

УДК 595.762

## ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖУЖЕЛИЦ РОДА *STENOLOPHUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЫ

© 1997 г. А. В. Маталин

Московский государственный педагогический университет, Москва 129278

Поступила в редакцию 25.11.96 г.

На основании полевых экспериментов в юго-западной Молдове обсуждаются особенности жизненных циклов *Stenolophus*. В условиях европейских степей виды рода демонстрируют два типа жизненных циклов. *S. skrimshiranus* развивается по варианту моновольтинного одногодичного жизненного цикла с зимующим имаго. Для *S. discophorus*, *S. mixtus* и *S. persicus* характерен поливариантный бивольтинный одногодичный жизненный цикл с зимующим имаго, личинками старших возрастов и куколкой; развитие преимагинальных стадий завершается в начале следующего вегетационного сезона без пролонгации и последующей синхронизации. Такой вариант цикла проявляет высокую пластичность по отношению к факторам среды. В неблагоприятные сезоны сроки активности и развития отдельных стадий могут быть сильно сжаты, что, однако, не сказывается на типе жизненного цикла в целом.

В последнее десятилетие жизненные циклы жуужелиц находятся в центре внимания исследователей (Некулисану, 1990; Черняховская, 1990; Cardenas, 1994; Kegel, 1994; Macarov, 1994; Neculiseanu, 1994). Новые экспериментальные данные (Brandmayer, Goruppi, 1985; Pearsonn, Knisley, 1985; Butterfield, 1986; Макаров, Черняховская, 1990; Маталин, 1993; Luff, 1994; Makarov, 1994; Paarmann, 1994; Schatz, 1994; Маталин, 1996а; Шарова, Денисова, 1996; Sharova, Denisova, 1996) заставляют пересматривать сложившиеся ранее представления (Larsson, 1939; Briggs, 1965; Van Dijk, 1972; Luff, 1973; Paarmann, 1979) о характере жизненных циклов Carabidae в условиях умеренной зоны. Этому во многом способствовал половозрастной подход в исследованиях структуры популяций жуужелиц (Wallin, 1987) и обоснование понятия поливариантности жизненных циклов Carabidae (Макаров, 1990, 1991; Macarov, 1994).

В настоящей статье обсуждаются особенности жизненных циклов видов рода *Stenolophus* Steph. в условиях Европейских степей. Виды рода характеризуются смешанным типом питания и наиболее многочисленны в различных интразональных биотопах (А. Петрусенко, С. Петрусенко, 1968, 1973; Thiele, 1977; Васильева, 1984; Hieke, Wrase, 1988; Карпова, Маталин, 1991). Однако, до настоящего времени сведения об их жизненных циклах в известной нам литературе отсутствовали, для отдельных видов приводились лишь сроки сезонной или суточной активности имаго (Larsson, 1939; Чернышев, 1961; Белоусов, 1986; Карпова, Маталин, 1990; Маталин, 1990, 1996; Lindroth, 1992; Matalin, 1994).

Полученные нами данные о преимагинальном развитии и фенологии позволили впервые по-

дробно описать жизненные циклы исследованных видов. Отдельные положения работы были рассмотрены автором ранее (Маталин, 1996а).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в течение полных вегетационных сезонов 1990–1991 гг. в юго-западной Молдове (пойма р. Прут в 2 км севернее г. Кахул – 45°18' с.ш., 28°12' в.д.). из семи отмечен-

