

УДК 595.762

ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *PTEROSTICHUS MELANARIUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В МОЗАИКЕ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ

© 2016 г. О. С. Трущицына¹, А. В. Маталин^{2,3}

¹Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина, Рязань 390000, Россия
e-mail: trushicina01@mail.ru

²Московский педагогический государственный университет, Москва 129164, Россия
e-mail: a_matalin@tochka.ru

³Российский национальный исследовательский медицинский университет
им. Н.И. Пирогова, Москва 117997, Россия

Поступила в редакцию 11.02.2015 г.

Обсуждаются особенности пространственно-временного распределения *Pterostichus melanarius* (Ill.) в мозаике лугового пойменного ландшафта, а также стациальные и межгодовые различия в реализации его жизненного цикла. В изученном ландшафте *P. melanarius* предпочитал заливаемые луга среднего и низкого уровня, которые в течение трех лет исследований были для него жилими. В большинстве из них одногодичный жизненный цикл последовательно сменялся факультативно-, а затем — облигатно-двухгодичным циклом, что, в первую очередь, обусловлено межгодовыми вариациями гидрологического и температурного режимов. Межгодовые колебания численности *P. melanarius* в модельных биотопах могут быть следствием не только трансформации жизненного цикла, но и перераспределения особей между смежными местообитаниями, что наряду с возрастной гетерогенностью локальных популяций позволяет поддерживать общую численность вида на относительно стабильном уровне.

Ключевые слова: Coleoptera, Carabidae, *Pterostichus melanarius*, локальные популяции, демографическая структура, динамика активности, жизненный цикл, пойменные луга, Мещерская низменность

DOI: 10.7868/S0044513416010128

Фенология напочвенной активности и продолжительность репродуктивного периода являются одними из наиболее изменчивых параметров жизненных циклов Carabidae. Они варьируют как при смене природно-климатических зон (Refseth, 1988; Sota, 1994; Шарова, Филиппов, 2003; Филиппов, 2006, 2006а; Маталин, Будилов, 2003; Маталин, 2006, 2007) или высотных поясов (De Zordo, 1979; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1982; Chemini, Pizzolotto, 1990; Sparks et al., 1995; Butterfield, 1996; Sota, 1996; Шарова, Хобракова, 2005; Хобракова, Шарова, 2005; Хобракова, Маталин, 2013), так и в пределах одной и той же природной зоны, нередко даже в граничащих между собой биотопах (Houston, 1981; Шарова, Денисова, 1996, 1997; Макаров, Черняховская, 1989; Черняховская, 1990; Tréfás, van Lenteren, 2008; Трущицына, 2009, 2010), вызывая существенные перестройки жизненных циклов (Маталин, 2007, 2011). Вместе с тем, динамика параметров среды в одних и тех же местообитаниях в разные годы оказывает не меньшее влияние на проявление

жизненных циклов Carabidae, чем условия, обусловленные зональными или стациальными особенностями (Jørum, 1980; Refseth, 1986; Wallin, 1987).

Пойменные луга представляют собой динамичные экосистемы, облик которых существенно меняется в зависимости от погодных и гидрологических условий конкретного года (Нестеренко, 2004, 2005), что позволяет изучить межгодовые изменения жизненных циклов Carabidae.

В качестве модельного был выбран один из наиболее обычных и массовых палеарктических видов жужелиц — *Pterostichus melanarius* (Ill.). Встречаясь практически во всех типах природных сообществ от северной тайги до степей, он нередко достигает высокой численности в некоторых типах лесов (Феоктистов, 1979; Jørum, 1980; Макаров, Черняховская, 1989; Грюнталь, Орлов, 1994; Шарова, Денисова, 1997; Venn, 2013) и поймах рек с развитой древесно-кустарниковой растительностью (Шарова, Филиппов, 2003; Lik, Zieliński, 2014). В открытых ландшафтах наи-

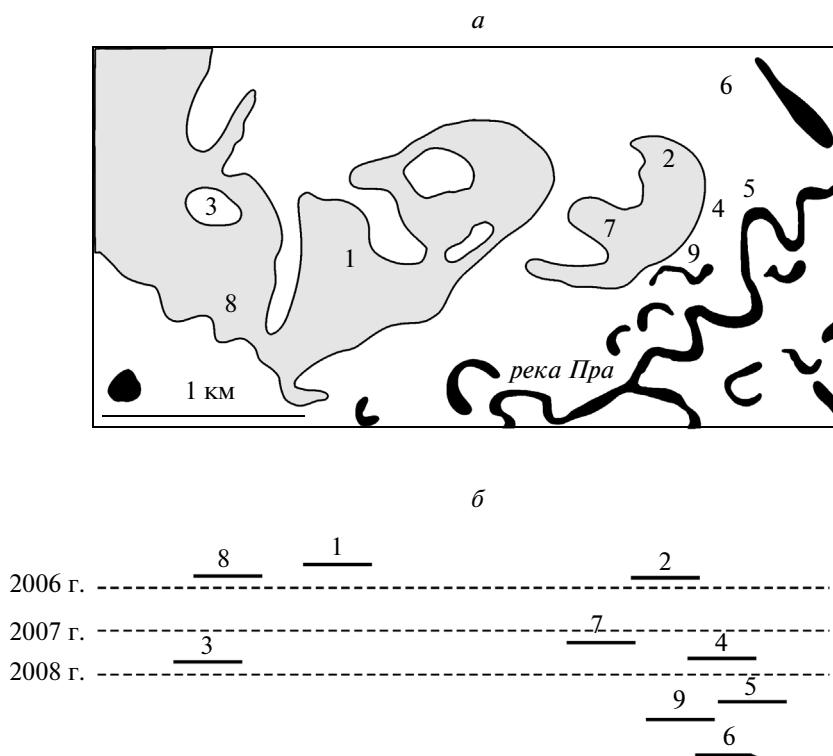


Рис. 1. Схема расположения модельных площадок (а) и максимальный уровень разлива в годы исследований (б). Обозначения как в табл. 1.

большая уловистость *P. melanarius* отмечается на суходолах (Булохова, 1995; Venn, 2013; Venn et al., 2013), однако он может входить в число доминантов и на заливаемых лугах (Булохова, 1995; Трушицына, 2008; Трушицына, Ананьева, 2011). Вместе с тем, *P. melanarius* тяготеет к антропогенно нарушенным местообитаниям (Desender et al., 1985; Дорофеев, 1995; Шарова, Киселев, 1999; Turin, 2000; Шарова, Якушкина, 2002) и агроценозам (Heudemann, 1964; Душенков, 1983; Карпова, 1984; Попова, 1984; Шарова, Соболева-Докучаева, 1984; Wallin, 1987; Levesque, Levesque, 1994; Fournier, Loreau, 2001; Gailis, Turka, 2014). В настоящее время подробно описана географическая (Шарова, Филиппов, 2003; Маталин, 2006) и биотопическая (Шарова, Денисова, 1997; Макаров, Черняховская, 1989) изменчивость его жизненного цикла, тогда как данных о межгодовой вариабельности (Jørgum, 1980) явно недостаточно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран первым автором в южной части Мещерской низменности на территории Окского государственного природного биосферного заповедника (Рязанская обл., Спасский р-н) со второй половины апреля по конец

сентября в 2006 г. и с начала апреля по конец октября в 2007–2008 гг.

Территория района исследований относится к Ижевскому ландшафту аллювиальных равнин и представляет собой местность останцово-котловинно-ложбинно-выровненных пойм, образовавшуюся при вхождении в пойменный режим пониженных частей долиново-зандровых равнин (Анненская и др., 1983; Мамай, Анненская, 2005). Рельеф местности разнообразен: ровные участки чередуются с гривами и заболоченными, закоряженными межгривными понижениями (Косякин, 1973). Характер травостоя отдельных участков определяется, главным образом, гидрологическим режимом и характеризуется значительной мозаичностью.

Модельные площадки были заложены на разных типах пойменных лугов, расположенных на левом берегу р. Пры близ места ее впадения в р. Оку (рис. 1). В зависимости от продолжительности затопления луговые биотопы были разделены на три группы. К первой (I) относятся луга высокого уровня, приуроченные к останцам и верьям зандровых равнин, которые не заливаются во время разлива. На таких участках формируются мелкозлаково-разнотравные луга с преобладанием ксерофитных и мезоксерофитных видов. Вторую группу (II) образуют луга среднего уровня, испы-

тывающие во время разлива кратковременное затопление, что благоприятствует формированию мезофитных и мезогигрофитных растительных сообществ. К третьей группе (III) принадлежат луга низкого уровня, занятые высокотравьем с преобладанием осок и лугово-болотных видов злаков, которые во время разлива затопляются на длительный срок. Начало учетов на каждой из модельных площадок определялось сроками освобождения от воды по окончании разлива (табл. 1).

Погодные условия и уровень паводка в разные годы существенно различались (табл. 2). Так, 2006 г. характеризовался поздней весной, длительным, сильным разливом, в результате которого большая часть поймы оставалась под водой до конца весны, и дождливым летом (за год выпало 1.5 климатической нормы осадков). Напротив, 2007 г. отличался очень ранней, стремительной сухой весной с невысоким и коротким половодьем. Летом были отмечены стабильно высокая температура воздуха и редкие дожди (за год выпало менее 3/4 осадков от нормы). В 2008 г. весна также была ранней, но затяжной. На фоне рано начавшегося, очень низкого и непродолжительного разлива аномально теплая погода в начале весны сменилась похолоданием во второй половине мая—начале июня. Лето характеризовалось умеренно жаркой погодой с регулярно выпадавшими осадками, несущественно превысившими среднегодовую норму.

