

УДК 595.76 (470.324)

Бережнова О. Н., Цуриков М.Н.*(г. Воронеж)*К ИЗУЧЕНИЮ НЕКРОБИОНТНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ
ЗАПОВЕДНИКА «ГАЛИЧЬЯ ГОРА» И ИХ РОЛИ В УТИЛИЗАЦИИ
ЖИВОТНЫХ ОСТАНКОВ

Аннотация. Авторами проведено изучение комплекса некробионтных жуков на территории заповедника «Галичья гора». Выявлено 25 видов жуков из 9 семейств: Histeridae (1 вид), Leiodidae (1 вид), Silphidae (10 видов), Staphylinidae (3 вида), Trogidae (2 вида), Geotrupidae (1 вид), Scarabaeidae (1 вид), Dermestidae (3 вида), Nitidulidae (3 вида). Изучено биотопическое распределение некробионтных жуков. Показана роль разных трофических групп жуков в утилизации животных останков.

Ключевые слова: жесткокрылые, некробионты, некрофаги, кератофаги, зоофаги, паразиты, зоомицетофаги.

O. Berezhnova, M. Thsurikov*(Voronezh)*TO THE STUDY OF COLEOPTERA NECROBIONTS
IN THE "GALICHYA GORA" NATURE RESERVE AND THEIR ROLE
IN THE UTILIZATION OF ANIMAL BODIES DECAY

Abstract. The complex of necrobiont beetles in the "Galichya Gora" nature reserve has been studied. 25 species of beetles from 9 families are recorded: Histeridae (2 species), Leiodidae (1 species), Silphidae (10 species), Staphylinidae (3 species), Trogidae (2 species), Geotrupidae (1 species), Scarabaeidae (1 species), Dermestidae (3 species), Nitidulidae (3 species). Biotopic distribution of necrobiont beetles is analyzed. The role of different trophic groups of beetles in the utilization of animal bodies decay is considered.

Key words: Coleoptera, necrobionts, necrophages, ceratophages, zoophages, parasites, zoomycetophages.

Некрофильные насекомые играют важную роль в утилизации органических остатков, в ходе которой происходит смена разных таксономических и экологических их групп. В результате утилизации трупов животных минеральные вещества включаются в общий круговорот веществ, обеспечивая стабильное существование экосистем.

Среди насекомых основную роль в этом процессе играют представители отрядов двукрылых и жесткокрылых. Среди жуков наибольшее значение имеют следующие семейства: мертвоеды (Silphidae), хищницы (Staphylinidae), карапузики (Histeridae), блестянки (Nitidulidae) и кожееды (Dermestidae). Если рассматривать семейства в порядке снижения числа видов, то колеоптероидный комплекс на трупах позвоночных животных Северного Кавказа и сопредельных территорий выглядит следующим образом: Silphidae, Histeridae, Staphylinidae и Dermestidae [13]. Наибольшим числом видов среди жесткокрылых-некрофагов Европейского Севера представлены семейства Staphylinidae, Silphidae, Histeridae [5].

Кроме жуков, на трупах встречаются двукрылые из семейств Calliphoridae, Muscidae, Sepsidae, перепончатокрылые из семейств Diapriidae и Formicidae. Обычно разные виды насекомых характеризуются определенными сроками появления на трупе. В ряде работ имеются схемы сукцессии некрофильных насекомых, параллельно с описанием физического состояния трупа анализируются изменения таксономического состава некрофильных организмов [11; 15].

В каждой ландшафтно-географической зоне складывается определенный комплекс некробионтных жесткокрылых. Основными факторами, определяющими состав колеоптерофауны трупа, являются: зональная и биотопическая приуроченность видов, климатические факторы среды, микросукцессии некробионтов на трупе, таксономическая принадлежность и масса трупа [10–12].

Специальных исследований по некрофильным жукам до настоящего времени на территории заповедника «Галичья гора» не проводили.

До публикации М.Н. Цурикова [14] в литературе не было обнаружено ни одного источника, включающего упоминание о видах некробионтных жесткокрылых, обитающих на территории Липецкой области. Этим автором отмечено 16 видов семейства Dermestidae, из них виды *Dermestes lanarius* Ill., *D. murinus* L. *D. frischeri* var. *sibiricus* Rtt. и *D. undulatus* Brahm встречаются на падали.

