

Март, № 2

Биология

2013

УДК 595.7

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ЛЯБЗИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
slyabzina@petrsu.ru

СЕРГЕЙ ДАВЛЕТЬЯНОВИЧ УЗЕНБАЕВ

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
uzenbaev@petrsu.ru

ЭКОЛОГИЯ ЖУКОВ-МЕРТВОЕДОВ (COLEOPTERA, SILPHIDAE) В КАРЕЛИИ*

В Карелии видовой состав некрофильных жуков-мертвоедов (семейство Silphidae) включает 11 видов. Цель данной работы – изучение экологических особенностей жуков семейства Silphidae в Карелии (биотопическое распределение, сезонная динамика, поисковая активность). Жуки распространены во всех исследуемых биоценозах, наибольшее число видов (10) отмечено в открытых типах. Многие виды мертвоедов имеют сходную биотическую приуроченность как в Северной (Карелия), так и в Центральной (Польша, Чехия) Европе. В течение сезона у жуков наблюдается периодическая активность, а смена динамики у могильщиков позволяет снизить конкуренцию за ограниченный ресурс и при этом оставаться главными утилизаторами тканей. Впервые проведены исследования по мечению и повторному отлову жуков. В течение трех лет на экспериментальной площадке отлавливали жуков и ставили метки на надкрыльях в виде надрезов. Выявлено, что определенная часть популяции у видов могильщиков *Nicrophorus investigator* и *N. vespilloides* сохраняется на второй год (до 1%). У вторично отловленных особей изменялись морфометрические показатели (увеличение массы тела). В биоценозах жуки активно перемещаются в поисках пищи и могут находить новые трупы или возвращаться на приманки с расстояния 150 м.

Ключевые слова: некробионты, жуки-могильщики, мечение, Карелия

Семейство Мертвоеды (Silphidae) включает более 250 видов жестокрылых, которые распространены на всех материках [15], [16]. В европейской части отмечено свыше 30, а в Восточной Фенноскандии встречается 16 представителей [10], [17].

На территории Карелии на трупах животных зарегистрированы 11 видов (табл. 1) [6]. Кроме этих видов в заповеднике «Кивач» Н. Н. Кутенковой [5] на лугах отмечены единичные находки могильщиков *Nicrophorus fossor* (Erich.) и *N. vetstigator* (Herb.), которые обычны для южных регионов [9].

Семейство Silphidae подразделяется на два подсемейства: *Nicrophorinae* – жуки, способные зарывать небольшие трупы животных, и *Silphiinae* – поверхностно-падальные мертвоеды. По трофическим связям большинство видов в семействе питаются трупными тканями (некрофаги), но также имеются хищники – мертвоед трехреберный *Phosphuga atrata* (L.), нападающий на моллюсков, и вредители сельскохозяйственных культур – *Aclypea oraca* (L.) и *A. undata* (Müll.), которые поедают всходы и листья капусты, свеклы или картофеля. В Карелии иногда отмечаются повреждения этими жуками [8].

Мертвоеды являются обязательным компонентом трупной фауны, они не только утили-

зируют мертвые ткани, в таких субстратах также происходит развитие их преимагинальных стадий. Фенологические сроки развития некоторых видов используются в судебной медицине в целях установления давности наступления смерти.

Цель данной работы – изучение экологических особенностей жуков-мертвоедов в Карелии (биотопическое распределение, сезонная динамика, поисковая активность).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в весенне-осенние периоды 2000–2012 годов на биологической станции ПетрГУ (с. Кончезеро, Кондопожский район), в окрестностях с. Лососинное (Прионежский район) и на территории природного парка о. Валаам (Сортавальский район, август 2009 года).

Отлов жуков осуществляли с трупов позвоночных животных массой от 30 г до 25 кг, которые выкладывали на поверхность почвы, либо небольшие трупные приманки помещали в почвенные ловушки. Исследование проводили в пяти лесных и трех открытых биоценозах. Для анализа разнообразия использовали индексы Шеннона – Уивера (H) и доминирования Бергер-а – Паркера (d) [3].

