

На правах рукописи

Дедюхин Сергей Викторович

**ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) УДМУРТИИ:
РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ,
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ**

Специальность 03.00.16 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ижевск – 2004

Работа выполнена в Государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования "Удмуртский государственный университет"

Научные руководители:

кандидат биологических наук, доцент Зубцовский Николай Егорович
доктор биологических наук, профессор Никитский Николай Борисович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Чернышев Владимир Борисович
доктор биологических наук, профессор Новоженев Юрий Иванович

Ведущая организация: Пермский государственный университет

Защита состоится « » _____ 2004 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета КМ 212.075.05 при ГОУ ВПО "Удмуртский государственный университет" по адресу: 426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 1, ауд. _____. Факс. 8(3412)755886

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Удмуртского государственного университета. 426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 1.

Автореферат разослан « » _____ 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук, профессор

О.Г. Баранова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. В условиях всестороннего и постоянно возрастающего антропогенного воздействия на природу одной из наиболее актуальных экологических проблем современности является сохранение биоразнообразия как важнейшего фактора стабильного функционирования биосферы и развития человеческого общества. При этом возникает необходимость познания структурно-функционального разнообразия природных экосистем на всех его иерархических уровнях с целью разработки принципов рационального природопользования и охраны окружающей среды. Важнейшие аспекты изучения биоразнообразия на региональном уровне – проведение комплексной инвентаризации биоты, выявление закономерностей формирования биотических сообществ и анализ экологических факторов, определяющих варьирование их пространственной структуры.

Изучение жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) является составной частью исследований биоразнообразия. Большое значение работ в данной области подчеркивается тем, что жуки – наиболее многочисленная группа насекомых. По примерным оценкам в отдельных регионах средней полосы Европейской части России обитает порядка 3500 видов жесткокрылых. Кроме того, данная группа животных характеризуется чрезвычайным многообразием экологических отношений со средой, благодаря чему они встречаются практически во всех наземных местообитаниях. Видовое богатство и экологическая неоднородность отряда позволяет использовать жуков в качестве модельной группы при оценке общего уровня регионального разнообразия насекомых (и биоты в целом). Изучение экологических аспектов формирования пространственных комплексов жесткокрылых может помочь в выявлении реальных центров биоразнообразия в ландшафтной сфере республики. Кроме того, картина распространения и распределения жесткокрылых на территории отдельных регионов отражает специфику изменчивости ландшафтных образований и их динамику в ходе антропогенной трансформации, что дает возможность применения данной группы организмов при индикации современного состояния и долговременном мониторинге природной среды Удмуртии.

Цели и задачи исследования. Целью нашей работы было изучение разнообразия, распространения, ландшафтного и биотопического распределения жесткокрылых на территории Удмуртии. В связи с этим решались следующие задачи: 1) изучение видового состава жесткокрылых Удмуртии и оценка своеобразия региональной колеоптерофауны; 2) установление закономерностей распространения жесткокрылых в республике; 3) изучение пространственной динамики видового разнообразия жесткокрылых на ландшафтном уровне; 4) выявление особенностей формирования биотопических комплексов основных экологических групп наземных жесткокрылых; 5) анализ ведущих экологических факторов, влияющих на распространение и распределение жесткокрылых; 6) выделение редких и исчезающих видов жесткокрылых Удмуртии и рекомендация мер по их охране.

Научная новизна. Настоящая работа представляет одну из наиболее полных современных сводок по региональной фауне и экологии жесткокрылых в

России. Впервые для республики приводится около 1500 видов жесткокрылых, из них значительное число впервые указываются для Вятско-Камского междуречья (и Предуралья в целом), 2 вида – впервые указаны для Европы. Кроме того, обнаружен 1 вид новый для науки¹. Результаты, полученные при ареалогическом анализе показывают значительное своеобразие местной колеоптерофауны. На основании выявленных закономерностей распространения жесткокрылых впервые осуществлено колеоптерологическое районирование территории республики. Впервые в регионе проведен анализ варьирования разнообразия жесткокрылых на ландшафтном уровне. Сравнительный подход при изучении биотопического распределения позволил выявить частные закономерности формирования и динамики пространственной структуры сообществ основных групп жесткокрылых, с разными отношениями с окружающей средой (герпетобионтов, напочвенных сапробионтов, фитобионтов и ксилобионтов).

Теоретическое значение. Представленный в диссертации материал о видовом составе, распространении, ландшафтном и биотопическом распределении жесткокрылых имеет большое значение для познания энтомофауны Западного Предуралья и для выявления закономерностей формирования пространственных энтомологических комплексов в данном регионе, а также для изучения особенностей экологии видов жесткокрылых вблизи границ ареалов. Имеющиеся в работе результаты и обобщения вносят существенный вклад в региональную и ландшафтную экологию насекомых.

Практическое значение. Прикладное значение работы состоит в том, что ее материалы могут быть использованы в широком аспекте природоохранных мероприятий. Данная работа должна послужить одной из основ для последующего долговременного мониторинга состояния природной среды этого региона. Полученные результаты могут быть использованы как база данных для конкретных созобиологических разработок: пополнения списков краснокнижных видов, организации особо охраняемых природных территорий и региональной сети биомониторинга. Наши данные широко использовались при написании Красной книги Удмуртской Республики (2001), для организации сети ООПТ в ряде районов Удмуртии, при комплексном экологическом обосновании недопустимости дальнейшего поднятия уровня Нижнекамского водохранилища, а также в ряде других работ по оценке воздействия на окружающую среду.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Установленный в результате исследований видовой состав фауны жесткокрылых Удмуртии.
2. Выявленные черты своеобразия местной колеоптерофауны в зоогеографическом и зонально-ландшафтном отношениях.
3. Установленные закономерности распространения жесткокрылых в республике: общая тенденция уменьшения видового разнообразия с севера на юг, ограниченное распространение в республике суббореальных и среднетаежных элементов; прохождение основной границы распространения суббореальных видов жесткокрылых (составляющих

¹ Описание нового вида шелкоуна (*Ischnodes rufipennis* sp. nov.) автором совместно с Н.Б. Никитским готовится к печати.

основу группы краеареальных видов) между южной и центральной частями республики.

4. Предложенный вариант колеоптерологического районирования территории Удмуртии.
5. Выявленные различия комплексов жесткокрылых основных элементов ландшафта республики по параметрам видового разнообразия, числу индикаторных видов и зонально-ландшафтной структуре и факторы, определяющие уровень разнообразия сообществ жесткокрылых на ландшафтном уровне.
6. Отмеченные особенности формирования биотопических комплексов жесткокрылых основных экологических групп отряда и выделенные ключевые факторы, определяющие динамику их пространственной структуры: гидротермический режим почвы и характер растительности.
7. Значение охраны жесткокрылых как одной из сторон сохранения регионального биоразнообразия в целом и необходимость значительного расширения списка особо охраняемых видов жесткокрылых Удмуртии.