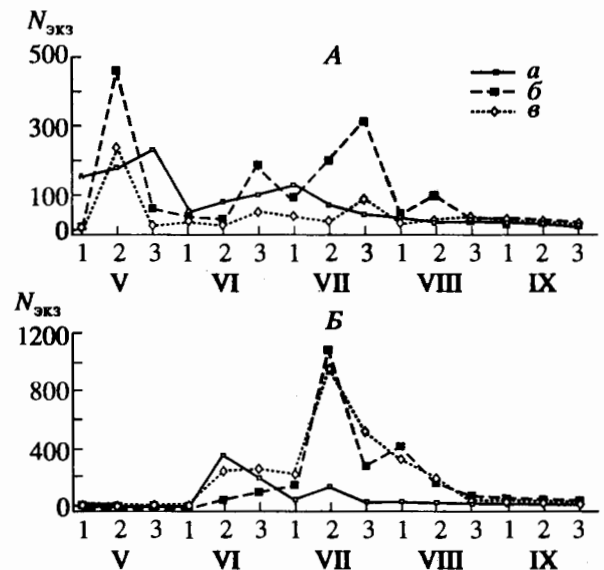
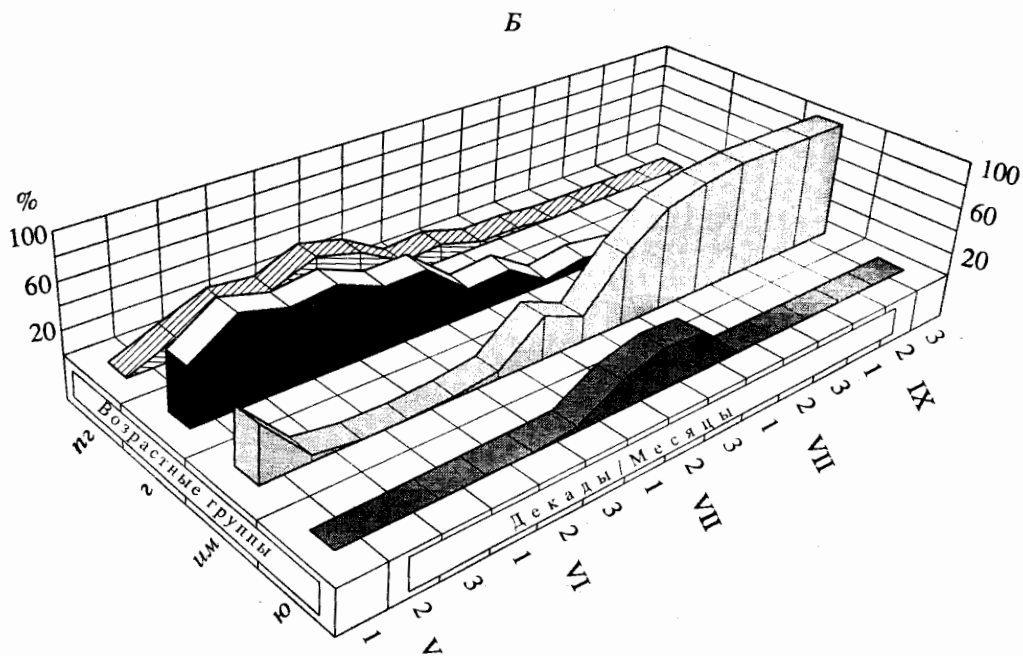
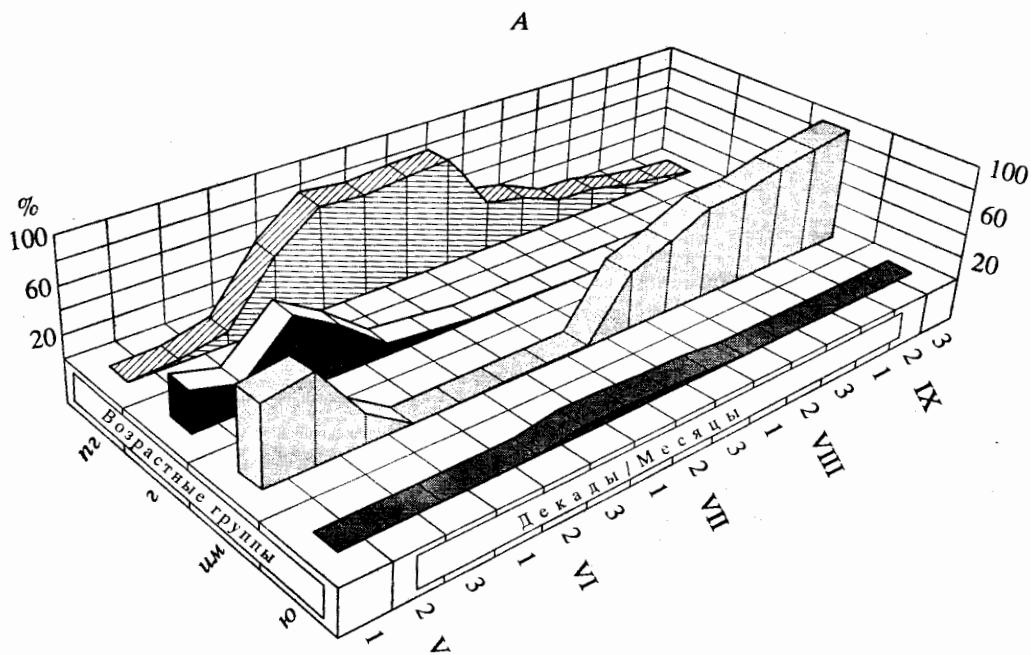


Рис. 1. Сезонная динамика активности видов рода *Stenolophus* с весенним и весенне-летним размножением (по данным для всех ловушек): а – *S. skrimshiranus*, б – *S. discophorus*, в – *S. mixtus* (А – данные 1990 г., Б – данные 1991 г.; 1–3 – декады месяца; V–IX – месяцы года).



**Рис. 2.** Возрастной спектр популяций в % (усредненные данные за 1990–1991 гг. по данным для всех ловушек): А – *Stenolophus skrimshiranus*, Б – *Anisodactylus signatus* (ю – ювенильные, им – имматурные, з – генеративные, пз – постгенеративные; 1–3 – декады месяца; V–IX – месяцы года).

ных в районе исследования видов рода *Stenolophus* (Карпова, Маталин, 1993) в качестве модельных были выбраны четыре наиболее массовых – *S. discophorus* F. = W., *S. mixtus* (Herbst), *S. persicus* Mnnh. и *S. skrimshiranus* Steph.

Сбор материала осуществлялся почвенными и световыми ловушками в трех естественных биотопах и двух агроценозах. В каждом биотопе рас-

полагали по десять почвенных ловушек – стеклянных банок объемом 0.5 л с диаметром ловчего отверстия 72 мм (Barber, 1931). В качестве световых ловушек использовались светильники типа “Pennsylvania” (Frost, 1957) в сочетании с оригинальным сборным устройством, разработанным автором (Маталин, 1992); места их установки были постоянны в течение всего периода исследова-

ния. При изучении полово-возрастных спектров популяций использовали методику Валлина (Wal-  
lin, 1987), позволяющую выделять четыре возра-  
стных состояния имаго каждого из полов по сте-  
пени развития гонад: ювенильные, имматурные,  
генеративные и постгенеративные. Всего за время  
исследований было отловлено и вскрыто 3187 ос.  
*S. discophorus*, 3610 *S. mixtus*, 220 ос. *S. persicus* и  
856 ос. *S. skrimshiranus*.

Для учета личинок раз в неделю брали десять  
почвенных проб размером  $0.25 \times 0.25 \times 0.25$  м по  
стандартной методике (Гиляров, 1975). Собранных  
личинок содержали в полевых садках, что да-  
ло возможность проследить сроки их индивиду-  
ального развития. Состояние личинок проверяли  
ежедневно. Помимо личинок в отдельных садках  
содержались жуки различных видов, что также  
позволило проследить сроки развития имаго и ли-  
чинок. В общей сложности за время исследований  
были проведены наблюдения за развитием  
четырёх личинок *S. discophorus*, 14 личинок  
*S. mixtus* и 10 личинок *S. persicus*.

Материал статистически обработан с исполь-  
зованием персонального компьютера IBM PC AT.

Настоящее исследование выполнено при фи-  
нансовой поддержке Российского фонда фунда-  
ментальных исследований (№ 93-04-20191).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Данные по фенологии изученных видов позво-  
лили выделить две группы – с весенним и весенне-  
летним размножением. Для весенних видов ха-  
рактерна повышенная активность в мае–июне, а  
также в августе, для весенне-летних – на протя-  
жении всего вегетационного периода. Картина их  
сезонной динамики отличается значительными  
колебаниями численности (рис. 1).

