

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЖУЖЕЛИЦ РОДА *PTEROSTICHUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE)

© 1997 г. И. Х. Шарова, М. И. Денисова

Московский государственный педагогический университет, Москва 129278

Поступила в редакцию 08.12.95 г.

Изучена сезонная динамика структуры популяций четырех видов жуужелиц рода *Pterostichus* в лесах лесостепной зоны в окрестностях города Мичуринска. На основе определения генеративного состояния имаго в течение двух вегетационных сезонов и учета встречаемости личинок выявлены популяционные особенности развития и внесены коррективы в характеристику жизненных циклов. Предложено подразделять жизненные циклы жуужелиц на моновариантные с синхронным развитием всех особей в популяции и поливариантные с внутривидовой дифференциацией по срокам размножения и зимующим фазам.

В первой европейской сводке по типам развития жуужелиц (Larsson, 1939) изученные нами виды рода *Pterostichus* Bonelli были отнесены к двум типам: одногодичным с весенним размножением и зимовкой молодых имаго (*P. strenuus* Panz., *P. oblongopunctatus* Fabr.) и одногодичным с осенним размножением и зимовкой личинок (*P. niger* Schal., *P. melanarius* Ill.). Эти характеристики повторялись в следующих классификациях жизненных циклов жуужелиц (Lindroth, 1945/1949; Tietze, 1963; Thiele, Krehan, 1969). Позднее *P. melanarius* был отнесен к видам с мультисезонным размножением (Арнольди, Шарова и др., 1972; Шарова, Душенков, 1979).

Новый подход к изучению развития жуужелиц был предложен Валлином (Wallin, 1987, 1989, 1989a). Составление сезонных демографических спектров на основе определения генеративного возраста имаго позволил ряду авторов выявить популяционную дифференциацию особей, различающихся сроками размножения. Еще более убедительную популяционную характеристику жизненных циклов жуужелиц в ходе изучения сезонной динамики демографической структуры представили Макаров, Черняховская (1989, 1990), Черняховская (1990, 1990а, б), Макаров (1994), утверждая, таким образом, популяционный подход в изучении жизненных циклов жуужелиц.

Данные о популяционных особенностях сезонного развития *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *P. niger* отражены в ряде зарубежных публикаций. Так, на Британских островах у *P. oblongopunctatus* в размножении принимают участие имаго, зимовавшие несколько (до трех) сезонов (Penney, 1967). В условиях Швеции в летне-осенний период размножаются две группы особей – *P. niger* и *P. melanarius* – зимовавшие в личиночном и имма-турном (незрелом) состоянии (Wallin, 1989a). Сде-

лано предположение о возможности двухгодичного предгенеративного развития этих видов в Северной Европе. Мы провели обстоятельное исследование четырех широко распространенных видов рода *Pterostichus* в центральном районе России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сезонную активность и динамику структуры популяций четырех видов рода *Pterostichus* изучали в лесных биотопах в окрестностях города Мичуринска Тамбовской обл. в течение двух вегетационных сезонов (с апреля по ноябрь-декабрь 1992–1993 гг.). Обследованы девять лесных биотопов (сосняки: мертвопокровный, лугово-разнотравный, лугово-разнотравный с дубом, дубо-сосняк широколиственный; дубняки: злаковый, широколиственный; березняки: мертвопокровный, лугово-разнотравный, плауново-злаковый зеленомошный). Жуков собирали почвенными ловушками Барбера с 4%-ным раствором формалина, составляя по 10 ловушек в каждом биотопе. Сбор проводили один раз в декаду одновременно во всех лесных выделах. Численность оценивали по количеству экземпляров жуков на 10 ловушкосуток. При построении графиков сезонной динамики активности использовали показатель средней численности жуков на одну ловушку за 10 суток ($\text{экз./ловушку} - \log N + I$). У всех отловленных жуков определяли пол, генеративное состояние и возраст имаго по методике Валлина (Wallin 1989, 1989a). У видов средних размеров (*P. niger*, *P. melanarius*, *P. oblongopunctatus*) имаго первого и второго года определяли на основе степени изношенности мандибул, состояния гонад и желтого тела; у мелкого вида *P. strenuus* – на основе толь-

ко состояния гонад. Различали четыре генеративных возраста имаго.

1. Ювенильный. Недавно отродившиеся особи, часто с мягкими элитрами, светлой окраской и неразвитыми гонадами. Жировые запасы не различаются. Мандибулы острые.

2. Иматурный. Кутикула полностью затвердела. У самок яичники компактные, белые, без яиц; у самцов – семенники белые, заполняющие менее половины длины брюшка. Желтые тела отсутствуют. Жировые запасы часто большие. Мандибулы острые.

3. Генеративный. Самки со зрелыми яйцами; у самцов семенники большие и раздутые, заполняющие почти всю полость брюшка. К ним относятся жуки, размножающиеся первый сезон (без желтого тела, мандибулы неизношенные), либо размножающиеся повторно, по крайней мере, во втором сезоне (желтое тело отчетливое, мандибулы изношены). Жировые запасы небольшие.

4. Постгенеративный. Самки без яиц в яичниках или яйцеводах. Самцы с регрессированными желтоватыми семенниками, занимающими менее половины длины брюшка. Желтые тела часто имеют вид темных пятен, жировых запасов нет. Мандибулы изношенные.

Всего отловлено и вскрыто около 19 тыс. имаго жужелиц четырех видов рода *Pterostichus*. На основе полученных данных составлены графики сезонной активности и сезонные спектры генеративного состояния для самцов и самок каждого вида из разных лесных биотопов (рис. 1–4).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты популяционного анализа сезонного развития изученных видов сопоставлены с литературными данными.