Таблица 1

Абсолютная численность и индексы разнообразия некрофильных жуков семейства Silphidae в исследуемых биотопах

Вид	Ельник-зеленомошник	Сосняк-зеленомошник	Сосняк-липчайниково-вой	Березняк разнотравно-черничный	Лиственное мелко-лесье	Влажно-разнотравный луг	Сухоцельный луг	Агроценоз
	*n (12)	n (65)	n (19)	n (53)	n (24)	n (42)	n (14)	n (30)
1. Могильщик рыжебулавый <i>Nicrophorus vespillo</i> (L., 1758)	2	45	25	40	12	75	20	15
2. Могильщик-исследователь <i>N. investigator</i> (Zett. 1824)	10	106	16	149	21	184	35	20
3. Могильщик чернобулавый <i>N. vespilloides</i> (Herb. 1783)	36	412	58	489	69	231	36	50
4. Трупоед черный <i>Necrodes littoralis</i> (L., 1758)	6	39	10	23	5	11	8	12
5. Мертвоеед красногрудый <i>Oiceoptoma thoracica</i> (L., 1758)	21	126	32	213	89	—	—	—
6. Падальник морщинистый <i>Thanatophilus rugosus</i> (L., 1758)						38	14	25
7. Падальник остроплечий <i>Th. sinuatus</i> (F., 1775)						356	244	214
8. <i>Th. dispar</i> (Herb. 1793)	—	—	—	—	—	6	—	—
9. <i>Silpha carinata</i> (Herb., 1783)	—	—	—	—	—	8	3	—
10. <i>S. obscura</i> (L., 1758)	—	—	—	—	—	—	1	—
11. <i>S. tristis</i> (Ill., 1798)	—	—	—	—	—	2	—	—
Индекс разнообразия (Шеннона – Уивера)	1,3	1,2	1,0	1,1	1,0	1,4	1,1	1,1
Индекс доминирования (Бергера – Паркера)	0,5	0,5	0,5	0,6	0,6	0,5	0,7	0,7

Примечание. п – количество приманок, прочерк – вид не отмечен.

Мечение жуков и изучение годовой активности

В исследованиях оценки встречаемости в течение года и в последующие годы проводили мечение жуков на определенной территории. Для этого в весенне-осенние периоды 2004–2006 годов на экспериментальном участке площадью ~3 км² (открытые и лесные биоценозы) у отловленных жуков на надкрыльях ставили метки в виде небольших надрезов или проколов, варьируя их число и положение. Таким образом, каждой особи присваивали индивидуальную метку. В лаборатории снимали морфометрические показатели (измеряли вес на электронных весах ВЛТ-1500-П), определяли пол жука и в дальнейшем их отпускали обратно на приманку, с которой были отловлены. Жуки отсутствовали на трупе не более 2–4 ч.

Изучение поисковой активности жуков

Расстояние, с которого жуки способны находить приманки, изучали у четырех видов:

Oiceoptoma thoracica, *Thanatophilus sinuatus* и могильщиков *N. vespilloides*, *N. investigator*. По литературным данным известно, что некрофильные насекомые могут обнаруживать трупы на расстоянии 90 м [2]. В наших исследованиях меченых жуков собирали с трупов и отпускали по ветру с расстояний 50, 100 и 150 м. Исследования проводили в тех биотопах, в которых были найдены жуки. Эксперименты выполняли до полудня и учитывали погодные условия (теплая, солнечная погода, скорость ветра не более 5 м/с). На экспериментальной площадке кроме приманок, с которых были собраны жуки, также размещались несколько трупов сходной навески.

Характеристика биотопов исследования

Биотопическое распределение изучали в пяти лесных и трех открытых биоценозах. Выбранные биотопы были типичны для средней подзоны тайги [1], [9]. Сосняк-зеленомошник (окрестности с. Кончезеро, о. Валаам) образован одним видом – сосновой обыкновенной (*Pinus silvestris* L.).

