

592
Ш 26

БЯЗАТВА ИЛИТЪ РИЗОСМАДЪ

I. CH. SHAROVA

И. Х. ШАРОВА

LIFE FORMS
OF CARABIDS

ЖИЗНЕННЫЕ
ФОРМЫ
ЖУЖЕЛИЦ

(Coleoptera, Carabidae)

(Coleoptera, Carabidae)

Ed. by Prof. Dr. M. S. GHILAROV
Member Acad. Sci. USSR



NAUKA PUBLISHERS
MOSCOW 1981

1024682



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1981

Нурская
Библиотечная Библиотека
ИМ. Н. Н. АСЕЕВА

УДК 595.762.12

Шарова И. Х. **Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae)**. М.: Наука, 1981.

Книга посвящена проблеме жизненных форм на примере семейства жуков-жужелиц. Предложена иерархическая система жизненных форм для имаго и личинок жужелиц, которая применена к решению эволюционных и биоценотических задач. Составлены определительные таблицы жизненных форм. Изучение жизненных форм жужелиц проведено в сравнительно-морфологическом, онтогенетическом, эколого-фаунистическом и эволюционном аспектах. Выявлены эволюционные тенденции жизненных форм имаго, личинок и жизненных циклов жужелиц.

Предназначена для зоологов широкого профиля, морфологов, экологов, систематиков.

Ил. 61, табл. 17, библи. 375 назв.

Ответственный редактор
академик М. С. ГИЛЯРОВ

ИНЕССА ХРИСТИАНОВНА ШАРОВА
ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЖУЖЕЛИЦ
(Coleoptera, Carabidae)

Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук СССР

Редактор издательства Э. А. Вишнякова. Художник А. А. Столяров
Художественный редактор Н. Н. Власик
Технический редактор Т. Н. Хилькевич. Корректор Н. Г. Васильева

ИБ № 17301

Сдано в набор 10.04.80. Подписано к печати 08.12.80. Т-20728.
Формат 84×108^{1/32}. Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная
Печать высокая. Усл. печ. л. 18,9. Уч.-изд. л. 20,3. Тираж 1000 экз.
Тип. зак. 3400. Цена 3 р. 40 к.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7, Москва, В-485,
Профсоюзная ул. 90

2-я типография издательства «Наука»
121(99), Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

III $\frac{21008-550}{055(02)-81}$ 541—80, кн 2.2005000000

© Издательство «Наука», 1981 г.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема жизненных форм — одна из актуальных проблем экологии и ее крупного раздела — экологической морфологии. Она посвящена изучению сущности, происхождения и развития морфоэкологических адаптаций организмов к среде. Значение этой проблемы резко возросло за последнее время, и она стала общибиологической в связи с проникновением сравнительного морфоэкологического метода в различные биологические дисциплины.

Биологическая систематика, т. е. учение о многообразии живых существ, включает морфоэкологические характеристики организмов. Системы жизненных форм помогают по морфоадаптивным особенностям выявлять экологию современных и вымерших животных и растений, освещать их роль в биоценозах. Данные экологической морфологии все шире используются систематиками в таксономии.

В биогеографии и биоценологии наборы жизненных форм и их соотношения используются для характеристики растительности и животного населения в различных ландшафтах и биоценозах. Господствующие жизненные формы наиболее ярко отражают специфику условий обитания организмов в каждой почвенно-растительной формации. В сукцессионных рядах почв и ландшафтов наборы жизненных форм характеризуют сдвиги в экологической структуре растительного покрова и животного населения. Изучение жизненных форм организмов в культурных ландшафтах позволяет выяснить пути их изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека. Палеонтологи применяют морфоэкологический метод для разработки проблем эволюции.

Для выяснения путей эволюционного процесса в параллельных филогенетических ветвях все более необхо-

димым становится использование результатов анализа не только гомологичных, но и аналогичных органов, отражающих конвергентный и параллельный ход эволюции. Выделение жизненных форм и сравнительная оценка степени их прогрессивности помогают выяснять пути экологической эволюции в различных таксонах растительного и животного царства. Эволюционные взаимоотношения жизненных форм могут быть использованы для решения филогенетических вопросов. Изучение смены жизненных форм в жизненных циклах организмов связано с проблемами эмбриологии, онтогенетики и эволюции.

Предлагаемая книга посвящена проблеме жизненных форм и применению морфоэкологического метода к решению некоторых эволюционных и биоценологических задач на примере крупной группы насекомых — семейства жуужелиц. Семейство жуужелиц (Carabidae) представляет собой удобный объект для изучения жизненных форм. Это обширнейшее семейство насчитывает свыше 21 000 видов в мировой фауне [Крыжановский, 1976], широко распространено во всех ландшафтных зонах Земного шара, разнообразно по своим морфоэкологическим особенностям. Жуужелицы проявляют смену жизненных форм в онтогенезе как насекомые с полным превращением. Большинство жуужелиц — обитатели поверхности почвы, где протекают важнейшие для биогеоценозов процессы трансформации органических веществ. Это определяет роль жуужелиц как хороших индикаторов почвенно-растительных и климатических условий [Heudemann, 1962, 1964; Гиляров, 1965; Thiele, 1977]. Жуужелицы играют существенную роль в биоценозах главным образом как хищники, регулирующие численность многих групп беспозвоночных животных. Виды, склонные к фитофагии и сапрофагии, в условиях лугово-степных ландшафтов имеют существенное значение в почвообразовании.

В работе предложена иерархическая система жизненных форм жуужелиц по комплексу морфоэкологических особенностей с охватом основных таксонов семейства в масштабе мировой фауны и с учетом смены жизненных форм в онтогенезе. Разработаны отдельные системы жизненных форм для имаго и личинок жуужелиц и морфоэкологическая система жизненных циклов, охарактеризованных сменой жизненных форм в онтогенезе. При выделении категорий жизненных форм были использованы морфологический, морфометрический и экологический критерии.

На основе предложенной иерархической системы жизненных форм жуужелиц, оценки степени эволюционной продвинутости ее отдельных категорий и сопоставления ее с филогенетической системой составлены модельные ряды жизненных форм, отражающие пути их эволюции. Высказаны гипотезы о путях эволюции жизненных форм имаго, личинок жуужелиц и жизненных циклов, охарактеризованных сменой жизненных форм в онтогенезе. Сопоставлена система жизненных форм с филогенетической системой и составлены спектры жизненных форм имаго, личинок и жизненных циклов жуужелиц для таксонов семейства. Это позволило дать морфоэкологическую характеристику филогенеза семейства Carabidae. Сопоставлена система жизненных форм с ландшафтно-зональной системой. Составлены спектры жизненных форм в ландшафтах и выявлены основные закономерности пространственного распределения жизненных форм жуужелиц для европейской части СССР. Выявлена индикаторная роль жизненных форм для различных ландшафтно-зональных условий. Предложена гипотеза об эволюционной последовательности в освоении жуужелицами ландшафтов.

Работа по морфологии и систематике личинок жуужелиц проводилась с 1954 г. В результате были составлены определитель личинок жуужелиц европейской части СССР [Шарова, 1958, 1964] и первая система жизненных форм личинок жуужелиц [Шарова, 1960]. В дальнейшем освоение новых материалов и литературы позволило предложить систему личинок жуужелиц с охватом мировой фауны [Шарова, 1976]. Сравнительно-морфологическое и морфометрическое изучение имаго жуужелиц проводилось с 1970 г. При этом использовались обширные материалы, собранные мною и аспирантами кафедры зоологии, а также фондовые коллекции по жуужелицам ЗИН АН СССР. Морфологически изучено 600 видов имаго и около 200 видов личинок жуужелиц. Морфометрически исследованы 230 видов имаго жуужелиц. Эти данные легли в основу иерархической системы жизненных форм имаго жуужелиц [Шарова, 1974а, б, 1975]. Эколога-фаунистические исследования жуужелиц в различных ландшафтно-зональных условиях (европейской части СССР) проведены в период с 1960 по 1972 г: в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Московская, Брянская, Калининградская обл. и Литовская ССР), в лесостепной зоне (Курская, Оренбургская обл.), в степной зоне (Херсонская обл.), в полупустынной зоне

(Уральская обл.) и в пустынной зоне (Кзыл-Ординская и Чимкентская обл.). В шести модельных районах (в Московской, Брянской, Курской, Оренбургской, Херсонской, Уральской обл.) исследования вели стационарно ряд лет и в течение всего вегетационного сезона. В каждом районе обследованы естественные, преимущественно заповедные, зональные и интразональные ландшафты, а также агроценозы. Всего исследовано 65 ландшафтов.

Накопление материалов по жужелицам из различных районов дало возможность подготовить серии статей эколого-фаунистического плана [Гусева, Шарова, 1962; Гиляров, Шарова, 1964б; Шарова, 1967б, 1969, 1970а, б, 1971б; Шарова, Лапшин, 1971; Арнольди и др., 1971, 1972; Шарова, Грюнталь, 1973; Шарова, Матвеева, 1974]. Только после создания системы жизненных форм жужелиц стало возможным обобщить указанные фаунистические материалы, составить зональные и ландшафтные спектры жизненных форм и выяснить общие морфоэкологические закономерности пространственного распределения жужелиц в европейской части СССР. Эти материалы впервые публикуются в настоящей книге.

Считаю приятным долгом выразить сердечную благодарность академику М. С. Гилярову, под руководством которого я работала начиная со студенческих лет. С глубокой признательностью хочу поблагодарить за всестороннюю помощь в работе О. Л. Крыжановского, К. В. Арнольди. Выполнению работы способствовали благоприятная обстановка и внимание коллектива кафедры зоологии и дарвинизма Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина, где проводилось настоящее исследование.

Приношу признательность всем советским и зарубежным специалистам, предоставившим мне возможность ознакомиться с их коллекционными материалами. Благодарю своих учеников и товарищей по полевой работе — Н. Н. Бутрину, Р. М. Васильеву, С. Ю. Грюнталь, Л. И. Касапдрову, Л. В. Лапшина, Г. Н. Павлову, Н. А. Потапову, В. Г. Матвееву, А. А. Шарова.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Учение о жизненных формах организмов достигло больших успехов. Публикации по проблеме жизненных форм обширны и труднообозримы. Наиболее обстоятельные сведения об историческом развитии и современном состоянии учения о жизненных формах у растений с большим библиографическим списком приведены в работах И. Г. Серебрякова [1962] и Т. И. Серебряковой [1972]. Представления о жизненных формах животных проанализированы В. В. Яхонтовым [1964], Д. А. Криволицким [1967, 1971], Ф. Н. Правдиным [1971]. Настоящий раздел посвящен некоторым основным вопросам проблемы жизненных форм, в плане которых выполнена данная работа.