Апробация. Материалы, содержащихся в диссертации, была представлены на XXVII итоговой научной студенческой конференции (Ижевск, 1999), на 5-й Российской университетско-академической конференции (Ижевск, 2001), на международной конференции "Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий" (Оренбург, 2001), на 2-й Российской телеконференции "Современная биогеография" (Ставрополь, 2003).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка цитируемой литературы. Работа изложена на 247 страницах машинописного текста, включает 9 рисунков, 12 таблиц и 3 приложения, в том числе систематический список жесткокрылых Удмуртии. Список литературы содержит 185 источников, в том числе 7 на иностранных языках.

Декларация личного участия автора. Работа над диссертацией проводилась на кафедре экологии животных Удмуртского госуниверситета. В ее основу положен фаунистический и экологический материал собранный лично автором. Кроме того, в работе использованы сборы жесткокрылых, предоставленные В. И. Рощиненко, Д. А. Адаховским, А. Г. Борисовским, К. А. Капитоновым (УдГУ), Н. Ю. Поповой (Удмуртский национальный краеведческий музей). Определение практического большинства видов жуков осуществлено автором. Проверка всех видов, определенных автором, и идентификация особо сложных для диагностирования таксонов проведена специалистами по данным группам: Н. Б. Никитским, А. А. Гусаковым, В. Б. Семеновым, Г. Ю. Любарским (Зоологический музей МГУ), А. О. Беньковским (Институт проблем Экологии и Эволюции РАН), В. Г. Грачевым (ПИН РАН), К. В. Макаровым (МГПУ), С. Ю. Грюнталем (Всероссийский научно-исследовательский институт природы), П. Н. Петровым (МГУ), С. А. Курбатовым (НИИ ХЗР) и другими. Всем перечисленным лицам автор выражает искреннюю благодарность.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История колеоптерологических исследований в Удмуртии

До 50-х годов XX века были накоплены лишь отрывочные сведения по отдельным видам жесткокрылых Удмуртии. С конца 50-х по начало 80-х годов осуществлялось систематическое изучение местной колеоптерофауны по руководством В.И.Рошиненко. В 1975 году В.И. Рошиненко была успешно защищена кандидатская диссертация – «Жесткокрылые Удмуртской АССР», в которой проведена предварительная инвентаризация колеоптерофауны (678 видов из 35 семейств), осуществлен зоогеографический анализ, выявлены основные закономерности распространения и биотопического размещения комплексов герпетобионтных жесткокрылых по поперечному профилю речных долин. Новый подъем энтомологических исследований в Удмуртии начался с 1990-х годов и связан, в основном, с активизацией природоохранной деятельности. Конечным результатом данных исследований стал выход Красной книги УР (2001), в которую включены 14 видов жесткокрылых. Кроме того, вышел ряд публикаций автора (некоторые с соавторами), посвященных отдельным семействам жесткокрылых, а также обобщающие работы по особенностям колеоптерофауны и ландшафтного распределения жесткокрылых Удмуртии (Дедюхин, 2003б, 2003в).

Глава 2. Характеристика природных условий региона исследования

Удмуртская Республика расположена на востоке Русской равнины, в Западном Предуралье (Вятско-Камское междуречье), в пределах 55° 12' - 58° 10' сев. широты, 51° 10' – 54° 26' вост. долготы. В главе дается общая характеристика климата, рельефа, ландшафтов и растительности. Показано, что территория Удмуртии характеризуется значительным разнообразием природных условий, определяемым расположением ее на стыке ряда ландшафтных зон (от южной тайги до границы с лесостепью), выраженным и зрелым характером рельефа, а также наличием развитых долин крупных рек.

Глава 3. Методы и материалы

Направления исследований. В связи с целью и задачами работы нами одновременно проводились исследования в 3 основных направлениях: инвентаризация региональной колеоптерофауны, изучение распространения и распределения жесткокрылых в республике. Фаунистический материал собирался нами в течение 15 полевых сезонов 1989 – 2003 годов, планомерное изучение распространения и распределения жесткокрылых проводилось с 1998 года. С целью максимального выявления видового состава применялся полный набор стандартных фаунистических методов сбора в самых разнообразных микростациях. Многолетними исследованиями охвачены все части республики (от крайнего севера до крайнего юга). Экспедиционные выезды проведены в более чем 70 географических точек. Комплексный сбор материала осуществлен во всех элементах ландшафта, а также в основных типах биотопов, представленных на территории республики. В целом за время исследований нами собрано и обработано порядка 50 тыс. экземпляров жесткокрылых,

составлена научная коллекция жесткокрылых, содержащая около 5 тыс. экземпляров.

При исследовании распределения жесткокрылых был применен типологический подход, основанный на выделении в пространстве типов местообитаний сходного ранга. При изучении закономерностей ландшафтного распределения жесткокрылых мы выделили основные элементы ландшафта республики (во многом соответствующие типам местностей и их вариантам), приуроченные к определенным формам мезорельефа, отличающиеся литологическими условиями и направленностью сукцессионных изменений растительности. В качестве первичного выдела при исследовании биотопического размещения жесткокрылых мы взяли типы биотопов (пространственно соответствующие семействам фаций), характеризующиеся определенным составом и структурой фитоценоза (на уровне групп ассоциаций или даже формаций) и своеобразием эдафотопических условий (в особенности почвенного гидротермического режима).

Статистическая обработка. В работе широко использовался показатель видового богатства (S) – количество видов в фаунистическом списке. Видовое разнообразие жесткокрылых в пространственных выборках, с использованием данных по видовому богатству и относительному обилию видов (по пятибалльной шкале), оценивалось с применением индекса Маргалефа. Картина связей между комплексами жесткокрылых определялась с помощью кластерного анализа. Дендрограммы кластеризации строили с использованием формулы Евклидова расстояния (меры различия). Объединение в кластеры осуществлялось по методу Варда с использованием пакета программ Statistica-v5.11h.

Глава 4. Фауна жесткокрылых Удмуртии и ее анализ

К настоящему времени нами достоверно зарегистрировано с территории республики 2153 вида жесткокрылых из 89 семейств, еще 51 вид известен лишь из литературных источников. Наибольшее количество видов представлено в семействах Staphilinidae (379), Carabidae (242), Chrysomelidae (238), Curculionidae (230), Cerambycidae (94), Scarabaeidae (79), Dytiscidae (64), Elateridae (63), Histeridae (48). Несмотря на то, что полная инвентаризация колеоптерофауны еще далека от завершения (выявлено около 60-70 % от предполагаемого числа видов), можно констатировать, что данная часть определяет "лицо" местной колеоптерофауны.