В подлеске лиственные деревья (ольха, рябина, ива, можжевельник), в травяно-кустарниковом ярусе преобладают черника и брусника, моховой фон сплошной (плеураций Шребера, гилокомий блестящий). *Сосняк лишайниковый* (с. Кончезеро) приурочен к песчаным буграм. Древостой в основном чистый и лишь редко присутствует примесь берески, в подлеске обыччен можжевельник. В напочвенном покрове преобладают лишайники, редко брусника, вереск обыкновенный. Возраст древостоя – 80–100 лет. *Ельник-зеленошишник* (с. Лососинное) представлен елью обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.). Возраст древостоя – 100–120 лет. Еловый подрост незначителен, подлесок редкий (береска, осина), травяно-кустарниковый ярус развит хорошо, моховой фон сплошной (плеураций Шребера, гилокомий блестящий). *Березняк разнотравно-черничный* (с. Лососинное, с. Кончезеро) – возраст 50–60 лет. Спелые лиственные и смешанные леса представлены в основном береской пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). В бересковом древостое значительная примесь других пород деревьев (осины, рябины, реже ели и сосны), травянистый покров развит хорошо, моховой покров представлен обычными видами зеленых мхов. *Лиственное мелколесье* (с. Лососинное, с. Кончезеро) занимает равнинные или несколько пониженные части рельефа. Возраст древостоя – 30–40 лет. В древостое преобладают ивы, ольха, часто встречаются черемуха, рябина. В травяном покрове в умеренном количестве сочетаются луговая и лесная растительность.

Луга и сельскохозяйственные угодья (с. Кончезеро, о. Валаам). На влажно-разнотравном лугу высота растительности достигает 35–40 см и представлена полевицей, щучкой, осоками. *Суходольные луга* занимают плакорные участки и склоны. Состав травостоя более или менее пестрый и представлен разнотравьем высотой 15–30 см. *Агроценозы* на территории республики представлены полями, занятymi монокультурами (картофель, столовые и кормовые корнеплоды, капуста). Вегетация растений начинается с середины мая и завершается к сентябрю. Почвы бедные (суглинистые, супесчаные).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

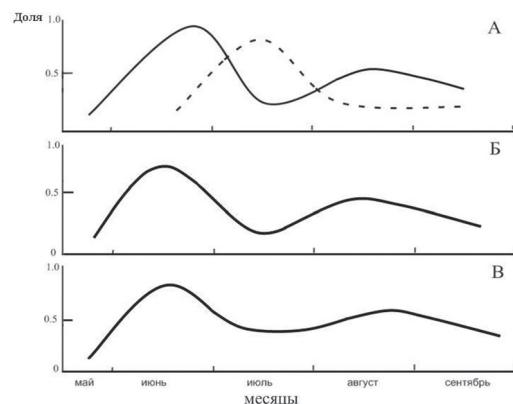
Биотопическое распределение

Жуки-мертвоеды встречались во всех исследуемых районах и биоценозах. Близость значений индексов видового разнообразия (табл. 1) указывает на сходство структуры населения изученных видов. Наибольшее число видов (10) было отмечено в открытых ландшафтах. Высокая приуроченность к этим биоценозам выявлена у падальников рода *Thanatophilus*. Из трех видов на трупах чаще встречался падальник остроплечий (*Th. sinuatus*) (табл. 1). Взрослые жуки и личинки этого вида являются основными утилизаторами трупных тканей небольших трупов животных на суходольном лугу и в агроцено-