Научная постановка проблемы жизненных форм связана с именем Гумбольдта [1806, цит. по 1936], предожившего изучение в ботанической географии основных физиономических типов растений, создающих ландшафтные картины растительного покрова. Термин «жизненная форма» был введен позднее Вармингом [Warming, 1884], понимавшим под ним всю совокупность приспособительных признаков растения, изменяющихся в течение его жизни. На первых этапах развития учения о жизненных формах господствовало физиономическое направление Гумбольдта и его последователей, которые выделяли жизненные формы растений по сходству габитуса, не анализируя их экологических свойств.

На рубеже XIX и XX вв. развивается эфармоническое, или экологическое направление, которое возглавил Раункиер [Raunkier, 1907]. Ведущей чертой этого направления было использование в классификации жизненных форм прежде всего экологических свойств растений. С 20-х годов XX в. это направление уступает место эколого-морфологическому, сочетавшему экологические и морфологические принципы в характеристиках жизненных форм

Несмотря на огромное влияние учения Дарвина на экологию, эволюционный подход в изучении жизненных форм сложился лишь к середине XX в. Это, несомненно, связано с тем, что накопление и систематизация фактического материала по жизненным формам стали к этому времени достаточными для эволюционных обобщений. Одно из ведущих мест в разработке вопроса эволюции жизненных форм растений принадлежит И. Г. Серебрякову [1955, 1962].

Учение о жизненных формах проникло в зоологию в начале XX в. Первые системы жизненных форм животных, относящиеся к эфармоническому направлению, были предложены Гамсом [Gams, 1918] и Фридериксом [1930, цит. по 1932]. В них использованы биоценологические принципы классификации жизненных форм. Это же направление в настоящее время развивает Кюнелт [Kühnelt, 1943, 1953, 1970; Remane, 1943, 1952]. В трудах русских зоологов учение о жизненных формах стало развиваться после опубликования сводок Д. Н. Кашкарова [1933, 1938] по экологии животных. Системы жизненных форм животных, предложенные Д. Н. Кашкаровым [1933, 1938] и М. П. Акимовым [1954б], примыкают к эфармоническому направлению. Большинство русских и зарубежных зоологов приступили к изучению жизненных форм животных в отдельных систематических группах. Это позволило характеризовать жизненные формы по комплексу морфологических признаков и избежать искусственности и формализма, которые были допущены в эфармонических системах. Исследованию жизненных форм некоторых отрядов и семейств класса млекопитающих посвящены работы А. Н. Формозова [1929, 1956, 1964], С. И. Огнева [1951], К. С. Ходашовой [1953], Н. И. Калабухова [1955], А. Г. Банникова [1955].

Большой вклад в изучение жизненных форм внесли энтомологи. Жизненные формы низших насекомых изучались С. К. Стебаевой [1970], а за рубежом — Гизиным [Gisin, 1960]. Для отрядов насекомых с неполным превращением жизненные формы описаны В. П. Уваровым [Uvarov, 1938], Г. Я. Бей-Биенко [1950], Г. Я. Бей-Биенко и Л. Л. Мищенко [1951], О. А. Черновой [1952], Г. Е. Бодренковым [1964], Л. Н. Притыкиной [1965], М. Н. Нарзикуловым [1970], М. Е. Черняховским [1970, 1971], И. В. Стебаевым [1970, 1971]. Жизненные формы личинок насекомых с полным превращением изучались

М. С. Гиляровым [1942, 1949], А. М. Герасимовым [1952], Ю. Б. Дизер [1954], И. Х. Шаровой [1957б, 1960, 1976], Н. П. Кривошейной [1959], В. А. Потоцкой [1960], С. И. Келейниковой [1963, 1969]; жизненные формы имаго — Г. С. Медведевым [1961, 1970], В. Г. Мордковичем [1970, 1977], И. В. Стебаевым [1971]. Параллельное изучение жизненных форм для всех фаз развития отряда чешуекрылых проведено Г. А. Мазохиним-Поршняковым [1952, 1954], а для личинок и имаго галлиц из отряда двукрылых — Б. М. Мамаевым [1968].

Некоторое отставание развития проблемы жизненных форм в зоологии по сравнению с ботаникой определяется в значительной мере большими трудностями в изучении жизненных форм животных, более сложных и разнообразных по своей организации. Можно предвидеть в будущих исследованиях дальнейшую разработку систем жизненных форм животных для отдельных таксонов и для разных фаз развития, а также использование систем жизненных форм для решения эволюционных и биоценологических задач. Успешному развитию учения о жизненных формах будут способствовать более тесные контакты между зоологами и ботаниками при широком обсуждении всех дискуссионных вопросов, связанных с этой общебиологической проблемой.

ПОНЯТИЕ «ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА» В БИОЛОГИИ

Взгляды на понятие «жизненная форма» довольно противоречивы среди ботаников и зоологов. Различные авторы вкладывают различный смысл в это понятие и употребляют в связи с этим различную терминологию.

В ботанике в качестве синонимов жизненной формы используются такие термины, как биологические типы, формы и типы роста, эпиморфы, экобиоморфы (обзор определений этих терминов дан Т. И. Серебряковой [1972]), а в зоологии — морфоэкологические типы [Гиляров, 1942, 1949], биоморфы [Акимов, 1954а, 1955], биологические типы [Огнев, 1951], морфоадаптационные типы [Стебаев, 1971].

Большинство современных исследователей рассматривают жизненную форму как морфоэкологическую категорию, включающую организмы по комплексу сходных морфоэкологических особенностей, развивающихся часто параллельно и конвергентно. Некоторые авторы выделя-

ют жизненные формы без достаточного учета морфологического сходства, на основе экологических принципов — по приуроченности к сходной экологической нише [Фридерикс, 1932; Kühnelt, 1943; Акимов, 1954б], к ярусам в биоценозах [Догель, 1924, Krausse, 1928; Рафес, 1959], к ландшафтной зоне [Рустамов 1955; Успенский, 1964]. Такой подход к выделению жизненных форм у животных встретил серьезные возражения И. Г. Серебрякова [1962], Д. А. Криволицкого [1967], Ю. И. Чернова [1968], М. Н. Нарзикулова [1970], Ф. Н. Правдина [1971], которые считают, что понятие «жизненная форма» не должно утрачивать морфологического содержания. Некоторые авторы приравнивают жизненные формы к таксонам в систематике. А. А. Парамонов [1945] и Н. П. Наумов [1955] рассматривают жизненную форму как экологическую характеристику вида. Но, как показал в своей работе И. Г. Серебряков [1962], жизненная форма не всегда совпадает с видом и может включать несколько морфоэкологически сходных видов или один полиморфный вид может быть представлен разными жизненными формами.

Другая позиция — это сведение экологических групп внутри вида, не различающихся по морфоадаптациям, к различным жизненным формам. Соотношения между экологическими группами и жизненными формами правильно оценивают А. П. Шенников [1950], Ф. Н. Правдин [1971]. По мнению этих авторов, экологические группы отражают физиологическое и функциональное сходство организмов по их отношению к определенному фактору среды, а жизненные формы отражают в морфологических структурах общую приспособленность животных и растений ко всему комплексу факторов среды. В пределах одной жизненной формы могут выделяться экологические группы, которые различаются по некоторым биологическим особенностям, не отразившимся в их морфологической структуре. Замена жизненных форм экологическими группами ведет к путанице и к замене общего частным.

В ряде случаев для решения конкретных экологических задач жизненные формы можно выделять по признакам, связанным с выбором какого-то одного фактора среды, а не с их комплексом. Так, для выяснения закономерностей стратификационного размещения животных в биоценозах жизненные формы выделяются по морфоадаптациям к обитанию в определенном ярусе [Стебаев,

1971], для выяснения характера использования среды обитания — по адаптациям к типу движения [Гиляров, 1949], для оценки трофической роли организмов в биоценозах — по специализации к типу питания [Жаворонкова, 1969]. В этом случае рациональнее говорить не о жизненных формах, а о морфоэкологических типах, поэтому использование соответствующей терминологии рядом авторов оправдано. Понятие «жизненная форма» в широком смысле должно включать морфоадаптации организмов, отражающие специфику занимаемой ими ниши. При этом термин «экологическая ниша» употребляется как место организмов в биотической среде и отношение организмов к факторам среды.

Дискуссионным остается вопрос о пределах конституционных границ, при которых возможно выделение жизненных форм из разных систематических групп. Одни исследователи считают возможным относить к одной жизненной форме организмы с различным типом организации [Gams, 1918; Фридерикс, 1932], на основании чего можно создавать общие системы жизненных форм для всех животных и растений. Большинство современных авторов предпочитают употреблять понятие «жизненная форма» к организмам из однородных филогенетических групп, так как только в этом случае представители одной жизненной формы могут обладать подлинным морфоэкологическим сходством [Серебряков, 1962; Криволицкий, 1967]. Но такая позиция ограничивает перспективы составления общих систем жизненных форм для всего растительного и животного мира. Однако возникают идеи о том, что после завершения изучения жизненных форм животных в отдельных таксонах возможен сравнительный анализ и синтез этих систем, для чего первоначально будут выделяться аналогичные жизненные формы из разных систематических групп [Стебаев, 1971; Шарова, 1973а]. Попытки выделения аналогичных групп жизненных форм для личинок насекомых проведены Б. М. Мамаевым [1959, 1966], И. В. Стебаевым [1971], И. Х. Шаровой и В. А. Потоцкой [1972] и И. Х. Шаровой [1973б]. Ф. Н. Правдин [1971] предполагает, что на уровне биосферы и ее основных подразделений рационально строить общую экологическую систему организмов, а детальные, конкретные классификации жизненных форм проводить только в отдельных крупных таксонах.

