

УДК 595.762

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ

© 1997 г. А. В. Маталин

Московский государственный педагогический университет, Москва 129278

Поступила в редакцию 25.11.96 г.

Приводятся сведения по фенологии лета 16 наиболее массовых видов жужелиц нижнего течения р. Прут. Выделены четыре фенологические группы. Одни виды характеризуются константными сроками лета при изменениях условий внешней среды; другие – отличаются мобильностью этого показателя и несовпадением сроков лета в различные сезоны. К последним, как правило, относится часть весенне-летних и летне-осенних видов, тогда как у весенних и осенних регистрируется большее постоянство сроков лета. Обсуждаются варианты пространственно-временной дифференциации в условиях степной зоны видов родов *Clivina* и *Stenolophus*, а также видов подрода *Pseudoophonus* рода *Harpalus*. Несовпадение сроков максимального лета способствует максимальному разобщению близкородственных видов в пространстве и времени. Периоды максимального лета у видов, занимающих однотипные местообитания, никогда не совпадают во времени, что позволяет им с максимальной эффективностью эксплуатировать ресурсы среды.

Изучение пространственно-временной структуры популяций и дифференциации видов в сообществах является одним из актуальных направлений современной экологии. В качестве основного критерия, определяющего пространственную дифференциацию видов, рассматривается либо расхождение их экологических ниш (Грюнталь, 1982; Sowig, 1986; Loreau, 1987; Schultz, Hadely, 1987; Holliday, 1988; Schultz, 1989; Блинштейн, Орлов, 1990; Назаренко, Черняховская, 1990), либо временная дифференциация, определяемая как несовпадение ритмов активности видов (Drift, 1959; Williams, 1959; Sota, 1985; Потапова, 1990). Последняя чаще всего сводится к обсуждению особенностей сезонной, реже суточной, динамики активности. Очевидно наиболее результативно одновременное рассмотрение как пространственной, так и временной составляющей. К сожалению, подобные работы нечасты (Müller, 1985; Andersen, 1988; Грюнталь, 1993).

Практически во всех исследованиях пространственно-временной структуры популяций, где модельными объектами являются жужелицы, в расчет принимается прежде всего пешая напочвенная активность. Это является результатом использования почвенных ловушек в качестве основного метода учета (Присный, 1987; Andersen, 1988; Назаренко, Черняховская, 1990; Будилов, 1992). Вместе с тем, неплохие результаты могут дать световые или оконные ловушки, как методы сбора, отражающие отдельные аспекты летной активности насекомых.

Известно, что имаго молодого поколения многих Carabidae для перераспределения по территории в большей степени используют активный полет, нежели напочвенные перемещения (Huizen, 1977; Desender, 1989; Маталин, 1992а). Исходя из этого, сведения по фенологии лета позволяют более четко определить календарные сроки активности имаго обоих полов на ранних стадиях физиологического развития. В дальнейшем на основе этих сроков можно сделать заключение о количестве поколений в популяциях того или иного вида в течение сезона (Богуш, 1951, 1958; Белоусов, 1986; Kadar, Lovei, 1987; Карпова, Маталин, 1990). В ряде случаев данные по фенологии лета могут внести значительную ясность в пространственно-временное распределение совместно обитающих видов.

В задачи настоящего исследования входило изучение особенностей пространственно-временной дифференциации близкородственных видов жужелиц в условиях степной зоны и подробное рассмотрение роли в этом процессе летной миграционной активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1990–1991 гг. в окрестностях с. Рошу (нижнее течение р. Прут, близ г. Кахул, юго-западная Молдова). Сведения за 1982 г. по той же точке были любезно предоставлены В.Е. Карповой.

В 1990–1991 гг. жужелиц отлавливали с мая по октябрь в семи естественных биотопах и пяти аг-

роценозах почвенными, световыми и оконными ловушками, а также методом ручного сбора. Почвенные ловушки представляли собой стеклянные банки объемом 0.5 л с диаметром ловчего отверстия 72 мм (Garber, 1931). В каждом биотопе в течение периода вегетации действовало по десять ловушек. В качестве световых ловушек использовали светильник типа "Pennsylvania", снабженный 15 Вт УФ-лампой (Frost, 1957) в сочетании с оригинальным сборным устройством, разработанным автором (Маталин, 1992). В течение всего периода исследований функционировало две светоловушки (в пойме и на плакоре), места их установок были постоянными.

Анализ поло-возрастной структуры популяций проводили по методике Валлина (Wallin, 1987) с выделением четырех физиологических возрастов у имаго обоих полов (ювенильные, иматурные, генеративные и постгенеративные). За время исследований было определено и вскрыто более 50 тыс. особей 257 видов жужелиц. Сведения о биотопической приуроченности отдельных видов и их отношению к водно-солевому режиму почв приведены по литературным источникам (Larsson, 1939; Horion, 1941; Habermann, 1968; Адашкевич, 1972; А. Петрусенко, 1971; С. Петрусенко, 1972; А. Петрусенко, С. Петрусенко, 1972; Крыжановский, 1983; Ризун, 1991; Nieke, Wrase, 1988; Lindroth, 1992), а также на основе наблюдений автора (Matalin, Карпова, 1991; Карпова, Маталин, 1991, 1993; Маталин, 1993, 1996). Морфометрические показатели снимали при помощи стандартного окуляр-микрометра и бинокулярного микроскопа МБС-1. После знака \pm следует значение стандартного отклонения. Статистическая обработка материала проведена с использованием персонального компьютера IBM PC/AT на базе СУБД "KARAT-M". Для выделения фенологических групп использовали кластеризацию первичных данных методом невзвешенных средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение уловов жужелиц на оконные и световые ловушки в условиях степной зоны

Возможное использование световых ловушек для интерпретации летной активности насекомых неоднократно дискутировалось (Williams, 1940; Мазохин-Поршняков, 1956; Терсков, Коломиец, 1966; Чернышев, 1961; Самков, 1984, 1984а; Чернышев и др., 1984; Highland, Lummus, 1986; Allan, 1988; White, 1988, 1989). Несомненно, что лет на искусственные источники света – лишь часть общей летной активности. Однако пока не существует метода учета летающих насекомых, позволяющего однозначно трактовать особенности этой активности. Даже наиболее индифферент-

ные оконные ловушки могут давать значительное искажение (Furst, Duelli, 1988; Чернышев, 1996). При оценке эффективности метода следует также учитывать особенности модельных групп насекомых и природно-климатические условия района исследований. В северных и средних широтах применение световых ловушек значительно ограничено из-за погодных факторов (Жантиев, Чернышев, 1960; Huizen, 1979; Маталин, 1989). Однако в южных районах (степи и полупустыни) они дают богатый репрезентативный материал в течение всего вегетационного сезона (Богущ, 1951; Белоусов, 1986; Карпова, Маталин, 1990; Маталин, 1996а).