Целью данной работы стало изучение видового состава и роли некробионтных жуков в утилизации органических остатков в условиях заповедника «Галичья гора». В связи с этим были поставлены следующие задачи: 1) выявить видовой состав некробионтных жуков; 2) провести анализ их биотопического распределения на территории урочища «Морозова гора»; 3) исследовать изменения в составе сообщества некрофильных жуков, происходящие на разных стадиях заселения субстрата.

Материал и методы исследования

Материалом для исследования послужили сборы некробионтных жесткокрылых, проведенные в урочище «Морозова гора» заповедника «Галичья гора» (Липецкая область) в течение вегетационного периода 2007–2011 гг.

Для проведения исследований были выбраны четыре биотопа: степь, опушка нагорной дубравы, нагорная дубрава и пойменный луг. На каждом из участков была установлена ловушка оригинальной конструкции для сбора некробионтных насекомых. Ловушку изготавливали из пластиковой бутылки объемом полтора литра. Емкость разрезали на две части, в каждой из которых проделывали два отверстия диаметром 3 см. В каждое отверстие вставляли пластиковые трубочки длиной 7 см для попадания насекомых таким образом, чтобы наружу выступало 0,5 см длины трубочки. Ловушки подвешивали на кустарник на высоте 30 см от уровня почвы. В качестве приманки использовали мертвого цыпленка. Приманка менялась 1 раз в 5 суток. Благодаря конструктивной особенности (отверстия в нижней и верхней части ловушки) запах приманки усиливался.

Определение значительной части собранных в процессе работы жесткокрылых было проверено специалистами. Часть материала была идентифицирована путем тщательной сверки с видами из фондовой коллекции заповедника «Галичья гора». Подавляющее большинство этих видов в разные годы были проверены или определены ведущими специалистами, в том числе: д.б.н. М.Ю. Гильденковым (Staphylinidae), А.А. Гусаковым (Trogidae, Geotrupidae, Scarabaeidae), к.б.н. В.И. Гусаровым (Staphylinidae), А.Н. Дрогваленко (Histeridae), д.б.н. Р.Д. Жантиевым (Dermestidae), д.б.н. А.Г. Кирейчуком (Nitidulidae), А.С. Курочкиным (Nitidulidae), д.б.н. Н.Б. Никитским (Leiodidae, Nitidulidae), В.Б. Семеновым (Staphylinidae), Dr. J. Růžička (Leiodidae, Silphidae).

Подавляющее большинство собранных экземпляров жесткокрылых хранится в «Фондовой коллекции беспозвоночных Липецкой области и сопредельных территорий», расположенной на центральной усадьбе заповедника «Галичья гора». Часть материала передана на хранение в коллекции ряда научных центров России, Украины и Чехии.

Номенклатура семейств жесткокрылых приведена по новым палеарктическим каталогам [16; 17; 18] с учетом работы Сильфверберга [19].

Для эколого-фаунистического анализа насекомых рассчитывали значение относительного обилия (в узком смысле употребляется как

синоним «численности») – доля особей одного вида в общей выборке, выраженная в процентах. Для оценки относительного обилия использована пятибалльная, ограниченная сверху логарифмическая шкала, предложенная Ю.А. Песенко [9]. Согласно этой шкале, вид считается единичным, если его обилие заключено в интервале от 1 до $N^{0,2}$; мало-численным – от $N^{0,2} + 1$ до $N^{0,4}$; среднечисленным – от $N^{0,4} + 1$ до $N^{0,6}$; многочисленным – от $N^{0,6} + 1$ до $N^{0,8}$; очень многочисленным – от $N^{0,8} + 1$ до N . При математической обработке материала была использована программа Excel 2007.

Результаты исследования и их обсуждение Видовой состав

В результате проведенных исследований отмечено 25 видов жесткокрылых насекомых, относящихся к 9 семействам: Histeridae (1 вид), Leiodidae (1 вид), Silphidae (10 видов), Staphylinidae (3 вида), Trogidae (2 вида), Geotrupidae (1 вид), Scarabaeidae (1 вид), Dermestidae (3 вида), Nitidulidae (3 вида) (см. табл.).

По типу питания были выделены следующие группы некрофильных жесткокрылых.