зах (табл. 1). Индекс доминирования в этих биотопах также имеет наибольшее значение за счет преобладания его над другими. Виды рода *Silpha* были отмечены только на открытых участках, и численность их на приманках незначительна. Напротив, в южных районах (Самара, Казахстан) они довольно обычны как на лугах, так и в лесных экосистемах [4], [7]. Во всех биотопах встречаются такие представители, как трупоед черный и жуки-могильщики рода *Nicrophorus*, однако их плотность на трупах в различных типах биоценозов неодинакова. Могильщик чернобулавый больше тяготеет к лесным биоценозам, рыжебулавый – к лугам, а исследователь – как к открытым пространствам, так и светлохвойным лесам (табл. 1). В сухих местах (сосняк лишайниковый, суходольный луг) жуки на приманках присутствуют в небольшом количестве. Высокая инсоляция приводит к прогреванию почвы и ее сухости, к пересыханию самого трупа, который быстро становится непригодным для питания и заселения.

Сезонная динамика

Жуки-мертвоеды встречаются в течение всего вегетационного периода. По типу активности в условиях умеренного климата могильщики рыжебулавый и чернобулавый, а также падальник остроплечий и мертвоед красногрудый относятся к весенне-осенним видам, а исследователь – к летним (см. рисунок). Первые жуки появляются в начале мая, сначала на открытых местах при дневной температуре воздуха выше 10 °C, в лесу позже на 1–1,5 недели, после полного схода снега.



Сезонная активность жуков-мертвоедов: А – сплошная линия – *N. vespilloides*, пунктир – *N. investigator*; Б – *O. thoracica* в лесных биоценозах; В – *Th. sinuatus* в открытых биоценозах

В течение всего вегетационного сезона могильщик чернобулавый имеет два пика активности: в середине июня и в первой декаде августа (см. рисунок). Жуки всегда многочисленны на трупах, а во второй половине лета они могут встречаться на других гниющих субстратах (пластинчатых грибах, помете животных). Освоение нового для них источника питания является следствием меж- и внутривидовой конкуренции. К концу лета на трупах редко можно заметить и их личинок. Например, М. Отронен установила,

что в Южной Финляндии в естественных условиях у могильщика чернобулавого размножение продолжается до середины августа [14].

Активность могильщика-исследователя приходится на более поздний период, чем у близкородственных видов, – с конца июня до сентября с пиком в середине июля (см. рисунок). Появление и увеличение численности этого вида совпадает со снижением активности чернобулавого могильщика. В экспериментах, если одновременно на падали встречались оба эти вида, то, как правило, исследователь вытеснял соперника, и на трупе оставался один, а чернобулавый обычно переходил в подстилку или покидал приманку.

Поверхностно-падальные виды (*O. thoracica*, *Th. sinuatus*) имеют сходную динамику сезонной активности. Жуки встречаются с мая по сентябрь, и на протяжении всего теплого периода наблюдаются два пика: первый – в июне, второй – в августе (см. рисунок).

Характер сезонной динамики мертвоедов в Карелии близок к таковому в Центральной Европе (Чехия), но там период их активности более продолжительный (начинается в апреле и длится до ноября) [13]. Также для мертвоедов установлена смена суточной активности. Могильщик-исследователь активен в вечерние иочные часы, а поверхностью-падальные виды всегда встречаются днем. Для чернобулавого и рыжебулавого четкого предпочтения не выявлено, они активны как днем, так и ночью [12].

В результате мечения и повторного отлова было установлено, что в популяциях *N. investigator* и *N. vespilloides* некоторые особи встречались на второй год. Вторично отлавливалось около 1 % (например, из 393 особей, помеченных в 2004 году, 5 отловлены в 2005 году) (табл. 2). При этом жуки ни разу не были пойманы в местах первого года, а были зарегистрированы на расстоянии 1–2 км в других биотопах. Все вторично отловленные особи были самками. На третий год эксперимента эти меченные особи не попадались.