К первой группе относится *S. skrimshiranus*. Ве-  
сенний пик его активности обусловлен выходящими  
с зимовки имматурными особями. Они достига-  
ют максимума к середине мая, после чего их чис-  
ленность падает. Период яйцекладки длится с  
начала мая по конец июня. Максимум численности  
генеративных особей приходится на конец мая–на-  
чало июня. Начиная с середины июля генератив-  
ные особи в популяциях *S. skrimshiranus* не регис-  
трируются. Первые постгенеративные особи от-  
мечаются с конца мая, а максимум их  
численности приходится на середину июня–сере-  
дину июля.

Повышение активности в середине лета – на-  
чале осени обусловлено выходящими из куколок  
жуками молодого поколения. Первые ювениль-  
ные особи регистрируются в популяциях *S. skrim-  
shiranus* с третьей декады июня. Численность со-  
ответствующих им имматурных жуков плавно  
поднимается с середины июля и продолжается до

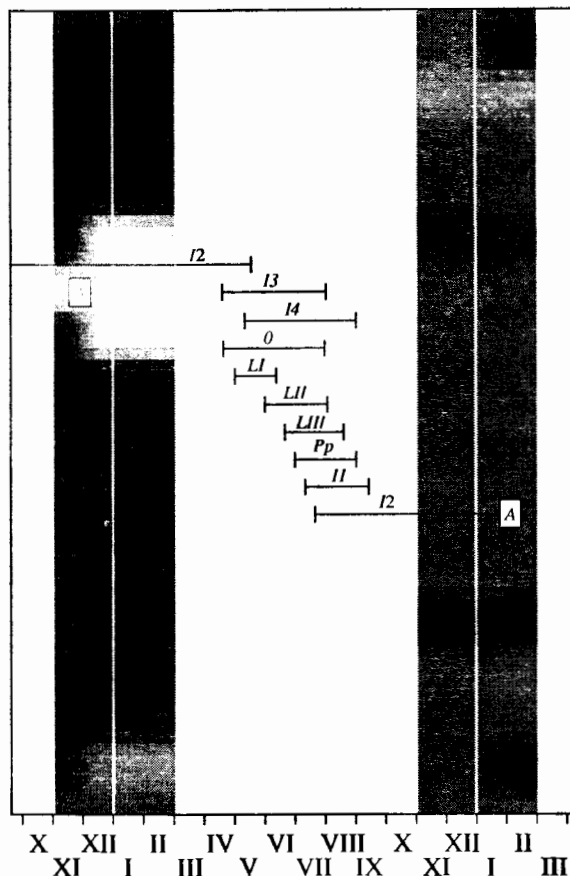


Рис. 3. Схема реализации жизненного цикла *S. skrim-  
shiranus*: O – период яйцекладки; LI–LIII – личинки  
первого, второго и третьего возрастов, соответствен-  
но; Pp – куколки; II – I4 – имаго ювенильные, имма-  
турные, генеративные и постгенеративные, соответ-  
ственно. А – зимовка на стадии имматурного имаго;  
заштрихованная область – период зимней диапаузы;  
X–III – месяца года.

конца вегетационного период. Возрастной спектр  
популяций перед уходом на зимовку представлен  
исключительно имматурными особями нового  
поколения (рис. 2, А).

К сожалению, за время исследований не уда-  
лось собрать или вывести личинок *S. skrimshira-  
nus* и подтвердить данные ловушечных учетов  
сведениями о сроках развития преимагинальных  
стадий. Однако, сопоставление сезонной динами-  
ки активности и поло-возрастного спектра попу-  
ляций *S. skrimshiranus* с данными для других  
весенних видов (Касандрова, Шарова, 1971; Кар-  
пова, Маталин, 1990а) позволило сделать предпо-  
ложение о сходном характере их жизненных цик-  
лов. В частности, в условиях степной зоны сходные  
данные были получены для *Anisodactylus signatus*  
Panz. (Карпова, Маталин, 1990а) (рис. 2, Б).

Личинки I возраста регистрируются в популя-  
циях с начала мая по середину июня. Их линька в  
личинок II возраста наблюдается с начала июня