1. *Некрофаги*, питающиеся преимущественно мягкими разлагающимися тканями мертвых животных, например, поверхностно-падальные мертвоеды (*Oiceoptoma thoracicum* L. и представители рода *Thanatophilus* Leach) и могильщики из рода *Nicrophorus* F. Подсохшими тканями животных питаются жуки-кожееды (*Dermestes lardarius* L., *D. undulatus* Brahm.). Перья утилизирует *Dermestes murinus* L. [6]. При отсутствии трупа жуки могут потреблять органические остатки растительного происхождения и разлагающиеся грибы. Некрофагия может быть дополнением к копрофагии (*Onthophagus ovatus* L.) или зоофагии. Согласно данным О.Л. Крыжановского [3], мертвоеды *Silpha carinata* Hbst. и *S. obscura* L. являются некрозоофагами. К некрофагам относятся *кератофаги* – потребители ороговевших тканей и волос животных и перьев птиц (*Trox cadaverinus* Ill). К *нидикол-кератофагам* относится вид *T. scaber* Ill. [8].

2. *Зоомицетофаги* – потребители развивающихся на трупах грибов (блестянки *Nitidula bipunctata* L., *Omosita colon* L. и *O. discoidea* F. из семейства Nitidulidae).

3. *Зоофаги* – питаются личинками и имаго двукрылых и жесткокрылых, развивающихся на трупах (хищницы – *Philonthus politus* L., *Ontholestes murinus* L.; карапузики – *Margarinotus brunneus* F., *Saprinus semistriatus* L.G. Scriba).

Таблица

Относительное обилие некробионтных жуков, отловленных в разных биотопах ур. «Морозова гора», (%)

Таксон \ биотоп	Степь	Опушка	Нагорная дубрава	Пойменный луг
Histeridae				
<i>Saprinus semistriatus</i> L.G. Scriba, 1790	14,5	8,3	1,0	26,3
Leiodidae				
<i>Sciodrepoides fumatus</i> (Spence, 1815)	0,4	6,2	1,2	-
Silphidae				
<i>Oiceoptoma thoracicum</i> (Linnaeus, 1758)	1,1	2,7	13,2	0,2
<i>Silpha carinata</i> Herbst, 1783	3,8	2,1	-	5,8
<i>S. obscura</i> Linnaeus, 1758	0,4	2,1	0,2	7,8
<i>Thanatophilus dispar</i> (Herbst, 1793)	0,2	-	-	-
<i>Th. rugosus</i> (Linnaeus, 1758)	6,9	0,7	0,2	6,4
<i>Th. sinuatus</i> (Fabricius, 1775)	0,2	1,4	-	9,8
<i>Nicrophorus humator</i> (Gleditsch, 1767)	-	2,7	0,5	-
<i>N. interruptus</i> Stephens, 1830	1,6	3,4	1,9	0,7
<i>N. vespillo</i> (Linnaeus, 1758)	8,0	15,9	24,1	22,9
<i>N. vespilloides</i> Herbst, 1784	2,2	4,1	42,4	4,9
Staphylinidae				
<i>Aleochara curtula</i> (Goeze, 1777)	4,5	8,3	9,7	3,6
<i>Philonthus politus</i> (Linnaeus, 1758)		5,5	2,9	1,8
<i>Ontholestes murinus</i> (Linnaeus, 1758)	0,9	-	-	0,9
Trogidae				
<i>Trox cadaverinus</i> Illiger, 1801	-	-	0,2	-
<i>T. scaber</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	0,2	-
Geotrupidae				
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	-	-	1,7	-
Scarabaeidae				
<i>Onthophagus ovatus</i> (Linnaeus, 1758)	18,7	33,1	-	8,9
Dermestidae				
<i>Dermestes lardarius</i> Linnaeus, 1758	3,8	-	-	0,4
<i>D. murinus</i> Linnaeus, 1758	2,7	0,7	-	-
<i>D. undulatus</i> Brahm, 1790	26,8	2,1	-	1,1
Nitidulidae				
<i>Nitidula bipunctata</i> (Linnaeus, 1758)	0,4	-	-	-
<i>Omosita colon</i> (Linnaeus, 1758)	0,7	0,7	-	0,2
<i>O. discoidea</i> (Fabricius, 1775)	-	-	0,2	-

4. *Паразиты* личинок двукрылых и других насекомых, обитающих на падали (*Aleochara curtula* Cz. из семейства Staphylinidae).