Жужелиц отлавливали почвенными ловушками, в качестве которых использовали пластиковые стаканы объемом 0.5 л, на треть заполненные 4% раствором формалина. В каждом модельном биотопе экспонировалось по 10 ловушек, расположенных в линию через 10 м. В общей сложности было заложено 9 ловчих линий: 3 на лугах I, 2 — на лугах II и 4 — на лугах III группы. Выборка ловушек осуществлялась раз в декаду. За время исследования было собрано 7162 экз. имаго *P. melanarius*. Всех жуков вскрывали для установления репродуктивного статуса, который определяли по методике Валлина (Wallin, 1989) с дополнениями (Matalin, Makarov, 2011). По состоянию гонад и степени стертости мандибул выделяли шесть физиологических состояний имаго: ювенильные, имматурные, а также генеративные и постгенеративные первого и второго годов жизни. У самок подсчитывали число зрелых яиц в овариолах. Реконструкция жизненного цикла *P. melanarius* в модельных биотопах выполнена на основе динамики демографических спектров локальных популяций (Matalin, Makarov, 2011), а их характеристика дана с учетом типологии, предложенной вторым автором (Маталин, 2007). При обсуждении особенностей ландшафтного распределения вида выделяли жилые и проходные биотопы (Боровков, 2005; Макаров, Маталин, 2009).

Статистическая обработка проведена с использованием программы Statistica 8.0. Достоверность различий при сравнении выборок оценивалась по критерию Краскела-Уоллиса (H-критерий) с 95% доверительным интервалом. При построении графиков, иллюстрирующих сезонную динамику активности, результирующие кривые рассчитывали только для самок методом взвешенных наименьших квадратов (Боровиков, 2001). В тексте при анализе средних после знака \pm указано значение стандартного отклонения (SD).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В изученном ландшафте *P. melanarius* обнаружен практически во всех типах модельных биотопов. На незаливаемых лугах высокой поймы при низкой уловистости регистрировались лишь имматурные и отдельные генеративные особи, тогда как на лугах среднего и низкого уровней численность вида была достаточно высокой, а демографический спектр локальных популяций — полноценный. Даже в наиболее влажном 2006 г. *P. melanarius* предпочитал не самые сухие, а умеренно увлажненные местообитания, где его средняя уловистость была в 1.5 раза выше, чем на лугах низкого уровня. Напротив, в засушливые 2007 и 2008 гг. на полностью заливаемых лугах его численность возросла в 3–3.5 раза, тогда как на умеренно увлажненных — менее чем вдвое (табл. 3). При этом во всех жилых биотопах наблюдались значительные межсезонные изменения сроков активности и демографической структуры локальных популяций, связанные с изменениями жизненного цикла вида в пределах одних и тех же местообитаний.

Так, в 2006 г. напочвенная активность *P. melanarius* на лисохвосто-разнотравном лугу характеризовалась двумя пиками, меньший из которых регистрировался в начале июня, а больший — в конце июля (рис. 2a). Активность отродившихся из зимовавших личинок ювенильных и имматурных имаго наблюдалась с конца мая по середину августа с максимумом в третьей декаде июня—первой декаде июля. Соответствующие им генеративные особи регистрировались с середины июня до конца августа, а зимовавшие постгенеративные и генеративные имаго прашурных поколений единично учитывались с первой декады июня по третью декаду июля. Пик репродуктивной активности пришелся на середину июля — начало августа. Среднее число яиц у незимовавших впервые размножившихся самок составило 9.9 ± 8.5 , а их максимальное число у одной самки (32) отмечено во второй декаде июля. У зимовавших повторно размножившихся самок среднее число яиц оказалось почти в 1.5 раза выше — 14.3 ± 8.9 , а их максимальное число у одной самки — меньше (27, третья декада июня). Однако достоверных

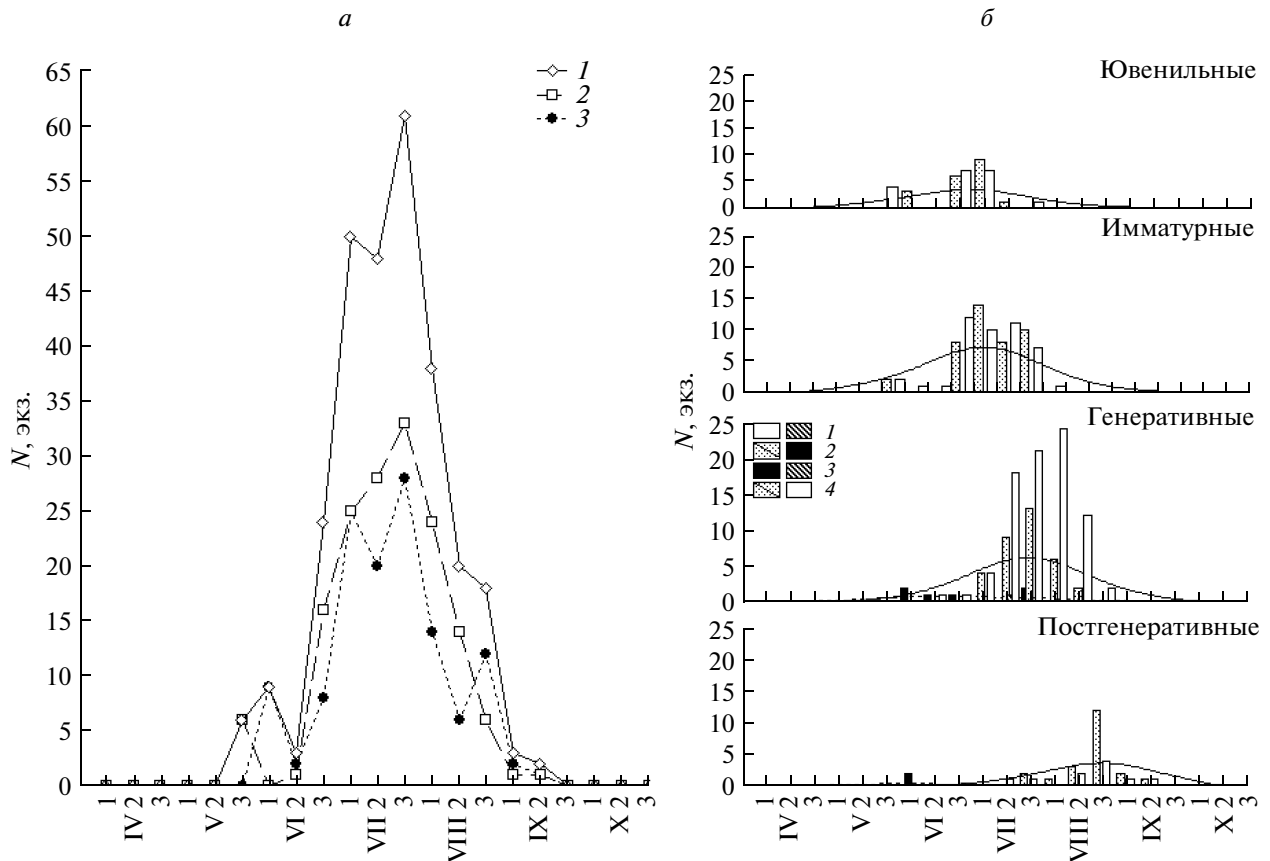


Рис. 2. Сезонная динамика активности (а) и демографический спектр популяции *P. melanarius* (б) на лисохвосто-разнотравном лугу в 2006 г.

а: 1 – все особи, 2 – самцы, 3 – самки; б: 1 – самцы, 2 – самки, 3 – зимовавшие повторно размножавшиеся особи, 4 – незимовавшие впервые размножавшиеся особи. Результирующие кривые приведены только для самок.

различий среднего числа яиц у особей, размножающихся впервые и повторно, выявлено не было (табл. 4, рис. 5). В общей сложности почти 80% яиц пришлось на долю впервые размножавшихся особей. Завершившие размножение жуки отмечались с середины июля до середины сентября (рис. 2б). Характер сезонной динамики активности и демографический состав популяции свидетельствуют о том, что на зимовку уходили личинки и часть постгенеративных имаго, а жизненный цикл реализовался как одногодичный с позднелетним размножением (рис. 6а). В остальных жилых биотопах жизненный цикл *P. melanarius* реализовался аналогичным образом (табл. 5).