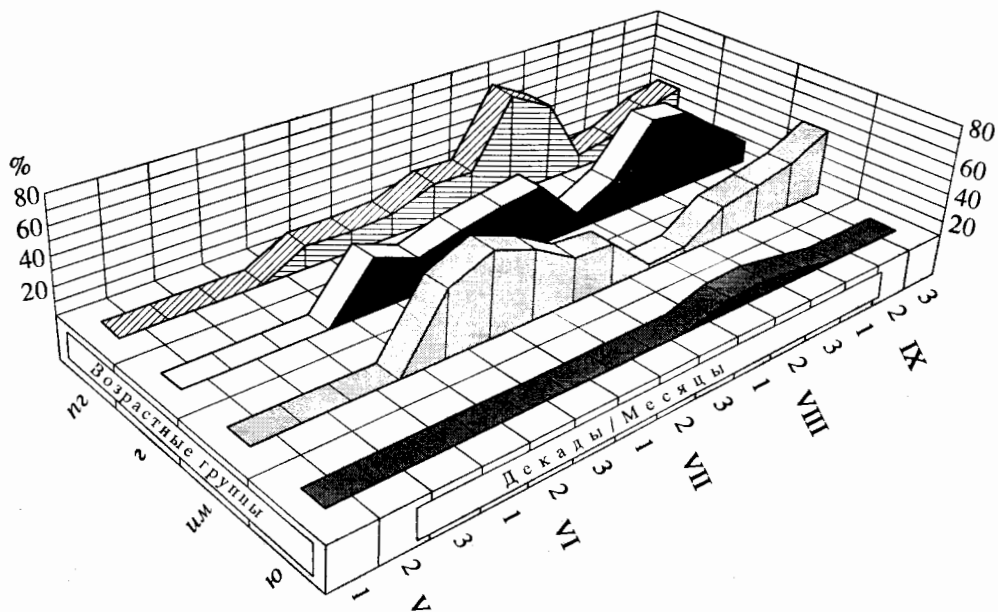
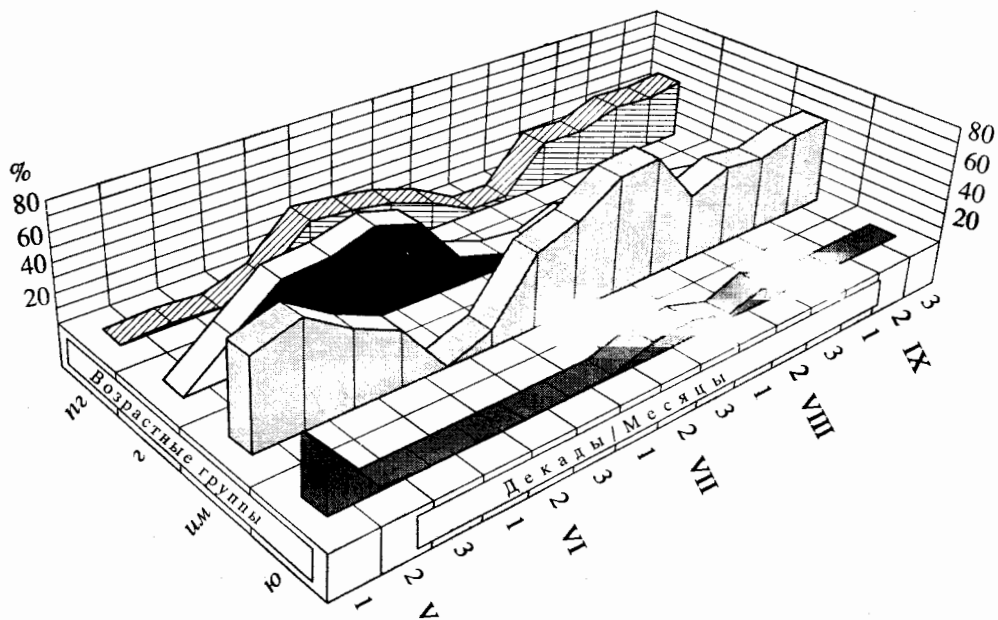


Рис. 4. Возрастной спектр популяций *S. discophorus* в % (по данным для всех ловушек): ю – ювенильные, им – имматурные, г – генеративные, пг – постгенеративные (А – данные 1990 г., Б – данные 1991 г.; 1–3 – декады месяца; V–IX – месяцы года).

по конец июля, III – с конца июня по конец августа. Окукливание происходит с начала июля до начала сентября. С середины сентября преимагинальные стадии в популяциях данных видов не регистрируются, что свидетельствует о полном завершении их развития. На зимовку уходят исключительно имматурные имаго молодого поколения.

По нашему мнению *S. skrimshiranus*, как и *A. signatus*, имеет моновариантный моновольтин-

ный одногодичный жизненный цикл с весенним размножением и зимовкой на стадии имматурного имаго (рис. 3).

В группу с весенне-летним размножением входят *S. discophorus*, *S. mixtus* и *S. persicus* (рис. 4–6).

Начало весенней активности этих видов определяется зимовавшими имматурными особями, максимум которых приходится на начало–середину мая. Интересно отметить, что в популяциях *S. discophorus* в эти сроки регистрируются и юве-

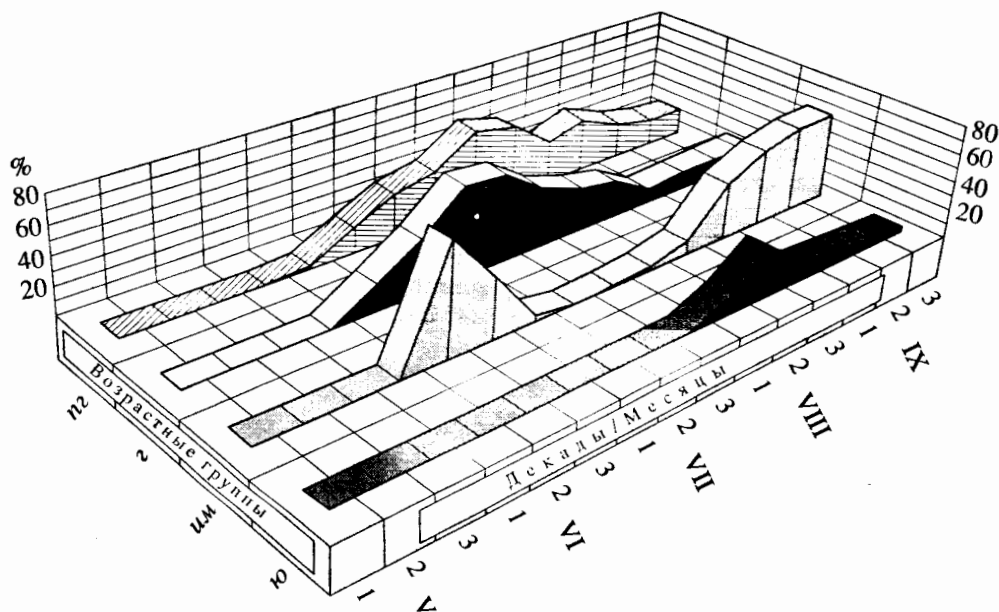
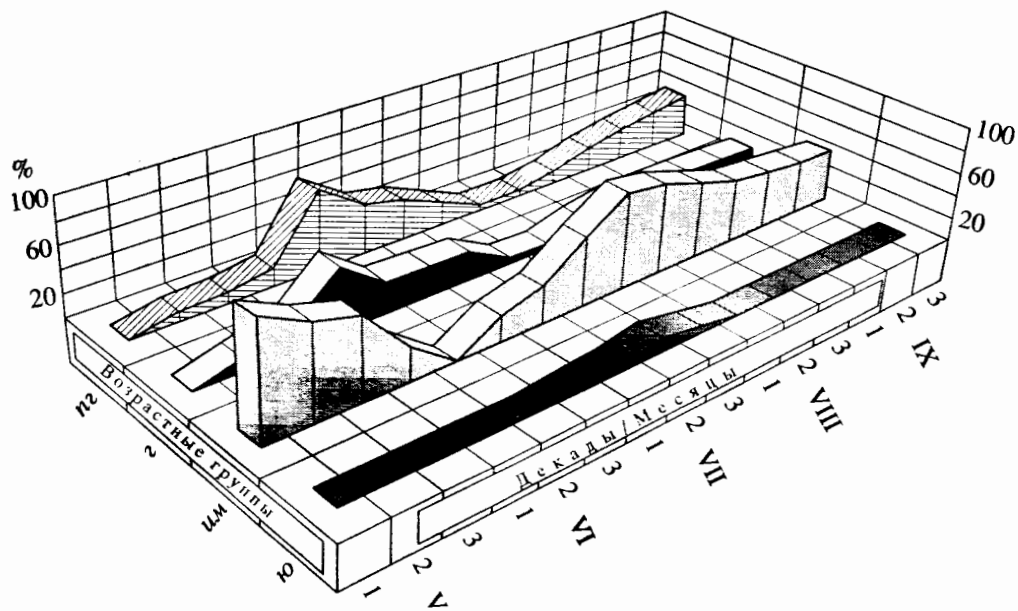