Pterostichus strenuus Panzer, 1797 – европейско-сибирский лесной вид. Ларссон (Larsson, 1939) определяет его как вид с весенним размножением. Сезонную активность *P. strenuus* изучали в Швеции (Lindroth, 1945/1949), в Нидерландах (Drift 1959), в России (Жеребцов, 1979), в Бельгии (Desender, 1986). В Дании пик активности отмечен в апреле, в Швеции – в мае–июне, в России (Среднее Поволжье) – в мае–июне, в Бельгии – в конце апреля – начале мая. Данные по сезонной активности имаго *P. strenuus* и динамике структуры популяций этого вида в двух лесных биотопах (рис. 1) основаны на результатах вскрытия 1912 особей обоих полов.

График сезонной активности имаго *P. strenuus* двувершинный. Весенний подъем активности вида наблюдался с начала апреля до начала июля с максимумом в начале мая. Спектры демографической структуры имагинальных фаз в популяци-

ях показывают, что в это время происходит активное размножение зимовавшего поколения имаго. У самок с начала апреля наблюдается переход от иматурного состояния в генеративное, а активные самцы сразу после зимовки были в генеративном состоянии. С середины мая начинают появляться постгенеративные имаго, а в конце июня и в июле они уже преобладают, что свидетельствует о завершении размножения.

Осенняя активность начинается в августе, достигая пика в октябре. В этот период спектр генеративного состояния популяций свидетельствует об отрождении и выходе молодого поколения имаго. В августе и начале сентября преобладают ювенильные имаго, которые в октябре сменяются иматурными особями. Среди самцов к концу сезона появляются и половозрелые особи. На зимовку уходит только молодое поколение имаго.

Таким образом, *P. strenuus* имеет одногодичное развитие с ранне-весенним размножением (пик размножения в начале мая), весенне-летним развитием личинок и зимовкой молодого поколения имаго в иматурном состоянии. Очевидно, жизненный цикл *P. strenuus* – моновариантный, так как все особи вида в двух лесных популяциях развиваются однотипно по весеннему варианту развития, в соответствии с классификацией Ларссона (Larsson 1939). В исследованном районе отмечены более ранние сроки весенней активности имаго (с начала апреля), чем в Среднем Поволжье (Жеребцов, 1979), но более поздние, чем в Нидерландах, где *P. strenuus* активен с марта (Drift, 1959).

Pterostichus oblongopunctatus Fabricius, 1787 – транспалеарктический неморальный лесной вид с весенним размножением (Larsson, 1939; Lindroth, 1945/1949; Tietze, 1963; Шарова, Душенков, 1979). Сроки активности этого вида по литературным данным приведены на рис. 2. Изучена сезонная динамика структуры популяций самок *P. oblongopunctatus* (Heerdt et al., 1976; Brunsting, 1981; Loreau, 1985) и их яйцепродукция (Szyszko et al., 1991). Активность вида в Нидерландах, Бельгии, Германии наблюдается с конца февраля – начала марта до декабря–января с двумя подъемами численности весной и осенью. Осенний пик активности отмечен не всеми авторами. В ряде работ доказано, что популяции *P. oblongopunctatus* разновозрастные и включают имаго одного и нескольких лет жизни (Penney, 1967; Heerdt et al., 1976; Voer, 1979; Brunsting, 1981; Сергеева, Грюнталь, 1988; Сергеева, Крючкова, 1990). По данным Бозра (Voer, 1979) в популяциях *P. oblongopunctatus* встречаются имаго до трех лет жизни, причем имаго второго и третьего года вступают в размножение раньше, чем более молодые.