По нашим данным основные пики численности в уловах на световые и оконные ловушки в условиях степной зоны частично совпадают (рис. 1, А). Это касается, прежде всего, ранних периодов, когда начальные максимумы лета отдельных видов по данным уловов ловушек обоих типов совпадают практически полностью (рис. 1, Б–В). В дальнейшем уловистость оконных ловушек снижается, тогда как световых – продолжает нарастать. В целом, эти данные частично согласуются с полученными ранее (Самков, 1984) об опережении лета на оконные ловушки по сравнению со световыми.

Тот факт, что начальные пики лета на ловушки двух типов в условиях степной зоны значительно совпадают, позволяет с небольшой погрешностью оценивать летную активность жужелиц по учетам световыми ловушками (при этом внутренняя мотивация особей в расчет не принимается). В связи с этим в дальнейшем изложении под летной миграционной активностью подразумевается прежде всего лет на свет, а все рассуждения основываются на данных уловов световыми ловушками.

Фенология летной активности массовых видов жужелиц в условиях степной зоны

Сравнение сроков и интенсивности лета 16 наиболее массовых видов жужелиц позволило выделить четыре группы с различными периодами лета (рис. 2).

К видам с весенним типом летной активности относятся *Stenolophus skrimshiranus* Steph. и *Acupalpus luteatus* Duft., максимум лета которых обычно наблюдается с начала мая по середину июня. Повышенная летная активность весенне-летних видов приходится на середину мая–середину июля. К ним относятся *Tachys micros* F.-W., *Stenolophus discophorus* F.-W., *S. mixtus* (Herbst), *S. proximus* Dej., *Clivina ypsilon* Dej. и *Agonum lugens* Duft. Группа видов с летне-осенним периодом лета включает *Clivina fossor* L. *C. laevifrons* Chaud., *Harpalus (Pseudoophonus) rufipes* (Deg.) и

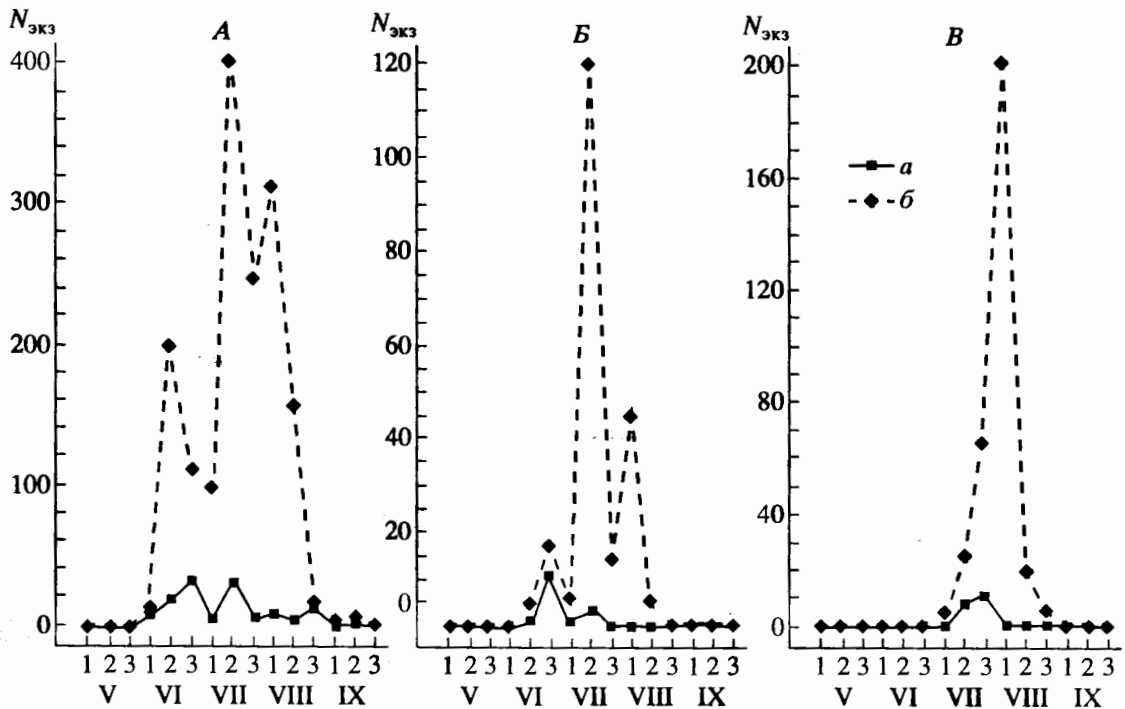


Рис. 1. Соотношение сроков уловов на световые и оконные ловушки в пойме р. Прут в течение 1991 г.: А – все Carabidae, Б – *Harpalus (Pseudoophonus) rufipes*, В – *H. (P.) calceatus* (а – оконные ловушки, б – световые ловушки; 1–3-я декады месяца; V–IX – месяцы года).

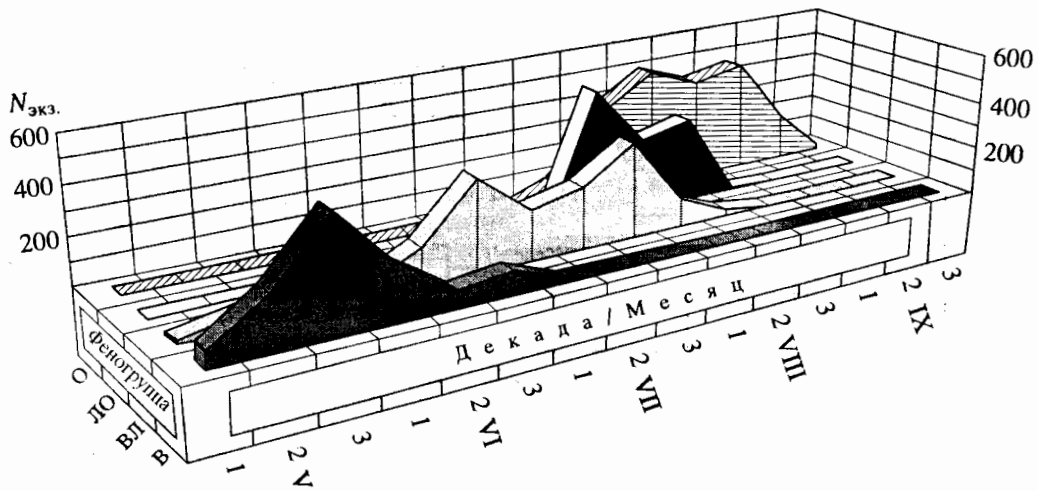


Рис. 2. Сезонная смена фенологических групп жувелиц, выделенных на основании летней активности видов (усредненные данные за весь период исследований): В – весенние, ВЛ – весенне-летние, ЛО – летне-осенние, О – осенние (1–3 декады месяца; V–IX – месяцы года).