Рис. 5. Возрастной спектр популяций *S. mixtus* в % (по данным для всех ловушек). Условные обозначения как на рис. 4.

нильные особи (рис. 4, А). Это позволяет заключить, что зимующей стадией, в данном случае, могут быть либо куколка, либо личинки старших возрастов, поскольку зимовка на стадии ювенильного имаго из-за повышенной уязвимости последних практически исключена (Muller, 1985). Следовательно, в начале периода весенней активности, вероятно еще в апреле, развитие преимагинальных стадий завершается в сжатые сроки (рис. 7, А). Это очень важно, поскольку данная схе-

ма полностью противоположна демонстрируемой некоторыми *Harpalus* Lart. и *Pseudoophonus* Motch. (Маталин, 1993), для которых характерна значительная пролонгация развития зимовавших личинок с последующей синхронизацией. В результате, развитие личинок III-го возраста и куколок может продолжаться более 2.5–3.0 месяцев (рис. 7, Б–В). Судя по характерным возрастным спектрам популяций (рис. 5–6), преимагинальное развитие *S. mixtus* и *S. persicus* протекает по той

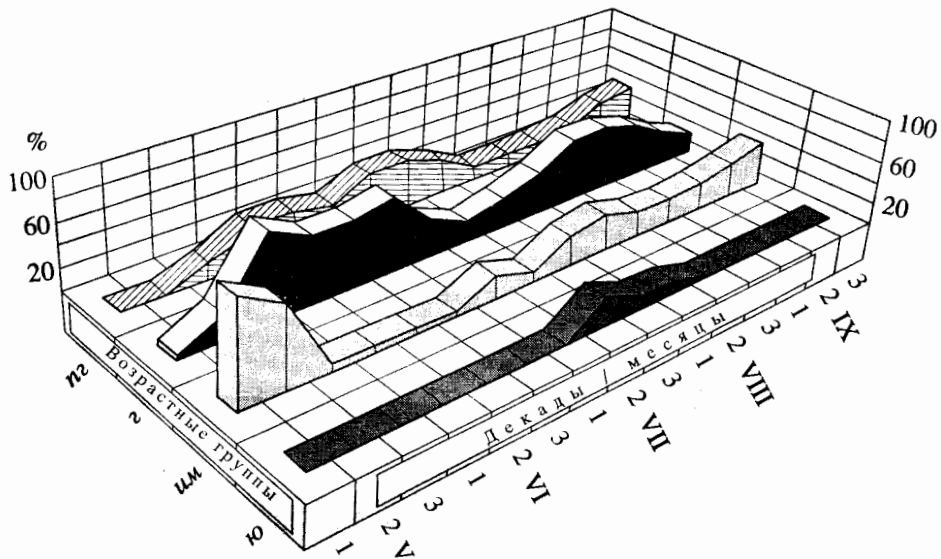


Рис. 6. Возрастной спектр популяций *S. persicus* в % (по данным для всех ловушек). Условные обозначения как на рис. 2.

же схеме, что и у *S. discophorus*: генеративные особи регистрируются с середины мая с максимумом к середине июня, постгенеративные – с конца мая – начала июня с максимумом в середине июля.

Массовый выход ювенильных особей молодого поколения наблюдается с середины июля по середину августа, что обуславливает начало осеннего подъема численности. Пики соответствующих им иматурных, генеративных и постгенеративных особей приходятся, соответственно, на середину июля, середину августа и начало сентября. К концу периода активности в популяциях данных видов представлены как иматурные, так и генеративные и постгенеративные особи. Однако, реально с зимовки в следующем сезоне выйдут только иматурные жуки. Генеративные и постгенеративные особи элиминируются во время зимней диапаузы.

Наличие в популяциях рассматриваемых видов двух четких волн уловистости всех четырех возрастных групп имаго (рис. 4–6) позволяет сделать вывод о происхождении двух генераций в течение вегетационного сезона, что подтверждается и данными личиночного развития. Первая волна личинок наблюдается с мая по июль. Личинки I возраста отрождаются из яиц в течение всего июня. Их линька в личинок II возраста наблюдается со второй декады июня по первую декаду июля, а в личинок III возраста – с третьей декады июня по вторую декаду июля. Окукливание происходит в июле, а выход молодых имаго наблюдается с середины июля по середину августа (таблица А).

Вторая волна личинок регистрируется во второй половине лета – с июля по сентябрь. Личинки

I-го возраста отрождаются из яиц с третьей декады июля по вторую декаду августа. Их линька в личинок II возраста происходит в августе, а в личинок III возраста – с третьей декады августа по первую декаду сентября. Окукливание происходит в сентябре, а выход молодых имаго – с середины сентября и до конца периода вегетации (таблица Б). Следует отметить, что часть личинок II и III возрастов, а также часть куколок, не успевают завершить развитие, уходят на зимовку. Продолжение их развития происходит только в апреле-мае следующего сезона.