Нет единства во мнениях о том, возможно ли рассматривать резко различные фазы в онтогенезе как самостоятельные жизненные формы. Некоторые ботаники, учитывая смену жизненных форм в онтогенезе, рассматривают жизненные формы в динамике, называя их формами или типами роста [Meusel, 1935]. Другие описывают жизненные формы отдельно для различных фаз развития растений. Зоологи, изучающие животных, развивающихся с метаморфозом, признают смену жизненных форм в онтогенезе и строят параллельные системы жизненных форм для личинок и имагинальных форм [Мазохин-Поршняков, 1954; Мамаев, 1968]. Таких взглядов придерживается большинство энтомологов. Но ряд зоологов считает, что онтогенез не следует рассматривать как смену жизненных форм и что понятие «жизненная форма» может быть отнесено только к взрослым организмам [Криволицкий, 1967]. Но если считать критерием жизненной формы специфику морфоэкологических особенностей, то есть основания признавать резко различные по морфоадаптациям фазы онтогенеза как самостоятельные жизненные формы.

В последнее время появились предложения рассматривать внутривидовые морфы, экологические расы, подвиды, различающиеся морфоэкологически, как низшие, или элементарные, категории жизненных форм. Ботаники отмечают, что вид в разных частях ареала может образовывать разные жизненные формы [Серебряков, 1962]. Зоологи предлагают рассматривать проявления полового диморфизма у животных как элементарные жизненные формы, если самцы и самки достаточно четко отличаются по морфоадаптациям к среде обитания и образу жизни [Стебаев, 1970; Шарова, 1973а]. Например, самец бонелии паразитирует в половых путях самки и резко отличается от нее по облику. Различны по внешнему виду и поведению бескрылые самки и крылатые самцы жуков-светляков и других насекомых. К самостоятельным жизненным формам можно отнести касты муравьев и термитов. Немало примеров в зоологии, иллюстрирующих существенные морфоэкологические различия у подвидов. Такие подвиды можно рассматривать как самостоятельные жизненные формы внутри вида. Например, подвиды клестов-еловиков характеризуются разной формой клюва в связи с различной пищевой специализацией. Но необходимо иметь в виду, что смена жизненных форм в онтогенезе, проявления диморфизма и полиморфизма не

связаны с изменением генофонда; это имеет место при образовании жизненных форм у подвидов, видов. Все это свидетельствует о самостоятельности проблемы жизненных форм.

До последнего времени развитие понятия жизненной формы в ботанике и зоологии шло в значительной степени независимо. Несмотря на некоторую специфику жизненных форм у растений и животных, они выделяются на основе общего принципа и отражают адаптации организмов к среде. Сейчас в экологии наступает период синтеза, когда делаются попытки объединить все рациональное в учении о жизненных формах в ботанике и зоологии для обоснования современной концепции жизненных форм. Ф. Н. Правдин [1971] подчеркивает, что жизненная форма — понятие общеприродное и должно относительно трактоваться в ботанике и зоологии. По его мнению, «жизненные формы» нужно рассматривать как результат действия естественного отбора в определенных условиях среды, отражающегося во внешнем облике животного и растения. С учетом всех выше перечисленных рациональных подходов к выяснению сущности понятия «жизненная форма» можно предложить следующее определение. «Жизненная форма» — это организмы, занимающие сходные экологические ниши и обладающие комплексом основных морфоэкологических признаков, которые возникают под влиянием сходных факторов отбора [Шарова, 1973а, б]. В этом определении не указана степень родства между организмами, относящимися к одной жизненной форме, но отмечено, что жизненная форма должна обладать комплексом сходных адаптивных морфологических особенностей; это исключает объединение организмов с различным планом строения.

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ И ТИПЫ СИСТЕМ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Изучение многообразия жизненных форм приводило исследователей к необходимости классификации и созданию систем жизненных форм. С XIX в. до настоящего времени существуют различные направления в классификации жизненных форм. В одних случаях классификация жизненных форм проводится по физиономическим или габитуальным признакам (физиономические системы Гумбольдта и его последователей), в других — по приспособительным экологическим особенностям (эфармонические

системы, например Раункиера). В последнее время жизненные формы чаще классифицируются по морфоэкологическим признакам, например, как у И. Г. Серебрякова.

Эфармонические и морфоэкологические системы могут строиться по одному или нескольким экологическим принципам. Ряд авторов предлагают составлять параллельные системы жизненных форм для одной и той же систематической группы организмов по разным ведущим принципам. Например, Д. Н. Кашкаров [1938] разработал системы жизненных форм у животных: по отношению к климату, по типу движения, по отношению к влажности, по типу питания, по месту размножения.

Имеется опыт построения сетчатых систем жизненных форм, как у М. П. Акимова [1954а, б], и иерархических систем, как у Варминга [Warming, 1923], К. Фридерикса [1932], И. Г. Серебрякова [1962]. В отличие от сетчатых систем, содержащих совокупность экологических характеристик без оценки их значения, иерархические системы обладают тем преимуществом, что в них используются соподчиненные категории жизненных форм, отражающие степень значения различных морфоэкологических особенностей. Соподчиненные категории жизненных форм по-разному обозначаются разными авторами. Чаще всего используется такая терминология: типы, классы, группы. В наиболее развернутой системе жизненных форм покрытосеменных растений, предложенной И. Г. Серебряковым [1962], используются такие единицы классификации: отделы, типы, классы, группы, секции. В ряде работ соподчиненные категории жизненных форм обозначаются цифрами, буквами. Высшие категории жизненных форм характеризуются более общими и существенными морфоадаптивными признаками, а низшие — более частными. Последовательность в использовании экологических принципов, по которым выделяются категории жизненных форм разных рангов, может быть различной у разных авторов в зависимости от целей исследования. Например, для выяснения закономерностей ярусного распределения организмов жизненные формы выделяются по адаптациям к обитанию в ярусах [Стебаев, 1971]. Однако имеются мнения, что, помимо систем жизненных форм, построенных по произвольно выбранному экологическому принципу, возможно создание естественных систем. И. Г. Серебряков [1962] считает критерием естественности систем жизненных форм соблюдение эволюционного подхода при выде-

лении категорий разного ранга. При построении иерархической системы жизненных форм покрытосеменных и хвойных растений И. Г. Серебряков выделял высшие категории по приспособительным чертам, имеющим большее экологическое и эволюционное значение, чем у низших категорий. Соподчинение признаков и порядок расположения категорий в системе отражают общее направление эволюции жизненных форм. Построение подобных систем жизненных форм перспективно, так как они могут быть использованы не только с прикладными целями в экологии, но и для решения различных теоретических вопросов.

При выделении соподчиненных категорий в иерархических системах жизненных форм дополнительно к эволюционной оценке морфоадаптаций может быть использован анализ параллелизмов и конвергенций признаков. У низших категорий жизненных форм морфоадаптивное сходство возникает на признаках родства и параллелизма, а у высших категорий оно может быть обусловлено и конвергенциями [Шарова, 1973а]. Чем выше ранг категорий жизненных форм, тем больше масштаб конвергентности.

Система жизненных форм не совпадает с филогенетической системой. Таково большинство созданных систем жизненных форм животных и растений. В отличие от филогенетической системы, базирующейся на признаках родства, в основе систем жизненных форм лежат морфоадаптивные особенности, обусловленные не только родством, но также параллелизмами и конвергенциями. Несмотря на то что имеются случаи совпадения некоторых таксонов с категориями жизненных форм, очень часто категория жизненных форм объединяет несколько таксонов разного филогенетического происхождения, или, напротив, один таксон представлен несколькими жизненными формами. Имеются сторонники идеи полного совпадения системы видов с системой жизненных форм [Северцов, 1941, 1951; Парамонов, 1945; Наумов, 1955]. Подобные взгляды приводят по сути дела к отрицанию систем жизненных форм.

ИЗУЧЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В ДИНАМИКЕ

«Изучение жизненных форм в динамике как систем, существующих и изменяющихся во времени, только что начато и сулит много новых фактов и обобщений» [Серебрякова, 1972]. В этом направлении проведены исследования

ботаниками. Со времени публикации Т. А. Работнова [1946] началось планомерное изучение онтоморфогенеза растений в процессе большого жизненного цикла. К настоящему времени имеются уже достаточно полные описания большого жизненного цикла для основных групп жизненных форм растений. Библиография по этому вопросу приведена в работе Т. И. Серебряковой [1972]. Фазы морфогенеза характеризуются комплексом морфоэкологических особенностей. Закономерности онтоморфогенеза позволяют в какой-то степени судить о возможных путях филорморфогенеза. В этом направлении выполнена монография Т. И. Серебряковой [1971], посвященная морфогенезу и эволюции жизненных форм злаков.

Онторморфогенез различных жизненных форм растений характеризуется спецификой ритма развития. Для некоторых семейств растений выделены жизненные формы с различными ритмологическими типами развития в зависимости от климатических и ценологических условий. У арктических мелколиственных кустарничков ускорены темпы формообразования, что связано с освоением областей с коротким вегетационным периодом.

В зоологии накопленные сведения по развитию и фенологии животных также анализируются в морфоэкологическом аспекте. Фазы развития животных, различающиеся по морфологическим, физиологическим и этологическим адаптациям, рассматриваются как жизненные формы, сменяющиеся в онтогенезе [Яхонтов, 1964 и др.]. У насекомых с неполным превращением наблюдается постепенное формирование жизненной формы имаго в постэмбриональном развитии. У насекомых с полным превращением характерна резкая смена жизненных форм в онтогенезе, что привело исследователей к созданию параллельных систем жизненных форм для личинок и имаго [Мамаев, 1968] или для всех фаз развития [Мазохин-Поршняков, 1954]. Г. А. Мазохин-Поршняков впервые в зоологии провел обстоятельное изучение жизненных форм в жизненных циклах чешуекрылых и ввел понятие «биологический тип», под которым подразумевается структура жизненного цикла в целом, обусловленная биологическими признаками всех фаз развития вида.

Несомненно, что изучение жизненных форм в динамике перспективно. Важно выяснить закономерности смены жизненных форм в жизненном цикле. Сравнительное изучение жизненных циклов со сменой жизненных форм может про-

лить свет на эволюцию жизненных циклов, или хологению [Zimmermann, 1959]. Сопоставление жизненных циклов с ритмикой развития и фенологией позволит выяснить связь структурных и физиологических особенностей с динамическими признаками жизненных форм и их зависимость от экологических факторов. И, наконец, закономерности смены жизненных форм внутри жизненного цикла могут быть использованы для выяснения эволюционных взаимоотношений жизненных форм.

ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Эволюционный подход к проблеме жизненных форм возник в начале XX в. в ботанике. Обзор ботанической литературы по этой проблеме проведен И. Г. Серебряковым [1962] и Т. И. Серебряковой [1972]. Эволюция жизненных форм отражает морфоэкологические аспекты эволюции видов. Соотношение эволюции жизненных форм и видообразования удачно охарактеризовано И. Г. Серебряковым. Эволюция организмов идет по пути образования не только видов, но и жизненных форм. Несмотря на единство этих процессов, они имеют существенные различия. Видообразование протекает всегда как дивергентный процесс, а жизненные формы могут возникать не только в результате дивергенции, но и параллельно или конвергентно. Возможность образования разных жизненных форм внутри вида, а также одной группы жизненных форм за счет конвергентного сближения признаков у разных видов свидетельствует о самостоятельности проблемы эволюции жизненных форм, хотя в ее основе лежат данные по видообразованию.

При изучении этой проблемы обычно выясняют облик первичной предковой группы жизненных форм и направления эволюции жизненных форм в пределах современных таксонов. Как правило, ботаники ведут изучение эволюции жизненных форм путем построения «морфогенетических» модельных рядов жизненных форм из ныне живущих видов по степени специализации адаптивных признаков. Такие ряды, не являясь филогенетическими, демонстрируют возможные пути преобразования их от предковых форм. На основе эволюционной оценки признаков жизненных форм с учетом данных по филогении видов составляются схемы эволюционных взаимоотношений жизненных форм в таксонах разного ранга. Примером исследований такого направления могут служить работы ряда

авторов [Meusel, 1935]. Онтогенетический метод изучения жизненных форм способствует эволюционной интерпретации признаков жизненных форм. Основываясь на биогенетическом принципе, В. Е. Голубев [1957] использовал данные по морфогенезу для выяснения эволюции жизненных форм травянистых растений. Палеоботаники приступили к изучению закономерностей исторического развития жизненных форм растений.

В зоологии эволюционные аспекты изучения жизненных форм только начинают внедряться. Несмотря на то что для характеристики филогенеза зоологи часто используют морфоэкологические особенности животных [Тихомирова, 1969; Кривошеина, 1969; Крыжановский, 1973; Долин, 1973 и др.], изучению эволюции жизненных форм животных посвящены немногие работы [Мамаев, 1968; Нарзикулов, 1970]. Еще меньше зоологических работ посвящено изучению эволюционных взаимоотношений жизненных форм с использованием данных по онтоморфогенезу. На примере смены жизненных форм в постэмбриональном развитии некоторых родов жужелиц выяснены эволюционные взаимоотношения нескольких жизненных форм личинок [Шарова, 1971а]. В палеозоологии термин «жизненная форма» используется редко [Мерклин, 1968] и специальные исследования эволюции жизненных форм пока не проводились. Следует ожидать, что в зоологии будет проводиться изучение эволюционных взаимоотношений жизненных форм на основе сравнительного морфоэкологического анализа признаков жизненных форм и данных по филогении в различных систематических группах. Это по-новому осветит пути и закономерности экологической специализации животных. Данные по эволюции жизненных форм в ряде случаев могут быть использованы для филогенетических построений. Онтогенетический подход к изучению жизненных форм позволит выяснять эволюционные взаимоотношения жизненных форм и пути эволюции жизненных циклов. Разработка проблемы эволюции жизненных форм животных галлеонтологами может принести много ценных фактов.

Большую перспективу имеет изучение низших категорий жизненных форм внутри рода, вида, что позволит выяснять экологические причины и условия образования жизненных форм в процессе микроэволюции. В ботанике уже выполняются работы в этом направлении [Шафранова, 1967; Изотова, 1968; Дорохина, 1969]. Недостаточность фактического материала по этому вопросу в зоологии иногда

приводит некоторых исследователей к выводу, что жизненные формы образуются только на макроэволюционном уровне за счет параллелизмов и конвергенций и могут дать начало новым таксонам [С. А. Северцов, 1951; Криволицкий, 1971]. В этом случае допускается, что образование одной категории жизненных форм из разных филетических ветвей приводит к формированию одного полифилетического таксона. Но отождествлять эволюцию таксонов и жизненных форм нельзя. Уже с первых этапов образование жизненных форм идет не только по пути дивергенции внутри вида, рода, но и по пути параллелизмов и конвергенций между внутривидовыми категориями близких видов или между видами близких родов в связи с переходом в сходную экологическую нишу.

Перспективно использование метода жизненных форм для морфоэкологической характеристики филогенеза. Но к развитию этой проблемы только намечаются подходы.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ В УСЛОВИЯХ ЛАНДШАФТОВ И ЗОН

Начальные этапы изучения жизненных форм были связаны с биогеографией [Гумбольдт, 1806, цит. по 1936]. Раункьер [Raunkiaer, 1907, 1943] впервые ввел понятие «биологический спектр». Рассчитав процентное соотношение жизненных форм для климатических зон земного шара, Раункьер дал количественные характеристики растительного покрова Земли. Варминг существенно дополнил учение Раункиера, включив в характеристику естественных условий растительного покрова критерий соотношения жизненных форм по обилию особей. Дальнейшее использование метода спектров жизненных форм нашло применение не только в биогеографии, но и в биоценологии [Алехин, 1936; Тихомиров, 1963].

В зоологии разработка спектров жизненных форм началась позднее, чем в ботанике. А. П. Акимов [1954а, б] использовал спектры «биоморф», или жизненных форм, для характеристики животного населения ландшафтов Приднепровья. Многие экологи позднее отмечали актуальность изучения спектров жизненных форм в ландшафтно-зональном аспекте [Иогансен, 1959; Чернов, 1968; Криволицкий, 1971; Стебаев, 1971]. Метод спектров жизненных форм для характеристики экологической структуры населения существенно дополняет фаунистический метод и в боль-

шей степени отражает специфику условий существования. Недостаток четкой классификации жизненных форм животных до последнего времени ограничивает возможности метода спектров жизненных форм в зоологии. На основании относительно разработанных систем жизненных форм насекомых были сделаны попытки применить эти системы жизненных форм для характеристики ландшафтно-зональных группировок животного населения юга Западной Сибири [Стебаев, 1974]. Работ такого профиля в зоологии мало. Спектры жизненных форм панцирных клещей составлены Д. А. Кривошуким [1965] для основных зональных типов почв территории СССР. Этот профиль работ перспективен, так как анализ спектров жизненных форм может быть использован для выяснения общих закономерностей пространственного распределения животных, а также для установления роли жизненных форм как индикаторов определенных почвенно-растительных и климатических условий. Практическое значение могут иметь исследования, направленные на изучение закономерностей изменения спектров жизненных форм животных в условиях, связанных с деятельностью человека. Примером подобных исследований может служить работа Г. А. Попова [1965] о смене состава жизненных форм прямокрылых при освоении целинных степей. Интересна в этом отношении работа В. Г. Мордковича [1977] по использованию спектров жизненных форм чернотелок для диагностики экологического своеобразия сибирских почв, характеристика гидротермических особенностей почв в разных фазах сезонного развития, выяснения закономерностей географического размещения почв.

Заглядывая в будущее, можно предвидеть широкое внедрение морфоэкологического метода в различные биологические дисциплины. Кроме того, становится очевидной возможность составления обобщенной системы жизненных форм животных и растений, которая могла бы найти универсальное применение для характеристики биосферы.

ИЕРАРХИЧЕСКАЯ СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУЖЕЛИЦ

Развитие современной биологии показывает необходимость создания различных биологических систем, в своей совокупности наиболее полно отражающих много-

образие живого. Наряду с таксономическими системами, построенными по филогенетическому принципу, создаются морфоэкологические, экологические, фенетические и другие системы. Морфоэкологические системы, или системы жизненных форм, базируются не на признаках родства, а на признаках морфоэкологического сходства. В таких системах категории жизненных форм часто имеют полифилетическое происхождение. Это же касается фенетических систем [Заварзин, 1974], основанных на фенетическом сходстве организмов. Фенетические системы отражают многостороннюю информацию о морфофизиологическом, биохимическом и экологическом многообразии организмов. Экологические системы базируются на экологических принципах, согласно которым организмы группируются по отношению к различным факторам среды. Биогеография разрабатывает ландшафтно-зональные, а биоценология — биоценотические системы организмов, построенные по хорологическому принципу. Различные системы организмов должны не противопоставляться друг другу, а с разных сторон освещать многообразие живого и многогранность единого эволюционного процесса.

Использование различных систем организмов для характеристики животного населения биоценозов, ландшафтов имеет большие перспективы. В этом отношении следует отметить работу С. И. Левушкина [1975], в которой животное население пещер рассматривается с позиций таксономической, биогеографической, морфоэкологической и экологической систем.

В настоящей работе предлагается иерархическая морфоэкологическая система, или система жизненных форм жуужелиц. Прежде чем изложить принципы построения этой системы, необходимо определить принимаемые в данной работе позиции по отношению к понятию «жизненная форма». Учитывая, что в биологии сложился эколого-морфологический, онтогенетический и эволюционный подходы к понятию «жизненная форма», предлагается его следующее определение. Жизненная форма — это совокупность организмов, занимающих общую экологическую нишу, с комплексом сходных морфоэкологических признаков, возникших в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора. В этом определении не отмечена степень родства между организмами, относящимися к одной жизненной форме, так как степень родства у организмов одного адаптивного типа может быть

различной. Указание на то, что жизненная форма должна обладать комплексом адаптивных морфологических признаков, исключает объединение форм с различным планом строения и уровнем организации. Нет необходимости упоминать в этом определении принадлежность организмов к определенной фазе онтогенеза. Согласно определению, в случае когда разные фазы онтогенеза различаются морфоэкологически, они логически будут отнесены к разным жизненным формам.