5. *Сапрофаги* могут находить на трупе дополнительный источник белкового питания (*Anoplotrupes stercorosus* (Scriba)).

У некробионтов не только питание, но и развитие личинок связано с разлагающимися животными останками. Преимущественно на трупах встречаются облигатные некробионты из рода *Nicrophorus* [11]. Вид *O. thoracicum* относится к поверхностно-падальным облигатным некробионтам [13]. Значительная часть видов является факультативными некробионтами. Их личинки могут обитать в различных остатках растительного происхождения, в гнездах и норах. В литературе имеются данные о нахождении блестянок родов *Nitidula* F. и *Omosita* Eg. на городских свалках, огородах и т.п., где имеются гниющие остатки растительного и животного происхождения с развивающимися на них сапрофитными грибами [4]. Личинки кожееда *D. undulatus* могут развиваться в гнездах хищных птиц, в скоплениях погадок и на трупах мелких животных [2]. Факультативными некробионтами являются виды: *S. semistriatus* [7] и *O. ovatus*.

Биотопическое распределение

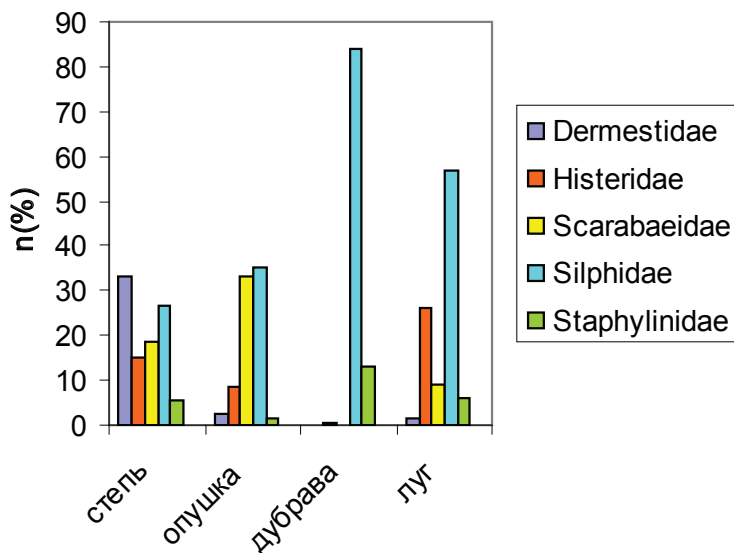
При анализе данных по биотопической приуроченности некрофильных жуков были выявлены общие закономерности заселения ими субстрата (цыпленка) на протяжении пяти дней. На примере учета, проводившегося с 5.VI по 9.VI. 2007 г., рассмотрим сукцессионные изменения некробионтного комплекса, формирующегося в разных биотопах заповедника «Галичья гора».

Жуки появлялись только на второй день (6.VI) заселения субстрата. В первый день отмечались двукрылые из семейств Muscidae, Calliphoridae и Sarcophagidae. Утилизация цыпленка некрофильными жуками продолжалась в течение шести суток.

Луговая степь. В результате исследования выявлено 19 видов жуков-некробионтов. По относительному обилию доминировали семейства Dermestidae, Silphidae, Scarabaeidae и Histeridae (рис. 1).

На второй день разложения субстрата в единичном количестве появляются мертвоеды *N. interruptus* и *Th. sinuatus*. На третий день численность и видовое разнообразие некрофильных жуков увеличивается. Среди них по обилию преобладали: некрофаги (*N. vespillo*, *O. thoracicum*, *D. undulatus*) и сапрофаги (*O. ovatus*). Появляются представители других семейств: хищнец *A. curtula* (среднечисленный) и карапузик *S. semistriatus* (единичный). Максимум численности приходится на четвертый день заселения (45,2% от общего количества экземпляров жуков,

Рис. 1. Состав основных семейств некробионтных жесткокрылых насекомых в изученных биотопах ур. «Морозова гора»



собранных за пять дней в степи) (рис. 2). При этом резко возрастает численность кожеедов (*D. undulatus*), пластинчатоусых (*O. ovatus*) и карапузиков (*S. semistriatus*). На пятый день (9.VI) заселения численность некрофагов снижается до 31,2%. Доминирующее положение на этом этапе разложения занимают кожееды, среди которых многочисленным был *D. undulatus*.