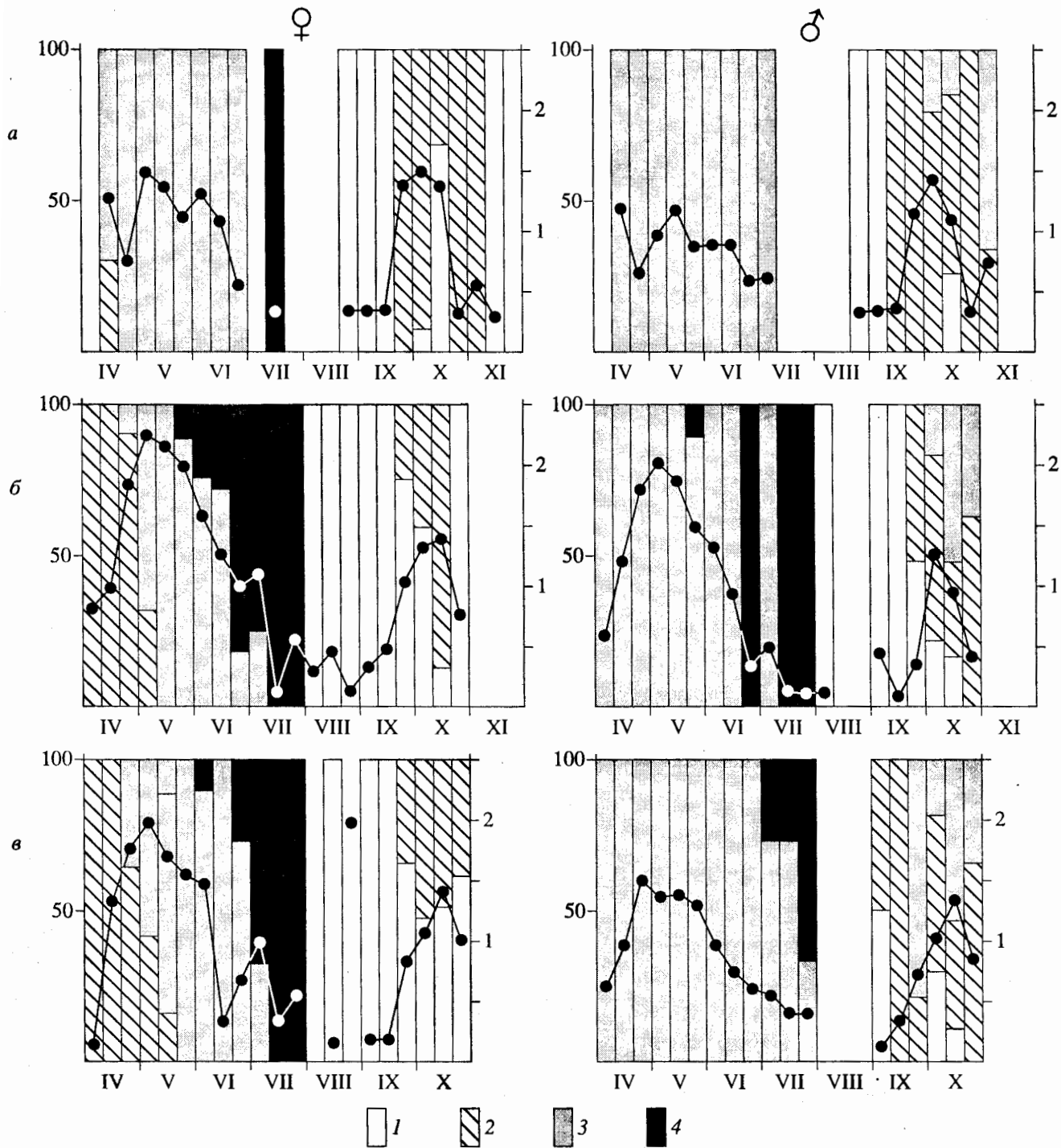


Рис. 1. Сезонная динамика активности и демографическая структура популяций *P. strenuus* в мертвопокровном сосняке (а – 1992, б – 1993 г.) и лугово-разнотравном сосняке (в – 1993 г.): 1 – ювенильные имаго, 2 – иммаатурные, 3 – генеративные, 4 – постгенеративные. По оси ординат – экз/ловушку, $\log N + I$; по оси абсцисс – время учетов, месяцы.

Нами продолжено изучение сезонной динамики демографической структуры популяций *P. oblongopunctatus* в серии лесных биотопов. Полученные данные основаны на результатах вскрытия 3958 особей обоих полов.

Активность имаго *P. oblongopunctatus* в районе исследований отмечена с начала апреля до конца октября (рис. 2). Весенний подъем активности, связанный с размножением, наблюдался с начала апреля до конца июля с пиком в мае. Генератив-