Жизненная форма — его единица морфоэкологической системы организмов, или системы жизненных форм, которая не совпадает с филогенетической системой. Это несоответствие основано на том, что система жизненных форм строится на принципах морфоэкологического сходства, возникающего часто конвергентно, тогда как филогенетическая система строится на принципах генетического родства. Поэтому нельзя приравнивать категории жизненных форм к таксонам, хотя в ряде случаев они могут совпадать. Например, при одинаковой направленности экологической специализации такая крупная систематическая группа, как веснянки (Plecoptera), может быть отнесена к одной категории жизненных форм. В случае синхронности процессов эволюции у видов и жизненных форм систематические таксоны и жизненные формы могут совпадать, как это показал для семейства кожеедов (Dermestidae) Р. Д. Жантiev [1965]. Выяснилось, что дивергенция внутри семейства кожеедов проходила сопряженно с образованием жизненных форм. Наряду с подобными, достаточно редкими случаями чаще наблюдаются факты, когда к одной и той же категории жизненных форм относятся таксоны из близких или далеких филогенетических ветвей. Например, к одной категории жизненных форм — геобионтам — среди жуужелиц относятся вся триба Broscini, а также некоторые представители из триб Pterostichini и Carabini. Реже категории жизненных форм могут включать внутривидовые группы. Например, у жуужелиц внутри одного вида рода *Vembidion* Latr. могут быть две жизненные формы, одна из которых крылатая, а другая бескрылая. Жизненные формы внутри одного вида богато представлены у общественных насекомых — пчел (Apidae), муравьев (Formicidae), термитов (Isoptera) и у многих других беспозвоночных с ярко выраженным полиморфизмом, а также у политипических видов. Онтогенетический подход к изучению жиз-

ненных форм уточняет и усложняет отношение между морфоэкологической и филогенетической системами. Жизненные формы личинок и имаго насекомых часто имеют разный таксономический состав, а одна систематическая группа жуков может включать на определенных стадиях индивидуального развития различные жизненные формы. Например, в семействе Carabidae на имагинальной стадии жуки родов *Carabus* L., *Metrius* Eschz., *Anthia* Web. будут относиться к одной категории жизненных форм — группе эпигеобионтов, личинка жука *Carabus* L. попадает в категорию жизненной формы гемикриптобионтов вместе с личинками родов *Elaphrus* F. и некоторыми видами родов *Chlaenius* Bon. и *Pterostichus* Bon. Из указанного определения понятия «жизненная форма» следует, что классификация жизненных форм организмов должна базироваться на принципах морфоэкологического сходства и что не исключена возможность построения систем жизненных форм отдельно для различных стадий индивидуального развития.

В настоящей работе предложены две самостоятельные системы жизненных форм: одна — для имагинальных, а другая — для личиночных стадий жуужелиц. Обе системы иерархические, эволюционно-экологического типа. Их назначение — систематизировать экологическое многообразие жизненных форм и получить иллюстрацию возможных путей их эволюции в семействе жуужелиц. Кроме указанных систем жизненных форм, в работе впервые приведена морфоэкологическая система жизненных циклов жуужелиц также иерархического типа. Жизненные циклы охарактеризованы сменой жизненных форм активных фаз развития — личинок и имаго. Морфоэкологическая система по иерархическому, эволюционно-экологическому типу для жизненных форм была предложена И. Г. Серебряковым [1962] для растений, а в настоящей работе этот метод применен для построения системы жизненных форм жуков-жуужелиц. Сущность иерархической, эволюционно-экологической системы жизненных форм заключается в том, что она распадается на соподчиненные категории, различающиеся по степени эволюционно-экологического значения комплекса морфоадаптивных признаков. Порядок расположения категорий жизненных форм в системе в определенной степени отражает пути эволюции жизненных форм. Критерием эволюционно-экологического значения принципов, по которым выделены ка-

тегории жизненных форм разного ранга, служила степень развития и специализации связанного с этим принципом комплекса признаков.

В качестве соподчиненных категорий жизненных форм были приняты: классы, подклассы, серии, группы, подгруппы. Высшие категории жизненных форм жуужелиц (классы) выделены по морфоэкологическим особенностям, связанным с типом питания и имеющим в данной систематической группе наибольшее эволюционное значение. Морфоэкологические особенности, отражающие различия в типе питания, выражены широким комплексом признаков: типом ротового аппарата, строением конечностей, степенью развития органов чувств и общим габитусом жуужелиц. С типом питания у жуужелиц согласуется их ярусное распределение в биоценозе. На ведущее значение трофической специализации указывает часто наблюдающаяся сопряженность трофики у имаго и личинок. Подклассы жизненных форм выделены по морфоадаптациям к обитанию в определенном ярусе биоценоза и к типу движения. Низшие категории жизненных форм (серии, группы, подгруппы) выделены на основе более частных морфоэкологических признаков меньшего эволюционного значения, связанных со спецификой обитания в микро-стациях, характером суточной активности, со степенью скрытости образа жизни, с некоторыми особенностями движения.

В системе в основном выдержана эволюционная последовательность в расположении категорий жизненных форм — от наиболее примитивных к эволюционно продвинутым, с чертами вторичной специализации.

Для категорий жизненных форм использована терминология, заимствованная из экологии. Однако в эту терминологию вложено новое, морфоэкологическое содержание. Интерпретация отдельных, ранее употребляемых терминов изменена. Объяснение значения терминов приведено в разделе «Определение некоторых понятий и терминов»

Морфологическими критериями жизненных форм служили такие адаптивные признаки, как форма тела, тип ротового аппарата, строение ног, форма и степень развития органов чувств, крыльев, степень склеротизации, скульптура и окраска покровов, хетотаксия, особенности кишечника и некоторые другие особенности. Для характеристики жизненных форм имаго жуужелиц были исполь-

зованы данные по морфометрии отделов тела, конечностей и органов чувств.

В иерархической морфоэкологической системе жизненных циклов жуужелиц высшие категории (типы) выделены по трофическому составу жизненных форм личинок и имаго, низшие категории — по ярусным и двигательным адаптациям личинок и имаго. Система жизненных циклов логически вытекает из сопоставления систем жизненных форм имаго и личинок.

Для выяснения эволюционных взаимоотношений жизненных форм имаго, личинок и жизненных циклов жуужелиц проведен сравнительно-морфологический анализ ряда ведущих адаптивных признаков с оценкой степени эволюционно-экологической продвинутости жизненных форм по комплексу адаптивных признаков. Это дало возможность построить модельные ряды жизненных форм и жизненных циклов по степени экологической специализации. Не являясь филогенетическими, ряды жизненных форм и циклов отражают общие направления морфоэкологической эволюции семейства жуужелиц.

Сопоставление системы жизненных форм жуужелиц с филогенетической системой этого семейства дало возможность судить о конкретных эволюционных связях между категориями жизненных форм на основе дивергенции жизненных форм внутри таксонов и на основе параллелизмов и конвергенций между несколькими таксонами. Иерархические системы жизненных форм имаго и личинок жуужелиц были сопоставлены с филогенетической системой для выяснения закономерностей эволюции жизненных циклов. В результате удалось определить основные морфоэкологические направления в индивидуальном и филогенетическом развитии семейства жуужелиц.

Для построения системы жизненных форм жуужелиц, кроме собственных материалов по экологии и морфологии жуужелиц, были использованы многочисленные литературные источники. Это прежде всего крупные современные монографии по Carabidae [Jeannel, 1926, 1930, 1941, 1942, 1946; Andrewes, 1929; Lindroth, 1945, 1949, 1961, 1969; Darlington, 1950, 1952, 1968; Крыжановский, 1953, 1965; Basilewsky, 1956, 1958, 1962, 1968a—c; Ball, 1960; Habu, 1961, 1967; Jedlička, 1963; Crowson, 1967; Thiele, 1977].

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Обширное семейство жуков-жужелиц (Carabidae) насчитывает свыше 21 000 видов в мировой фауне и более 2300 видов — в фауне СССР [Крыжановский, 1976]. Семейство жужелиц обладает высоким морфоэкологическим разнообразием. Это определило сложность иерархической системы жизненных форм имаго жужелиц. Многочисленные категории жизненных форм охарактеризованы определенным таксономическим составом и комплексом морфоэкологических признаков. В связи с тем что система жизненных форм базируется на таксономической или филогенетической системе, кратко остановимся на ее характеристике.

СОВРЕМЕННЫЕ СИСТЕМЫ СЕМЕЙСТВА

Состояние современной систематики жужелиц рассмотрено в ряде работ [Яблоков-Хизорян, 1963, 1976; Crowson, 1967; Basilewsky 1968c; Lindroth, 1969; Крыжановский, 1976].

Крупным основоположником современной систематики семейства Carabidae можно считать Гангльбауера [Ganglbauer, 1892]. С некоторыми изменениями и дополнениями система Гангльбауера была принята Рейттером [Reitter, 1896], Г. Г. Якобсоном [1905—1916], Чики [Csiki, 1946] и др. Особенностью этой системы было подразделение семейства на два подсемейства — Carabinae и Harpalinae. При этом скакуны — Cicindelidae — и пауssiды — Paussidae — рассматривались как особые семейства. В дальнейшем рядом авторов было убедительно доказано, что эти семейства должны быть включены в качестве подсемейств в семейство Carabidae [Ganglbauer, 1903; Семенов-Тянь-Шанский, 1905; Horn, 1926; Darlington, 1950]. Несмотря на то что большинство систематиков согласились

с этой точкой зрения, некоторые авторы продолжают считать Cicindelidae и Paussidae самостоятельными семействами [Arnett, 1960—1963; Mandl, 1971].

В настоящее время в систематике жужелиц наметились две тенденции. Французские авторы подразделяют жужелиц на множество семейств или подсемейств путем механического завышения ранга таксонов. Жаннель [Jeannel, 1941—1942, 1946, 1949] относит жужелиц к «дивизии», включающей 6 секций, 11 надсемейств и 48 семейств. Система Жаннеля капитально аргументирована, но из-за чрезвычайной дробности трудна в использовании. Кроме того, завышение ранга систематических категорий не оправдано для одного семейства и требует соответствующей ревизии для всего класса насекомых. Сходной позиции крайнего дробления придерживаются Базилевский [Basilewsky, 1953, 1962 и др.], Антуан [Antoine, 1955, 1959, 1962], а из отечественных энтомологов — С. М. Яблоков-Хизорян [1963, 1976].

Английские, американские, скандинавские колеоптерологи относят жужелиц к одному семейству и подразделяют его на несколько подсемейств и значительное число триб, состав и объем которых несколько варьирует у разных авторов [Crowson, 1967; Ball, 1960; Bell, 1967; Lindroth, 1969; Erwin, 1970]. Из них наиболее принята система Линдрота [Lindroth, 1961, 1963, 1966, 1968, 1969]. Эта система превосходно аргументирована, базируется на последних достижениях в области систематики имаго и личинок жужелиц. В частности, Линдротом были учтены коррективы к системе семейства, внесенные Ван Эмденом [Emden, 1942] на основе изучения личиночных стадий развития. Линдрот рассматривает жужелиц как единое семейство и включает в него такие уклонившиеся систематические группы, как Cicindelinae, Paussinae, Trachypachinae, Pseudomorphinae, в качестве подсемейств. В системе выделено всего 8 подсемейств, подразделенных на большое число триб. Существенной особенностью этой системы является ликвидация границы между двумя подсемействами — Carabinae и Harpalinae — и объединение их в одно гигантское подсемейство Carabinae.