Anisodactylis signatus Panz., максимум летней активности которых проявляется с конца июня по середину августа. Осенние виды характеризуются максимальным летом с середины августа до середины сентября. Они представлены *Harpalus (Pseudoophonus) calceatus* Duft., *H. (P.) griseus* Panz., *Amara apricaria* Payk. и *Curtonotus convexiusculus* Marsh. (рис. 3–4).

Хотя в общем границы периодов максимального лета довольно четкие, некоторые виды жувелиц в разные сезоны могут входить в состав разных групп. При этом у одних видов максимальный лет сдвигается на более ранние, у других – на более поздние сроки. Например, в засушливом 1990 г. у летне-осеннего вида *C. fossor* летняя активность сдвигалась на более ранний период, в результате

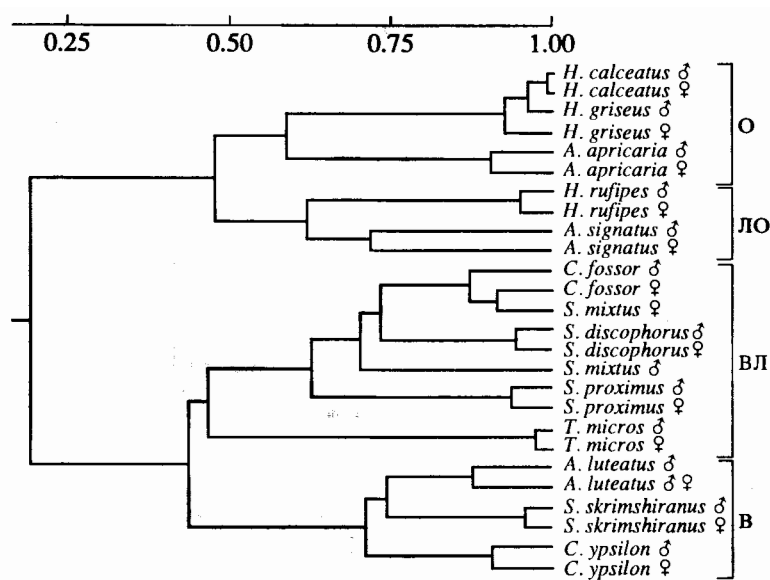


Рис. 3. Степень сходства и видовой состав фенологических групп жуужелиц по данным улова на световые ловушки в 1990 г.: В – весенние, ВЛ – весенне-летние, ЛО – летне-осенние, О – осенние.

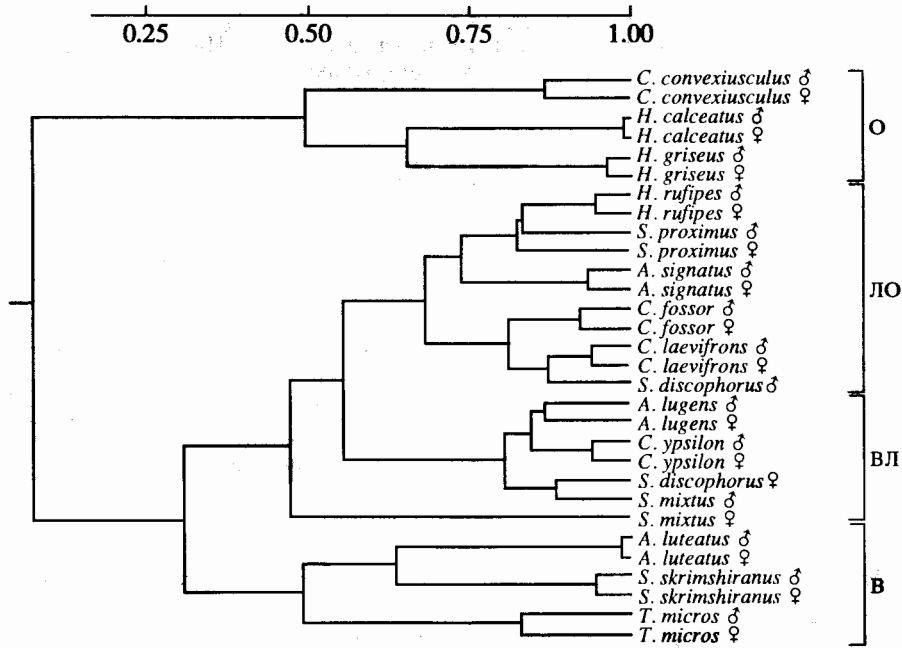


Рис. 4. Степень сходства и видовой состав фенологических групп жуужелиц по данным уловов на световые ловушки в 1991 г.: Условные обозначения, как на рис. 3.

чего он характеризовался как весенне-летний. Аналогично весенне-летний вид *C. ypsilon* в 1990 г. проявился в качестве весеннего. В аномально дождливый 1991 г. у *T. micros* была отмечена весенняя летная активность, тогда как в норме он является весенне-летним видом. У *S. proximus*, напротив, максимум лета сместился на более поздние сроки и в 1991 г. он характеризовался как летне-осенний вид, хотя обычно проявляет весенне-летнюю активность (рис. 3–4).

Таким образом, в пределах групп с весенне-летним и летне-осенним периодом лета степень устойчивости сроков максимальной летной активности в сезоне различна. Одни виды (мы обозначили их как облигатные) характеризуются константными сроками лета при изменениях условий внешней среды за счет высокого уровня летной активности, у всех физиологических возрастов имаго. Другие (факультативные) отличаются значительной мобильностью и сроки их

лета в различные сезоны не совпадают. У весенних видов постоянство сроков лета связано с эффективностью их жизненных циклов, когда генеративные и постгенеративные особи погибают практически сразу после размножения. У осенних видов константность лета является результатом как лимитирующего влияния погодных условий, так и ограниченного использования активного полета вследствие автолизиса крыловой мускулатуры на поздних этапах жизненного цикла.

Примечательно, что виды одного рода часто входят в состав различных фенологических групп, что свидетельствует о значительном расхождении их сезонной активности. Подобные сведения как еще одна важная экологическая характеристика, представляют несомненный интерес для интерпретации способов дифференциации видов при их совместном обитании.

Роль летной миграционной активности в пространственно-временной дифференциации близкородственных видов жуужелиц

Наиболее полные данные по срокам лета на световые ловушки, биотопической приуроченности и отношению к водно-солевому режиму почв были получены для видов родов *Clivina* и *Stenolophus*, а также для видов подрода *Pseudoophonus* рода *Harpalus*. При этом в каждом из этих таксонов наблюдается своеобразная форма пространственно-временной дифференциации близких видов.