В работе проведен сравнительный зоогеографический анализ основных групп жесткокрылых с использованием описательного физико-географического подхода, предложенного К. Б. Городковым (1984, 1992). В результате нами было выделено 37 зоогеографических групп. Зоогеографические группы объединены по принадлежности их к крупным частям Палеарктики в 7 зоогеографических комплексов. Основу фауны жесткокрылых составляют широко распространенные виды палеарктического и западно-центрально-палеарктического комплексов, в целом на их долю приходится свыше 70 % от количества видов. Особенностью региональной колеоптерофауны является стык ареалов на территории Удмуртии многих западных (западно-палеарктических и

европейских) и некоторых восточных (преимущественно сибирских и трансзиатских) элементов, а также наличие ряда узкоареальных видов (восточноевропейских и, особенно, приуральско-уральских). Наиболее показательным в данном отношении представляется обнаружение в Удмуртии приуральско-сибирских, по-видимому, дизъюнктивных видов: *Purpuricenus tscherepanovae* Tschet. (Cerambycidae) и *Gonioctena sibirica* Weise (Chrysomelidae), крайне западные находки которых до настоящего времени были известны с района Алтае-Саянской горной страны; а также нового вида щелкуна *Ischnodes rufipennis* sp. nov. Ранее считалось, что род *Ischnodes* имеет амфинеморальное распространение (Гурьева, 1979). Мы предполагаем, что *I. rufipennis* представляет собой дериват вида третичных широколиственных лесов, сохранившийся в Уральском плейстоценовом рефугиуме и в дальнейшем (возможно, в днепровско-валдайское межледниковье) с восточным потоком неморальной растительности мигрировавший в ближайшие внеледниковые районы Предуралья. Уральская природа нового вида косвенно подтверждается характером его типового местообитания. Он обнаружен в коренном водораздельном липовом лесу, содержащем целый комплекс сибирских и уральских элементов флоры и энтомофауны.

В целом, географическая неоднородность местной колеоптерофауны, а также наличие на ее территории некоторых приуральско-уральских и дизъюнктивных элементов, имеющих островные части ареалов в пределах Предуралья, свидетельствует о длительной (возможно с конца плиоцена) и сложной истории становления региональной фауны жесткокрылых.

Кроме рассмотрения общих зоогеографических особенностей, раскрывающих в первую очередь исторические закономерности, важной представляется характеристика местной колеоптерофауны в зонально-ландшафтном отношении, которая отражает особенности современных природных условий региона. Тем более, что территория Удмуртии находится на стыке ряда зональных рубежей разного уровня. Нами разработана во многом оригинальная иерархическая система зонально-ландшафтных группировок жесткокрылых, включающая понятия поясных надгрупп и ландшафтно-зональных групп. В целом, в зонально-ландшафтном отношении (как и в зоогеографическом) местная фауна жесткокрылых носит смешанный и во многом переходный характер. На фоне преобладания полизональных и собственно температурных (бореально-неморальных) видов (в целом 54 %), значительную долю в колеоптерофауне республики занимают типичные суббореальные (лесостепно-степные и неморальные) элементы (12 %), например, *Lucanus cervus* (L.) (Lucanidae), *Titthaspis lineola* (Gebl.) (Coccinellidae), *Cteniopus sulphureus* (L.) (Tenebrionidae), *Purpuricenus kaehlerii* (L.) (Cerambycidae), *Clytra laeviuscula* Ratz., *Cassida lineola* Creutz. (Chrysomelidae), *Thamnurgus caucasicus* Rtt. (Scolytidae) и многие др., что сближает ее с фауной лесостепной зоны. С другой стороны, в Удмуртии отмечен ряд северных (таежных и арктобореальных) видов, не свойственных югу лесной зоны и тем более лесостепи, в частности, *Miscodera arctica* (Pk.) (Carabidae), *Podabrus lapponicus* (Gyll.) (Cantharidae), *Coccinella trifasciata* (L.) (Coccinellidae), *Plateumaris weisei* (Duv.) (Chrysomelidae). Наличие антагоничных ландшафтно-зональных

группировок жесткокрылых на относительно небольшой территории подчеркивает факт расположения республики в переходной полосе от таежных к лесостепным ландшафтам.

Глава 5. Распространение жесткокрылых в Удмуртии.

Виды на границах ареалов. На основании наших данных, а также многочисленных литературных источников нами проанализировано распространение на востоке Русской равнины и в Предуралье около 1300 видов жесткокрылых из 41 семейства, что составляет около 60 % от известного видового состава колеоптерофауны республики. Установлено, что примерно у 290 видов из рассмотренных групп жуков (21 %) на территории республики (либо в непосредственной близости от нее) проходят маргинальные части ареалов.

У абсолютного большинства из них (246 видов) здесь проходит северная граница распространения. Эту группу составляют практически все суббореальные виды, например, *Poecilus crenuliger* Chd. (Carabidae), *Aphodius zangi* A.Schm. (Scarabaeidae), *Oodescelis polita* (Sturm.) (Tenebrionidae), *Phytoecia coerulescens* (Scop.) (Cerambycidae), *Longitarsus medvedevi* Schapiro (Chrysomelidae), *Nemonyx lepturoides* (F.) (Nemonychidae), *Otiorhynchus scopularis* Hoch., *Rhinocyllus conicus* (Fröl.) (Curculionidae), а также многие южнобореально–суббореальные элементы фауны жесткокрылых. Некоторые виды на территории республики находятся на северо-восточных либо, напротив, вблизи северо-западных пределов ареалов. К первым относятся в основном неморальные виды: *Osmoderma eremita lassallei* Baraud & Taus., *Potosia fieberi* (Kr.) (Scarabaeidae), *Elater ferrugineus* L. (Elateridae), *Leptura maculata* Poda (Cerambycidae) и др., ко вторым, - некоторые сибирские (генетически) лесостепные элементы, например, *Omalopia hirta* (Geb.) (Scarabaeidae), *Mylabris sibirica* F.-W. (Meloidae). У гораздо меньшего числа видов (около 40) из рассмотренных групп здесь проходят южные и юго-западные границы ареалов. Сюда относятся в основном таежные жесткокрылые: *Bembidion hirmocoelum* Chaud. (Carabidae), *Tragosoma depsarium* (L.), *Phymatodes abietorum* Plav. et Lur. (Cerambycidae), *Hyllobius sibiricus* Egorov (Curculionidae), *Scolytus morawitzi* Sem. (Scolytidae) и др.

Вблизи восточных пределов распространения в Удмуртии находится значительное количество западно-палеарктических и европейских видов жесткокрылых, напротив, вблизи западных – некоторые преимущественно сибирские и трансаятские виды: *Carabus henningi* F.-W., *Carabus aeruginosus* F.-W., *Pterostichus magus* Mann. (Carabidae), *Clytus arietoides* Rtt. (Cerambycidae) и др. Правда, следует отметить, что многие из них встречаются и в соседних регионах. Данный факт объясняется незначительной широтной протяженностью Удмуртии и отсутствием ярко выраженных меридиональных ландшафтных рубежей на ее территории.