В 2007 г. на лисохвосто-разнотравном лугу также регистрировалось два пика почвенной активности *P. melanarius*, первый из которых, меньший, пришёлся на середину – конец мая, а второй, больший, – на середину июля (рис. 3а). Зимовавшие постгенеративные жуки отмечались со второй декады апреля по вторую декаду мая, а генеративные особи прашурных поколений – с начала мая по начало июня. Среднее число яиц

при этом составило 24.4 ± 13.5 , а их максимальное число у одной самки (57) было отмечено в третьей декаде мая. Отродившиеся из зимовавших личинок ювенильные имаго были активны с начала июня до середины июля и достигали максимума численности в третьей декаде июня. Соответствующие им иматурные особи встречались с середины июня по конец августа, однако более 90% из них были собраны в течение первой-второй декад июля. Активность жуков первого года жизни, приступивших к размножению, наблюдалась с конца июня по конец июля. Среднее число яиц у впервые размножавшихся самок (8.9 ± 7.1) оказалось достоверно меньше, чем у самок, размножавшихся повторно (табл. 4, рис. 5), а их максимальное число у одной самки (25) отмечалось в третьей декаде июля. В целом, почти 90% яиц пришлось на долю повторно размножавшихся особей. Активность жуков, завершивших размножение, наблюдалась в одни сроки с генеративными, однако единично они встречались в середине – конце сентября. Следует отметить, что соотношение генеративных и постгенеративных жуков первого года жизни составило 4 : 1, а число впер-

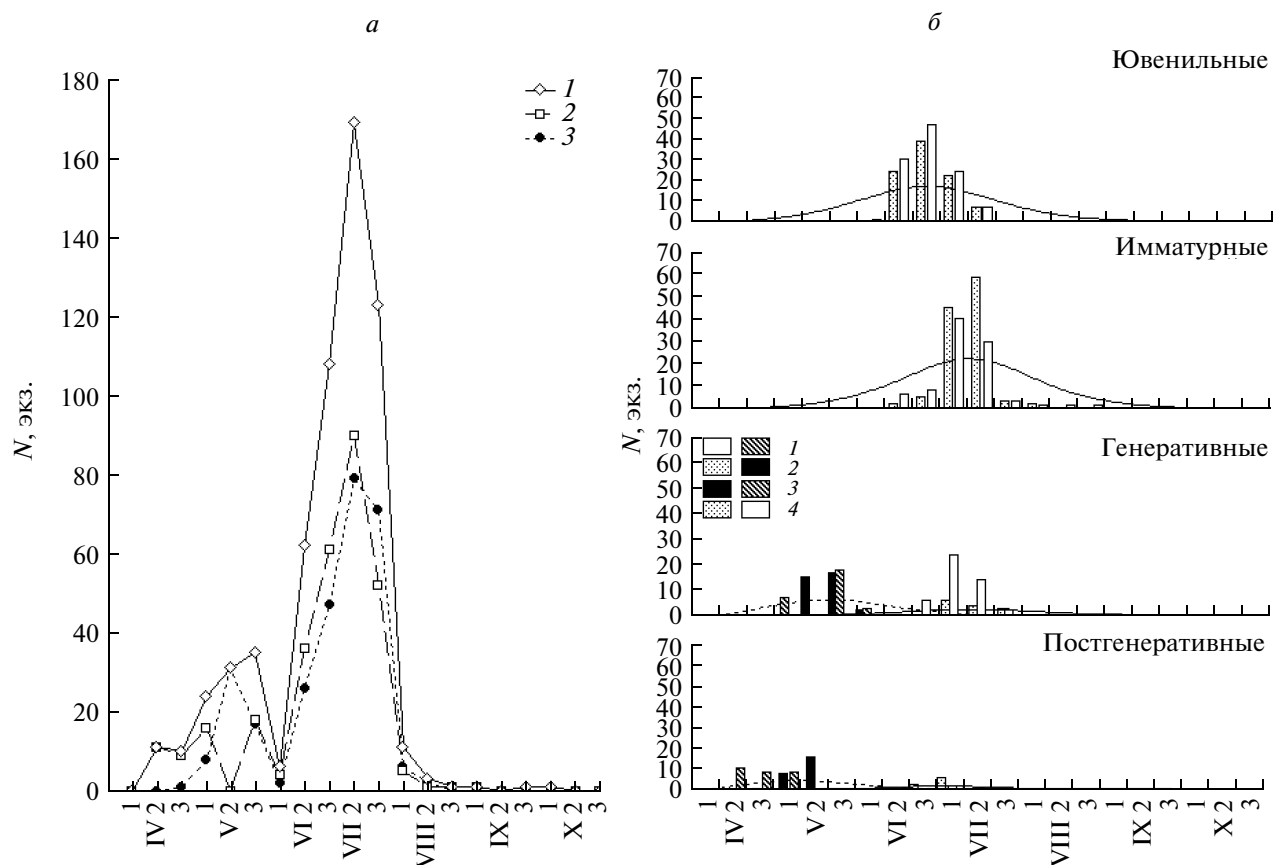


Рис. 3. Сезонная динамика активности (а) и демографический спектр популяции *P. melanarius* (б) на лисохвосто-разнотравном лугу в 2007 г. Обозначения как на рис. 2.

вые размножавшихся половозрелых особей была в 7 раз ниже, чем неполовозрелых (рис. 3б). Это позволяет считать, что на зимовку уходили не только личинки и немногочисленные постгенеративные имаго, но и значительная часть иматурных и генеративных жуков, отродившихся в текущем сезоне. При этом в 2007 г. жизненный цикл *P. melanarius* во всех жилых биотопах реализовался как факультативно-двухгодичный с ранне-летним размножением (рис. 6б, табл. 5).

В 2008 г. характер напочвенной активности *P. melanarius* на лисохвосто-разнотравном лугу резко изменился. Первый всплеск уловистости, зафиксированный с середины мая по начало июня, более чем втрое превосходил второй, отмеченный с начала по конец июля (рис. 4а). В середине апреля – начале мая регистрировались зимовавшие постгенеративные и иматурные имаго, которые почти сразу приступили к размножению. Репродуктивный период, максимум которого пришелся на начало – середину июня, продолжался с первой декады мая по первую декаду июля. Среднее число яиц у самок прашурных генераций составило 6.8 ± 2.7 , а их максимальное число (11) было зарегистрировано в первой дека-

де мая. У зимовавших впервые размножавшихся самок среднее число яиц было более чем вдвое выше (14.6 ± 9.6), а их максимальное число (38) отмечалось во второй декаде мая. Несмотря на это, среднее число яиц у впервые и повторно размножавшихся особей достоверно не различалось (табл. 4, рис. 5). Более 95% яиц пришлось на долю зимовавших самок, приступивших к размножению впервые. Постгенеративные особи отмечались с начала июня по середину сентября. Активность отродившихся из зимовавших личинок ювенильных имаго и соответствующих им иматурных особей регистрировалась с конца июня до конца августа, т.е. после окончания периода репродукции (рис. 4б). Это свидетельствует, что все отродившиеся в текущем сезоне жуки ушли на зимовку не размножаясь, а жизненный цикл вида реализовался как облигатно-двухгодичный с ранне-летним размножением (рис. 6в). Такой же вариант жизненного цикла был отмечен в локальных популяциях *P. melanarius* на дербеннико-двухкостриково-осоковом, подмаренниково-костровом и осоково-влажнотравном лугах (в двух последних случаях – с летним размножением). В то же время, на бобово-влажнотравно-осоковом лугу жизнен-