Таблица 2

Количество помеченных и повторно отловленных жуков за период (2004–2006 годы)

Вид	Помеченных особей			Повторно отловленных особей	
	Год			Год	
	2004	2005	2006	2005	2006
<i>N. littoralis</i>	17	26	5	–	–
<i>N. vespilloides</i>	304	261	191	3	2
<i>N. investigator</i>	89	65	36	2	2
<i>N. vespillo</i>	35	46	25	–	–
<i>Th. sinuatus</i>	79	86	106	–	–
<i>O. thoracica</i>	45	41	56	–	–
Всего	569	525	419	5	4

У отловленных на второй год жуков происходили изменения морфометрических показателей. Так, для всех было характерно увеличение массы (табл. 3). Это связано прежде всего с увеличением

массы жирового тела [2]. Для многих могильщиков на втором году жизни отмечены выраженная потертость переднеспинки, тусклая окраска надкрыльев, могли быть разного рода повреждения (конечностей, сяжек и других частей).

Таблица 3

Изменение массы тела (мг) у вторично отловленных особей
(минимальный и максимальный вес)

Вид	Масса в 1-й год	Масса во 2-й год	Среднее значение увеличения веса (мг) у вторично отловленных особей
<i>N. vespilloides</i> N = 4	155 (min 172; max 195)	247 (min 238; max 250)	92
<i>N. investigator</i> N = 3	313 (min 292; max 340)	446 (min 360; max 510)	133

Примечание. N – количество особей.

Меченные особи падальника остроплечего и мертвоеда красногрудого не встречались на следующий год, тем не менее имаго были зарегистрированы поздней осенью в почвенной подстилке леса и открытых пространств.

Изучение поисковой активности жуков

У жуков-мертвоедов чувство обоняния выражено очень сильно, так как им необходимо быстро обнаружить трупы для питания и откладки яиц. Антенны – это единственный сенсорный орган для ориентации, и при их удалении жуки теряют эту способность [11]. В работе экспериментальным путем выявлено перемещение четырех видов (табл. 4). Все исследуемые виды жуков (*N. vespilloides*, *N. investigator*, *O. thoracica*, *Th. sinuatus*) способны находить приманку, с которой были сняты, с расстояний 50 и 100 м. При увеличении расстояния до 150 м только падальник остроплечий был обнаружен на исходной приманке. В процессе экспериментов часть меченных жуков могла появляться в течение недели на других трупных приманках на расстоянии не менее 150 м.

Период времени, затрачиваемый на разыскивание приманок, у жуков разный. Так, падальник остроплечий обнаруживает приманку в течение суток, жуки-могильщики появлялись через два-три дня, выпущенные с расстояния 50 или 100 м в сосняке черничном. Дольше всех искал приманки, расположенные в березняке в 100 м, красногрудый мертвоед: меченных особей регистрировали через четыре дня.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Карелии видовой состав жуков-мертвоедов (Silphidae), отмеченных на трупах, насчитывает 11 видов. Наибольшее число (10) встречается в открытых биоценозах. К эврибионтам относятся жуки-могильщики (р. *Nicrophorus*) и трупоед черный (р. *Nicrodes*). Поверхностно-падальные виды имеют строгое биотическое разграничение. Падальники (р. *Thanatophilus*) приурочены исключительно к открытым биоценозам, а красногрудый мертвоед (р. *Oiceoptoma*) – к лесным.

Таблица 4

Количество выпущенных и вторично отловленных жуков-мертвоедов с исследуемых расстояний (м)

Вид	50		100		150	
	Выпущенных	Вторично отловленных	Выпущенных	Вторично отловленных	Выпущенных	Вторично отловленных
<i>N. vespilloides</i>	20	2	20	2	20	—
<i>N. investigator</i>	20	1	20	1	20	—
<i>Th. sinuatus</i>	20	4	20	1	20	1
<i>O. thoracica</i>	10	2	10	1	10	—

У разных видов жуков-могильщиков наблюдаются различия в ходе сезонной активности, что позволяет снизить конкуренцию. В то же время эти виды, периодически сменяя друг друга в течение всего вегетационного сезона, всегда остаются основными утилизаторами трупов. Результаты мечения и повторного отлова показывают, что определенная часть популяции у могильщиков *N. investigator* и *N. vespilloides* сохраняется на вто-

рой год. В биоценозах жуки активно перемещаются в поисках пищи и могут находить новые трупы или возвращаться на приманки с расстояния 150 м.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в проведении экспериментов выпускникам эколого-биологического факультета Ирине Катеруше, Дарье Трофимовой, Ольге Тукачевой.