Анализ изменения фауны и сообществ жесткокрылых в широтном направлении. Наличие обширной группы краеареальных видов позволяет оценить характер изменения колеоптерофауны в республике и выявить основные природные рубежи на ее территории, ограничивающие распространение

жесткокрылых. Основной тенденцией в изменении состава фауны жесткокрылых в Удмуртии можно считать значительное снижение видового богатства с юга на север, в первую очередь, за счет закономерного уменьшения доли видов суббореального комплекса, причем данная тенденция носит не строго континуальный, а скорее пороговый характер.

Абсолютное большинство суббореальных видов лесостепно-степной и собственно неморальной (дубравной) группировок ограничено в распространении южной третью республики. Причем, если на крайнем юге Удмуртии они составляют большую долю в фауне и сообществах жесткокрылых, то в центре и на севере республики представлены лишь отдельными видами (табл. 1). Таким образом, главный рубеж в распространении суббореальных видов жесткокрылых находится между южной и центральной частями республики и примерно соответствует границе между хвойно-широколиственной и широколиственно-хвойной полосами подзоны смешанных лесов. Данный факт мы объясняем с одной стороны наличием на юге Удмуртии долин крупных рек (Кама, Вятка), которые служат проводниками лесостепных и неморальных элементов биоты в лесную зону. Однако резкое уменьшение количества суббореальных видов жесткокрылых и их комплексов севернее Ижевска наблюдается и на водораздельных пространствах. По-видимому, здесь имеет место наложение широтных ландшафтных границ разного ранга. А именно, граница между полосами (внутри подзоны смешанных лесов) примерно совпадает с границей поясной [между суббореальным и бореальным поясами (Городков, 1984)] или, во всяком случае, с северной границей ярко выраженного влияния суббореального пояса, что определяет достаточно резкие изменения в ландшафтных условиях в целом. В частности, здесь проходит основная граница дуба как лесообразующей породы, а также склоновых растительных сообществ лесостепного облика и экологически связанных с ними лесостепных и дубравных комплексов жесткокрылых. Показательно, что граница между подзонами смешанных лесов и южной тайги, разделяющая центральную и северную части Удмуртии, в отношении изменения фауны жесткокрылых ярко не выражена.

Таблица 1

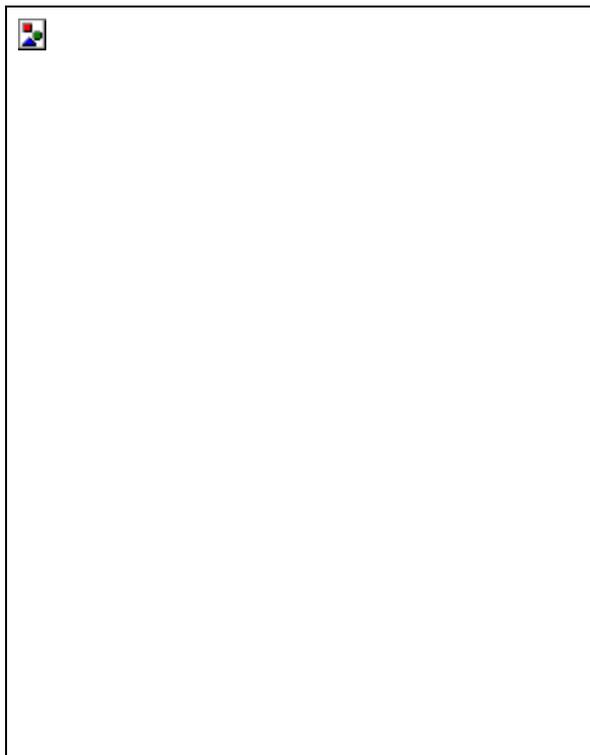
Видовое богатство некоторых зонально-ландшафтных групп жесткокрылых в колеоптерологических районах республики

Зонально-ландшафтные группы	Всего видов*	Колеоптерологические районы				
		Крайне-северный	Северный	Центральный	Южный	Крайне-южный
Южнолугово-степная	80	8	33	50	73	65
Лесостепно-степная и лесостепная	83	0	3	9	58	72
Суббореальная околородная	14	0	2	4	9	12
Неморальная (дубравная)	37	0	0	3	22	33
Южнолесная	49	10	18	28	44	38
Собственно бореальная	36	32	28	34	31	18
Среднетаежная	14	12	7	10	3	0

* - количество видов данных групп, у которых изучено распространение в Удмуртии.

Обратный процесс уменьшения видового состава жесткокрылых бореальной надгруппы в южном направлении происходит гораздо более постепенно (табл.1). Большинство бореальных видов (особенно ксилофагов) встречаются от севера до юга республики, что связано с широким распространением на водоразделах южнотаежных и подтаежных лесных формаций, в первый ярус которых всегда входят темнохвойные деревья, лишь на крайнем юге республики (особенно, в долинах крупных рек) наблюдается резкое снижение доли бореальных элементов в комплексах жесткокрылых. Напротив, значительное возрастание их количества (в первую очередь за счет типично-таежных элементов) происходит на крайнем севере Удмуртии (водораздел Вятки и Камы), а также в пределах эоловых песчаных массивов запада и, частично, центра республики. Данный факт обусловлен широким распространением здесь среднетаежных растительных формаций интразонального характера.

В целом распространение жесткокрылых на территории республики лишь в общих чертах соответствует изменениям макроклиматических параметров. Конкретные границы ареалов определяются в первую очередь азональными факторами регионального уровня: геоморфологическими (рельеф) и литологическими (кора выветривания) (через мезоклимат, режим увлажнения и



характер растительности). Большое значение рельефа и типа почвообразующих пород в картине распространения жесткокрылых по территории республики подчеркивается тем фактом, что сообщества жесткокрылых, находящихся в республике вблизи границ ареалов (лесостепные и таежные) приурочены к районам, характеризующимся выраженным рельефом и (или) специфическими литологическими особенностями (песчаные массивы).

Колеоптерологическое районирование территории Удмуртии. На основании выявленных закономерностей распространения жесткокрылых в регионе нами предлагается вариант колеоптерологического районирования Удмуртии. В качестве основных критериев мы взяли, во-первых, наличие дифференциальных и характерных видов

Рис.1. Колеоптерологическое районирование Удмуртии

жуков (находящихся на границах распространения, либо экологически связанных с определенными типами ландшафтов), во-вторых, отрицательные признаки, заключающиеся в отсутствии индикаторных видов, характерных для других районов. Кроме того, всегда учитывались общие ландшафтно-зональные

условия районов, так как именно они определяют общий облик фауны и сообществ жесткокрылых.