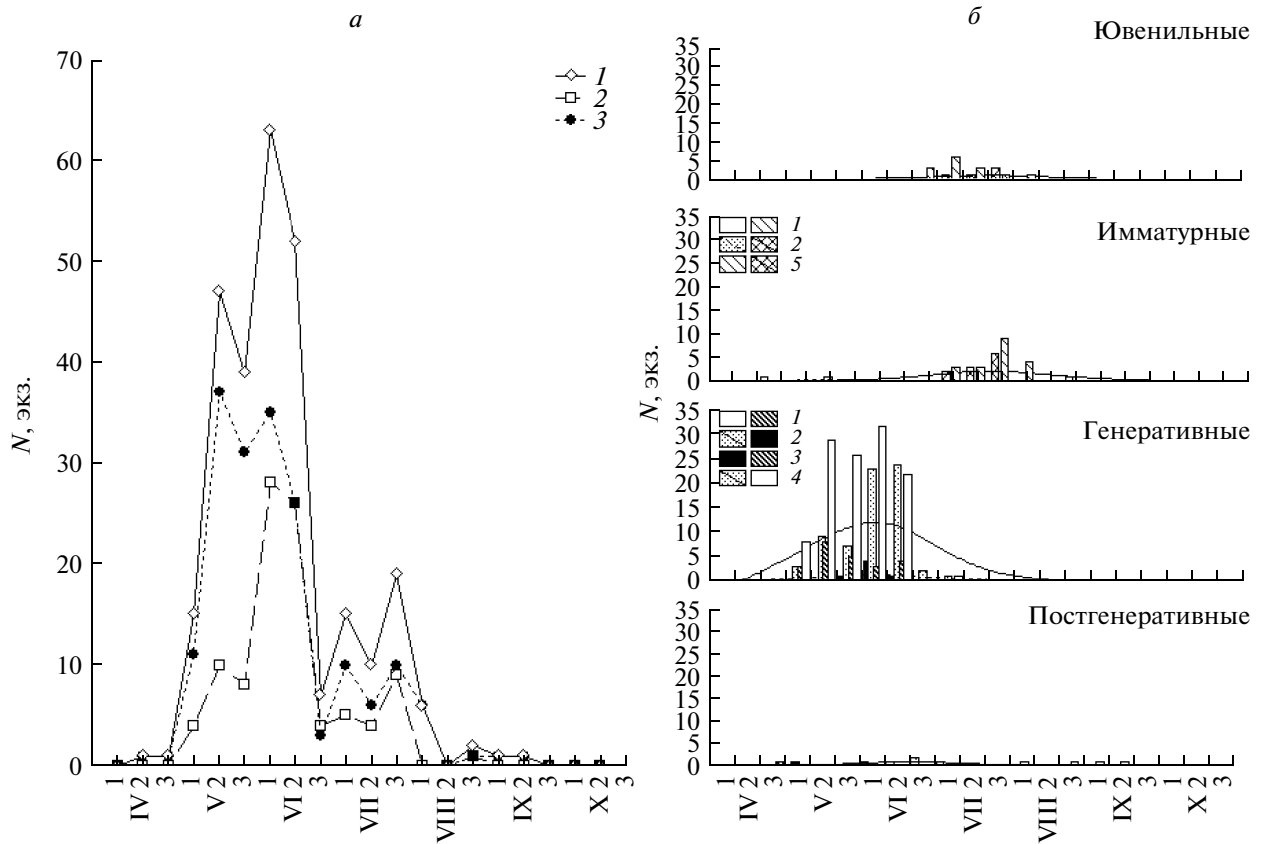


Рис. 4. Сезонная динамика активности (а) и демографический спектр популяции *P. melanarius* на лисохвосто-разнотравном лугу в 2008 г.
 (б): 1 – самцы, 2 – самки, 3 – зимовавшие повторно размножавшиеся особи, 4 – зимовавшие впервые размножавшиеся особи, 5 – неразмножавшиеся особи, отродившиеся в текущем сезоне из зимовавших личинок.

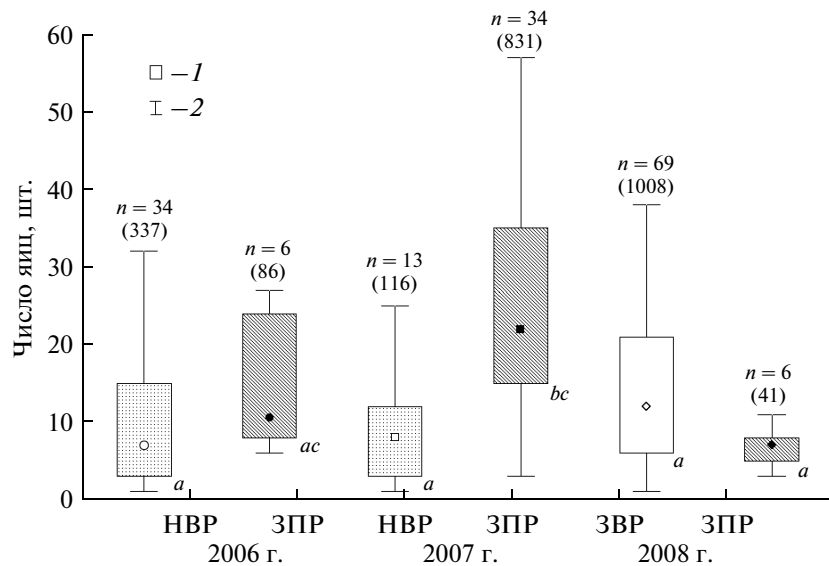


Рис. 5. Сезонные изменения среднего числа яиц (по значениям медиан) у самок *P. melanarius* на лисохвосто-разнотравном лугу.
 НВР – незимовавшие впервые размножавшиеся, ЗПР – зимовавшие повторно размножавшиеся, ЗВР – зимовавшие впервые размножавшиеся, *n* – количество наблюдений, в скобках указано общее число яиц, 1 – вторая и третья квартили, 2 – диапазон значений (min-max) без учета выбросов. Разные символы – статистически достоверные различия, одноименные символы – статистически недостоверные различия (Н-критерий Краскела-Уоллиса с 95% доверительным интервалом).

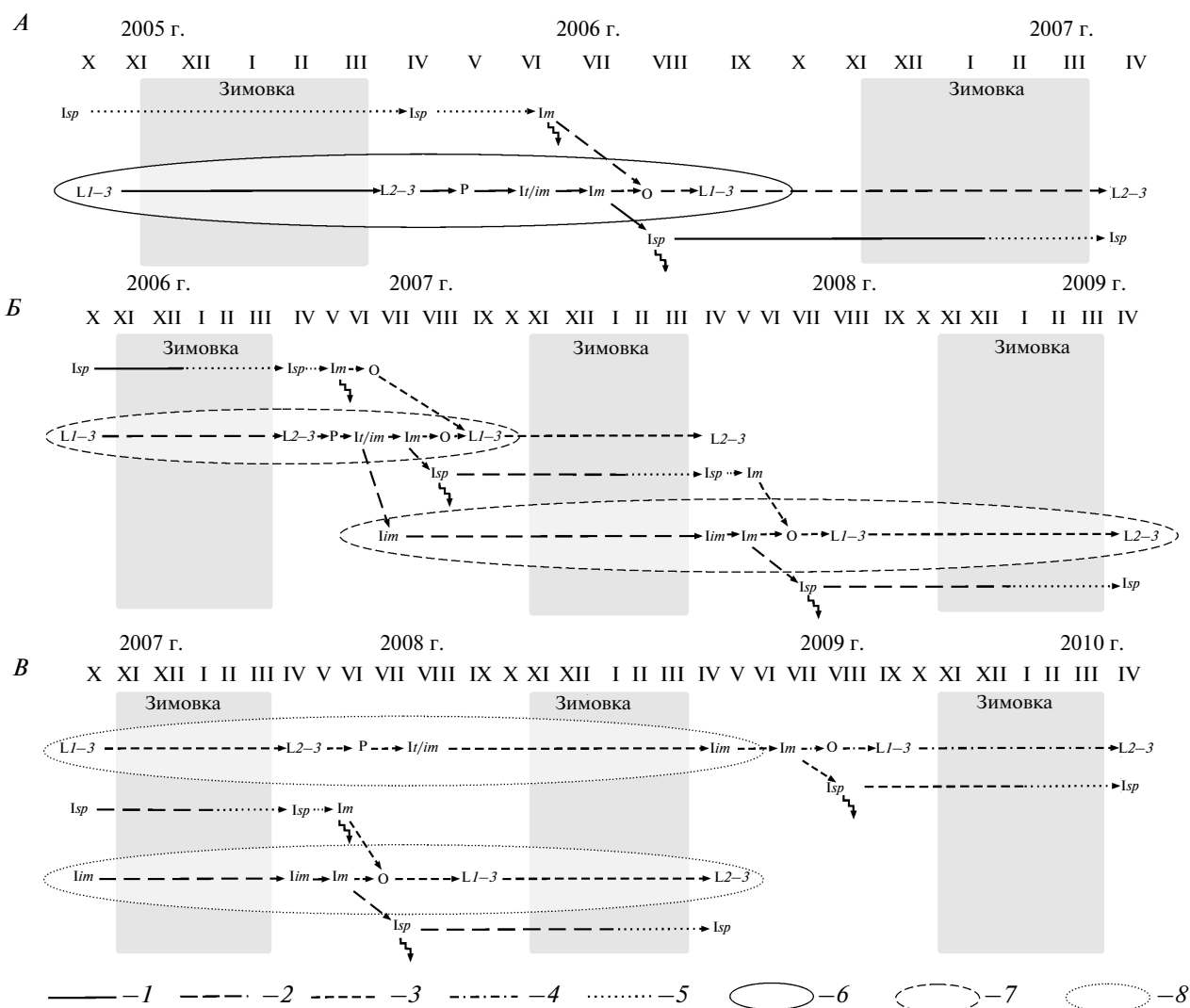


Рис. 6. Реконструкция жизненного цикла *P. melanarius* на лисохвосто-разнотравном лугу.

А – одногодичный с поздне-летним размножением (моновариантный), Б – факультативно-двухгодичный с ранне-летним размножением (поливариантный), В – облигатно-двухгодичный с ранне-летним размножением (моновариантный), данные по 2005 и 2009–2010 гг. – результат экстраполяции, *O* – яйца, *L*₁, *L*₂, *L*₃ – личинки первого, второго и третьего возрастов, имаго: *It/im* – ювенильные, *lim* – имматурные, *Im* – генеративные, *Isp* – постгенеративные, *P* – куколки. Генерации: 1 – материнская, 2 – дочерняя, 3 – внучатая, 4 – правнучатая, 5 – пращурные. Сезонные ритмы: 6 – с зимовкой личинок, без зимовки неполовозрелых имаго, 7 – с зимовкой личинок и части неполовозрелых имаго, 8 – с зимовкой личинок и всех неполовозрелых имаго.

ный цикл *P. melanarius* реализовался как факультативно-двухгодичный с ранне-летним размножением, поскольку часть жуков, отродившихся из зимовавших личинок, размножалась в текущем сезоне. На влажнотравно-осоковом лугу все отродившиеся в текущем сезоне имматурные особи приступили к размножению, что позволяет интерпретировать жизненный цикл как одногодичный с поздне-летним размножением (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл *P. melanarius* изучен достаточно полно. Основным вариантом его развития

является одногодичный летне-осенний рецикл с облигатной зимовкой на личиночной стадии (Larsson, 1939; Hůrka, 1975; Thiele, 1977; Маталин, 2006). Однако в зависимости от зональных (Шарова, Филиппов, 2003; Маталин, 2006), биотопических (Крючкова, Панов, 1988; Макаров, Черняховская, 1989; Шарова, Денисова, 1997) и даже сезонных (Jørgen, 1980; Трушицына, 2010) особенностей он может существенно меняться.