Ряд авторов рассматривают жужелиц в более узком объеме, чем Линдрот. Например, Кроусон [Crowson, 1967] и С. М. Яблоков-Хизорян [1963, 1976] не включают в семейство Carabidae подсемейства Paussinae и Trachypachinae. Болл [Ball, 1960] и Ирвин [Erwin, 1970] не от-

носятся к жужелицам *Cicindelinae*. Белл [Bell, 1967] не исключает подсемейства *Metriinae*, *Paussinae*, *Trachypachinae*, но присоединяет семейство *Rhysodidae*, которое в последнее время отнесено к особому подотряду жуков — *Archostemata* [Пономаренко, 1973].

В настоящей работе принята система *Carabidae* Линдрота как наиболее аргументированная и рациональная, с теми дополнениями и замечаниями, которые внес в нее своей ревизией семейства крупный отечественный карбидолог О. Л. Крыжановский [1976]. Он отмечает, что система К. Линдрота страдает недостаточной иерархичностью. Например, в системе Линдрота подсемейство *Carabinae*, охватывающее 90% всех видов, включает несколько десятков триб, которые не сгруппированы по признакам, раскрывающим степень родства. Поэтому О. Л. Крыжановский вводит еще одну таксономическую категорию — надтрибу (*supertribus*) с окончанием «*itae*», которую использовал для объединения родственных триб в подсемействах *Cicindelinae* и *Carabinae*. О. Л. Крыжановский в своей системе принимает подразделение семейства *Carabidae* на 8 подсемейств по К. Линдроту: *Trachypachinae*, *Metriinae*, *Paussinae*, *Cicindelinae*, *Omphroninae*, *Carabinae*, *Brachininae*, *Pseudomorphinae*. Для двух подсемейств — *Cicindelinae* и *Carabinae* — О. Л. Крыжановский выделяет надтрибы. В подсемействе *Cicindelinae* выделены 2 надтрибы — *Collyritae* и *Cicindelitae*, а в *Carabinae* — 20 надтриб: *Carabitae*, *Nebriitae*, *Elaphritae*, *Loriceritae*, *Siagonitae*, *Scarititae*, *Hiletitae*, *Broschitae*, *Psydritae*, *Trechitae*, *Patrobitae*, *Pterostichitae*, *Harpalitae*, *Perigonitae*, *Callistitae*, *Panagaeitae*, *Pentagonitae*, *Odacanthitae*, *Masoreitae*, *Lebiitae*. В общий состав семейства *Carabidae* мировой фауны О. Л. Крыжановский включает 75 триб. Работа О. Л. Крыжановского [1976] представляет крупный вклад в разработку современной системы *Carabidae*. В ней учтены все положительные достижения предшествующих систем и внесен целый ряд существенных дополнений.

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Разнообразие морфологии жужелиц, богатство экологических связей определяют их значение для морфоэкологических исследований. Жужелицы распространены

всесветно, во всех ландшафтных зонах — от арктических районов до тропиков и пустынь. В горах они встречаются даже на границе вечных снегов. Большинство жужелиц обитает на поверхности, в подстилке, в верхнем слое почвы, но имеется немало видов, обитающих на деревьях, кустарниках, травах. Особенно обильны дендрофильные и фитофильные формы в тропических лесах. Среди жужелиц имеются роющие виды и скважники, проникающие в более глубокие слои почвы, под камни, в норы и пещеры, летающие и нелетающие, бегающие, ходящие, лазающие формы. В большинстве жужелицы — хищники, часто многоядные, использующие наряду с животной и растительную пищу. Немало видов-фитофагов среди триб *Harpalini* и *Amarini*. Крайние формы пищевой специализации наблюдаются у жужелиц — мирмекофилов и термитофилов, вскармливаемых муравьями и термитами, с которыми они находятся в симбиозе. Большое разнообразие наблюдается в суточной и сезонной активности жужелиц. Но среди них явно преобладают виды с ночной и сумеречной активностью. Активность в сезоне обычно связана с оптимальным сочетанием температуры и влажности. Жужелицы — преимущественно мезофилы и гигрофилы, поэтому они активны в умеренно-теплые и влажные сезоны года.

Разнообразие занимаемых экологических ниш определяет морфологическое многообразие жужелиц. Среди них преобладают формы среднего размера (10—30 мм), но встречаются гиганты — 70—80 мм (из триб *Carabini*, *Anthiini*, *Helluonini*), обитающие на поверхности почвы, и мелкие формы — 1—2 мм (из триб *Trechini*, *Bembidiini*, *Lebiini*), проникающие в тонкие трещины почвы, коры. Жуки с дневной активностью обычно яркой окраски, а с ночной активностью — темной окраски. Разнообразие: степень склеротизации, скульптура покровов и хетотаксия. Поражает многообразие формы тела, конечностей *Carabidae*. Жужелицы как сухопутное семейство жуков из подотряда *Adephaga*, по-видимому, конкурировали за обладание экологическими нишами со многими семействами жуков подотряда *Polyphaga*. Этим объясняется широкая конвергенция между двумя подотрядами в габитуальном сходстве. Так, среди фитофильных жужелиц немало сходства с фитофильными *Polyphaga*. Тропические древесные жужелицы *Calophaena* похожи на усачей, *Orthogonius* — на хрущаков из чернотелок, фитофилы

Lebia обнаруживают сходство с листоедами, *Collyris* — с долгоносиками, *Odacantha* — с мягкотелками. Некоторые поверхностно обитающие жужелицы (отдельные виды *Carabus*) похожи на чернотелок. Мелкие жужелицы из трибы *Lebiini* с укороченными надкрыльями иногда напоминают стафилинид. Растительноядные жужелицы (*Zabrus*) габитуально сходны с пластинчатоусыми жуками. Но это сходство поверхностное, возникшее конвергентно на основе ограниченной общности занимаемых экологических ниш.

Диагноз семейства Carabidae. Имаго семейства Carabidae характеризуются рядом признаков, свойственных всему подотряду Aderphaga: задние тазики ног закрывают первый стернит брюшка; три первых стернита брюшка сросшиеся; все лапки 5-члениковые, усики нитевидные, вертлуги задних ног большие, лежащие параллельно основанию бедра. От водных семейств Aderphaga, характеризующихся наличием плавательных ног, Carabidae отличаются бегательными, ходильными или копателными ногами. От сухопутного семейства Rhysodidae с четковидными усиками и скрытым ротовым аппаратом Carabidae отличаются нитевидными или щетинковидными усиками и свободными ротовыми частями.

Ниже следует краткий обзор подсемейств и надтриб Carabidae. В основу обзора положены материалы из работ Линдрота [Lindroth, 1961—1969] и О. Л. Крыжановского [1976].

I. Подсемейство Trachypachinae — самое примитивное. Наиболее древний признак, сближающий это подсемейство с другими семействами Aderphaga, — крупные задние тазики, касающиеся эпиплевр надкрыльев. Эту особенность Trachypachinae некоторые авторы расценивают как свидетельство происхождения от водных Aderphaga [Bell, 1967; Crowson, 1967]. Такие примитивные признаки, как отсутствие выемки на внутреннем крае и вершинное расположение шпор на передних голених, сближают подсемейство Trachypachinae с другими примитивными подсемействами Carabidae: Metriinae, Paussinae, Cicindelinae. Подсемейство включает две трибы: Trachypachini, Gehringiini. К первой трибе относятся 2 рода: один — голарктический, другой — в Чили. В СССР встречается один вид — *Trachypachus zetterstedti* Gyll., распространенный в лесотундре и таежной зоне по берегам рек, в подстилке. Это хищная жужелица примитивного облика,

без резких черт специализации, небольшого размера — 4—5 мм. Триба Gehringiini содержит единственный вид на западе Северной Америки.

II. Подсемейство Metriinae относится к примитивным жужелицам, с вершинным расположением шпор на передних голених. В отличие от Trachypachinae у них имеется чистый аппарат для усиков на передних голених, но без вентрального расположения шпоры у основания вырезки, что свойственно высшим подсемействам Carabidae. К подсемейству относится одна триба — Metriini, содержащая род *Metrius* Eschz., распространенный в Северной Америке, в Калифорнии. Это хищная жужелица с ходильными ногами, по облику напоминает *Carabus* L. и чернотелок. Встречается на песке по берегам водоемов [Lindroth, 1961, 1963, 1966, 1968, 1969].

III. Подсемейство Paussinae отличается околовертвиной складкой на боковом крае надкрыльев. Сочетает признаки примитивности, такие, как вершинное расположение шпор на передних голених, с признаками узкой специализации к симбиозу с муравьями и термитами [Darlington, 1950]. У них наблюдаются регрессивные тенденции в строении ног, ротовых частей, органов чувств и развитие особых секреторных желез для привлечения муравьев и термитов. Подсемейство включает трибы Ozaenini, Protopaussini, Paussini, Cicindini, Nototylini. К нему относится свыше 550 видов, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий. В СССР — один вид — *Paussus turcicus* Friv., распространенный в Закавказье и Средней Азии. Живет в муравейниках *Pheidole pallidula* Nyl. [Крыжановский, 1965].

IV. Подсемейство Cicindelinae характеризуется крупной головой, сильно выпуклыми глазами, шире передне-спинки, и прикреплением усиков на лбу между мандибулами. Оно обладает примитивным признаком вершинного расположения шпор на передних голених и обширным комплексом признаков высокой специализации к активному хищничанию на поверхности почвы, реже — на деревьях, в разнообразных ландшафтах. О. Л. Крыжановский [1976] выделяет в нем две надтрибы — Collyritae и Cicindelitae. Collyritae включает более 250 видов из тропических областей земного шара, хищничающих на деревьях. Их тело узкое, с металлическим блеском, ноги лазательные, с расширенными члениками лапок. Развитие личинок — в древесине. Cicindelitae включает около

1150 видов, относящихся к трибам Megacerphalini, с циркум-тропическим ареалом, Mantichorini — из Южной Африки и Cicindelini — со всеветным ареалом. Развитие личинок — в почве. Cicindelini — активные дневные хищники, охотящиеся на поверхности почвы, прекрасно летающие. У них стройное тело, с длинными ногами, яркой окраски. Megacerphalini — морфоэкологически близки к Cicindelini, но их тело крупнее и массивнее. Резко отличаются от них Mantichorini, нелетающие, охотящиеся в ночное время. Их тело крупное, массивное, темной окраски, крылья недоразвиты. По облику напоминают некоторых Carabini. В СССР — один вид рода *Megacephala* Latr. — *M. euphratica* Dej. — из Закавказья и Средней Азии, более 40 видов рода *Cicindela* L., встречающихся во всех ландшафтных зонах, кроме тундры, но особенно обильно представленных в Средней Азии [Крыжановский, 1965].