С учетом перечисленных критериев на территории республики мы предлагаем выделить 5 колеоптерологических районов (рис.1): крайне-южный (северо-лесостепной) (1), южный (южнолесной, с элементами остепнения) (2), центральный (подтаежный) (3), северный (южнотаежный) (4) и крайне-северный (таежный) (5) районы. Границы между районами примерно соответствуют зонально-ландшафтным рубежам разного уровня, ограничивающим распространение жесткокрылых в широтном аспекте. В пределах некоторых из районов, мы выделяем подрайоны, имеющие качественные отличия в ландшафтных условиях обитания жесткокрылых.

В работе дается характеристика колеоптерофауны и преобладающих ландшафтных сообществ жесткокрылых каждого района и подрайона. Показано, в частности, что крайне-южным районом ограничено распространение ряда характерных лесостепных и дубравных жесткокрылых: *Saprinus turcomanicus* Men. (Histeridae), *Dorcus parallelepipedus* (L.) (Lucanidae), *Potosia aeruginosa* (Drury), *Gnorimus variabilis* (L.) (Scarabaeidae), *Cylindromorphus pyrethri* Stierl. (Buprestidae), *Nalassus brevicollis* (Kryn.) (Tenebrionidae) и др., напротив, лишь с крайне-северного района известны некоторые типично таежные представители: *Bembidion grapei* Gyll. (Carabidae), *Podabrus lapponicus* (Gyll.) (Cantharidae), *Eanus costalis* (Pk.) (Elateridae), *Acmaeops smaragdula* (F.) (Cerambycidae), *Plateumaris weisei* (Duv.) (Chrysomelidae). Южный район характеризуется разнообразием ландшафтных условий, благодаря чему здесь представлены в частности комплексы жесткокрылых лесостепного облика, приуроченные к экстразональным элементам ландшафта (остепненные долины крупных рек и склоны южной экспозиции). Кроме того, в данном районе, по-видимому, на южной границе ареала находятся некоторые преимущественно таежные виды: *Tragosoma depsarium* (L.), *Phymatodes abietorum* Plav. et Lur., *Tetropium glacilicorne* (Rtt.) (Cerambycidae), *Hylobius excavatus* Laich. (Curculionidae), *Dryocoetes baicalicus* Rtt. (Scolytidae), большинство из них приурочено к сосновым лесам с примесью лиственницы в долине Камы.

Центральный и, особенно, северный район, в которых преобладают зональные растительные формации южнотаежного и подтаежного облика, отличаются значительным однообразием и неспецифичностью фауны и сообществ жесткокрылых. Исключение составляет Кильмезский подрайон центрального района (3а), характеризующийся наличием специфических комплексов жесткокрылых эоловых песчаных массивов. Благодаря своеобразию и контрастности экологических условий, проявляющейся в наличие сфагновых болот и остепненных сосняков, здесь представлены как типично таежные, так и некоторые лесостепные и южноборовые виды жесткокрылых. Примером первых могут служить *Miscodera arctica* (Duv.) (Carabidae), *Denticollis borealis* (Pk.), *Selatosomus melancholicus* (F.) (Elateridae), *Pachyta lamed* (L.) (Cerambycidae), *Syneta betulae* (F.) (Chrysomelidae), *Hylobius sibiricus* Egorov (Curculionidae), а также *Gonioctena sibirica* Weise и *Purpuricenus tscherepanovae* Tsch. (популяции последних 2 видов, безусловно, имеют здесь реликтовый характер);

вторых, - *Omaloplia hirta* (Geb.) (Scarabaeidae), *Anthaxia funerula* (Ill.) (Buprestidae), *Hispa atra* (L.), *Argopus nigritarsis* (Geb.) (Chrysomelidae).

На дендрограмме кластеризации по представленности видов, находящихся в республике на границах ареалов, выделенные колеоптерологические районы четко объединились в 2 кластера (рис. 2). В верхний кластер вошли районы, характеризующиеся малым количеством лесостепных и неморальных и относительно высокой долей бореальных видов жесткокрылых, в нижний – районы, с большой долей в фауне и сообществах видов суббореального комплекса. В связи с этим нам представляется возможным на территории республики выделить 2 типа зональных колеоптерофаун: северную (бореальную лесную) и южную (южнолесную, с чертами лесостепной). Показательно, что разрыв между ними происходит между югом и центром республики, что лишний раз подтверждает наличие здесь основного широтного рубежа распространения жесткокрылых в регионе.

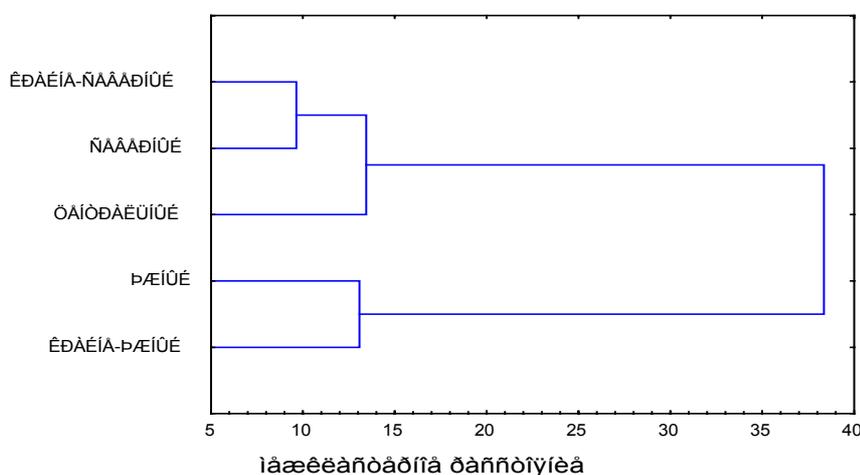


Рис.2. Дендрограмма кластеризации колеоптерологических районов Удмуртии по видовому составу жесткокрылых, находящихся вблизи границ ареалов.

Глава 6. Ландшафтное распределение жесткокрылых в Удмуртии

Республика характеризуется выраженным и зрелым характером рельефа и комплексностью коры выветривания, что обуславливает разнообразие региональной ландшафтной оболочки. На ее территории можно выделить следующие основные элементы ландшафта: плакоры (ПЛ), возвышенные водоразделы останцевого типа (ВД), заболоченные водоразделы крайнего севера республики (ВДБЛ), поймы крупных (ПКР), средних (ПСР) и малых (ПМР) рек, склоны коренных берегов крупных (СКР) и малых (СМР) рек, первые надпойменные террасы крупных рек, сложенные древнеаллювиальными песчаными отложениями (ТР), междуречные песчаные массивы эоловой аккумуляции (ландшафты материковых дюн) (ДН). Закономерности варьирования видового разнообразия жесткокрылых на ландшафтном уровне (изучено распределение 728 видов из 34 семейств) мы постарались отразить по ряду аспектов (параметрам видового разнообразия, представленности индикаторных видов и хорологической структуре), каждый из которых, в той

или иной мере является показателем своеобразия экологические условий ландшафтных образований.