Важно отметить, что жизненные циклы рассматриваемых видов характеризуются высокой пластичностью сроков активности по отношению к факторам внешней среды. В частности, в 1991 г. из-за непрерывных дождей в мае-июне весенний период активности оказался на 1.5 месяца длиннее обычного. В результате сроки осеннего пика оказались сдвинуты на полторы-две декады и значительно сжаты. Несмотря на это, общая картины сезонной активности и схемы жизненных циклов видов остались практически неизменными (рис. 4, А; 5, А). Это обстоятельство качественно отличает жизненные циклы видов с весенним и весенне-летним типом размножения, поскольку у весенних видов жизненные циклы более консервативны.

В целом, в условиях степной зоны Европы жизненные циклы *S. discophorus*, *S. mixtus* и *S. persicus* можно охарактеризовать как поливариантные бивольтинные одногодичные с весенне-летним размножением и зимовкой на стадии иматурного имаго и личинок старших возрастов, без синхронизации развития последних (рис. 8).

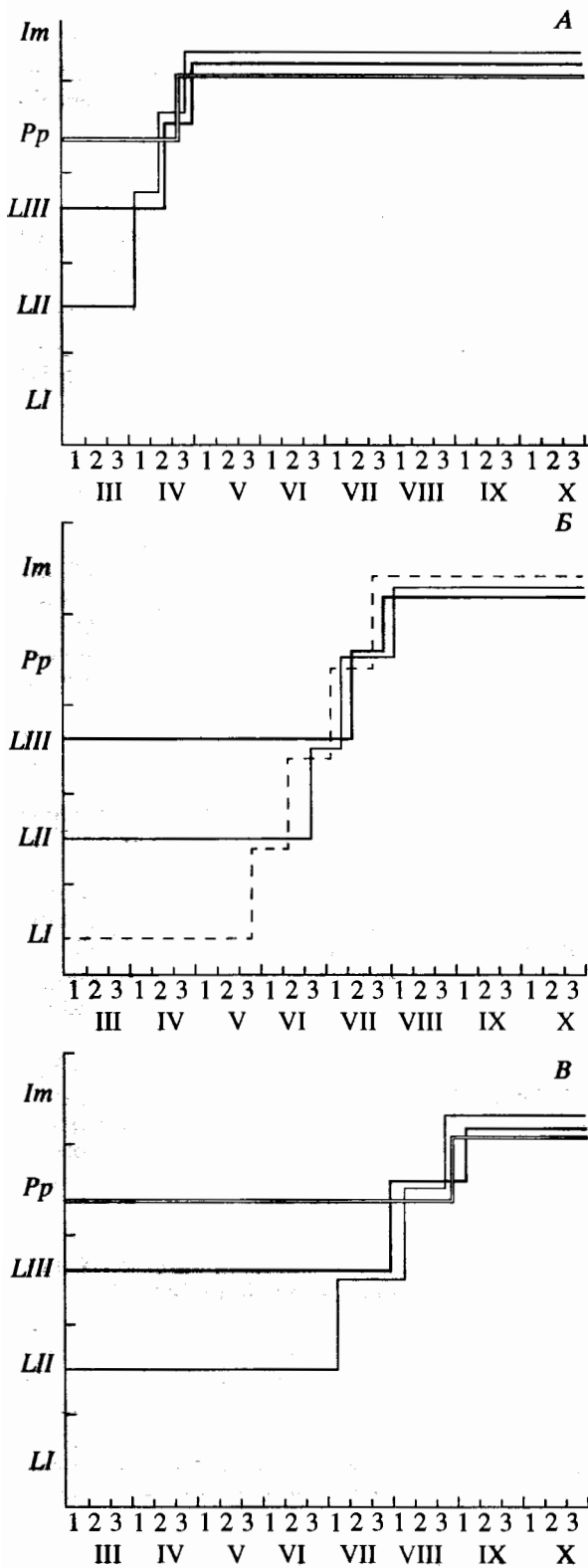


Рис. 7. Схема развития зимовавших личинок: А – *Stenolophus discophorus*, Б – *Harpalus (Pseudoophonus) rufipes*, В – *Harpalus (s. str.) affinis* (LI – LIII – личинки первого, второго и третьего возрастов, соответственно; Pp – куколки; Im – имаго; 1–3 – декады месяца; III–X – месяцы года).

Однако, прохождение двух генераций в течение одного сезона возможно только в благоприятных условиях, например, при длительном вегетационном периоде. В менее благоприятных условиях Средней и Северной Европы жизненные циклы этих видов реализуются как моновольтинные. Это, в частности, характерно для *S. mixtus* в Рязанской и Московских областях (неопубликованные данные автора). В данном случае, бивольтинность факультативна, что для жужелиц явление нередкое (Raagmann, 1976; Křečan, 1970; Вауер, 1974; Макаров, Черняховская, 1990).

Таким образом, в условиях европейских степей для видов рода *Stenolophus* характерно два типа жизненных циклов: моновольтинный одногодичный весенних видов с зимующим имаго и поливариантный бивольтинный одногодичный весенне-летних видов. Для последнего характерна зимов-