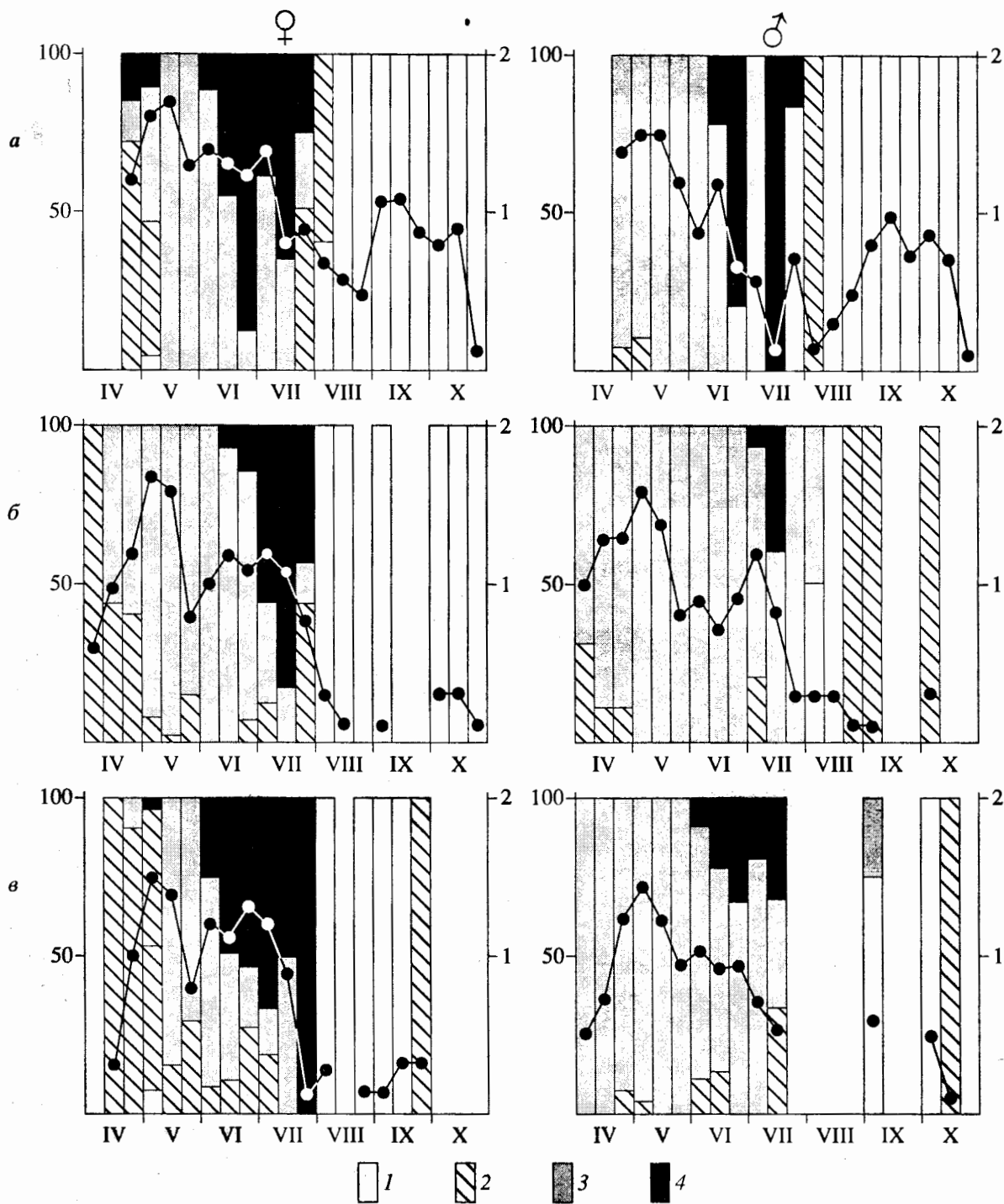


Рис. 2. Сезонная динамика активности и демографическая структура популяций *P. oblongopunctatus* в мертвопокровном сосняке (а), плауново-злаковом зеленомошном березняке (б), лугово-разнотравном березняке (в), 1993 г. Обозначения, как на рис. 1.

ное состояние имаго в этот период показывает, что в размножении принимает участие по крайней мере две внутривидовые группы: молодые жуки, зимовавшие в иматурном состоянии, и жуки по крайней мере второго года жизни, зимовавшие в постгенеративном состоянии. Сро-

ки их размножения отличаются, хотя частично и перекрываются. В апреле размножается только старое поколение жуков. Среди генеративных самцов они составляют 28.6–100%, среди самок – 100%. В мае размножаются оба поколения: среди генеративных имаго самцы старого поколения

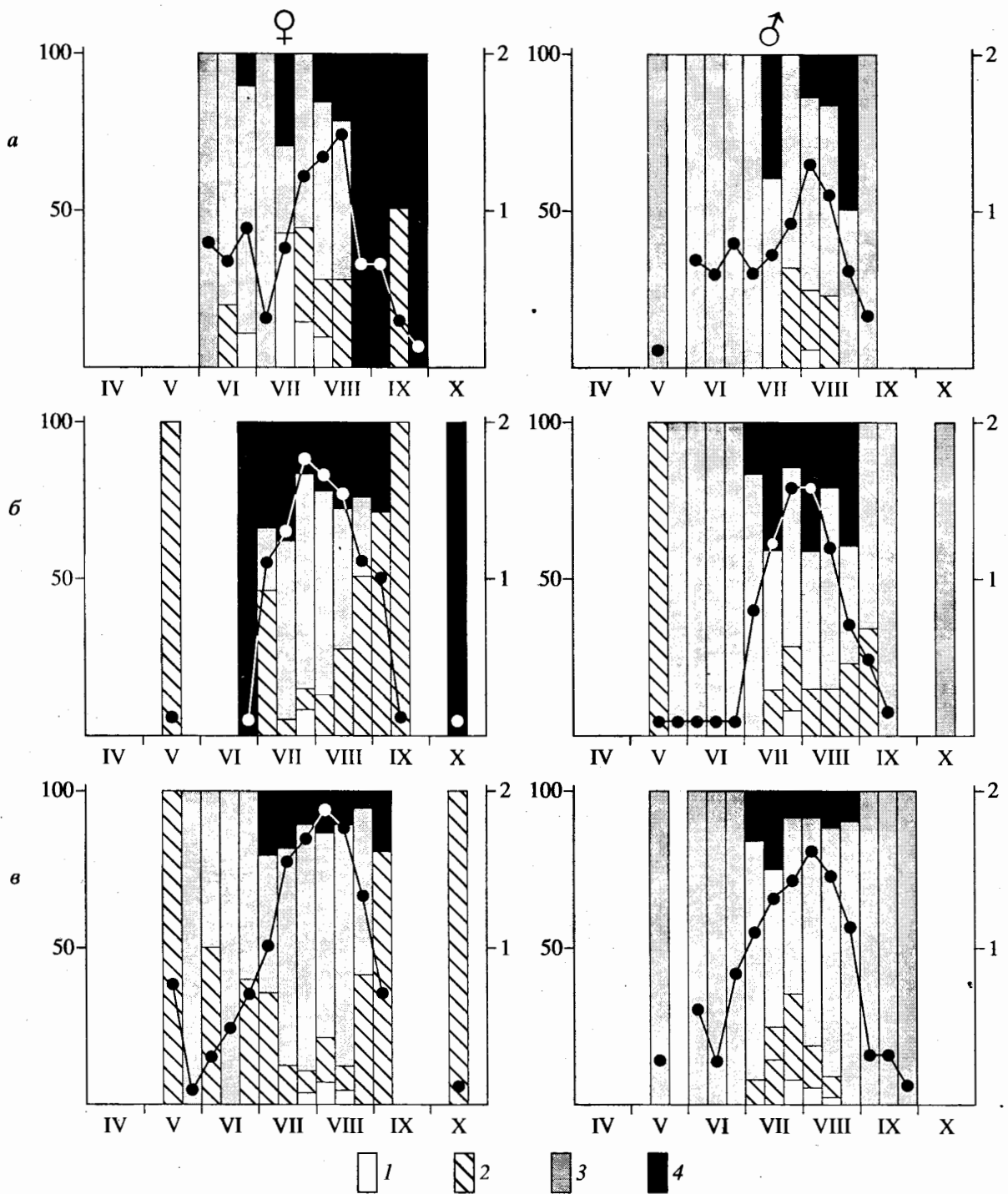


Рис. 3. Сезонная динамика активности и демографическая структура популяций *P. niger* в лугово-разнотравном сосняке (а), лугово-разнотравном сосняке с дубом (б), плауново-злаковом зеленомошном березняке (в), 1993 г. Обозначения, как на рис. 1.