Остепненная опушка нагорной дубравы. В результате исследования отмечено 17 видов жуков-некробионтов. По обилию доминировали семейства Silphidae (35,2%) и Scarabaeidae (33,1%) (см. рис. 1).

В этом биотопе жуки обнаруживались на третий день заселения субстрата (рис. 3). Выявлено два малочисленных вида мертвоедов (*N. interruptus*, *Th. rugosus*) и один вид карапузика *S. semistriatus* (таблица). На четвертый день заселения субстрата относительное обилие некрофагов возрастает до 40%. Многочисленным был вид *Sciodrepoides fumatus* (Leiodidae). Согласно балльной шкале Ю.А. Песенко [9], семейства Staphylinidae (*A. curtula*) и Silphidae (*N. humator*, *N. vespillo*, *O. thoracicum*) были среднечисленными. Вид *O. ovatus* были малочисленным. На пя-

тый день заселения относительная численность жуков повышается (51,4%). При этом вид *O. ovatus* становится многочисленным.

Нагорная дубрава. Отмечено 15 видов некрофильных жуков. По численности преобладали представители Silphidae (84,1%) (см. рис. 1).

В данном биотопе заселение жуками субстрата отмечалось на второй день исследования. По сравнению с другими биотопами, в дубраве возрастает относительное обилие хищнецов, из которых вид *A. curtula* был многочисленным во все последующие дни исследования (рис. 4). Из мертвоедов по относительному обилию преобладал могильщик *N. vespillo*. На третий и четвертый дни проведения исследований численность мертвоедов немного снижается. На четвертый день заселения субстрата многочисленным оказался вид *S. fumatus* (Leiodidae). На пятый день относительное обилие жуков возрастает (29,7%). Среди мертвоедов по относительному обилию снова преобладал вид *N. vespillo*.

Пойменный луг. Выявлено 16 видов некрофильных жуков. По численности доминировали семейства Silphidae и Histeridae (см. рис. 1).

На второй день заселения субстрата отмечались как малочисленные виды *N. vespillo* и *A. curtula* (рис. 5). На третий день относительная

