol. 2016. V. 118. № 3. P. 255–272. <https://doi.org/10.18054/pb.2016.118.3.3928>

Weller B., Ganzhorn J.U. Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban–rural gradient // Basic Appl. Ecol. 2004. V. 5. № 2. P. 194–201.

Structure of the Taxocoenoses of Ground Beetles Coleoptera, Carabidae in the Urban Landscape (on an Example of Kaluga City)

V. V. Aleksanov^{1, #}, A. V. Matalin², K. V. Makarov², S. K. Alekseev¹, and M. N. Sionova³

¹*Ecology-Biological Centre, Starobryadcheskij per. 4, g. Kaluga, 248600 Russia*

²*Moscow State Pedagogical University, ul. Kibalchicha 6/3, Moscow, 129164 Russia*

³*Kaluga State University, ul. Stepana Razina 26, g. Kaluga, 248023 Russia*

[#]*e-mail: victor_alex@list.ru*

In four habitats of the Kaluga city, 64 ground beetle species were found. Only 17 species have the complete demographic structure at least in one of the habitats. These species are considered residential and form the stable component in the taxocoenoses studied. Only 5–9 species were the residents in the particular habitats. The labile component (migrants and sporadic species) were more diverse in all the habitats. The stable component had great more total abundance than the labile component. Apparently, no more than a half of the Carabidae species found in the cities are the permanent inhabitants of the urban landscapes. The composition of the stable and labile components in Carabidae taxocoenoses in the Kaluga city is more similar with the one in the taxocoenoses of the azonal habitats. At the same time, urban taxocoenoses of ground beetles are formed mainly by the species of the nearest zonal communities.