составляют 25.6–50%, самки – 25–63.1%. В июне участие старого поколения в размножении падает до 14.3–39.8% (самки) и 9–42.9% (самцы) от всех генеративных особей. В июле размножались только имаго первого года жизни. Участием в размножении двух разновозрастных групп обес-

печивается более длительная репродуктивная активность вида. Постгенеративные особи отмечены с конца мая; их обилие возросло к концу размножения в июне, а в июле они преобладали в генеративном спектре популяций.

Осенний подъем активности молодого поко-

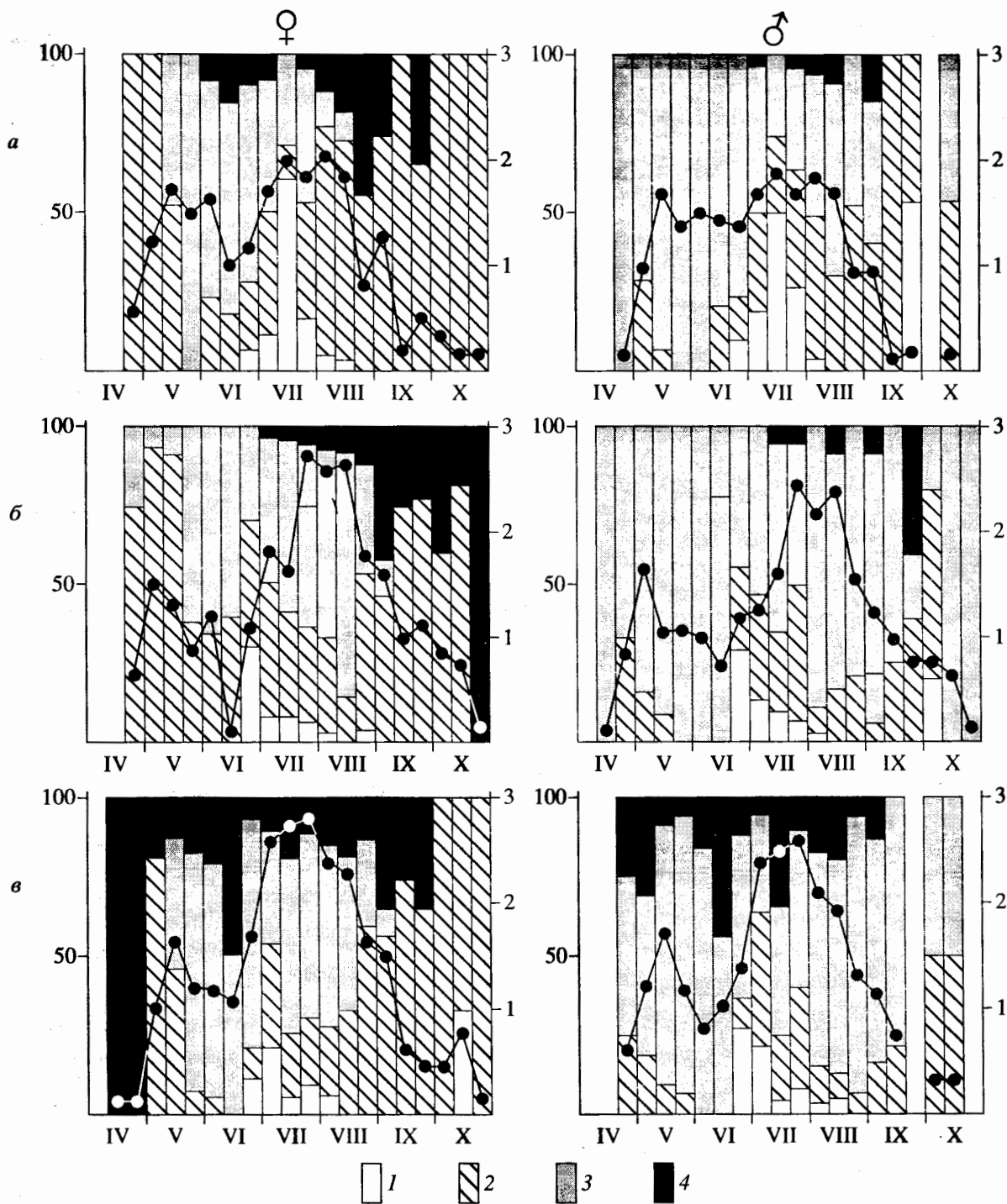


Рис. 4. Сезонная динамика активности и демографическая структура популяций *P. melanarius* в лугово-разнотравном сосняке (а), мертвопокровном березняке (б), злаковом дубняке (в), 1993 г. Обозначения, как на рис. 1.

ления имаго начинается с первой декады августа и продолжается до конца октября; пик активности приходится на конец сентября – начало октября. В это время преобладают ювенильные имаго, к концу сезона нарастает обилие иматурных особей, а среди самцов – и генеративных. Обнаружение нескольких самок со зрелыми яйцами в

сентябре позволяет допустить отдельные случаи осеннего размножения у *P. oblongopunctatus*. Это предположение подтверждается и фактами появления ювенильных особей в мае. По-видимому, в условиях района исследований возможна зимовка вида частично в личиночном состоянии.