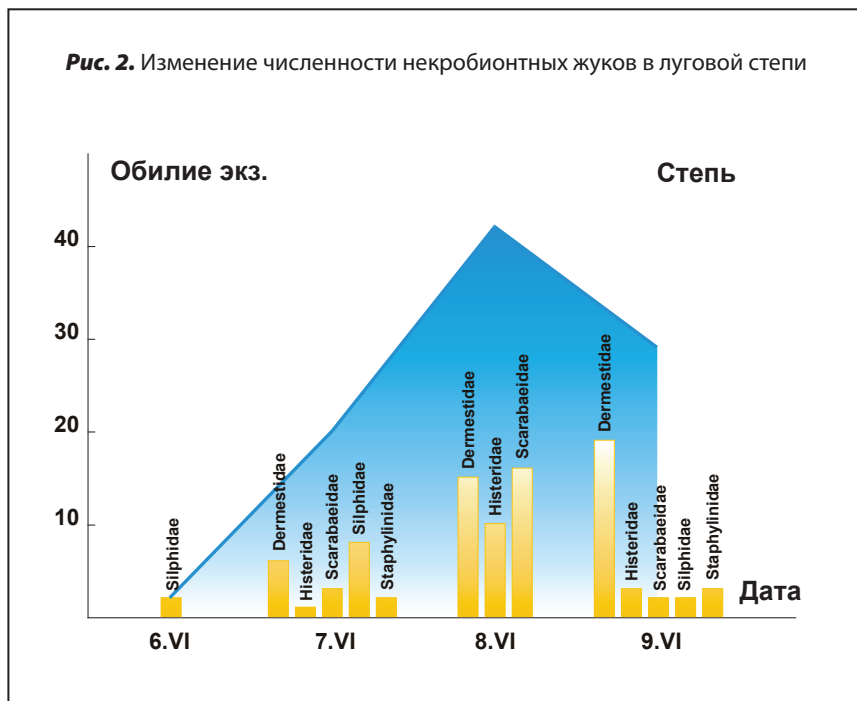


Рис. 3. Изменение численности некробионтных жуков на опушке нагорной дубравы

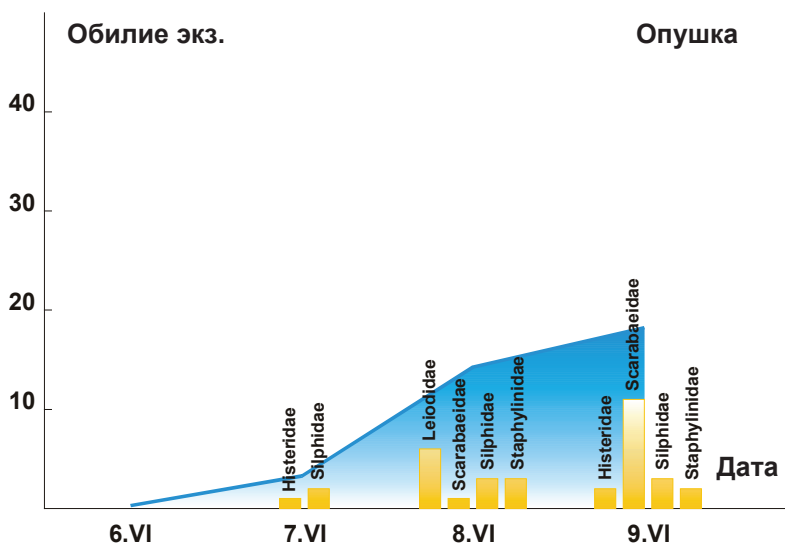


Рис. 4. Изменение численности некробионтных жуков в дубраве

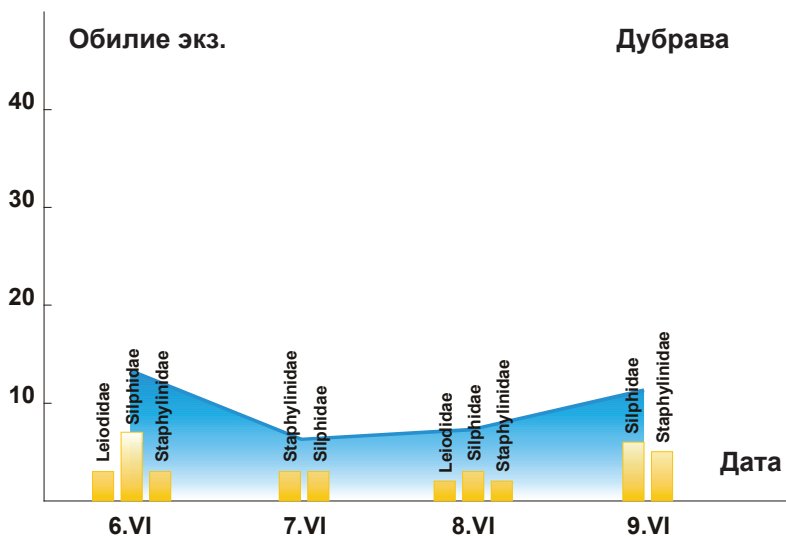
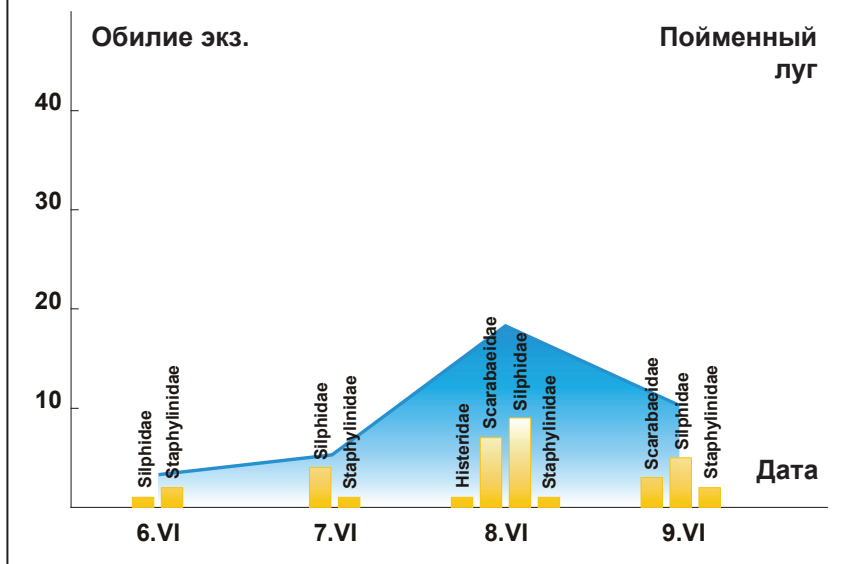