Один из самых простых вариантов демонстрируют виды рода *Clivina*. Из четырех видов этого рода: *C. fossor*, *C. ypsilon*, *C. laevifrons* и *C. collaris* наиболее многочисленны в районе исследования первые три. Их принадлежность к одной жизненной форме (геобионты-роющие) и сходные линейные размеры (6.21 ± 0.12 мм; 6.57 ± 0.18 мм; и 5.25 ± 0.1 мм, соответственно) определяют значительное сходство занимаемых ими экологических ниш. При совместном их обитании вероятность межвидовой конкуренции очень велика. В данном случае она может возникать как между генеративными самками за наиболее благоприятные места для размножения, так и между ювенильными и генеративными особями обоих полов за пищевые ресурсы, так как именно на этих стадиях жуужелицы наиболее чувствительны к недостатку пищи (Müller, 1985; Pearsonn, Knisley, 1985).

Частичному уменьшению конкурентных взаимодействий способствует различное отношение этих видов к водно-солевому режиму почв и соответствующая пространственная дифференциация. *C. ypsilon* и *C. laevifrons* довольно хорошо выдерживают засоление почв, часто встречаясь на влажных солончаках и солонцах, тогда как *C. fossor* совершенно не выносит засоления (Horion,

1941; А.А. Петрусенко, 1971; С.В. Петрусенко, 1972; Крыжановский, 1983; Карпова, 1986; Утянская, 1986; Hieke, Wrase, 1988). Однако, станции обитания *C. ypsilon* и *C. laevifrons* значительно пересекаются в пространстве. При совместном обитании этих видов сроки выхода и максимального лета (рассеивания) жуков молодого поколения не совпадают. Так максимум лета на световые ловушки *C. ypsilon* приходится на вторую декаду июня, тогда как у *C. laevifrons* – на вторую декаду июля (рис. 5). Это позволяет им с большей эффективностью использовать пищевые и микростабиальные ресурсы биотопов. Несовпадение сроков отрождения молодых имаго у жуужелиц близких линейных размеров, как возможный путь избегания конкуренции за пищевые ресурсы обсуждается в работах Мюллера (Müller, 1987) и Сота (Sota, 1985).

Сходный, но более сложный вариант – у видов подрода *Pseudoophonus* рода *Harpalus*. Он наиболее интересен, поскольку данные виды являются одними из самых многочисленных в разнообразных агроценозах практически всех природных зон Европы (Larsson, 1939; Briggs, 1965; Luff, 1978; Шарова, 1990). К настоящему времени накоплен значительный фактический материал, касающийся их пространственной дифференциации. В частности, прослеживается четкая смена доминантов при переходе от одной природно-климатической зоны к другой. Так в агроценозах лесостепной зоны наиболее многочислен *H. (P.) griseus* Panz. (Касандрова, 1970; Попова, 1986; Касандрова, Романкина, 1991), в условиях орошаемых степей доминирующее положение занимает *H. (P.) rufipes* Deg. (Карпова, 1986; Назаренко, 1990; Маталин, 1993), тогда как в сухих степях и полупустынях наибольшая численность характерна для *H. (P.) calceatus* Duft. (Шарова, Лапшин, 1971; Потапова, 1972; Утянская, 1986; Черезова, 1990).

Для видов данного рода характерна также избирательность биотопов по общему режиму увлажнения в пределах одной природно-климатической зоны. Так, по данным Сайпулаевой (1990) в условиях Дагестана *H. (P.) calceatus* доминирует в богарных садах без полива, явно предпочитая более сухие биотопы, в отличие от *H. (P.) rufipes* и *H. (P.) griseus*. По данным Карповой (1986) и нашим наблюдениям (Маталин, 1993) в условиях юго-западной Молдовы *H. (P.) calceatus* предпочитает ксерофитные ландшафты пойменных террас крупных рек, где достигает значительной численности. *H. (P.) rufipes* и *H. (P.) griseus*, напротив, тяготеют к более мезофитным, а последний очень часто и к гигрофитным ландшафтам пойм. На ксерофитность *H. (P.) calceatus*, по сравнению с другими видами этого рода, в условиях Южного Тироля указывает Хэс (Haas, 1988).

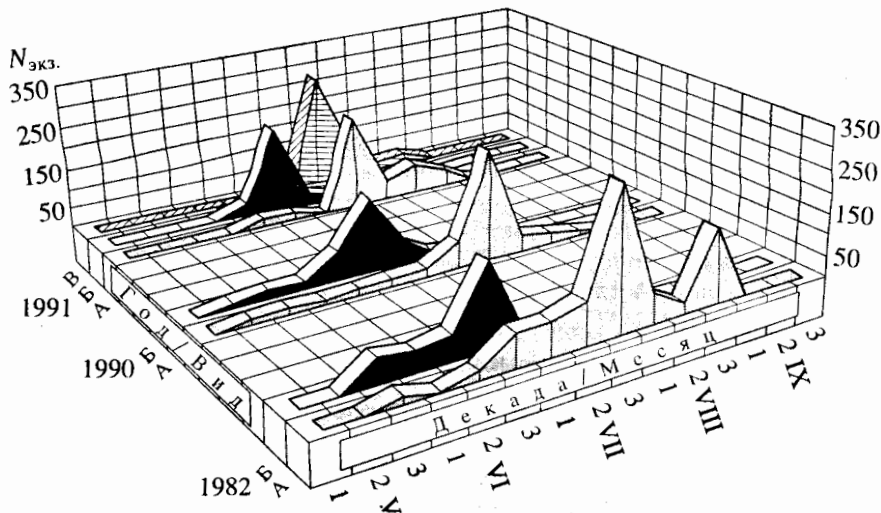


Рис. 5. Сезонная динамика лёта на световые ловушки видов рода *Clivina*: А – *C. fossor*, Б – *C. ypsilon*, В – *C. laevifrons* (1–3 декады месяца; V–IX – месяцы года).