Итак, жизненный цикл *P. oblongopunctatus* по-

ливариантный с весенне-летним размножением. Одна часть популяций имеет одногодичное развитие с размножением в мае-июле и зимовкой имаго в имматурном состоянии. Другая группа имаго в популяциях живет по крайней мере два года с повторным размножением на второй сезон в апреле-июне и повторной зимовкой в постгенеративном состоянии. В условиях региона частично проявляется третий вариант развития с осенним размножением имаго и зимовкой личинок.

Pterostichus niger Schaller, 1783 – европейско-сибирский лесной вид, встречающийся и в агроценозах. Ларссон (Larsson 1939) определяет его как вид с осенним размножением. Сроки активности имаго в Швеции отмечены в апреле-октябре (Lindroth, 1945/1949), в Дании – в июне-сентябре (Larsson, 1939; Jørum, 1980). Яйцекладка регистрируется с июня по сентябрь (Larsson, 1939; Васильева, 1972; Jørum, 1980). Размножение в мае в условиях лесостепи наблюдала Шарова (Арнольди, Шарова и др., 1972). Растяннутость сроков яйцекладки *P. niger* в течение сезона привела к выводу о мультисезонности его размножения (Шарова, Душенков, 1979).

Сезонную динамику поло-возрастной структуры популяций с определением генеративного состояния имаго изучали в Швеции (Jørum, 1980; Wallin, 1989) и в лесной зоне России (Черняховская, 1990). Впервые показано, что у *P. niger* в течение сезона в размножении участвует несколько групп имаго: зимовавших первый год, второй год, а также отродившихся из зимовавших личинок. Сроки активности в Швеции – с начала июня до последних чисел октября, сроки размножения – с середины июня до сентября, но массовое размножение отмечено только в августе.

Наши данные по сезонной динамике активности и генеративной ритмике *P. niger* в условиях лесостепной зоны, полученные на основании вскрытия 3111 особей обоих полов, несколько отличаются от литературных (рис. 3). Активность *P. niger* зарегистрирована со второй декады мая по третью декаду октября. Откладка яиц начинается с третьей декады мая и завершается в первой декаде сентября. График активности в части лесных биотопов одновершинный с максимумом в июле-августе, а в сосняке лугово-разнотравном и березняке плауново-злаковом зеленомошном обнаружен еще и раннелетний подъем активности в конце мая – начале июня (рис. 3).

Спектры репродуктивного состояния имаго показывают, что самки уходят на зимовку в имматурном или постгенеративном состоянии, а самцы – в генеративном. Ранне-летнее размножение осуществляется зимовавшим поколением имаго. В середине мая чаще встречаются имматурные имаго, в конце мая-июне преобладают генеративные, а в конце июня появляются и пост-

генеративные имаго, завершившие размножение. Вторая – основная – волна размножения в июле-августе связана с репродуктивной активностью поколения, зимовавшего в личиночном состоянии. Выход первых ювенильных имаго нами отмечен в конце июня. И соответственно вторая волна имматурных имаго появляется в конце июня – начале июля. Пик размножения этой части популяции является преобладающим и охватывает период с середины июля до последней декады августа. Незначительное участие в размножении принимают зимовавшие имаго второго года жизни. В июле среди генеративных имаго самцы второго года жизни составляли до 6.7% численного обилия, самки – 4.7–8.3%.

Согласно полученным данным, жизненный цикл *P. niger* также поливариантный. Наибольшая часть особей популяции характеризуется летне-осенним размножением (июль-сентябрь) и зимовкой личинок. Меньшая часть популяции зимует в состоянии имматурных имаго и размножается в ранне-летний период (конец мая-июнь). Незначительная часть имаго зимует в постгенеративном состоянии и размножается повторно в следующем сезоне в середине лета (июль). Перечисленные три группы особей в популяции обеспечивают длительные сроки размножения вида с конца мая до второй декады сентября.

Pterostichus melanarius Illiger 1788 – транспалеарктический полизональный лесной экологически пластичный вид встречается не только в лесах, но часто и в агроценозах. По Ларссону (Larsson, 1939) имеет одногодичный тип развития с осенним размножением и зимовкой личинок.

Сезонную динамику активности *P. melanarius* изучали в разных регионах Европы (Briggs, 1965; Арнольди, Шарова и др., 1972; Васильева 1972; Jørum, 1976; Jones, 1979; Andersen, 1982; Феоктистов, Душенков, 1982; Czechowski, 1982; Kåls, 1985). Поло-возрастную структуру популяций изучали в Дании (Jørum, 1980), в Швеции (Wallin, 1989 а) и в России (Макаров, Черняховская, 1989). Сроки активности вида в Скандинавии делятся от середины мая до последних чисел сентября, в России – в апреле-сентябре. Выявлено участие в размножении нескольких поколений жуков, зимовавших в имматурном или личиночном состоянии. Доказано, что имаго *P. melanarius* могут жить более года и вторично вступать в размножение (Jørum, 1980; Лоуда, 1984; Wallin, 1989а; Макаров, Черняховская, 1989). Последние авторы показали также, что в популяциях из разных биотопов могут быть представлены не все возможные популяционные варианты развития и сезонного размножения.

Нами изучена сезонная динамика демографической структуры популяций *P. melanarius* в пяти лесных биотопах лесостепной зоны. Данные ос-

нованы на результатах вскрытия 9260 имаго обоих полов. Во всех биотопах график сезонной активности вида двувершинный. Весенне-летняя волна активности в большинстве из них ниже летне-осенней (рис. 4), и только в дубняке широко-травном обе волны сезонной активности равновелики. Сроки сезонной активности вида более продолжительны, чем в лесной зоне (со второй декады апреля до конца октября). Сроки размножения мультисезонные. Самки со зрелыми яйцами встречались с последней декады апреля до второй декады сентября. Спектры генеративного состояния имаго в течение сезона подтверждают участие трех популяционных групп в размножении.