* Работа выполнена при поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волков А. Д. Типы леса Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 180 с.
2. Захваткин Ю. А. Курс общей энтомологии. М.: Либроком, 2009. 386 с.
3. Коросов А. В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск, 2007. 364 с.
4. Крымкина Ю. В. Морфометрическая характеристика популяций двух видов жуков-мертвоедов (Insecta, Coleoptera, Silphidae) с территории Жигулевского заповедника // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука, 2009. Т. 18. № 2. С. 185–188.
5. Кутенкова Н. Н. Насекомые (Insecta) лугов заповедника «Кивач» // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 4. Петрозаводск, 2008. С. 78–119.
6. Лябзина С. Н. Видовой состав и структура комплекса членистоногих-некробионтов Южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. «Естественные и технические науки». 2011. № 4 (117). С. 10–19.
7. Николаев Г. В., Коэмины В. О. Жуки-мертвоеды (Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae) Казахстана, России и ряда сопредельных стран. Определитель. Алматы: Казак университети, 2002. 159 с.
8. Прогноз появления, распространения основных вредителей, болезней и сорняков в Республике Карелия на 2000 год и мероприятия по защите сельскохозяйственных культур. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2000. 112 с.
9. Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1958. 400 с.
10. Dekeirsschijter J., Verheggen F., Lognay G., Haubuge E. Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review // Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 2011. № 15 (3). P. 435–447.
11. Heinzel H., Böhm H. The wind-orientation of walking carrion beetles // J. Comparative Physiology A. 1989. Vol. 164. P. 775–786.
12. Kočárek P. Diurnal activity rhythms and niche differential in a carrion beetles assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic // Biolog. rhythm resear. 2001. Vol. 32. (4). P. 431–438.
13. Kočárek P., Benko K. The occurrence and seasonal activity of Silphidae in the Hluchin region (Silesia, Czech Republic) // Cas. Slez. Muz Opava (A). 1997. № 2. P. 173–179.
14. Otronen M. The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (Nicrophorus) // Ann. Zool. Fen. 1988. Vol. 25. № 2. P. 191–201.
15. Peck S. P. Review of the carrion beetles of Australia and New Guinea (Coleoptera: Silphidae) // Australian J. of Entomology. 2001. № 40. P. 93–101.
16. Ratcliffe B. C. The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska // Bulletin of the University of Nebraska State Museum. 1996. 100 p.
17. Silfverberg H. Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. Sahlbergia. Helsinki, 2004. Vol. 9. P. 1–111.

Lyabzina S. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Uzenbaev S. D., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

ECOLOGY OF CARRION BEETLES (COLEOPTERA, SILPHIDAE) IN KARELIA

There are 11 species of carrion beetles (Silphidae) on the territory of Karelia. The objective is to study environmental characteristics of carrion necrophilic beetles in Karelia (habitat distribution, seasonal dynamics, search activity). The largest number of species,

a total of 10 common bugs, was observed in the open types. Numerous types of carrion beetles have similar biotopical signs revealed in both northern (Karelia) and central Europe (Poland, Czech Republic). Gravedigger beetles demonstrate a change of seasonal activity, which helps to reduce competition for limited resources and at same time remain major tissue utilizers . A research on marking and recapture of beetles was carried out. For a period of three years, the beetles were caught and marked by cuts on shards. It was revealed that a part of the species population *N. investigator* and *N. vespilloides* (1 %) survives a year and remains living for the next one. Survived species demonstrated a change of morphometric parameters (increased weight). Carrion beetles move actively in search of food and find new carcass or return to baits from a distance of 150 m.