Рис. 5. Изменение численности некробионтных жуков на пойменном лугу

численность некрофильных жуков возрастает за счет видов семейства Silphidae (*N. vespillo*, *S. carinata*, *Th. rugosus*, *Th. sinuatus*). Максимум обилия жуков приходится на четвертый день заселения субстрата (50%). По численности доминировали мертвоеды (*N. vespillo*) и пластинчатоусые (*O. ovatus*). На пятый день относительное обилие некрофильных жуков снижается.

В каждом биотопе складывается определенный доминантный комплекс видов. Многочисленными оказались: в степи — *D. undulatus*, *O. ovatus* и *S. semistriatus*; на опушке — *O. ovatus* и *N. vespilloides*; в дубраве — мертвоеды *N. vespilloides* и *N. vespillo*; на пойменном лугу — *S. semistriatus* и *N. vespillo*.

В степных ландшафтах с повышением температуры и снижением влажности происходит быстрое высыхание трупа и тем самым создаются благоприятные условия для обитания ксерофильных видов кожеедов (*Dermestes lardarius*, *D. murinus*, *D. undulatus*), питающихся подсохшими тканями животных. В степи они оказались в группе многочисленных видов, в то время как в остальных биотопах эти виды были малочисленными или единичными. Степные условия благоприятствуют кожеедам в их конкуренции с мезофильными и гигрофильными насекомыми, на-

пример, с личинками мух саркофагид или каллифорид. В нагорной дубраве или на пойменном лугу с увеличением влажности воздуха замедляется высыхание субстрата, численность гнилостных бактерий возрастает, а это, в свою очередь, приводит к повышению относительного обилия жуков-мертвоедов, предпочитающих размятченный субстрат.

Наибольшая численность жесткокрылых отмечена в луговой степи и на пойменном лугу, наименьшая – на опушке нагорной дубравы (см. табл.). В дубраве снижается численность карапузиков и кожеедов. Но по сравнению с биотопами открытого пространства возрастает численность мертвоедов. Эти жуки наибольшую плотность популяции имеют в мезофитных условиях, часто в лесных биотопах (*N. humator*, *N. vespilloides*, *O. thoracicum*, *S. carinata*).

Согласно полученным результатам, на формирование сообществ некрофильных жесткокрылых в условиях заповедника наибольшее влияние оказывает биотопическая приуроченность видов, пищевая специфика и климатические факторы, прежде всего, температура и влажность.

Обобщая полученные данные, можно представить следующую схему разложения животного субстрата (птенца). В ходе сукцессии животных останков меняется видовой состав и численность некрофильных насекомых. Основная роль в утилизации органического вещества принадлежит некрофагам. В первый день на субстрате для откладки яиц появляются короткоусые двукрылые из семейств Calliphoridae, Sarcophagidae и Muscidae. В результате жизнедеятельности мух происходит разжижение субстрата. Это создает благоприятную почву для поселения и развития жуков-мертвоедов (*N. vespillo*, *N. vespilloides*, *O. thoracicum*, *Th. rugosus*, *Th. sinuatus* и др.), появляющихся на субстрате на второй день. Наибольшая численность характерна для представителей рода могильщиков (*Nicrophorus*). Запах падали они чувствуют за несколько сотен метров. Взрослые особи *Nicrophorus* добираются до трупа в течение одного-двух часов после гибели животного [1]. В районе клюва птенцов отмечался некрофильный вид *S. fumatus* (Leiodidae).