Весенне-летняя волна активности связана с участием в размножении зимовавших имаго первого и второго года жизни. Во второй декаде апреля отлавливались самки в постгенеративном состоянии, а самцы – в генеративном. В третьей декаде апреля отмечены самцы и самки в имматурном, генеративном и постгенеративном состоянии. Все генеративные особи относились к имаго второго года жизни и имели признаки повторного размножения. К концу мая абсолютное большинство отловленных имаго были в генеративном состоянии. Среди них поколение самок, размножающихся вторично, составляло 76–100%, самцов – 77–100%. В июне среди генеративных особей численное преобладание переходит к поколению, размножающемуся впервые. Обилие повторно размножающихся имаго сокращается до 8–63% среди самок и до 10–28% среди самцов.

Летне-осенняя волна активности связана со вступлением в размножение третьей группы особей, зимовавших в личиночном состоянии. Ювенильные особи этой популяционной группы отмечены с третьей декады июня, когда они составляли 6–31% обилия в спектре генеративного состояния. Эта группа имаго размножалась в июле–августе.

В июле в основном размножается новая генерация имаго, отродившаяся из куколок. Особи старого поколения, размножающегося вторично, составляли среди самок 4.2–19.3%, среди самцов – 4.5–14.2%. В августе это поколение уже не встречалось. В конце августа–начале сентября размножение вида завершается, хотя генеративные самцы встречались единично до конца октября.

Имаго в постгенеративном состоянии встречались в течение всего сезона. Весной и в первой половине лета это были перезимовавшие имаго, размножавшиеся в прошлом сезоне, во второй половине лета – зимовавшие в имматурном состоянии, а в конце сезона – имаго, отродившиеся из зимовавших личинок.

В июле–августе отрождаются имаго, являющиеся потомством жуков, размножавшихся вес-

ной. В сентябре–октябре это поколение достигает имматурного состояния перед зимовкой, а некоторые самцы переходят и в генеративное состояние. Наряду с этим часть имаго уходит на зимовку в постгенеративном состоянии после размножения осенью. Размножение трех групп особей в популяциях перекрывается по срокам, а потому отсутствует полная дифференциация частей популяций.

Таким образом, жизненный цикл *P. melanarius* поливариантный с мультисезонным размножением. Весной (май–начало июня) размножаются имаго, зимовавшие в постгенеративном состоянии. Летом (июнь – начало июля) размножаются имаго, зимовавшие в имматурном состоянии. В летне-осенний период (июль–август) размножаются особи, зимовавшие в личиночном состоянии. Последняя группа особей в популяции наиболее многочисленна. Все внутривидовые группы особей обеспечивают мультисезонное размножение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изученные лесные виды рода *Pterostichus* различаются по сезонности размножения и внутривидовым вариантам развития. Для *P. strenuus* выявлен моновариантный жизненный цикл с ранне-весенним размножением и зимовкой молодых имаго. Развитие других видов оказалось поливариантным с внутривидовой дифференциацией особей по продолжительности жизни, срокам размножения и зимующим фазам. У *P. oblongopunctatus* популяции состоят из особей первого и второго года жизни, размножение которых охватывает весенне-летний период. У некоторой части популяций этого вида проявлялась поливольность с осенним размножением имаго, отродившихся летом. *P. niger* размножается в основном в летне-осенний период и в меньшей степени в начале лета. *P. melanarius* – вид с мультисезонным размножением. У *P. niger* и *P. melanarius* зимуют личинки и имаго первого и второго года жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К.В., Шарова И.Х., Ключанова Г.Н., Бутрина Н.Н. 1972. Жужелицы (Coleoptera Carabidae) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 215–230.
- Васильева Р.М. 1972. Сезонная динамика активности доминантных видов жужелиц (Carabidae) в условиях контакта леса и лесостепи в Брянской области // Там же. С. 53–64. – 1978. К изучению экологии *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) в условиях Брянской области // Проблемы почвенной зоологии. Минск. С. 50–51. – 1978а. О

фауне жувелиц Брянской области // Экология животных и фаунистика. Тюмень. С. 47–59.

Грюнталь С.Ю. 1988. Сезонная динамика активности жувелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах Подмосковья // Экология. № 6. С. 37–42.

Жеребцов А.К. 1979. Фауна и экология жувелиц (Coleoptera, Carabidae) естественных биогеоценозов подзоны южной тайги Среднего Поволжья (на примере Раифского лесничества Волжско-Камского заповедника) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. 25с.

Лашин Л.В. 1971. Сезонная активность доминантных видов жувелиц (Carabidae) в лесостепи Оренбургского Зауралья // Зоол. журн. Т. 50, вып. 6. С. 825–833.

Лоуда Й. 1985. О продолжительности жизни некоторых видов жувелиц в агробиоценозах в ЧССР // Тез. докл. 9-го Междунар. коллокви. по почвенной зоологии. М. С. 166.

Макаров К.В., Черняховская Т.А. 1989. Изменчивость сезонной динамики активности жувелиц *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) в разных типах леса // Экологические вопросы рационального природопользования. Рига. С. 55–56. – 1990. Фенология развития и структура популяций *Loricera pilicornis* (Coleoptera, Carabidae) в условиях агроценоза // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. Ч. 1. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 21–32.

Сергеева Т.К., Грюнталь С.Ю. 1988. Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. Т. 67, вып. 4. С. 548–556.