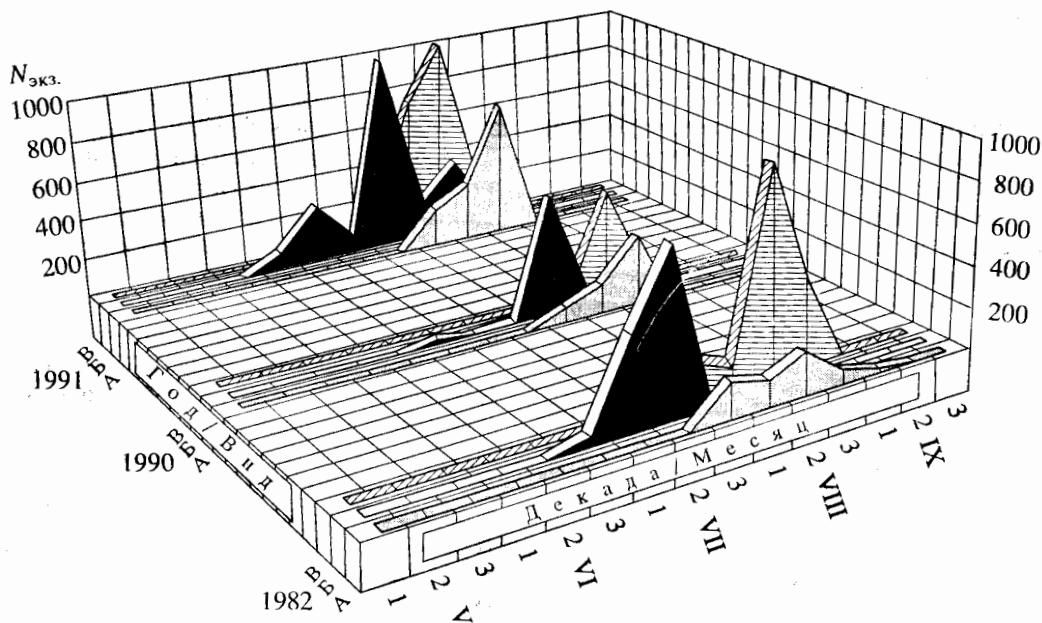


Рис. 6. Сезонная динамика лёта на световые ловушки видов подрода *Pseudoophonus* рода *Harpalus*: А – *H. griseus*, Б – *H. rufipes*, В – *H. calceatus* (1–3 декады месяца; V–IX – месяцы года).

Таким образом, при совместном обитании видов подрода *Pseudoophonus* их пространственная дифференциация складывается на основе различного отношения к общему режиму увлажнения почв. Однако, как и в предыдущем случае, пространственная дифференциация не обеспечивает полного расхождения. В частности, экологические ниши *H. (P.) rufipes* и *H. (P.) griseus* заметно перекрываются из-за сходных линейных размеров (14.06 ± 1.93 мм и 10.48 ± 0.83 мм, соответственно) и совпадающей пищевой диеты (Gersdorf, 1937; Шарова, 1981). Наиболее эффективной оказывается возможность дифференциации этих ви-

дов во времени за счет несовпадения сроков выхода, последующего расселения и размножения имаго молодого поколения. В условиях степной зоны пик лета *H. (P.) rufipes* приходится на вторую декаду июля, тогда как у *H. (P.) griseus* – на вторую декаду августа (рис. 6). Примечательно, что в условиях Венгрии пик лета последнего на световые ловушки также приходится на середину августа (Kadar, Lovei, 1987).

Наиболее сложный вариант избегания межвидовой конкуренции демонстрируют виды рода *Stenolophus*. Во многом это определяется тем, что в районе исследования в одних и тех же биотопах

Микростацональное распределение видов (%) рода *Stenolophus* на ручье Фундул-Рошу (данные учетов почвенными ловушками и ручного сбора 1990 г.)

Вид	У воды						Далеко от воды
	открытые участки				под древесным пологом		
	наносы плавника и веточного сора	участки с разреженной травянистой растительностью	участки, заросшие камышом на темных глинах	куртины осоки и ситника	участки с густой злаковой растительностью	участки с густой травянистой растительностью	участки с редкой травянистой растительностью и веточным сором
<i>S. discophorus</i>	14.0	5.5		5.0	50.0	5.0	4.0
<i>S. persicus</i>	32.0	26.0	8.0	38.0	7.0		15.5
<i>S. teotonus</i>	11.5	31.5		12.0	6.0		5.5
<i>S. mixtus</i>	18.0	21.0	23.0	14.0	26.0	5.0	70.0
<i>S. proximus</i>	7.5	5.0	69.0	2.0	1.5		
<i>S. skrimshiranus</i>	17.0	11.0		29.0	9.5	5.0	5.0
<i>S. steveni</i>						85.0	

возможно одновременное обитание значительного количества видов рода. Примером может служить сообщество жужелиц на ручье Фундул-Рошу (в 2 км к северу от с. Рошу), где на участке русла в 100–120 метров отмечено семь совместно обитающих видов (таблица), что свидетельствует о эффективности способов их пространственной дифференциации. Наиболее полные данные, касающиеся сезонной динамики активности были получены для четырех видов: *S. mixtus*, *S. discophorus*, *S. skrimshiranus* и *S. proximus*.

Виды рода *Stenolophus* – гигрофилы, обитающие в различных приводных биотопах. Как и в случае с видами рода *Clivina*, пространственная дифференциация является следствием их различного отношения к водно-солевому режиму почв. Исходя из литературных данных (Hogion, 1941; Nieke, Wrase, 1988) и наших наблюдений (Маталин, 1996) *S. proximus*, в отличие от других видов рода, предпочитает более тяжелые темно-глинистые почвы с частичным или полным засолением (таблица). Временная дифференциация проявляется в несовпадении сроков максимального лета имаго молодого поколения у *S. skrimshiranus*, с одной стороны, и у *S. discophorus* и *S. mixtus* – с другой. У первого из них максимум лета наблюдается со второй декады мая по вторую декаду июня, тогда как у двух последних – во второй декаде июля (рис. 7). Вместе с тем, наиболее массовые для района исследований *S. discophorus* и *S. mixtus* обладают сходным распределением и временем лета. Хотя *S. discophorus* в большей степени предпочитает заболоченные луга и участки с густой

злаковой растительностью, это не дает ему существенных преимуществ, поскольку *S. mixtus* как наиболее эвритопный из них также может достигать в этих биотопах значительной численности (таблица). Линейные размеры (5.8 ± 0.2 мм – *S. mixtus* и 6.4 ± 0.51 мм – *S. discophorus*) и пищевая диета (неопубликованные данные автора) этих видов во многом совпадают, что сильно уменьшает возможности трофической изоляции. Согласно полученным данным, у *S. mixtus* наибольшей ловистостью на светоловушки характеризуются самки а у *S. discophorus* – самцы (рис. 8). Вероятно здесь изоляция основана на различиях в стратегии поведения полов.

На наш взгляд, в первом случае самками *S. mixtus* реализуется стратегия экспансии территории, направленная на поиски благоприятных мест для откладки яиц. Подобный подход можно обозначить как “интенсивный”, при котором в течение каждого последующего сезона самки перераспределяются по новым территориям, обеспечивая не только выживание, но и значительную численность вида.