Сравнительный анализ ландшафтных комплексов жесткокрылых по уровню видового богатства. Проведенный анализ показал, что ландшафтные комплексы жесткокрылых имеют значительные различия по уровню видового богатства (табл. 2). Максимальное количество видов жесткокрылых представлено в развитых поймах средних и, особенно, крупных рек (78 и 85 % от числа анализируемых видов), характеризующихся относительно мягким мезоклиматом, преобладанием аккумулятивных геохимических процессов, выраженным рельефом, разнообразием уровней увлажнения, а также богатством растительности, преимущественно остепненно-неморального облика. Выраженность эрозионного рельефа и мозаичный характер растительного покрова определяют высокий уровень разнообразия склоновых комплексов жесткокрылых (57-63 %), однако отсутствие прибрежных и заболоченных стадий является лимитирующим фактором для представленности здесь обширной группы гигрофильных жесткокрылых, свойственной поймам. Низкий уровень разнообразия жесткокрылых (около 50 %) отмечается в элементах ландшафта, отличающихся невыраженным рельефом и, следовательно, относительным однообразием условий (плакоры), либо бедным составом почв (низменные междуречья и первые надпойменные террасы в пределах эоловых и древнеаллювиальных песчаных массивов). Минимальное видовое разнообразие (25 %) (при максимальном количестве таежных элементов) наблюдается в водораздельном недренированном типе местности, характеризующемся чрезвычайной специфичностью абиотических условий (заболоченность, отсутствие типичного почвенного слоя, крайняя бедность микроэлементами) и однообразием растительности среднетаежного типа.

Таблица 2

Показатели видового богатства жесткокрылых основных элементов ландшафта Удмуртии

Показатели видового богатства	Элементы ландшафта*									
	ПЛ	ВД	ВДБЛ	ПКР	ПСР	ПМР	СКР	СМР	ТР	ДН
S (728 видов)	365	380	183	621	566	397	456	414	367	353
%	50	52	25	85	78	54	63	57	50	48
DMg	52,1	53,8	30,1	82,7	76,3	57,3	64	58,9	52,9	51,1
Сдиф.	3	7	12	115	61	0	38	18	23	27

Примечания: S – видовое богатство, % - доля от общего количества видов, DMg – индекс видового разнообразия Маргалефа, Сдиф.- количество дифференциальных видов (приуроченных к 1 или 2 элементам ландшафта). * - полные названия элементов ландшафта смотрите в тексте (стр.12).

Кроме того, нами проведен сравнительный анализ видового богатства жесткокрылых долин крупных рек и водораздельных пространств. Установлено, что в долинах крупных рек (Кама, Вятка) (с учетом пойменного, склонового и

надпойменно-террасового типов местности) сосредоточено около 95 % (690 видов) от видового богатства рассмотренных групп жесткокрылых. Показательно, что на плакорах отмечено лишь 50 % (365 видов), а в 5 междуречных элементах ландшафта (с учетом пойм малых рек и эоловых песчаных массивов) – 81 % (587 видов) соответственно. Данные факты наглядно свидетельствуют, что долины крупных рек (и особенно их поймы) являются центрами регионального разнообразия жесткокрылых.

Связи между ландшафтными комплексами жесткокрылых показаны на дендрограмме кластеризации (рис. 2). Все элементы ландшафта образовали четыре кластера. В первый входят междуречные типы местности и поймы малых рек, во второй – склоны малых и крупных рек, в третий – поймы крупных и средних рек, четвертый, самый удаленный кластер, составили водораздельный, надпойменно-террасовый и низменный на песчаных покровах ("дюнный") типы местности, резко отличающиеся от других экологическими условиями (эдафическими и растительными). Вхождение пойм малых рек в один кластер с междуречными элементами ландшафта закономерно, так как пойменные комплексы жесткокрылых здесь значительно обеднены и имеют бореальный зонально-интразональный характер. Напротив, сообщества жесткокрылых развитых пойм средних и крупных рек характеризуются очень высоким уровнем видового богатства и носят экстразональные черты, благодаря наличию большого количества суббореальных видов.

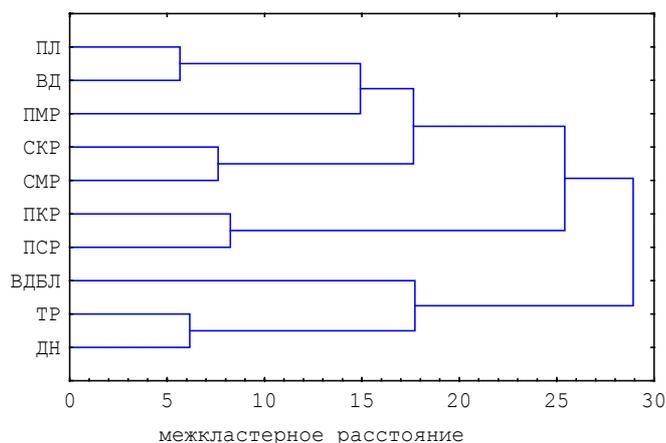


Рис.3. Дендрограмма кластеризации элементов ландшафта Удмуртии по видовому составу жесткокрылых (728 видов). Евклидово расстояние. Метод Варда.

Примечание: полные названия элементов ландшафта смотрите в тексте (стр. 12)

Сравнительная характеристика ландшафтных комплексов жесткокрылых по соотношению индикаторных видов. Наличие специфических группировок жесткокрылых является результатом действия факторов (прямого или косвенного), которые лежат в основе ландшафтной дифференциации (рельефа и литологии), определенным образом нивелирующих влияние макроклиматических условий, в том числе и через растительность. Поэтому малым количеством индикаторных видов (вплоть до их отсутствия) характеризуются ландшафтные образования, в которых ярко выражены зональные черты (плакоры, возвышенные водоразделы и поймы малых рек), напротив, большое количество специфических видов представлено в

экстазональных элементах ландшафта (поймы средних и, особенно, крупных рек) (табл. 2). Специфические литологические особенности (песчаный состав почв) и повсеместное преобладание сосновых лесов определяют высокую долю индикаторных видов жесткокрылых (по сравнению с общим уровнем разнообразия) в азональных (материковые дюны и первые надпойменные террасы) ландшафтных образованиях.

Сравнительный анализ ландшафтных комплексов жесткокрылых по хорологической структуре. Сравнение ландшафтных комплексов жесткокрылых нами проведено также по географической (хорологической) структуре. В качестве модельных нами были взяты фаунистические комплексы, на территории республики имеющие ограниченное распространение: лесостепной, неморальный и таежный, представленность и соотношение которых отражает основные особенности экологических условий конкретных элементов ландшафта (табл. 3).