Географическая изменчивость жизненного цикла *P. melanarius* была подробно описана ранее: в широтном градиенте наблюдается изменение варианта развития с одногодичного на двухгодичное (Маталин, 2006). Вместе с тем, в средних ши-

ротах и даже южных районах в отдельных популяциях *P. melanarius* жизненный цикл может реализовываться как факультативно-, а иногда и как облигатно-двухгодичный (рис. 7). Это свидетельствует о том, что общая продолжительность развития особей может варьировать в пределах одной природно-климатической зоны, в результате чего жизненный цикл вида в локальных популяциях, занимающих разные биотопы, тоже разный. Так, в лесостепной зоне Тамбовской обл. в популяциях *P. melanarius*, населяющих мертвопокровный березняк и злаковый дубняк, отмечался факультативно-двухгодичный жизненный цикл, а в лугово-разнотравном сосняке — облигатно-двухгодичный (Шарова, Денисова, 1997). Сходные закономерности были выявлены при изучении демографического состава локальных популяций *P. melanarius* в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Макаров, Черняховская, 1989): в сосняках жизненный цикл этого вида реализуется как одногодичный с летне-осенним размножением, в березняках — как факультативно-двухгодичный с летним размножением, а в ельниках — как облигатно-двухгодичный с раннелетним размножением.

Выявленные различия в реализации жизненного цикла *P. melanarius* могут быть обусловлены особенностями местообитаний, прежде всего, различиями в сумме эффективных температур, что непосредственно отражается как на продолжительности развития преимагинальных стадий, так и на темпах созревания и реактивации гонад. Известно, что открытые местообитания прогреваются лучше, чем леса (Karlsson, van Dyck, 2005). По данным Сандлерского и Пузаченко (2009), в Центральном-лесном заповеднике (Тверская обл.) в ряду луг → лиственный лес → хвойный лес на фоне увеличения поглощения солнечной радиации наблюдается уменьшение теплового потока. В коренных ельниках температура в среднем на 1°C ниже, чем в мелколиственных лесах, и на 4°C ниже по сравнению с безлесными пространствами. Сходные результаты получены Лопатиной с соавторами (2009).

Вместе с тем, поскольку микроклиматические параметры варьируют и, порой, существенно, год от года в одном и том же местообитании, тип жизненного цикла может меняться в течение ряда лет. Перестройки жизненного цикла *P. melanarius*, наблюдавшиеся нами в одних и тех же пойменных луговых фитоценозах (табл. 5, рис. 6), можно расценивать как ответ на меняющиеся по годам погоднo-гидрологические условия.

По-видимому, именно 2006 г. оказался оптимальным по погодным условиям для размножения и развития данного вида. Об этом свидетельствует как одногодичный характер его жизненного цикла (табл. 5), так и более чем двукратное увеличение уловистости во всех жилых биотопах в течение двух следующих лет (табл. 3).

Погодные условия 2007 г., напротив, оказались наименее благоприятными для размножения и развития вида. Об этом свидетельствует переход к факультативно-двухгодичному развитию во всех локальных популяциях (табл. 5), что, по-видимому, было обусловлено аномально жарким и сухим летом. Известно, что у видов с зимующей личинкой постоянные высокие, также как и постоянные низкие температуры значительно увеличивают сроки развития личинок старших возрастов (Hürka, 1975; Маталин, 2006). Так, на лисохвосто-разнотравном лугу в наиболее прохладном 2006 г. выход жуков из куколок начался уже в конце мая, тогда как в наиболее жарком 2007 г. — только в середине июня. Это могло стать причиной задержки формирования гонад у большей части особей, отродившихся в середине июля — начале августа, что привело к смене одногодичного жизненного цикла факультативно-двухгодичным. По данным лабораторных экспериментов для нормального созревания гонад *P. melanarius* требуется не менее трех недель, в течение которых температура должна держаться на уровне +20°C. При этом как более низкие, так и более высокие температуры вызывают задержку их развития (Krechan, 1970). О неблагоприятности погодных условий 2007 г. для развития и размножения *P. melanarius* можно судить по доле жуков, отродившихся из зимовавших личинок на следующий год. Так, на лисохвосто-разнотравном лугу в 2006–2007 гг. она варьировала от 96 до 81%, а в 2008 г. — едва достигла 18% (рис. 2–4). Следует отметить крайне низкую (чуть более 15%) долю особей, отродившихся из зимовавших личинок и приступивших к размножению в 2007 г. (рис. 3). Основной вклад в яйцепродукцию данной локальной популяции внесли размножавшиеся в мае самки прашурных генераций (рис. 5).

Формирование облигатно-двухгодичного жизненного цикла в большинстве локальных популяций *P. melanarius* в 2008 г., вероятно, было вызвано аномально низкими температурами, установившимися в мае–июне. В результате, массовое отрождение имаго из зимовавших личинок наблюдалось только в конце июня–начале июля, а пик

← **Рис. 7.** Зонально-стациональные особенности распределения *P. melanarius* и варианты реализации его жизненного цикла.

Одногодичный рецикл: пЛр — поздне-летний, ЛОр — летне-осенний; факультативно-двухгодичный рецикл: (2рЛ)р — ранне-летний, (2Л)р — летний, (2ЛО)р — летне-осенний; облигатно-двухгодичный рецикл: 2рЛр — ранне-летний, 2Лр — летний, 1 — плакорные леса, 2 — пойменные леса и их аналоги на плакорах, 3 — древесные лесонасаждения, 4 — суходольные луга, 5 — пойменные луга, 6 — агроценозы.

Таблица 1. Характеристика модельных площадок

Группа модельного биотопа	Модельный биотоп	Сроки освобождения участков от воды и закладки линий ловушек			Влажность почвы по шкале Раменского (средний балл за сезон)			Максимальное проективное покрытие, %			Высота среднего и верхнего ярусов травостоя, см		
		2006 г.	2007 г.	2008 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.
I	1	22.04	02.04	01.04	2.0	1.5	1.5	40	25	60	23–65	21–43	33–120
	2	22.04	02.04	01.04	2.5	1.5	2.0	70	30	80	35–95	12–52	41–132
	8	22.04	02.04	01.04	2.5	1.5	2.0	80	45	90	25–82	16–50	32–140
II	7	02.05	12.04	01.04	2.5	2.0	2.0	95	100	100	45–136	42–74	50–122
	4	12.05	12.04	01.04	3.0	2.5	3.0	100	85	100	83–133	50–122	70–143
	5	22.05	12.04	11.04	3.5	2.5	3.5	100	90	100	102–189	80–165	123–182
III	6	01.06	22.04	01.05	4.0	2.5	4.0	100	90	95	85–181	40–94	61–150
	9	22.05	22.04	11.04	4.5	2.5	4.0	95	90	95	109–170	70–150	72–165
	3	21.06	12.04	01.04	5.0	3.5	4.5	100	85	100	110–186	70–90	100–165

Примечания. Биотопы: 1 – разнотравно-злаковый луг с примесью сухотравья, 2 – разнотравно-злаково-заячьесоковый луг, 3 – заболоченный влажнотравно-осоковый луг, 4 – подмаренниково-костровый луг, 5 – дербениково-двукисточниково-осоковый луг, 6 – осоково-влажнотравный луг, 7 – лисохвостно-разнотравный луг, 8 – злаково-разнотравный луг, 9 – бобово-влажнотравно-осоковый луг. Биотопы ранжированы по мере увеличения влажности почвы.

Таблица 2. Характеристика погодных условий и гидрологических явлений в районе исследований

Показатель	2006 г.	2007 г.	2008 г.	Многолетние среднегодовые
Дата исчезновения снежного покрова	17.04	21.03	29.03	08.04 ¹
Дата перехода средних суточных температур через +5°C	30.04	06.05	15.04	27.04 ¹
Суммарная средняя температура за апрель–октябрь, °C	2763.4	3015.9	2903.7	2653.6 ¹
Средние ежемесячные температуры за апрель–октябрь, °C	12.9	14.1	13.5	12.4 ¹
Суммарное количество осадков за апрель–октябрь, мм	564.0	335.8	465.3	403.7 ¹
Дата начала разлива на р. Ока	01.04	20.03	08.03	31.03 ²
Дата максимального уровня разлива на р. Ока	25.04	30.03	15.03	13.04 ²
Дата окончания разлива на р. Ока	10.05	12.04	25.03	03.05 ²
Максимальный уровень разлива р. Ока, см	570	519	479	557 ²
Общая продолжительность разлива на р. Ока, дни	39	23	17	33 ²
Дата начала разлива на р. Пра	14.04	22.03	20.03	04.04 ³
Дата максимального уровня разлива на р. Пра	19.04	28.03	31.03	17.04 ³
Дата окончания разлива на р. Пра	24.05	20.04	10.05	12.05 ³
Максимальный уровень разлива р. Пра, см	342	329	324	332 ³
Продолжительность разлива на р. Пра, дни	57	29	47	38 ³

Примечания. 1 – с 1938 по 2010 гг. (по: Онуфрени, 2003, 2012), 2 – с 1935 по 2010 гг. (по: Онуфрени, 2003а, 2012а), 3 – с 1952 по 2010 гг. (по: Онуфрени, 2003а, 2012а).