Второй случай можно с большей вероятностью определить как активный поиск полового партнера самцами. Возможно, что самки *S. discophorus* перед спариванием менее активны. Однако расстояния, на которые в это время способны перелетать и самцы, и самки этого вида достоверно не различаются (Маталин, 1992а). Здесь, скорее всего, реализуется “экстенсивный” подход, когда перераспределение вида происходит, глав-

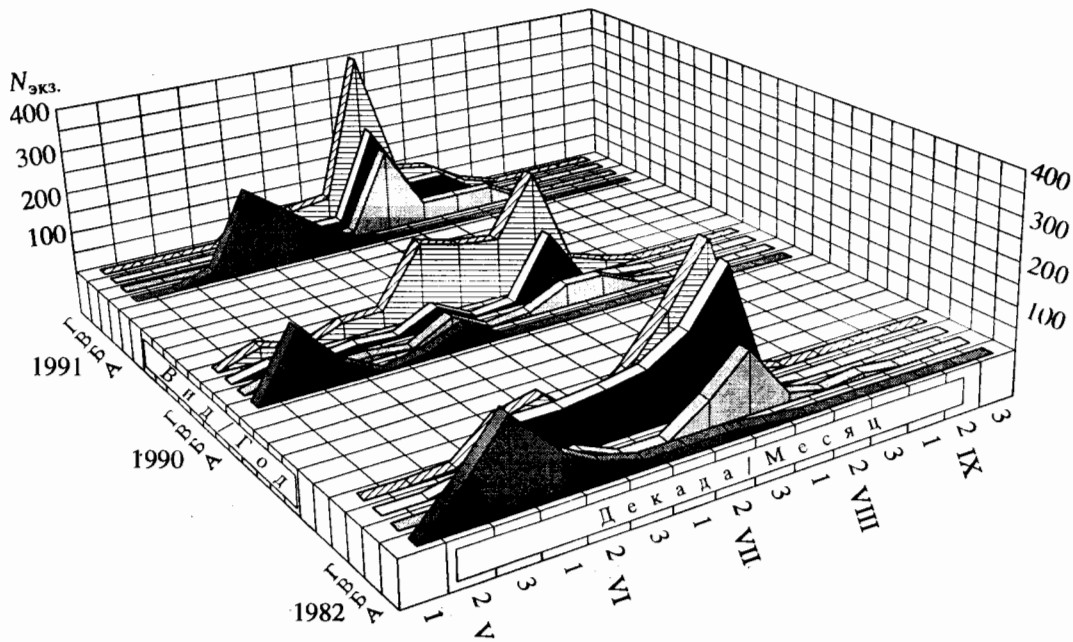


Рис. 7. Сезонная динамика лёта на световые ловушки видов рода *Stenolophus*: А – *S. skrimshiranus*, Б – *S. proximus*, В – *S. mixtus*, Г – *S. discophorus* (1–3 декады месяца; V–IX – месяцы года).

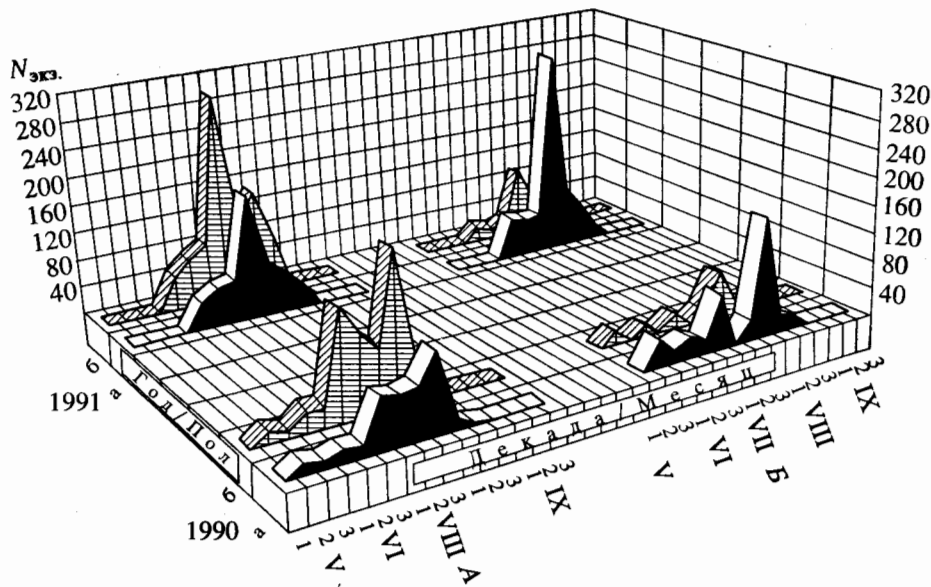


Рис. 8. Сезонная динамика лёта на световые ловушки различных полов *S. mixtus* и *S. discophorus*: А – *S. discophorus*, Б – *S. mixtus*; а – самки, б – самцы (1–3 декады месяца; V–IX – месяцы года).

ным образом, за счет повышенной активности самцов, тогда как самки остаются на некоторой ограниченной территории, эксплуатируя ее ресурсы. Возможно, это является следствием относительной стенопотности *S. discophorus* по сравнению со *S. mixtus*.

Полученные данные свидетельствуют о том, что среди близкородственных видов жуэлиц

возможны различные варианты межвидовой изоляции на основе пространственно-временной дифференциации. В ряде случаев наблюдается избирательность видов к биотопам и микростациям с достаточно жестко детерминированными условиями существования. В других – основой дифференциации видов является несовпадение сроков их максимального лета (как одно из проявлений несовпадения сезонной активности).

При этом, периоды максимального лета у близкородственных видов, занимающих однотипные местообитания практически никогда не совпадают во времени. Это обстоятельство позволяет таким видам с максимальной эффективностью эксплуатировать ресурсы среды. При максимальном видовом разнообразии рода в сообществе наблюдаются наиболее сложные варианты дифференциации. Сложные формы пространственной (выраженной в избирательности местообитаний) и временной дифференциации (выраженной в несовпадении сроков активности имаго) способствуют максимальному разобщению видов и сводят до минимума конкурентные отношения между ними.

Автор благодарен профессору кафедры энтомологии МГУ В.Б. Чернышеву, а также сотрудникам кафедры зоологии и экологии МПГУ профессору И.Х. Шаровой, доценту К.В. Макарову за ряд ценных, конструктивных замечаний по содержанию данной статьи и доценту В.Е. Карповой за любезно предоставленные на обработку материалы.