Максимальным количеством лесостепно-степных видов жесткокрылых отличаются поймы и склоны долин крупных рек (свыше 100 видов, из них более половины являются дифференциальными видами лесостепных ландшафтов), напротив, на плакорах, возвышенных водоразделах и в поймах малых рек отмечено менее 30 видов данного комплекса, которые приурочены исключительно к антропогенным местообитаниям. В заболоченных водоразделах севера республики они полностью отсутствуют. Таким образом, наблюдается две основные тенденции изменения видового богатства степного комплекса жесткокрылых в ландшафтной сфере республики: закономерное обеднение при переходе от долин крупных рек на водоразделы, и от пойм крупных – к поймам малых рек. В целом, сообщества жесткокрылых лесостепного облика формируются почти исключительно в элементах ландшафта экстразонального (в меньшей степени азонального) типа (характеризующихся сглаженностью климатических градиентов, хорошей дренированностью и наличием лесостепных растительных ассоциаций) и носят, как правило, локальный (реже ленточный) характер распространения.

Таблица 3

Количество видов фаунистических комплексов жесткокрылых в разных элементах ландшафта Удмуртии

Фаунистический комплекс	Элементы ландшафта*									
	ПЛ	ВД	ВДБЛ	ПКР	ПСР	ПМР	СКР	СМР	ТР	ДН
Степной (148 видов**)	28	26	0	113	61	24	101	63	38	33
Неморальный (76 видов)	22	36	0	67	46	16	51	45	4	5
Таежный (43 вида)	12	11	31	12	11	8	7	7	27	31

*- полные названия элементов ландшафта смотрите в тексте (стр. 12)

** - число видов данных комплексов, у которых изучено ландшафтное распределение.

Максимальное количество видов жесткокрылых неморального комплекса приурочено к элементам ландшафта, в которых широкое распространение имеют лесные формации с участием широколиственных деревьев (в частности, дуба),

(поймы крупных и средних рек, склоны южной экспозиции), на междуречных пространствах значительное число неморальных жесткокрылых встречается на возвышенных водоразделах, где обычны участки липовых лесов. Минимальная представленность данного комплекса наблюдается в водораздельном недренированном, а также дюнном и надпойменно-террасовом типах местности, в которых неморальный фон растительности не выражен.

Напротив, таежные комплексы жесткокрылых закономерно приурочены к слабо дренированным элементам ландшафта (заболоченные водоразделы крайнего севера, низменные песчаные ландшафты эолового происхождения запада и центра республики, а также древнеаллювиальные песчаные отложения первых надпойменной террас крупных рек), характеризующимся развитием процессов заболачивания, а также бедным составом почв, что определяет доминирование в них хвойных лесов таежного облика и сфагновых болот. Примечательно, что на плакорах, отличающихся относительно хорошим дренажем, в том числе в южнотаежных темнохвойных лесах, многие таежные виды жесткокрылых отсутствуют, либо очень редки.

Глава 7. Распределение жесткокрылых по типам биотопов

Биотопическое распределение жесткокрылых зависит от комплекса локальных экологических факторов среды. При этом закономерности формирования биотопических сообществ жесткокрылых разных экологических группировок будут различны, в зависимости от факторов, которые оказывают на них первостепенное значение. Поэтому при изучении особенностей биотопического распределения в качестве модельных групп нами были взяты основные экологические группы наземных жесткокрылых, специализированные к обитанию в определенном типе субстрата: герпетобионты (Carabidae, проанализировано биотопическое распределение 192 видов), напочвенные сапробионты (копро- и некробионты) (Silphidae, многие Scarabaeidae и др., 96 видов), фитобионты (Chrysomelidae и большинство семейств Curculinoidea, 226 видов), ксилобионты (Buprestidae, Cerambycidae, Scolytidae и др., 247 видов).

В частности, нами проведена оценка типов биотопов по уровню видового богатства разных экологических групп. Максимальное количество видов *герпетобионтных жесткокрылых* (Carabidae) отмечается по берегам крупных рек (зарегистрировано 93 вида; 48 % от общего числа), низким уровнем видового богатства (32-34 вида; 17 %) отличаются псаммофитные редкотравные луга, олиготрофные болота и темнохвойные леса; высокое видовое разнообразие *почвенных сапробионтов* наблюдаются в открытых дренированных биотопах, испытывающих антропогенное воздействие (пастбища в долинах крупных рек и, в меньшей степени, на водоразделах) (63-69 видов; 66-72 %), обедненностью отличаются лесные комплексы (30-35 видов; 31-35,5 %), минимальное видовое разнообразие *сапробионтов* (16 видов; 16,6 %) характерно для болотных экосистем. Максимальными показателями разнообразия *фитобионтов* характеризуются остепненные пойменные и склоновые луга долин крупных рек (100-130 видов; 44-57 %), а на водоразделах – комплексы остепненных склоновых лугов коренных берегов малых рек (около 90 видов; 40 %); минимальным уровнем видового богатства отличаются темнохвойные леса (41

вид; 18 %) и олиготрофные болота (39 видов; 17 %). Наиболее разнообразные комплексы *ксилобионтов* приурочены к смешанным лесам (ельники и сосняки сложные), в которых в первом ярусе активное участие принимают как хвойные, так и широколиственные (особенно дуб) породы деревьев (116-137 видов; 47-55 %), минимальное разнообразие ксилобионтов отмечается в монодоминантных мелколиственных типах лесов (ольшаники и березняки) (49-61 вид; 20-25 %).

На основании анализа данных по видовому богатству жесткокрылых в разных типах биотопов и картины связей топических группировок, полученной при кластерном анализе, мы предполагаем, что основным фактором, влияющим на формирование и разнообразие биотических комплексов почвенных групп жесткокрылых, является почвенный гидротермический режим, а по берегам рек также состав почвообразующих пород. При этом положительное влияние на разнообразие герпетобионтов оказывает высокая степень и промывной характер увлажнения, засушливые условия резко отрицательно сказываются на разнообразии данной экологической группировки; напротив, сапробионты положительно реагируют на относительную сухость и хорошую прогреваемость биотопа. Основным фактором распределения жесткокрылых, трофически и топически связанных с растениями (фитобионты и ксилобионты), является характер растительного покрова. Причем уровень флористического разнообразия растительных группировок в основном определяет и степень разнообразия топических комплексов жесткокрылых данных экологических групп.