Сергеева Т.К., Крючкова Е.Е. 1990. Адаптивные особенности сезонных ритмов трофической активности плотоядных жувелиц // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 5. С. 759–768.

Феоктистов В.Ф., Душенков В.М. 1982. Сезонная динамика активности жувелиц (Coleoptera, Carabidae) в различных типах леса у южной границы тайги // Зоол. журн. Т. 61, вып. 2. С. 227–232.

Черняховская Т.А. 1990. Сезонная динамика активности и структура популяций жувелицы *Pterostichus niger* Schaller в различных биотопах // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. Ч. 2. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 44–49. – 1990а. Жизненный цикл и структура популяции *Pseudoophonus rufipes* Deg. в условиях Нечерноземной зоны РСФСР // Матер. Всес. научно-методич. совещ. зоологов педвузов. Ч. 1. Махачкала. С. 285.

Шарова И.Х., Душенков В.М. 1979. Типы развития и типы сезонной активности жувелиц (Coleoptera, Carabidae) // Фауна и экология беспозвоночных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 15–25.

Andersen A. 1982. Carabidae and Staphylinidae 5 (Col.) in swede and cauliflower fields in southeastern Norway // Fauna norv. Ser. B. V. 29. P. 49–61.

Boerden P.J. 1979. The individual behaviour and population dynamics of behaviour in Carabid beetles. Miscel. pap. V. 18. P. 151–156.

Briggs J.B. 1965. Biology of some ground beetles (Col., Carabidae) in tojurions straw-berries // Bull. Ent. Res. V. 56. P. 79–93.

Brunsting A.M.H. 1981. Distribution patterns, life cycle and phenology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* Grav. (Col., Staphylinidae) // Neth. J. zool. V. 2. P. 418–452.

Czechowski W. 1982. Occurrence of carabids (Coleoptera, Carabidae) in the urban greenery of Warsaw according to the land utilization and cultivation // Mem. zool. V. 39. P. 3–108.

Desender K. 1986. Investigation of Coleoptera communities in different habitats. 2. The carabid fauna from "Les Hautes Fagnes" (Mon Rigi, Belgium) // Bull. Inst. roy. natur. Belg. Entimol. V. 56. P. 15–21.

Drift J. van der, 1959. Field studies on the surface fauna of forests // Bijdr. Dierkunde. Bd. 29. S. 79–103.

Heerd P.F. van, Blokhuis B., Haafte C. van, 1976. The reproductive cycle and age composition of a population of *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius in the Netherlands (Coleoptera, Carabidae) // Tijdschrift voor Entomol. V. 119. № 1. P. 1–13.

Jones M.G. 1979. The abundance and reproductive activity of common Carabidae in winter wheat crop // Ecol. Ent. V. 4. P. 31–43.

Jørum P. 1976. En undersøgelse af løbebillerfaenas sammensætning og saesonaktivitet i en dansk bøgeskov (Coleoptera, Carabidae) // Ent. Medd. V. 44. P. 81–99. – 1980. Life cycles and annual activity patterns of *Pterostichus melanarius* Illiger and *P. niger* Schaller (Coleoptera, Carabidae) in Danish beech wood // Ent. Medd. V. 48. P. 19–25.

Kålås J.A. 1985. Species composition and seasonal activity patterns of Carabidae (Col.) in a small deciduous forest in wester Norway // Fauna norv. Ser. B. V. 32. № 1. P. 28–32.

Larsson S.G. 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Ent. Medd. V. 20. P. 277–560.

Lindroth C.H. 1945/1949. Die Fennoskandischen Carabidae. 1–3. Göteborg: Kungl. Vetensk. Vitterh Samb. Hande. P. 1–709. P. 1–274. P. 1–911.

Loreau M. 1985. Annual activity and life cycles of carabid beetles in the forest communities // Holarct. Ecol. V. 8. P. 228–235.

Makarov K.V. 1994. Annual reproduction rhythms of ground beetles: new approach to the old problem // Carabid beetles: ecology and evolution / Eds K. Desender et al. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Acad. Publ. P. 177–182.

Penney M.M. 1967. Studies on the ecology of *Feronia oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) // Trans Soc. Brit. Ent. V. 17. P. 129–139.

Szyszko J., Vermeulen H.J.W., Schöffner N. 1991. *Pterostichus oblongopunctatus* (Col., Carabidae) as a object for study and international cooperation // 4 Europ. congr. Entomol. (and) 13 Int. Symp. Entomofaun. Mitteleur. Gödöllő. 1991. Abstr. Vol. Budapest. P. 219.

Thiele H.U., Krehan I. 1969. Experimentelle Untersuchungen zur Larvaldiapause des Carabiden *Pterostichus vulgaris* // Ent. exp. et appl. V. 12. P. 67–73.

Tietze F. 1963. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausfildung des Metathorax bei

carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur (Coleoptera, Carabidae) // Beitr. Entomol. V. 13, № 1/2. P. 87–163.

Ellin H. 1987. Habitat selection, reproduction and survival of *Bembidion lampros* Herbst and *Trechus secalis* Paykull (Coleoptera, Carabidae) in arable land // Sverigen Zantbruksuniversitat. Uppsala. P. 2–25. – 1989.

Habitat selection, reproduction and survival of two small carabid species in arable land; a comparison between *Trechus secalis* and *Bembidion lampros* // Holarct. Ecol. V. 12. № 3. P. 193–200. – 1989a. The influence of different age classes on the seasonal activity and reproduction of four medium-sized carabid species inhabiting cereal fields // Holarct. Ecol. V. 12. № 3. P. 201–212.