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (93-04-20191).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адашкевич Б.П.*, 1972. Полезная энтомофауна овощных полей Молдавии. Кишинев: Штиинца. С. 39–55.
- Белоусов И.А.*, 1986. Закономерности лета жулици на свет в Азербайджанской ССР // Бюл. ВНИИ защиты раст. Т. 64. С. 40–46.
- Блиштейн С.Я., Орлов А.М.*, 1990. Особенности стационального распределения видов *Dyschirius* Wop. в северо-западном Причерноморье // Фауна и экология жулици. Тез. докл. III Всесоюз. карабидолог. совещ. (октябрь 1990), Кишинев. С. 9.
- Богущ П.П.*, 1951. Применение световых самоловов как метода изучения динамики численности насекомых // Энтотомол. обозрение. Т. 31. В. 3–4. С. 609–628. – 1958. Некоторые итоги сбора щелкунов (Coleoptera, Elateridae) на световые ловушки в Средней Азии // Энтотомол. обозрение. Т. 37. В. 2. С. 347–357.
- Будиллов В.В.*, 1992. Пространственно-временное распределение жулици (Coleoptera, Carabidae) в мозаике агроландшафта. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ. С. 1–16.
- Грюнталь С.Ю.*, 1982. Комплексы жулици (Coleoptera, Carabidae) в зональных типах леса (центральных районов европейской части СССР). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ. С. 1–21. – 1993. Сегрегация экологических ниш доминантных видов жулици (Coleoptera, Carabidae) в лесных биоценозах подзоны широколиственно-еловых лесов // Изв. Акад. наук. Сер. биол. Вып. 5. С. 732–748.
- Жантиев Р.Д., Чернышев В.Б.*, 1960. О лете жуков на свет ртутно-кварцевой лампы // Энтотомол. обозрение. Т. 39. Вып. 3. С. 594–598.
- Карпова В.Е.*, 1986. Фауна и экология жулици (Coleoptera, Carabidae) агроценозов юга Молдавии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ. С. 1–16.
- Карпова В.Е., Маталин А.В.*, 1990. Динамика летной активности жулици (Coleoptera, Carabidae) в условиях юга Молдавии // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ. Т. 1. С. 43–51. – 1991. Состав жулици (Coleoptera, Carabidae), летящих на ультрафиолетовый свет на юге Молдавии // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 6. С. 98–101. – 1993. Аннотированный список жулици (Coleoptera, Carabidae) юга Молдовы // Энтотомол. обозрение. Т. 72. Вып. 3. С. 570–585.
- Касандрова Л.И.*, 1970. Распределение и динамика численности жулици (Coleoptera, Carabidae) в плодовых садах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ. С. 1–20.
- Касандрова Л.И., Романкина М.Ю.*, 1991. Миграции доминантных видов жулици в агроценозах // Пробл. почв. зоол. Мат. докл. X Всесоюз. совещ. Новосибирск. С. 61.
- Крыжановский О.Л.*, 1983. Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachipachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР) // Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука. Т. 1. Вып. 2. С. 1–341.
- Мазохин-Поршняков Г.А.*, 1956. Ночной лов насекомых на свет ртутной лампы и перспективы использования его в прикладной энтомологии // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 2. С. 238–244.
- Маталин А.В.*, 1989. Особенности лета хищных жуков (Coleoptera; Carabidae, Staphilynidae) на УФ свет в условиях Московской области // Экологические вопросы рационального природопользования: Тез. докл. 8-ой конф. мол. ученых-биол. Рига. С. 57–58. – 1992. Ловушка с повременным разделением насекомых // Авторское свидетельство № 1748769, по заявке № 4774890. Зарегистрировано в Государственном реестре изобретений СССР 22 марта 1992 г. – 1992а. Соотношение пеших и летных миграций в популяциях массовых видов жулици (Insecta, Coleoptera, Carabidae) в условиях юго-запада степной зоны // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 9. С. 57–58. – 1993. Экологические особенности летних миграций жулици (Coleoptera, Carabidae) в условиях степной зоны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ. С. 1–16. – 1996. Жулици рода *Stenolophus* Steph. (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных территорий // Энтотомол. обозрение. Т. 75. Вып. 1. С. 63–89. – 1996а. Об использовании данных световых ловушек в экологических исследованиях жулици (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 5. С. 744–757.
- Назаренко Н.В.*, 1990. Структура населения и популяций жулици (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах Приазовья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ. С. 1–16.
- Назаренко Н.В., Черняховская Т.А.*, 1990. Анализ пространственно-временной структуры популяций мас-