Key words: carrion, marking of beetles, capture-recapture, burying beetles, Silphidae, Karelia

REFERENCES

1. Volkov A. D. *Tipy lesa Karelji* [Types of forests in Karelia]. Petrozavodsk, Karelian Research Centre of RAS, 2008. 180 p.
2. Zakhvatkin Yu. A. *Kurs obshchey entomologii* [The entomology]. Moscow, Librokom Publ., 2009. 386 p.
3. Korosov A. V. *Special'nye metody biometrii* [Special methods of biometrics]. Petrozavodsk, 2007. 364 p.
4. Krymkina Yu. V. Morphometric characteristics of the populations of two species of carrion beetles (Insecta, Coleoptera, Silphidae) from Zhigulevsky reserve area [Morfometricheskaya kharakteristika populatsiy dvukh vidov zhukov-mertvoedov (Insecta, Coleoptera, Silphidae) s territorii Zhigulevskogo zapovednika]. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samara: problems of regional and global environmental]. 2009. Vol. 18 (2). P. 185–188.
5. Kutenkova N. N. Insects of reserve meadows "Kivach" [Nasekomye (Insecta) lugov zapovednika "Kivach"]. *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kivach"* [Proceedings of the State Nature Reserve "Kivach"]. Vol. 4. Petrozavodsk, 2008. P. 78–119.
6. Lyabzina S. N. Arthropod community of necrobionts of southern Karelia [Vidovoy sostav i struktura kompleksa chlenistonogikh-nekrobiontov Yuzhnay Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. "Estestvennye i tehnicheskie nauki"* [Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural & Engineering Sciences]. 2011. № 4 (117). P. 10–19.
7. Nikolaev G. V., Kozymin V. O. *Zhuki-mertvoedy (Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae) Kazahstana, Rossii i ryada sopredel'nyh stran* [Carrion beetles (Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae) of Kazakhstan, Russia, and a number of neighbouring countries]. Determinant. Almaty, Kazak University, 2002. 159 p.
8. *Prognоз появления, распространения основных вредителей, болезней и сорняков в Республике Карелия на 2000 и меры профилактики по защите сельскохозяйственных культур* [Forecast of the major pests spread, diseases and weeds in the Republic of Karelia in 2000 and measures of crop protection]. Petrozavodsk, Petrozavodsk State University Publ., 2000. 112 p.
9. Ramenskaya M. L. *Lugovaya rastitel'nost' Karelji* [Meadow plants of Karelia]. Petrozavodsk, Gosizdat KASSR, 1958. 400 p.
10. Dekeirsschieter J., Verheggen F., Lognay G., Haubruege E. Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review // Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 2011. № 15 (3). P. 435–447.
11. Heinzel H., Boehm H. Wind-orientation of walking carrion beetles // J. Comparative Physiology A. 1989. Vol. 164. P. 775–786.
12. Kocarek P. Diurnal activity rhythms and niche differential in a carrion beetles assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic // Biolog. rhythm resear. 2001. Vol. 32 (4). P. 431–438.
13. Kocarek P., Benko K. The occurrence and seasonal activity of Silphidae in the Hluchin region (Silesia, Czech Republic) // Cas. Slez. Muz Opava (A). 1997. № 2. P. 173–179.
14. Otronen M. The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*) // Ann. Zool. Fen. 1988. Vol. 25. № 2. P. 191–201.
15. Peck S. P. Review of the carrion beetles of Australia and New Guinea (Coleoptera: Silphidae) // Australian J. of Entomology. 2001. № 40. P. 93–101.
16. Ratcliffe B. C. The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska // Bulletin of the University of Nebraska State Museum. 1996. 100 p.
17. Sifverberg H. *Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. Sahlbergia*. Helsinki, 2004. Vol. 9. P. 1–111.

Поступила в редакцию 21.12.2012