V. Подсемейство Omophroninae характеризуется округлым выпуклым телом, широкой лопастью передне-спинки, прикрывающей щиток среднегруди, надкрыльями с 14—15 бороздками. Обладает примитивным признаком — вершинным расположением шпор на передних голених, а также узкой специализацией к обитанию во влажном рыхлом песке по берегам рек. Жужелицы этого подсемейства охотятся на поверхности песка, а для укрытия зарываются в песок. Подсемейство включает свыше 60 видов из Голарктики, Эфиопской и Индо-Малайской областей. В СССР — два вида рода *Omophron* Latr. Особенно широко представлен *O. limbatum* F. с палеарктическим ареалом, встречающийся во всех зонах, кроме Крайнего Севера. В связи с приспособлением к движению в сыпучем субстрате — тело обтекаемой формы, конвергентно сходное с телом плавунчиков (Halipidae).

VI. Подсемейство Carabinae — основное подсемейство высших Carabidae, характеризующихся плезиоморфным признаком в расположении шпор на передних голених. Только одна шпора расположена на вершине голени, а другая — на вентральной стороне. Вырезка для чистки усиков обычно хорошо развита. У Carabinae — 1—2 надглазничные поры, 6 видимых стернитов брюшка, голени ног достигают края надкрыльев, вершины надкрыльев без мембранального края (кроме *Zuphium*). Это самое обширное подсемейство, включающее 90% всех жужелиц, более 19 000 видов [Крыжановский, 1976]. О. Л. Крыжа-

новский [1976] выделяет в Carabinae 61 трибу и группирует их в 20 надтриб.

К надтрибе Carabitae относятся три трибы — всеветная Carabini, голарктическая Cychrini и австралийская Ramborini. Это крупные наземные хищники, часто с редуцированными крыльями. Для них характерно внекишечное пищеварение. Эта надтриба обладает рядом примитивных признаков. У них нет чистящего аппарата на голених, вентральная шпора на передних голених расположена близко к вершине. Наиболее обширен голарктический род *Carabus* L., включающий свыше 500 видов. В СССР этот род встречается по всей территории, особенно много видов в горных районах Кавказа и Средней Азии.

Надтриба Nebriitae имеет сходные примитивные признаки с Carabini в строении передних голених и отличается от последней наличием щетинконосной поры на наружном крае мандибул, окантованностью надкрыльев у основания и числом бороздок на них. В состав надтрибы входят голарктические трибы: Nebriini, Notiophilini и Opisthiini (более 250 видов). В СССР представлены первые две трибы. Это хищные, быстро бегающие жуки, обитающие в гигрофитных и мезофитных условиях.

Надтриба Elaphritae — со слабой вырезкой на передних голених, с щетинкой на мандибулах, с двумя надглазничными порами. Включает голарктическую трибу Elaphrini и распространенную в южном полушарии Migadopini. В СССР — около 20 видов родов *Elaphrus* F., *Blethisa* Bon., *Diacheila* Motsch. Это активные, поверхностные хищники, живущие по берегам рек.

Надтриба Loriceritae — с глубокой вырезкой на голених, без щетинки на внешней стороне мандибул, с очень длинными щетинками на 2—5-м члениках усиков. Включает одну трибу Loricerini с одним голарктическим родом *Loricera* Latr. В СССР — один вид — *Loricera pilicornis* F. Это быстро бегающие хищные жуки, встречающиеся в гигрофитных и мезофитных условиях.

Надтриба Siagonitae характеризуется уплощенным телом, покрытым волосками, отсутствием бороздок на надкрыльях, щетинками на наружной стороне мандибул, длинным первым члеником усиков. С. М. Яблоков-Хязорян [1976] включает в эту группу трибы: неотропические — Enceladini и Symbionotini — и Siagonini — из Средиземноморья, Эфиопской и Индо-Малайской областей. В СССР — один вид *Siagona* и три вида *Symbionotum*.

Эти виды встречаются в аридных условиях. Плоское тело позволяет им глубоко проникать в трещины почвы. Охотятся на поверхности почвы в сумерках.

Три надтрибы — *Scarititae* со. всесветным ареалом, *Hiletitae* из тропических областей обоих полушарий и *Broscoitae* — достаточно хорошо очерчены и вместе с тем близки по организации. Это роющие формы, обычно с копательными передними ногами, стебельчатой среднегрудью, короткими четковидными усиками. В СССР надтриба *Scarititae* представлена родами *Scarites* P. (11 видов), *Clivina* Latr. (5 видов), *Dyschirius* Bon. (около 80 видов), а *Broscoitae* — родами *Apotomus* Ill (3 вида), *Brosca* Pz. (4 вида), *Miscodera* Eschz. (1 вид). Надтриба *Psydridae* обладает сочетанием признаков, сближающим ее с *Broscoitae*, *Trechitae* и *Pterostichitae*. Распространена главным образом в Австралии. В СССР — один вид — *Nomius rugmaeus* Dej. — на Кавказе. Это мелкая хищная жужелица со скрытым образом жизни.

Надтриба *Trechitae* — одна из самых обширных, включает свыше 3000 видов. Включает мелких жужелиц с щетинкой в наружной борозде мандибул, с предвершинной бороздкой на надкрыльях, характерной хетотаксией. К надтрибе относятся трибы: *Trechini*, *Bembidiini*, *Pogonini* со всесветным ареалом и *Merizodini* — из южного полушария. Экология разнообразна. *Bembidiini*, *Pogonini* обитают во влажных стациях, чаще ведут активный, хищный образ жизни на поверхности почвы. *Pogonini* обитают по берегам солевых водоемов. Среди *Bembidiini* встречаются эндогеи, живущие в трещинах почвы, как *Limnastis* Motsch., *Tachys* Steph., или под корой, как *Tachyta* Kirby. *Trechini* частично обитают в подстилке, скважинах почвы, но чаще ведут скрытый образ жизни под камнями, в норах и пещерах. В связи со скрытым образом жизни у них часто редуцированы глаза, крылья, депигментированы покровы.

Надтриба *Patrobitae* занимает промежуточное положение между *Trechitae*, *Psydridae* и *Pterostichitae*, распространена в Голарктике. В СССР распространены роды *Patrobus* Chaud (5 видов) и *Deltomerus* Motsch. (до 15 видов). Это хищные жужелицы со стройным телом. Охотятся на поверхности почвы и в подстилке.

Надтриба *Pterostichitae* — самая крупная, включающая свыше 5000 видов, и наиболее разнообразная морфологически. Характеризуется отсутствием щетинки во внешней борозде мандибул, наличием двух надглазнич-

ных пор, трех расширенных члеников передних лапок у самцов, своеобразием в строении ног, груди, гениталий. К надтрибе относятся крупные трибы — *Pterostichini*, *Agonini* со всесветным ареалом, *Amarini* (= *Zabrini*) с голарктическим ареалом, а также мелкие трибы *Microcheilini*, *Chaetodactylini* с Мадагаскара, *Dercylini* — из тропических областей и *Cuneiprectini* — из Австралии. Большинство *Pterostichitae* — многоядные хищники, и только триба *Amarini* (*Zabrini*) приспособлена к смешанному и растительному питанию. Занимают широкий диапазон экологических ниш. *Pterostichitae* обитают на поверхности почвы, в подстилке, скважинах почвы, норах, пещерах, некоторые охотятся на деревьях. Живут во всех ландшафтных зонах земного шара.

Надтриба *Harpalitae* включает более 2600 видов, относящихся к трибам: *Harpalini* — со всесветным ареалом, *Amblystomini* — из тропиков восточного полушария и *Amorphomerini* — из Восточной Африки, *Spemacanthini* — из Патагонии и *Agonicini* — из Тасмании. В СССР — более 300 видов *Harpalini*. Надтриба характеризуется одной надглазничной порой, некоторыми особенностями строения вершинной части эпиплевр и гениталий. В надтрибе наблюдается переход от смешанного питания к сапрофагии и фитофагии. Встречаются во всех ландшафтных зонах, занимают преимущественно открытые пространства с травянистой растительностью.

Надтриба *Perigonitae* морфологически обособлена, включает 3 трибы, распространенные в тропиках, а также на Балканском полуострове.

Надтриба *Callistitae* включает более 1200 видов из трех триб: *Chlaeniini*, *Oodini*, *Licinini*. У них одна надглазничная пора, неукороченные надкрылья, особое строение тапиковых впадин, гениталий. Распространены большей частью в тропиках. В СССР — свыше 70 видов. Это хищные жужелицы, встречающиеся чаще во влажных местообитаниях, особенно по берегам. Некоторые виды известны как моллюскоеды. Активны на поверхности почвы.

Надтриба *Panagaetidae* по ряду черт близка к *Callistitae*, включает более 300 видов из тропических областей. В СССР — шесть видов.

Надтриба *Pentagonicitae* — с недостаточно ясным положением в системе, сочетает общие признаки с *Callistitae* и *Lebiidae*. Распространена в тропиках. В СССР — один вид в Приморье.

Надтриба *Odacanthitae* морфологически обособлена. Для них характерно вытянутое тело, узкая переднеспинка, уже головы, веретеновидный эдеагус, надкрылья часто усечены. Встречаются преимущественно в тропиках. В СССР — два вида рода *Odacantha* Рк. Это хищные жу-желицы, охотящиеся как на поверхности почвы, так и на растениях. У многих из них лазательные ноги, часто с расширенными члениками лапок.

Надтриба *Masoreitae* — с широким уплощенным телом, с косо усеченными надкрыльями, с особым вооружением ног; включает трибы *Masoreini* и *Graphipterini*, распространенные в тропиках и в аридных районах. Экологически многообразны. Среди них встречаются крупные поверхностные хищники; псаммофилы, передвигающиеся в песке, обитатели трещин почвы.