Таблица 3. Уловы (экз.) *P. melanarius* в модельных биотопах

Год	Показатель	Группа модельного биотопа									Σ
		I			II		III				
		модельный биотоп									
		1	2	8	7	4	5	6	9	3	
2006	Самки, экз.	0	5	32	127	88	194	27	55	35	563
	Самцы, экз.	1	13	31	155	106	125	67	57	60	615
	Σ	1	18	63	282	194	319	94	112	95	1178
	$X \pm SD$	27.3 ± 32.0			238.0 ± 62.2		155.0 ± 109.7				
2007	Самки, экз.	0	1	15	123	158	233	153	325	188	1365
	Самцы, экз.	0	1	15	305	192	319	258	509	214	1813
	Σ	0	2	30	597	350	552	411	834	402	3178
	$X \pm SD$	16.0 ± 19.8			473.5 ± 174.7		549.8 ± 201.6				
2008	Самки, экз.	0	4	5	99	261	277	147	159	89	1041
	Самцы, экз.	0	1	3	180	351	406	426	288	110	1765
	Σ	0	5	8	279	612	683	573	447	199	2806
	$X \pm SD$	6.5 ± 2.1			445.5 ± 235.5		475.5 ± 208.0				

Примечания. X – среднее, SD – стандартное отклонение. Серым цветом выделены жилые биотопы. Названия биотопов см. в табл. 1.

соответствующих им иматурных особей регистрировался в конце июля–начале августа (рис. 4). Можно полагать, что запаса эффективного тепла августа–начала сентября оказалось недостаточно

для созревания гонад у отродившихся в текущем сезоне особей, в результате чего все они уходили на зимовку неполовозрелыми. Сходные закономерности были описаны Йорумом (Jørgum, 1980),

Таблица 4. Достоверность различий среднего числа яиц (по значениям медиан) у самок *P. melanarius* на лисохвосто-разнотравном лугу (результаты множественного попарного сравнения по критерию Краскела-Уоллиса: $N = 34.68733$, $p = 0.0001$)

2006	НВР					
	ЗПР	1.282372 1.0				
2007	НВР	0.194272 1.0	1.27889 1.0			
	ЗПР	5.117294 0.000005	1.520486 1.0	4.000353 0.000949		
2008	ЗВР	2.431724 0.225407	0.137008 1.0	1.894752 0.87188	3.491542 0.007204	
	ЗПР	0.555049 1.0	1.409237 1.0	0.369629 1.0	3.357907 0.011780	1.774574 1.0
		НВР 2006	ЗПР 2006	НВР 2007	ЗПР 2007	ЗВР 2008
						ЗПР 2008

Примечания. НВР – незимовавшие впервые размножавшиеся, ЗПР – зимовавшие повторно размножавшиеся, ЗВР – зимовавшие впервые размножавшиеся, в числителе – z -статистка, в знаменателе – доверительный интервал (p), достоверно различающиеся значения выделены жирным шрифтом.

Таблица 5. Варианты реализации жизненного цикла *P. melanarius* в жилых биотопах

Год	Группа модельного биотопа					
	II		III			
	модельный биотоп					
	7	4	5	6	9	3
2006	пЛр	пЛр	пЛр	пЛр	пЛр	пЛр
2007	(2рЛ)р	(2рЛ)р	(2рЛ)р	(2рЛ)р	(2рЛ)р	(2рЛ)р
2008	2рЛр	2Лр	2рЛр	2Лр	(2рЛ)р	пЛр

Примечания. пЛр – одногодичный поздне-летний рецикл, (2рЛ)р – факультативно-двухгодичный ранне-летний рецикл, 2рЛр – облигатно-двухгодичный ранне-летний рецикл, 2Лр – облигатно-двухгодичный летний рецикл. Названия биотопов см. в табл. 1.

по данным которого в Дании в годы с относительно короткой зимой и ранней теплой весной отрождение жуков в популяциях *P. melanarius* происходит в конце весны – начале лета, а их размножение – с середины – конца лета до начала осени. В такие годы жизненный цикл вида реализуется как одногодичный. Однако продолжительная зима и холодная затяжная весна могут стать причиной значительной пролонгации развития зимовавших личинок. В результате имаго отрождаются только в конце лета и после непродолжительного периода активности уходят на зимовку, не размножаясь, вследствие чего жизненный цикл реализуется как облигатно-двухгодичный. По мнению Остмана

(Östman, 2005), именно продолжительные по времени межгодовые колебания погодных условий, и, прежде всего, температуры, влияют на плодовитость и выживание локальных популяций жу-желиц значительно сильнее, чем их краткосрочные пространственные вариации.

Следует отметить, что в четырех из шести жилых биотопов в 2008 г. преобладали генеративные особи (72%), отродившиеся из яиц, отложенных в 2006 г., и зимовавшие в 2007 г. на стадии неполовозрелого имаго. Реализация в 2007 г. во всех локальных популяциях *P. melanarius* факультативно-двухгодичного жизненного цикла (табл. 5) привело к тому, что большая часть отродившихся

в этом году особей не размножалась. Именно за счет их репродуктивной активности общая численность вида в 2008 г. стабилизировалась, снизившись весьма незначительно (табл. 3) на фоне низкого обилия жуков нового поколения. Таким образом, высокая численность *P. melanarius* в 2008 г. во многом определялась успешностью его размножения двумя годами ранее. Вместе с тем, нельзя исключать возможности перераспределения особей в пределах единого пойменного ландшафта. Об этом, в частности, свидетельствует соответствие снижения численности *P. melanarius* (на 387 особей) на бобово-влажнотравно-осоковом (9) лугу и ее совокупное повышение (на 393 особи) в граничащих с ним подмаренниково-костровом (4) и дербенниково-двуклосточниково-осоковом (5) лугах (табл. 3, рис. 1).

Благодаря вариативности жизненного цикла *P. melanarius* населяет широкий спектр местообитаний как в пределах одной, так и нескольких природно-климатических зон. При наличии потенциально пригодных для заселения стадий важнейшими лимитирующими факторами здесь будут теплообеспеченность (как сочетание термом- и гиррорежима), а также наличие и качество кормовых ресурсов. В различных природно-климатических зонах или высотных поясах, а также в масштабах единого ландшафта отдельной природно-климатической зоны данный вид заселяет все местообитания, параметры которых позволяют реализовать его жизненный цикл. Однако недостаток или переизбыток тепла при наличии потенциально пригодных для заселения стадий, ограничивают пределы распространения вида в той же мере, как и их полное отсутствие (рис. 7).

Так, в северной тайге *P. melanarius* не встречается в хвойных лесах, а населяет пойменные (ольшаники и ивняки) и вторичные мелколиственные леса (осинники, березняки), а также суходольные и пойменные луга (Шарова, Филиппов, 2003; Филиппов, Зезин, 2005). При этом именно в поймах он наиболее обилен. По данным Филиппова (2008), в пойменных ивняках и плакорных осинниках соотношение численности *P. melanarius* составляет 9 : 1, а на пойменных и суходольных лугах – 2.5 : 1. Тот факт, что на севере ареала *P. melanarius* концентрируется преимущественно в речных поймах, обусловлен их более высокой теплообеспеченностью, особенно в начале и конце вегетационного периода (Агафонов, Мазепа, 2001; Агафонов, 2009), по сравнению с холодными и относительно бедными зональными хвойными лесами. Вместе с тем, севернее, в лесотундре, *P. melanarius* не проникает даже по речным долинам, что, вероятно, связано с критическим недостатком тепла, необходимым для успешного завершения его онтогенеза. В степях из-за отсутствия зональных лесных сообществ *P. melanarius* занимает их аналоги в поймах крупных рек и зале-

сенные берега постоянных водотоков на плакорах (Маталин, 2006), а также плодовые сады (Эйдельберг, 1989) и крупные лесополосы (Боховко, 2005). Кроме того, он выходит на посевы зерновых и многолетних трав в поймах, лишь спорадически встречаясь в плакорных агроценозах (Карпова, 1984). В данном случае эффект пойм проявляется в поддержании на более высоком уровне, по сравнению с сухими зональными стациями, влажности воздуха и почвы, что в значительной степени компенсирует влияние высоких температур.

В заключение следует отметить, что трансформация жизненного цикла адаптивна. Известно, что особи, зимующие на разных стадиях онтогенеза, нередко представлены потомками разных генераций. Возникающая при этом возрастная гетерогенность значительно повышает устойчивость вида к меняющимся условиям, стабилизируя структуру его локальных популяций, что, в свою очередь, снижает риск их спонтанного вымирания (Hutchinson, 1954; Murdoch, 1966; Weber, Klenner, 1987; Loreau, Behera, 1999; Simon-Reising et al., 2008). Это важно для видов с ограниченными миграционными возможностями, особенно, если их популяции в течение некоторого времени существуют без притока иммигрантов (den Boer, 1977). В историческом аспекте вариативность жизненного цикла позволяет виду не только выжить, но и закрепиться в новых условиях существования, что хорошо согласуется с теорией “пульсов таксонов” (Erwin, 1985).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность К.В. Макарову (Московский педагогический государственный университет, Москва) за ряд ценных замечаний по содержанию данной работы и В.П. Иванчеву (Окский государственный природный биосферный заповедник) за помощь в организации стационара.