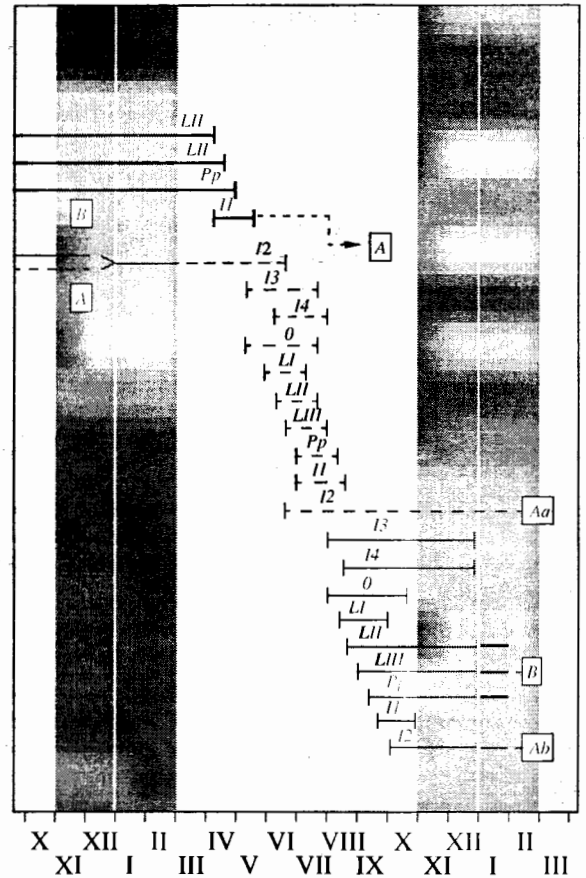


Рис. 8. Схема реализации жизненных циклов *S. discophorus*, *S. mixtus* и *S. persicus*: O – период яйцекладки; LI – LIII – личинки первого, второго и третьего возрастов, соответственно; Pp – куколки; II – I4 – имаго ювенильные, иматурные, генеративные и постгенеративные, соответственно. А – зимовка на стадии иматурного имаго; Аa – первая генерация; Ab – вторая генерация; В – зимовка на стадии личинок старших возрастов; заштрихованная область – период зимней диапаузы; X–III – месяцы года.



Средняя продолжительность развития (в днях) личинок видов рода *Stenolophus* с весенне-летним типом размножения

Вид	Возраст личинок			Куколки
	I	II	III	
А. Первая генерация				
<i>S. discophorus</i>	6.0 ± 1.4*	—**	—	—
<i>S. mixtus</i>	7.0 ± 1.5	10.0 ± 1.6	12.4 ± 1.1	10.8 ± 1.3
<i>S. persicus</i>	5.0 ± 2.8	9.8 ± 0.8	12.1 ± 1.9	11.6 ± 1.9
Б. Вторая генерация				
<i>S. discophorus</i>	10.0 ± 1.4	—	—	—
<i>S. mixtus</i>	7.5 ± 4.9	11.0 ± 1.4	18.0 ± 0.3	12.0 ± 0.5
<i>S. persicus</i>	10.5 ± 2.1	12.0 ± 1.4	15.5 ± 0.7	9.5 ± 0.7

\* Здесь и далее — стандартное отклонение.

\*\* Здесь и далее — данных нет.

ка как имаго, так и личинок старших возрастов и куколок. Развитие преимагинальных стадий завершается в начале следующего вегетационного сезона без пролонгации и последующей синхронизации. Кроме того, этот цикл отличается высокой пластичностью по отношению к факторам внешней среды. В неблагоприятные сезоны сроки активности отдельных фаз развития могут быть сильно укорочены, что, однако, не связывается на типе жизненного цикла в целом.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов И.А., 1986. Закономерности лета жужелиц на свет в Азербайджанской ССР // Бюл. ВНИИ защиты раст. Т. 64. С. 40–46.
- Васильева Р.М., 1984. Эколого-фаунистическая характеристика приводных видов жужелиц в Брянской области // Фауна и экология беспозвоночных животных. М.: МГПИ. С. 106–117.
- Гиляров М.С., 1975. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. С. 1–125.
- Карпова В.Е., Маталин А.В., 1990. Динамика летной активности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях юга Молдавии // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ. Т. 1. С. 43–51. — 1990а. Функционально-возрастная структура популяций жужелицы *Anisodactylus signatus* Panz. (Coleoptera, Carabidae) в условиях степной зоны // Усп. энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые: Матер. X съезда ВЭО. Ленинград. С. 62–63. — 1991. Состав жужелиц (Coleoptera, Carabidae), летящих на ультрафиолетовый свет на юге Молдавии // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 6. С. 98–101. — 1993. Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae) юга Молдовы // Энтомолог. обозрение. Т. 72. Вып. 3. С. 570–585.
- Касандрова Л.И., Шарова И.Х., 1971. Развитие полевых жужелиц *Amara ingenua*, *Anisodactylus signatus* и *Harpalus distinguendus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. Т. 50. Вып. 2. С. 215–221.
- Макаров К.В., 1990. Сезонная динамика активности и репродуктивные циклы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Матер. научно-методического совещания зоологов педвузов. Махачкала. Т. 1. С. 181. — 1991. Поливариантность жизненного цикла жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Пробл. почвенной зоол.: Матер. докл. X Всес. совещ. Новосибирск. С. 132.
- Макаров К.В., Черняковская Т.А., 1990. Фенология развития и структура популяции *Loricera pilicornis* (F.) (Coleoptera, Carabidae) в условиях агроценоза // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ. Т. 1. С. 21–32.
- Маталин А.В., 1990. Особенности весеннего лета жужелиц (Carabidae) на УФ свет в условиях степной зоны // Фауна и экология жужелиц: Тез. докл. III. Всес. карабидол. совещ. Кишинев. С. 44–45. — 1992. Ловушка с повременным разделением насекомых // Авторское свидетельство № 1748769, по заявке № 4774890. Зарегистрировано в Государственном реестре изобретений СССР 22 марта 1992 г. — 1993. Экологические особенности летных миграций жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях степной зоны // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. МПГУ. С. 1–16. — 1996. Жужелицы рода *Stenolophus* Steph. (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных территорий // Энтомолог. обозрение. Т. 75. Вып. 1. С. 63–89. — 1996а. Особенности жизненных циклов жужелиц рода *Stenolophus* Steph. (Coleoptera, Carabidae: Harpalini) в условиях степной зоны // Пробл. почвенной зоол. Матер. докл. I Всерос. совещ. Сентябрь 1996 г. Ростов-на-Дону: облИУУ. С. 91–94.
- Некулисану З.З., 1990. Биологические особенности некоторых видов жужелиц рода *Pterostichus* Bon. (Coleoptera, Carabidae) в Молдавии // Усп. энтомологии в СССР: Жесткокрылые насекомые. Матер. X съезда ВЭО. Ленинград. С. 96–98.
- Петрусенко А.А., Петрусенко С.В., 1968. Средиземноморские элементы в фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Украины // Вестн. зоол. Т. 6. С. 47–52. — 1973. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) заболоченных участков Крыма // Там же. Т. 1. С. 30–33.
- Чернышев В.Б., 1961. Время лета различных насекомых на свет // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 7. С. 31–35.
- Черняковская Т.А., 1990. Жизненный цикл и структура популяции *Pseudoophonus rufipes* Deg. в условиях средней России // Матер. научно-методического совещания зоологов педвузов. Махачкала. Т. 1. С. 285.
- Шарова И.Х., Денисова М.И., 1996. Поливариантность сезонного развития двух видов жужелиц рода *Catathus* Bonelli (Coleoptera, Carabidae) в лесостепи Центральной России // Докл. Акад. Наук. Т. 348. № 1. С. 140–142.
- Barber H.S., 1931. Traps for cave-inhabiting insect // J. Elish. Mitchell. Sci. Soc. V. 46. № 3. P. 259–266.
- Bauer T., 1974. Entomologische, autokologische und ökologische Untersuchungen von *Elaphrus cupreus* Dft. und *Elaphrus riparius* L. (Coleoptera, Carabidae) // Oecologia (Berlin). Bd. 14. S. 139–196.