Наибольшее видовое разнообразие некробионтов в заповеднике фиксировалось на третий-четвертый день, когда происходило наиболее интенсивное разложение субстрата. С появлением личинок мух возрастает численность хищных видов из семейств Histeridae (*S. semistriatus*) и Staphylinidae. Хищницы *Ontholestes murinus* и *Philonthus politus* – хищники как в стадии имаго, так и личинки. Личинки хищница *A. curtula* паразитируют на куколках мух. Начиная с третьего дня повышается роль кожеедов рода *Dermestes* L., заселяющих подсохший субстрат. На

опушечных и лесных ландшафтах максимум численности сообщества приходится на пятый день заселения субстрата, на открытых степных или луговых участках – на четвертый день. Это происходит за счет дальнейшего повышения относительного обилия мертвоедов, карапузиков, хищнецов и кожеедов. В этот же период как малочисленные отмечались зоомицетофаги из семейства Nitidulidae (*N. bipunctata*) и кератофаги из семейства Trogidae (*T. cadaverinus*, *T. scaber*).

Результаты исследования могут быть использованы при проведении мониторинговых и биоиндикационных исследований, а также при составлении регионального кадастра животных и летописи природы заповедника «Галичья гора».

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпнер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. – Т. 1. – М.: Мир, 1989. – 667 с.
2. Жантиев Р.Д. Жуки-кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1976. – 182 с.
3. Крыжановский О.Л. Семейство Silphidae // Определитель насекомых европейской части СССР. – Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. – М.; Л.: 1965. – С. 106–110.
4. Курочкин А.С. Замечания по фауне и бионии некрофильных жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11. – №1(4). – С. 654–655.
5. Лябзина С.Н. Беспозвоночные-некробионты и их участие в утилизации органического вещества в наземных и водных экосистемах Европейского Севера: авторефер. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2003. – 25 с.
6. Лябзина С.Н. Насекомые утилизаторы трупов животных // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. – Ставрополь, 2008. – Вып. 4. – С. 219–221.
7. Мешечек С.И. Эколого-фаунистический обзор некрофильных гистерид (Coleoptera, Histeridae) Центрального Предкавказья // Проблемы и перспективы общей энтомологии: тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества, Краснодар, 9–15 сентября 2007 г. – Краснодар, 2007. – С. 229.
8. Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В. и др. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – Т. 36. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 197 с.
9. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Мысль, 1982. – 228 с.
10. Пушкин С.В. Некробионтный энтомокомплекс высокогорий Северо-Западного Кавказа // Евразийский энтомологический журнал. – 2004. – Т. 3. – Вып. 3. – С. 195–202.

11. *Пушкин С.В.* Некробионтные жесткокрылые (Insecta: Coleoptera) Северного Кавказа и сопредельных территорий (фауна, экология, биоценотическое и практическое значение): авторефер. дис. ... д-ра биол. наук. – Ставрополь, 2012. – 32 с.

12. *Пушкин С.В.* Фауна жесткокрылых-некробионтов (Insecta, Coleoptera) Кавказа // Горные экосистемы и их компоненты: труды международной конференции, Нальчик, 13–18 августа 2007 г. – Ч. 3. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. – С. 140–150.

13. *Пушкин С.В.* Фауна жуков некрофагов юга России и Кавказа // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке: материалы международной научной конференции, С.-Петербург, 16–20 мая 2011 г. – СПб: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2011. – С. 78–82.

14. *Цуриков М.Н.* Кожееды (Coleoptera, Dermestidae) Липецкой области // Вопросы естествознания. – Липецк, 2003. – Вып. 11. – С. 68–71.

15. *Braack L.E.O.* Visitation patterns of principal species of the insect-complex at carcasses in the Kruger National Park // Koedoe – African Protected Area Conservation and Science. – 1981. – Vol. 24. – № 1. – P. 33–49.

16. *Löbl I., Smetana A.* Catalogue of Palaearctic Coleoptera. – Stenstrup: Apollo Boors, 2004. – Vol. 2. – 942 p.

17. *Löbl I., Smetana A.* Catalogue of Palaearctic Coleoptera. – Stenstrup: Apollo Boors, 2006. – Vol. 3. – 690 p.

18. *Löbl I., Smetana A.* Catalogue of Palaearctic Coleoptera. – Stenstrup: Apollo Boors, 2007. – Vol. 4. – 935 p.

19. *Silfverberg H.* Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae // Sahlbergia. Helsinki. – 2004. – Vol. 9. – P. 1–111.