Настоящее исследование выполнено в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности Министерства образования и науки РФ (1707).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонов Л.И., 2009. Особенности влияния стока нижней Оби на радиальный прирост хвойных деревьев // Человек и Север: антропология, археология, экология. Вып. 1. Тюмень: Институт проблем освоения Севера СО РАН. С. 315–318.
- Агафонов Л.И., Мазепа В.С., 2001. Сток Оби и летняя температура воздуха на севере Западной Сибири // Известия Академии наук. Сер. Географическая. № 1. С. 80–92.
- Анненская Г.Н., Мамай И.И., Цесельчук Ю.Н., 1983. Ландшафты Рязанской Мещеры и возможности их освоения. М.: Изд-во МГУ. 246 с.

- Боровиков В., 2001. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере для профессионалов. СПб: Питер. 656 с.
- Боховко Е.Е., 2005. Жизненные циклы жулици (Coleoptera, Carabidae) в агроландшафте юга Кубанско-Приазовской низменности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: ООО "11-й формат". 22 с.
- Булохова Н.А., 1995. Распределение жулици (Coleoptera, Carabidae) в растительных ассоциациях пойменных и суходольных лугов // Фауна и экология жулици лугов юго-запада России. Брянск: Изд-во Брянского гос. пед. ун-та. С. 18–37.
- Грюнталь С.Ю., Орлов В.А., 1994. Жулици (Coleoptera, Carabidae) в лесах левобережья р. Оки // Особенности животного населения почв Московской области. М.: Наука. С. 117–126.
- Дорофеев Ю.В., 1995. Структура населения жулици рекреационных лесов окрестностей города Шекино // Фауна и экология жулици (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных ландшафтов Тульской области. Тула: Изд-во Тульского гос. пед. ун-та. С. 13–29.
- Душенков В.М., 1983. Фауна и экология жулици (Coleoptera, Carabidae) пахотных земель центрального Нечерноземья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина. 14 с.
- Карпова В.Е., 1984. Видовой состав и особенности распределения жулици в агроценозах юга Молдавии // Фауна и экология беспозвоночных животных. Межвузовский сборник научных трудов. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина. С. 82–87.
- Косякин А.С., 1973. Приокские луга. М.: Московский рабочий. 128 с.
- Крючкова Е.Е., Панов А.А., 1988. Изменение в активности мозговых нейросекреторных клеток у трех видов жулици (Coleoptera, Carabidae), связанные с годовым циклом размножения // Зоологический журнал. Т. 67. № 11. С. 1661–1669.
- Лопатина Е.Б., Балашов С.В., Дубовиков Д.А., Соколова И.В., Алиева М.А. и др., 2009. Широкая изменчивость температурных норм развития жулици // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань: НП "Голос губернии". С. 105–107.
- Макаров К.В., Маталин А.В., 2009. Локальная фауна жулици (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. Москва-София: Товарищество научных изданий КМК - PENSOFT Pbl. 2009. С. 353–374.
- Макаров К.В., Черняховская Т.А., 1989. Изменчивость сезонной динамики активности жулици *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) в разных типах леса // Экологические вопросы природопользования. Рига: Изд-во Ин-та биол. АН Латв. ССР. С. 55–56.
- Мамай И.И., Анненская Г.Н., 2005. Ландшафты Окского заповедника // Труды Окского заповедника. Вып. 24. С. 29–52.
- Маталин А.В., 2006. Географическая изменчивость жизненного цикла *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. Т. 85. № 5. С. 573–585.
- Маталин А.В., 2007. Типология жизненных циклов жулици (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 86. № 10. С. 1196–1220.
- Маталин А.В., 2011. Жизненные циклы жулици (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МПГУ. 46 с.
- Маталин А.В., Будилов П.В., 2003. Географическая изменчивость поло-возрастной структуры популяций и жизненного цикла *Brosicus cephalotes* (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. Т. 82. № 12. С. 1445–1453.
- Нестеренко В.П., 2004. Многолетняя динамика лугов Окского заповедника на фоне основных абиотических процессов // Труды Окского биосферного государственного природного заповедника. Вып. 23. С. 305–314.
- Нестеренко В.П., 2005. Луговая растительность // Окский заповедник: история, люди, природа. Рязань: Русское слово. С. 205–214.
- Онуфрениа М.В., 2003. Метеорологическая характеристика фенологических сезонов и периодов года в Окском заповеднике (1938–2000 гг.) // Труды Окского биосферного государственного природного заповедника. Вып. 22. С. 536–585.
- Онуфрениа М.В., 2003а. Гидрологический режим водоемов Окского заповедника // Труды Окского биосферного государственного природного заповедника. Вып. 22. С. 586–620.
- Онуфрениа М.В., 2012. Метеорологическая характеристика фенологических сезонов и периодов года в Окском заповеднике (2001–2010 гг.) // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 27. С. 392–420.
- Онуфрениа М.В., 2012а. Гидрологический режим водоемов Окского заповедника (2001–2010 гг.) // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 27. С. 421–445.
- Попова А.А., 1984. Сезонная динамика численности жулици в овощном севообороте в окрестностях города Мичуринска // Фауна и экология беспозвоночных животных. Межвузовский сборник научных трудов. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина. С. 98–105.
- Сандлерский Р.Б., Пузаченко Ю.Г., 2009. Термодинамика биогеоценозов на основе дистанционной информации // Журнал общей биологии. Т. 70. № 2. С. 121–142.
- Трущицына О.С., 2008. Видовой состав жулици (Coleoptera, Carabidae) пойменных лугов Окского заповедника // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области. Рязань: НП "Голос губернии". С. 236–242.
- Трущицына О.С., 2009. Особенности демографии локальных популяций видов рода *Carabus* (Coleoptera, Carabidae) в мозаике пойменных лугов юга Мещерской низменности // Евразийский энтомологический журнал. Т. 8. № 4. С. 399–410.

- Трушицына О.С., 2010. Пространственное распределение и реализация жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в мозаике пойменных лугов юга Мещерской низменности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: изд-во МПГУ. 23 с.
- Трушицына О.С., Ананьева С.И., 2011. Эколого-фаунистический обзор населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) пойменных лугов Окского заповедника // Поведение, экология и эволюция животных: монография, статьи, сообщения / Под общ. ред. В.М. Константинова. Т. 2. Рязань: НП "Голос губернии". С. 301–311.
- Феоктистов В.Ф., 1979. Комплексы жуужелиц в фитоценологических рядах Мордовского заповедника // Фауна и экология беспозвоночных. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина. С. 26–40.
- Филиппов Б.Ю., 2006. Сезонные аспекты жизненных циклов жуужелиц *Carabus granulatus* и *C. glabratus* (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоологический журнал. Т. 85. № 9. С. 1076–1084.
- Филиппов Б.Ю., 2006а. Сезонные аспекты жизненных циклов жуужелиц *Calathus melanocephalus* и *C. micropterus* (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоологический журнал. Т. 85. № 10. С. 1196–1204.
- Филиппов Б.Ю., 2008. Пути адаптации и экологические закономерности освоения жуужелицами (Coleoptera, Carabidae) север Русской равнины. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МПГУ. 42 с.
- Филиппов Б.Ю., Зезин И.С., 2005. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) лугов карстового ландшафта северной тайги // Вестник Поморского ун-та. Сер. Естествен. и точн. науки. № 1. Вып. 7. С. 72–83.
- Хобракова Л.Ц., Маталин А.В., 2013. Высотная изменчивость жизненного цикла *Poecilus fortipes* (Coleoptera, Carabidae) в Восточной Сибири // Зоологический журнал. Т. 92. Вып. 10. С. 1231–1245.
- Хобракова Л.Ц., Шарова И.Х., 2005. Жизненные циклы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) горной тайги и горной лесостепи Восточного Саяна // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 688–693.
- Черняховская Т.А., 1990. Сезонная динамика активности и структура популяций жуужелицы *Pterostichus niger* Schaller в различных биотопах // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: Изд-во МПГУ им. В.И. Ленина. Т. 2. С. 44–49.
- Шарова И.Х., Денисова М.И., 1996. Поливариантность сезонного развития двух видов жуужелиц рода *Calathus* Bonelli (Coleoptera, Carabidae) в лесостепи Центральной России // Доклады АН. Т. 348. № 1. С. 140–142.
- Шарова И.Х., Денисова М.И., 1997. Сезонная динамика лесных популяций жуужелиц рода *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. Т. 76. № 4. С. 418–427.
- Шарова И.Х., Киселев И.Е., 1999. Динамика структуры населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных ландшафтов города Саранска. Саранск: Изд-во Мордовского гос. пед. ин-та. 213 с.
- Шарова И.Х., Соболева-Докучаева И.И., 1984. Эколого-фаунистическая характеристика полевых жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Московской области // Фауна и экология беспозвоночных животных. Межвузовский сборник научных трудов. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина. С. 117–124.
- Шарова И.Х., Филиппов Б.Ю., 2003. Особенности жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях северной тайги // Зоологический журнал. Т. 82. № 2. С. 229–238.
- Шарова И.Х., Хобракова Л.Ц., 2005. Особенности жизненных циклов *Pterostichus montanus* (Motschulsky, 1844) и *Carabus loschnikovi* (Fischer-Waldheim, 1822) (Coleoptera, Carabidae) в условиях горно-таежного пояса Восточного Саяна // Известия РАН. Сер. биологическая. № 1. С. 36–46.
- Шарова И.Х., Якушкина М.Н., 2002. Закономерности изменения населения жуужелиц под влиянием рекреации в лесах Среднего Поволжья. Саранск: Изд-во Мордовского гос. пед. ин-та. 183 с.
- Шидельберг М.М., 1989. Жуужелицы плодовых садов Крыма (фауна, биология, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта-Киев: Никитский ботанический сад, 25 с.
- Brandmayr P., Zetto Brandmayr T., 1982. Le comunità a Coleotteri Carabidi di alcuni Querco-carpineti della bassa pianura del Friuli // Struttura delle zoocenosi terrestri. V. 4. P. 69–124.
- Butterfield J., 1996. Carabid life cycle strategies and climate change: a study on an altitudinal transect // Ecological Entomology. V. 21. № 1. P. 9–16.
- Chemini C., Pizzolotto R., 1990. Comunità di Carabidi in siti forestali dei Monti Lessini (Trentino) (Coleoptera: Carabidae) // Studi Trentini di scienze naturali. Acta biologica. Trento. V. 67. P. 197–227.
- De Zordo J., 1979. Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpiner Hochgebirges (Oberurgl, Tirol). III. Lebenszyklen und Zönotik von Coleopteren // Veröffentlichungen der Universität Innsbruck. Bd. 118. S. 1–131.
- den Boer P.J., 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside (with a mathematical appendix by J. Reddingius) // Miscellaneous papers Landbouwhogeschool. Wageningen. № 14. P. 1–190.
- Desender K., Broeck D., van den Maelfait J.-P., 1985. Population biology and reproduction in *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) from a heavily grazed pasture ecosystem // Medicine Faculty Landbouww Rijksuniv Gent. V. 50. № 2b. P. 567–575.
- Erwin T.L., 1985. The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles // Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants. A Volume Dedicated to the Memory of Philip Jackson Darlington, Jr. 1904–1983. Ser. Entomologica. V. 33. P. 437–472.
- Fournier E., Loreau M., 2001. Activity and satiation state in *Pterostichus melanarius*: an experiment in different agricultural habitats // Ecological Entomology. V. 26. P. 235–244.
- Gailis J., Turka I., 2014. The diversity and structure of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) assemblages in differently managed winter wheat fields // Baltic Journal of Coleopterology. V. 14. № 1. P. 33–46.