Глава 8. Созобиологические аспекты. Особо охраняемые виды жесткокрылых Удмуртии и меры по их охране. В главе рассмотрены основные принципы охраны жесткокрылых как одной из сторон сохранения регионального биоразнообразия в целом, предложены критерии для внесения насекомых в региональные Красные книги. Предлагается существенно расширить список особо охраняемых жесткокрылых (Красная книга УР, 2001), за счет включения в него ряда видов, имеющих ограниченное распространение в республике и биоценологически связанных с коренными липовыми (*Carabus henningi* F.-W., *Ischnodes rufipennis* sp. nov.) и хвойными (особенно, сосновыми и сосново-лиственничными) лесами: *Purpuricenus tscherepanovae* Tsch., *Gonioctena sibirica* Weise, *Tragosoma depsarium* (L.), *Pachyta lamed* (L.), *Hylobius sibiricus* Egorov, олиготрофными болотами – *Plateumaris weisei* (Duv.), естественными растительными ассоциациями лесостепного облика: *Exosoma collare* (Humm.), *Hispa atra* L., *Otiorhynchus scopularis* Hoch., а также песчаными отмелями крупных рек (*Aphodius ivanovi* Lebedev). Для сохранения современного уровня регионального биоразнообразия в целом (и разнообразия жесткокрылых в частности) необходимо создание в скорейшее время реально действующей комплексной сети ООПТ, поддерживаемой нормативно-правовыми актами, в которой будут представлены все резерваты жесткокрылых.

Выводы

1. К настоящему времени в республике достоверно зарегистрировано 2153 вида жесткокрылых из 89 семейств, около 1500 видов впервые приводятся

для территории Удмуртии, 3 вида – для Европейской части России, из них 1 вид новый для науки. Характерной чертой местной колеоптерофауны является смешанный характер в зоогеографическом и зонально-ландшафтном плане, определяемый положением Удмуртии в Западном Предуралье и в пределах бореального экотона, а также длительной и сложной историей формирования региональной биоты.

2. Главной тенденцией в изменении состава фауны жесткокрылых на территории республики является резкое уменьшение числа суббореальных видов в северном направлении, от большой доли в фауне и сообществах жесткокрылых в южной трети (около 130 видов) до полного отсутствия на крайнем севере Удмуртии. Основной природный рубеж в распространении лесостепно-степных и неморальных элементов проходит между центральной и южной частями Удмуртии и примерно соответствует границе между широколиственно-хвойной и подтаежной (хвойно-широколиственной) полосами подзоны смешанных лесов, а также северному пределу распространения лесостепных растительных группировок экстразонального характера.
3. На территории Удмуртии выделены 5 колеоптерологических районов и 2 типа зональных фаун: бореальная лесная (север и центр Удмуртии) и южнолесная с чертами лесостепной (южная треть республики).
4. Максимальное видовое богатство и своеобразие комплексов жесткокрылых наблюдается в развитых поймах средних и, особенно, крупных рек (78-85 % от числа анализируемых видов). Напротив, низкими показателями разнообразия отличаются плакорный (зональный) (около 50 %) и некоторые интра- и азональные элементы ландшафта (25-50 %).
5. Комплексы жесткокрылых лесостепного и неморального облика в Удмуртии формируются в экстразональных элементах ландшафта (поймы крупных рек и склоны южной экспозиции). Типично таежные комплексы жесткокрылых закономерно приурочены к элементам ландшафта интразонального характера (заболоченные водоразделы, низменные ландшафты на песчаных отложениях).
6. Максимальное видовое разнообразие герпетобионтов наблюдается по берегам крупных рек (48 %), сапробионтов – в открытых, хорошо дренированных биотопах, испытывающих антропогенную нагрузку (около 70 %), фитобионтов – на разнотравных остепненных лугах в долинах крупных рек (44 - 57 %), ксилобионтов – в смешанных разновозрастных лесах, с активным участием в первом ярусе как хвойных, так и широколиственных (особенно, дуба) деревьев (47-55 %). Напротив, очень низким разнообразием всех почвенных групп и фитобионтов отличаются олиготрофные болота и темнохвойные леса. Минимальным видовым богатством ксилобионтов из лесных экосистем характеризуются монодоминантные мелколиственные насаждения.
7. Ведущими экологическими факторами, определяющими формирование биотопических комплексов герпетобионтов (Carabidae) и уровень их видового богатства, являются характер увлажнения биотопа и, в меньшей степени, почвенно-грунтовый состав, комплексов сапробионтов – как

гидротический почвенный режим, так и степень инсоляции и, следовательно, микроклимат напочвенного слоя, фитобионтов – структура и флористическое богатство фитоценоза, ксилобионтов – породный и возрастной состав лесных насаждений.

8. По нашим данным список особо охраняемых жесткокрылых Удмуртии (14 видов) должен быть существенно расширен за счет включения в него ряда сибирских и уральских лесных, а также некоторых таежных и лесостепных видов жуков, являющихся индикаторами естественных растительных сообществ.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Ермолаев И. В., Дедюхин С. В. Фауна жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Серия "Ботаника, зоология, экология", 2000. № 5. С. 96 – 102.
2. Дедюхин С. В., Ермолаев И. В. Жуки-мертвоеды (Coleoptera, Silphidae) Удмуртии // Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Мат. международной научн. конф. Оренбург, 2001. С. 212-213.
3. Дедюхин С. В. Особенности фауны жесткокрылых долины р. Вятки на крайнем юго-западе Удмуртии // Тез. докл. 5-й Рос. универ.-академ. науч.-практ. конф. Т. 39, ч. 6. Ижевск, 2001. С. 75 – 76.
4. Дедюхин С. В., Борисовский А. Г. Материалы по некоторым видам жесткокрылых, кандидатам в Красную книгу Удмуртской Республики // Тез. докл. 5-й Рос. универ.-академ. науч.-практ. конф. Т. 39, ч. 6. Ижевск, 2001. С. 76 – 77.
5. Адаховский Д. А., Басов В. М., Борисовский А. Г., Дедюхин С. В., Попова Н. Ю., Рощиненко В. И. Насекомые // Красная книга Удмуртской Республики. Животные. Ижевск: Изд. дом "Удмуртский университет", 2001. С. 13-50.
6. Дедюхин С. В., Борисовский А. Г. Состав фауны жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) семейств Lucanidae и Trogidae Удмуртской Республики // Вестн. Удм. ун-та. Серия "Зоология, физиология, экология". 2001. № 5. С. 23 – 28.
7. Дедюхин С. В. Пластинчатоусые жесткокрылые (Coleoptera, Scarabaeoidea: Trogidae, Scarabaeidae, Lucanidae) Удмуртской Республики // Бюллетень МОИП. Серия Биология. Т.108. Вып.6. 2003а. С. 3-13.
8. Дедюхин С. В. Особенности фауны и сообществ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Серия Биология, 2003б. С. 93 – 104.
9. Дедюхин С. В. Зональные и зоогеографические особенности фауны жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии. Ставрополь, 2003в. WEB: <http://www.conf.stavsu.ru/conf.asp?Report/Id=65>.