- совых видов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в одном агроценозе // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ. Т. 1. С. 99–114.
- Петрусенко А.А.*, 1971. Эколого-фаунистический анализ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесостепной и степной зон Украины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. С. 1–25.
- Петрусенко А.А., Петрусенко С.В.*, 1972. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) заболоченных участков Крыма // Вестн. зоол. Т. 1. С. 30–33.
- Петрусенко С.В.*, 1972. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) Крыма (видовой состав, зоогеографический анализ, зонально-ландшафтное распределение). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. С. 1–24.
- Попова А.А.*, 1986. Структура и динамика комплексов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах кормовощного севооборота в лесостепной зоне Тамбовской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ. С. 1–16.
- Потапова Н.А.*, 1972. Биотопическое распределение жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в полупустыне Северо-Западного Казахстана // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 10. С. 1499–1506. – 1990. Биология двух близких видов рода *Taphoxenus* в глинистой пустыне // Фауна и экология жуужелиц. Тез. докл. III Всесоюз. карабидолог. совещ. (октябрь 1990). Кишинев. С. 56.
- Присный А.В.*, 1987. Сезонная динамика миграционной активности некоторых хищных жесткокрылых (Coleoptera) // Энтотомол. обозрение. Т. 66. Вып. 2. С. 273–278.
- Ризун В.Б.*, 1991. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) Украинских Карпат. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. С. 1–19.
- Сайпулаева Б.Н.*, 1990. Сравнительная экология доминантных видов жуужелиц в садах Дагестана // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ. Т. 1. С. 57–62.
- Самков М.Н.*, 1984. Лет на свет и летная активность насекомых. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. С. 1–16. – 1984а. Лет насекомых на естественный и искусственный свет как движение в направлении открытого пространства // Тез. докл. IX съезда ВЭО. Киев. Ч. 2. С. 139.
- Терсков И.А., Коломиец Н.Г.*, 1966. Световые ловушки и их использование в защите растений. М.: Наука. С. 1–145.
- Утянская С.В.*, 1986. Структура, динамика, пути формирования комплексов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в антропогенных ландшафтах полупустынной зоны Калмыцкой АССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ. С. 1–16.
- Черезова Л.Б.*, 1990. Особенности формирования фауны жуужелиц в агроценозах на песчаных почвах // Фауна и экология жуужелиц. Тез. докл. III Всесоюз. карабидолог. совещ. (октябрь 1990). Кишинев. С. 67.
- Чернышев В.Б.*, 1961. Сравнение лета насекомых на свет ртутно-кварцевой лампы и на чистое ультрафиолетовое излучение этой же лампы // Энтотомол. обозрение. Т. 42. Вып. 3. С. 568–570. – 1996. Экология насекомых. М.: МГУ. С. 1–297.
- Чернышев В.Б., Самков М.Н., Проворова И.Н.*, 1984. Влияние факторов среды на летную активность некоторых видов жуужков и привлекательность для них света // Ориентация насекомых и клещей. Томск. С. 45–49.
- Шарова И.Х.*, 1981. Жизненные формы жуужелиц. М.: Наука. С. 1–360. – 1990. Факторы, определяющие сезонную динамику активности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ. Т. 1. С. 1–12.
- Шарова И.Х., Лапшин Л.В.*, 1971. Биотопическое распределение и численность жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в восточной Оренбургской степи // Ученые записки МГПИ. Т. 465. С. 87–97.
- Allan D.J.*, 1988. Analysis of light-trapping data // N. Z. Entomol. V. 11. P. 86.
- Andersen J.*, 1988. Resource partitioning and interspecific interactions among riparian *Bembidion* species (Coleoptera: Carabidae) // Entomol. Gen. V. 13. № 1–2. P. 47–60.
- Barber H.S.*, 1931. Traps for cave-inhabiting insect // J. Elfish. Mitchell Sci. Soc. V. 46. № 3. P. 259–266.
- Briggs J.B.*, 1965. Biology of some ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in jurious to strawberries // Bull. Entomol. Res. V. 56. № 1. P. 79–93.
- Desender K.*, 1989. Dispersievermogen en ecologie van loopkevers (Coleoptera, Carabidae) in Belgie: een evolutionaire benadering // Studiedocumenten van het K.B.I.N. Documents de Travail de l'I. R. Sc. N. B. V. 54. P. 1–136.
- Drift J. van der*, 1960. Analysis of the animal community in a beech forest floor // Tijdsch. Entomol. V. 94. P. 1–168.
- Frost S.W.*, 1957. The Pennsylvannia insect light trap // J. Econ. Entomol. V. 50. № 3. P. 287–292.
- Furst R., Duelli P.*, 1988. Fensterfallen und Klebgitterfallen im Vergleich: die flugaktive Insektenfauna einer Kiesgrube // Mitt. Dtsch. Ges. allg. und angew. Entomol. V. 6. № 1–3. P. 194–199.
- Gersdorf E.*, 1937. Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden den mecklenburgischen Landschaft // Zool. Jahrb. (Abt. Syst.). Jena. V. 70. H. 1/2.
- Haas S.*, 1988. Läuferkafer an Xerotherm- und Kulturstandorten bei Albeins, Südtirol (Insecta, Coleoptera: Carabidae) // Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck. V. 75. P. 197–212.
- Haberman H.*, 1968. Eesti jooksiklands (Coleoptera, Carabidae). Tallinn. S. 1–597.
- Hieke F., Wrase D.W.*, 1988. Faunistik der Laufkäfer Bulgariens (Coleoptera, Carabidae) // Dtsch. entomol. Z. V. 35. № 1–3. P. 1–171.
- Highland H.B., Lumms P.F.*, 1986. Use of light traps to monitor flight activity of the burrowing bug, *Pangaeus bilineatus* (Hemiptera: Cydnidae) and associated field infestations in peanuts // J. Econ. Entomol. V. 79. № 2. S. 523–526.
- Holliday N.J.*, 1988. Zonation of Carabidae (Coleoptera) on stony lacustrine beaches: pattern and process // Proc.

- 18th Int. Congr. Entomol. Vancouver, July 3rd–9th, 1988: Abstr. and Author Index. P. 187.
- Horion A.*, 1941. Faunistik der deutschen Käfer. Band 1. Aephaga, Carabidae. Krefeld. S. 27–354.
- Huizen T.H.P. van*, 1977. The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae) // *Oecologia*. V. 29. № 1. P. 27–41. – 1979. Individuals and environmental factors determining flight in Carabid beetles // *Miscel. Pap. L.H. Wageningen*. V. 18. P. 199–211.
- Kadar F., Lovei G.L.*, 1987. Flight activity of some carabid beetles abundant in light traps in Hungary // *Acta phytopathol. et entomol. Hung.* V. 22. № 1–4. P. 383–389.
- Matalin A.V., Karpova V.E.*, 1991. Intrazonal elements in agrolandscapes (on the example of carabid beetles) // *Agro-Ökosysteme und Habitatsinseln in der Agrarlandschaft: Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg Wissenschaftliche Beiträge*. V. 6. (P. 46). P. 242–244.
- Larsson S.G.*, 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der Danischen 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.
- Loreau M.*, 1987. Vertical distribution of activity of carabid beetles in a beech forest floor // *Pedobiologia*. V. 30. № 3. P. 173–176.
- Luff M.*, 1978. Diel activity patterns of some field Carabidae // *Ecol. Entomol.* V. 3. № 1. P. 53–62.
- Müller J.K.*, 1985. Konkurrenzvermeidung und Einnischung bei Carabiden (Coleoptera) // *Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch.* V. 23. № 4. P. 299–314. – 1987. Period of adult emergence in carabid beetles: an adaptation for reducing competition? // *Acta phytopathol. et entomol. Hung.* V. 22. № 1–4. P. 409–415.
- 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.
- Schultz T.D.*, 1989. Habitat preferences and seasonal abundances of eight sympatric species of tiger beetle, genus *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae), in Bastrop State Park, Texas // *Southwest. Natur.* V. 34. № 4. P. 468–477.
- Schultz T.D., Hadely N.F.*, 1987. Microhabitat segregation and physiological differences in cooccurring tiger beetle species, *Cicindela oregona* and *Cicindela tranquebarica* // *Oecologia*. V. 73. № 3. P. 363–370.
- Sota T.*, 1985. Activity patterns, diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae) // *Ecol. Entomol.* V. 10. № 3. P. 315–324.
- Sowig P.*, 1986. Experimente zur Substratpräferenz und zur Frage der Konkurrenzvermindung uferbewohnender Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) // *Zool. Jhrb. Abt. Syst. Ökol. und Geogr. Tiere*. V. 113. № 1. P. 55–77.
- 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. P. 1–109.
- White E.G.*, 1988. Sampling frequency and the analysis of light-trapping data // *N. Z. Entomol.* V. 11. P. 81–83. – 1989. Light-trapping frequency and data analysis // *N. Z. Entomol.* V. 12. P. 91–94.
- Williams C.B.*, 1940. An analysis of four years captures of insects in light traps // *Trans. Ent. Soc.* V. 90. № 8. P. 227–306. – 1959. Seasonal and diurnal activity of Carabidae with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia* // *J. Anim. Ecol.* V. 28. P. 309–330.