- Heydemann B., 1964. Die Carabiden der Kulturbiotop von Binnenland und Nordseeküste – ein ökologischer Vergleich (Coleopt., Carabidae) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 172. H. 1. S. 49–86.
- Houston W.W.K., 1981. The life cycles and age of *Carabus glabratus* Paykull and *C. problematicus* Herbst. (Col.: Carabidae) on moorland in northern England // Ecological Entomology. V. 6. № 3. P. 263–271.
- Hůrka K., 1975. Laboratory studies on the life cycle of *Pterostichus melanarius* (Ill.) (Coleoptera, Carabidae) // Československé zoologické společnosti v Praze. V. 39. № 4. P. 265–274.
- Hutchinson G.E., 1954. Notes on oscillatory populations // The Journal of Wildlife Management. V. 18. P. 107–109.
- Jørum P., 1980. Life cycles and annual activity patterns of *Pterostichus melanarius* (Illig.) and *P. niger* (Schall.) (Coleoptera: Carabidae) in a Danish beech wood // Entomologiske Meddelelser. V. 48. № 1. P. 19–25.
- Karlsson B., van Dyck H., 2005. Does habitat fragmentation affect temperature-related life-history traits? A laboratory test with a woodland butterfly // Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B. Biological Sciences. V. 272. P. 1257–1263.
- Krehan I., 1970. Die Steuerung von Jahresrhythmik und Diapause bei Larval- und Imago-überwintern der Gattung *Pterostichus* (Col., Carab.) // Oecologia (Berlin). V. 6. № 1. P. 58–105.
- Larsson S., 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Entomologiske Meddelelser. Bd. 20. S. 277–560.
- Levesque C., Levesque G.-Yv., 1994. Abundance and seasonal activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a raspberry plantation and adjacent sites in southern Québec (Canada) // Journal of the Kansas Entomological Society. V. 67. № 1. P. 73–101.
- Lik M., Zieľniš J., 2014. Structure and population dynamics of *Pterostichus* spp. beetles (Col. Carabidae) in three types of wetland // Archives of Biological Science Belgrade. V. 66. № 2. P. 765–773.
- Loreau M., Behera N., 1999. Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes // Theoretical Population Biology. V. 56. P. 29–47.
- Matalin A.V., Makarov K.V., 2011. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // ZooKeys. Special issue (eds Kotze D.J., Assmann Th., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R.): “Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. Proceedings of the XIV European Carabidologists Meeting, Westerbork, 14–18 September, 2009”. V. 100. P. 223–254.
- Murdoch W.W., 1966. Population stability and life history phenomena // American Naturalist. V. 100. № 910. P. 5–11.
- Östman O., 2005. Asynchronous temporal variations among sites in conditions of two carabid species // Ecological Entomology. V. 30. P. 63–69.
- Refseth D., 1986. Phenological adaptation in *Patrobus assimilis* and *P. atrorufus* (Col., Carabidae) // Fauna Norvegica. Ser. B. V. 33. P. 57–63.
- Refseth D., 1988. Annual patterns of activity, reproduction and development in some Norwegian Carabidae (Col.) // Fauna Norvegica. V. 35. № 1. P. 21–30.
- Simon-Reising E.M., Heidt E., Plachter H., 1996. Life cycle and population structure of the tiger beetle *Cicindela hybrida* L. (Coleoptera: Cicindelidae) // Deutsche Entomologische Zeitschrift. Bd. 43. Is. 2. S. 251–264.
- Sota T., 1994. Variation of carabid life cycles along climatic gradients: an adaptive perspective for life-history evolution under adverse conditions // Insect Life-Cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control. Ser. Entomologica. V. 52. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 91–112.
- Sota T., 1996. Altitudinal variation in life cycles of carabid beetles: life-cycle strategy and colonization in Alpine zones // Arctic and Alpine Research. V. 28. № 4. P. 441–447.
- Sparks T.H., Buse A., Gadsden R.J., 1995. Life strategy of *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae) at different altitudes on Snowdon, north Wales // Journal of Zoology, London. V. 236. № 1. P. 1–10.
- Thiele H.-U., 1977. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer-Verlag. XVII+369 p.
- Tréfás H., van Lenteren J.C., 2008. Egg-laying site preferences of *Pterostichus melanarius* in mono- and intercrops // Bulletin of Insectology. V. 61. № 2. P. 225–231.
- Turin H., 2000. De Nederlandse loopkevers: verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). Nederlandse fauna. V. 3. Nat. Natuurhistorisch Mus. Natur.: KNNV Uitgeverij. 666 p.
- Venn S., 2013. Managing forest and meadow habitats for the enhancement of urban biodiversity – messages from carabid beetles and vascular plants. Academic dissertation. Department of Biosciences, University of Helsinki Finland. 52 p.
- Venn S.J., Kotze D.J., Lassila T., Niemelä J.K., 2013. Urban dry meadows provide valuable habitat for granivorous and xerophilic carabid beetles // Journal of Insect Conservation. V. 17. № 4. P. 747–764.
- Wallin H., 1987. Distribution, movements and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal field. Plant Protection Reports and Dissertations of the Swedish Univ. For Agric. Sci. Uppsala. Av. 15. 25 + 109 p.
- Wallin H., 1989. The influence of different age classes on the seasonal activity and reproduction of four medium-sized carabid species inhabiting cereal fields // Holarctic Ecology. V. 12. № 3. P. 201–212.
- Weber F., Klenner M., 1987. Life history phenomena and risk of extinction in a subpopulation of *Carabus auronitens* // Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 22. № 1–4. P. 321–328.

SPECIFIC FEATURES OF THE LIFE CYCLE OF *PTEROSTICHUS MELANARIUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN MOSAIC FLOODPLAIN MEADOWS

O. S. Trushitsyna¹, A. V. Matalin^{2,3}

¹*Yesenin Ryazan State University, Ryazan 390000, Russia*
e-mail: trushicina01@mail.ru

²*Moscow Pedagogical State University, Moscow 129164, Russia*
e-mail: a_matalin@tochka.ru

³*Pirogov Russian National Research Medical University, Moscow 117997, Russia*

Some features of the spatial and temporal distribution of *Pterostichus melanarius* (Illiger 1798) in a mosaic of meadow floodplain landscape, as well as its habitat and interannual variations of its life cycle, are discussed. In the studied landscape, *P. melanarius* preferred flooded meadows of the medium and low levels that were residential for this species during, three years of the studies. In most habitats, the annual life cycle was successively replaced by the facultative and then, by the obligate biennial life cycle, which was first due to interannual variations in the hydrological and temperature regimes. The transformation of the life cycle and redistribution of individuals between adjacent habitats appears to be a cause of the interannual fluctuations in the abundance of *P. melanarius*. The age heterogeneity of the local populations also allows maintaining the total number of species on a relatively stable level.

Keywords: Coleoptera, Carabidae, *Pterostichus melanarius*, local populations, demographic structure, activity dynamics, life cycle, floodplain meadows, Meshchera Lowland