- Brandmayer P., Goruppi G.*, 1985. The evolutionary ecology of parental care in a pterostichine carabid: life cycle, fecundity and low temperature feeding of *Molops ovipennis* Chaudoir // *Monit. zool. ital.* V. 19. № 3. P. 147–148.
- Briggs J.B.*, 1965. Biology of some ground beetles (Coleoptera, Carabidae) injurious to strawberries // *Bull. Entomol. Res.* V. 56. № 1. P. 79–93.
- Butterfield J.E.L.*, 1986. Changes in life cycle strategies of *Carabus problematicus* over a range of altitudes in Northern England // *Ecol. Entomol.* V. 11. № 1. P. 17–26.
- Cardenas A.M.*, 1994. On the life history of *Calathus granatensis* (Coleoptera, Carabidae) in southwest Iberian Peninsula // *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (ed. K. Desender et al.). Kluwer Acad. Publ. P. 109–115.
- Dijk Th. S. van*, 1972. The significance of diversity in age-composition of *Calathus melanocephalus* L. (Col., Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog // *Oecologia* (Berlin). Bd. 10. S. 111–136.
- Frost S.W.*, 1957. The Pennsylvania insect light trap // *J. Econ. Entomol.* V. 50. № 3. P. 287–292.
- Hieke F., Wrase D.W.*, 1988. Faunistik der Laufkafer Bulgariens (Coleoptera, Carabidae) // *Dtsch. entomol. Z.* V. 35. № 1–3. P. 1–171.
- Kegel B.*, 1994. The biology of four sympatric *Poecilus* species // *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (ed. K. Desender et al.). Kluwer Acad. Publ. P. 157–163.
- Krechan I.*, 1970. Die Steuerung von Jahresrhythmik und Diapause bei Larval- und Imago überwinteren der Gattung *Pterostichus* (Col., Carab.) // *Oecologia* (Berlin). Bd. 6. S. 58–105.
- Larsson S.G.*, 1939. Entwick lungstypen und Entwicklungszeiten der Danishen Carabiden // *Entomol. Medd.* V. 20. S. 277–560.
- Lindroth C.H.*, 1992. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A zoogeographic study. Part I: Specific knowledge regarding the species. Washington. P. 1–630.
- Luff M.L.*, 1973. The annual activity pattern and life cycle of *Pterostichus madidus* (F.) (Col., Carabidae) // *Ent. Scand.* V. 4. P. 259–273. – 1994. Starvation capacities of some carabid larvae // *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (ed. K. Desender et al.). Kluwer Acad. Publ. P. 171–175.
- Makarov K.V.*, 1994. Annual reproduction rhythm of ground beetles: a new approach to the old problem // *Ibid.* P. 177–182.
- Matalin A.V.*, 1994. The strategy of dispersal behaviour in some Carabidae species of Southeastern Europe // *Ibid.* P. 183–188.
- Müller J.K.*, 1985. Konkurrenzvermeidung und Einnischung bei Carabiden (Coleoptera) // *Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch.* V. 23. № 4. P. 299–314.
- Neculiseanu Z.Z.*, 1994. Biologia unor Carabidae ale genului *Amara* Bon. (Coleoptera, Carabidae) din Moldova // *Bul. Ac. de Stiin. Rep. Mold. St. biol. si chim.* T. 1. S. 37–41.
- Paarmann W.*, 1976. The annual periodicity of the polyvoltine ground beetle *Pogonus chalceus* Marsh. (Col., Carabidae) and its control by environmental factors // *Zool. Anz.* Bd. 19. S. 150–160. – 1979. Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms in Carabid beetles of the different climatic zones // In: *On the evolution of behaviour in Carabid beetles.* Misc. Pap. Wageningen. V. 18. P. 119–132. – 1994. Temperature and photoperiodic influence on developmental stades and adult of the subarctic carabid beetle.
- Pterostichus adstrictus* (Coleoptera) // *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (ed. K. Desender et al.). Kluwer Acad. Publ. P. 201–205.
- Pearson D.L., Knisley C.B.*, 1985. Evidence for food as a limiting resource in the life cycle of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) // *Oikos.* V. 45. № 2. P. 161–168.
- Schatz I.*, 1994. Life strategy of an alpine Carabid: *Pterostichus jurinei* (Coleoptera, Carabidae) // *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (ed. K. Desender et al.). Kluwer Acad. Publ. P. 213–217.
- Sharova I.Kh., Denisova M.I.*, 1996. Life cycles and reproduction rhythms of *Calathus erratus* C.R. Sanlberg and *C. micropterus* Duftschmidt (Coleoptera, Carabidae) in the forest-steppe zone // *Russian Entomol. J.* V. 4. № (1–4). P. 159–165.
- Thiele H.U.*, 1977. Carabid Beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. Zoophysiology an ecology 10 (Berlin, Heidelberg, New York). P. 1–369.
- Wallin H.*, 1987. Distribution, movements and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields // *Plant Protection Reports and Dissertations of the Swedish Univ. for Agric. Sci. Uppsala.* V. 15. Part V. P. 3–19. Part. VIII. P. 3–8.