Надтриба *Labiitae* — одна из самых крупных в подсемействе *Carabinae*, включающая более 3000 видов 11 триб. У них передние тазиковые впадины с двумя щелями, переднеспинка обычно поперечная, усеченные надкрылья, задние голени без шипиков. Наиболее многочисленны в тропиках. В СССР преимущественно представлена триба *Labiini* (до 170 видов), один вид — из *Anthiini*, два вида *Dryptini* и несколько видов *Zuphiini*. Экологическое многообразие *Labiitae* велико. Среди них встречаются хищники, охотящиеся на деревьях, травах, поверхности почвы, в подстилке, почве, трещинах, пещерах. Известны термитофилы (*Orthogoniini*).

VII. Подсемейство *Brachininae* характеризуется усеченными надкрыльями с мембранальным краем на вершине. На брюшке — 7—8 видимых стернитов, 2 надглазничные щетинки, 2 щели на передних тазиковых впадинах. Включает две трибы: всеветную *Brachiniini* и *Srepidopterini*, распространенную в Африке и в Индо-Малайской области. В СССР распространено около 25 видов *Brachiniini*. Это хищные жу-желицы, охотящиеся на поверхности почвы и проникающие по трещинам в почву. Имеют защитное приспособление — анальные железы, выбрасывающие наружу едкую жидкость в пульверизованном состоянии.

VIII. Подсемейство *Pseudomorphinae* морфологически резко обособлено. Отсутствуют надглазничные поры, ноги короткие, их голени не достают края надкрыльев. Распространены в Австралии, Индо-Малайской области, в Южной Америке и на юге Северной Америки. Усики короткие,

прикрепляются снизу головы и вкладываются в бороздки. Передние тазиковые впадины закрыты. Есть основания предполагать, что это мирмекофилы, так как они неоднократно обнаруживались в муравейниках и обладают рядом черт деградации, свойственных симфилам.

ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Изучение жизненных форм жу-желиц началось недавно. Первыми появились работы по классификации морфо-экологических типов личинок жу-желиц [Шарова, 1957б, 1960], а позднее были сделаны попытки выделить жизненные формы имаго жу-желиц. В. Г. Мордкович [1970] и И. В. Стебаев [1971] подразделили жу-желиц юга Западной Сибири на несколько эколого-морфологических типов в зависимости от занимаемого ими яруса в биогеоценозе. Т. Н. Жаворонкова [1969, 1971] выделила трофические группы для некоторых жу-желиц Кустанайской области на основе особенностей строения мандибул, провентрикулюса кишечника и анализа состава пищи. Позднее была предложена иерархическая, эволюционно-экологическая система жизненных форм имаго жу-желиц на основе комплекса морфоэкологических признаков [Шарова, 1974а].

При выделении жизненных форм имаго жу-желиц были использованы следующие экологические принципы: тип питания, движения, занимаемый ярус, особенности суточной активности. В качестве морфологических критериев жизненных форм привлекались такие признаки, как форма тела, типы мандибул, ног, органов чувств, развитость крыльев, скульптура и окраска покровов. Для характеристики указанных признаков использовались структурные особенности и морфометрические показатели. Высшие категории жизненных форм имаго жу-желиц выделены на основе важнейших экологических принципов, с которыми связан обширный комплекс признаков, определяющих адаптивный облик. Классы выделены по комплексу признаков, связанных с типом питания, подклассы — по адаптациям к обитанию в определенном ярусе биоценоза и характеру движения. Морфологически эти категории жизненных форм охарактеризованы типом ротового аппарата, особенностями строения кишечника, типом конечностей, степенью развития органов чувств и наиболее су-

существенными чертами габитуса. Низшие категории жизненных форм выделены по комплексу адаптаций более частного характера. Серии, группы, подгруппы выделены на основании приспособлений к обитанию в микростациях ярусов биоценозов, к частным особенностям движения, характеру суточной активности. Морфологически низшие категории жизненных форм охарактеризованы вариантами строения ротового аппарата, органов чувств и некоторыми частными особенностями габитуса, степенью склеротизации, окраской, хетотаксией покровов.

Последовательность категорий жизненных форм в системе подчиняется эволюционному принципу и отражает наиболее существенные тенденции в морфоэкологической эволюции семейства.

Морфологически изучено свыше 600 видов имаго жужелиц. Выбор видов для морфологического изучения определялся задачей охватить максимально морфоэкологическое разнообразие семейства, для чего отбирались представители из всех основных систематических таксонов. Сравнительное изучение общего габитуса жужелиц с изготовлением фотографий и рисунков дало возможность провести первоначальную ориентировочную классификацию жизненных форм по морфологическому сходству. Дальнейший этап морфологического изучения был связан с проведением морфометрических исследований. Морфометрический метод в энтомологии используется чаще всего для изучения внутривидовой изменчивости у политипических видов [Kuntze, 1927; Krumbiegel, 1932, 1933, 1936; Zagarkin, 1934; Литвинова, 1972; Шарова, Седов, 1972; Крицкая, 1974]. Применение морфометрии при изучении жизненных форм началось относительно недавно и является новым перспективным методом, дающим возможность количественно и объективно оценивать характеристику признаков. Впервые некоторые морфометрические индексы ввел Б. П. Уваров [Uvarov, 1938] при описании морфоэкологических особенностей прямокрылых. Исследователи жизненных форм саранчовых расширили морфометрический анализ признаков [Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Черняховский, 1970; Стебаев, 1971]. Морфометрическое изучение ряда признаков у жизненных форм жуков проведено Г. С. Медведевым [1965] и В. Г. Мордковичем [1970, 1977]. В настоящей работе морфометрически исследованы 230 видов имаго жужелиц. Морфометрическое изучение проводили не по сериям экземпляров каждого вида,

как это принято при исследованиях внутривидовой изменчивости, а по сериям видов и родов из различных триб и подсемейств. Это связано с тем, что в работе проведено изучение крупных категорий жизненных форм жужелиц, достаточно резко отличающихся по своим морфоадаптациям, для чего не потребовались данные по внутривидовой, а часто и по внутривидовой изменчивости. Промеры жуков проводили по 25 размерным признакам с целью получить исчерпывающие данные о пропорциях отделов тела и конечностей. При этом был использован бинокуляр МБС-2 с окуляр-микрометром. Измерение длины отделов тела (голова, переднеспинка, надкрылья) проводили по средней линии между границами их сочленений. Длину головы измеряли без мандибул и верхней губы (от переднего края наличника до заднего края головы). Общую длину тела вычисляли как сумму длины головы, переднеспинки и надкрыльев. Измерение ширины переднеспинки и надкрыльев проводили в самом широком месте, а головы — перед глазами, в области приращения мандибул, так как этот признак характеризует массивность головной капсулы и мандибул в связи с пищевой специализацией или роющей деятельностью. Ширину тела вычисляли как среднюю арифметическую ширины головы, переднеспинки и надкрыльев. Высоту тела измеряли в области заднегруди между средними линиями этого сегмента. В связи с тем что высота тела в области заднегруди в зависимости от разных экологических условий обитания изменяется больше, чем высота других частей тела, этот признак выбран для характеристики жизненных форм. Величину глаз измеряли по двум показателям: по длине от переднего до заднего края глаза и по высоте от верхнего края до центра кривизны. Длину антенн вычисляли как сумму длины всех члеников. Длину мандибул измеряли от дорсального мышцелка до вершины. Измерение каждой из трех пар ног проводили по трем отделам: бедра, голени и лапки (без коготков). Длину отделов ног измеряли от сочленения до сочленения. Ширину бедра измеряли в самом широком месте, а голени — у вершины. Общую длину ноги вычисляли как сумму длин бедра, голени и лапки. Среднюю длину ног вычисляли как среднюю арифметическую длин трех пар ног.

Были вычислены 35 индексов пропорций тела и конечностей. Наиболее показательными оказались 10 индексов: S_T/L_T — отношение ширины головы перед глазами к дли-

не головы без верхней губы; S_T/L_T — отношение средней арифметической от ширины головы перед глазами, перед-неспинки и надкрыльев в самом широком месте к длине тела (от переднего края наличника до конца брюшка); H_T/L_T — отношение высоты тела в области заднегруди к длине тела; $L_{гл}/\sqrt{L_T}$ — отношение длины глаза от переднего до заднего края к корню квадратному от длины тела (это более объективно отражает коррелятивную зависимость между величиной глаз и длиной тела, чем их прямое отношение); $L_{нз}/L_T S_T$ — отношение средней арифметической длины трех пар ног (бедро + голень + лапка) во второй степени к произведению длины и ширины тела (этот индекс объективнее характеризует длинноногость, чем простое отношение длины ноги к длине тела, так как последние величины часто коррелятивно связаны); $L_{н1}/L_{н3}$ — отношение длины ног I и III пар; $L_{л3}/L_T$ — отношение длины лапки III пары ног к длине тела; S_{61}/L_{51} — отношение ширины бедра I пары ног к его длине; $S_{гол1}/L_{гол1}$ — отношение ширины голени передней ноги у вершины к ее длине, $L_{г}/L_T$ — отношение длины усика к длине тела.

ОБЗОР ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Основные контуры иерархической системы жизненных форм имаго жуужелиц очерчиваются следующим образом. Всего выделено три класса жизненных форм по трофической специализации: зоофаги, миксофитофаги и симфилов-мирмекофилы. Первыми в системе стоят зоофаги, к которым относятся подавляющее большинство жуужелиц, в том числе самые примитивные, реликтовые. Зоофаги занимают разнообразные ярусы в биоценозах и подразделяются на подклассы: фитобиос (обитатели растительности), эпигеобиос (обитатели поверхности почвы), стратобиос (обитатели подстилки, скважин и полостей почвы), геобиос (обитатели почвы), псаммоколимбеты (обитатели толщи песка). Маленькая часть жуужелиц относится к классу миксофитофагов, который включает жуужелиц со смешанным питанием, но имеющих морфологически выраженные адаптации к фитофагии. Этот тип питания для жуужелиц является вторичным, производным от зоофагии, что будет аргументировано в дальнейшем изложении. Класс миксофитофагов расположен в системе после зоо-

фагов в соответствии с принятыми выше эволюционными принципами. В классе миксофитофагов выделены подклассы по типу ярусного распределения жуужелиц: стратобиос (обитатели подстилки), стратохортобиос (обитатели подстилки, скважин почвы и травостоя), геохортобиос — обитатели толщи почвы и травостоя. Одновременно этот ряд подклассов отражает нарастание адаптаций к фитофагии. Завершает систему класс симфилов-мирмекофилов, резко уклонившийся по морфоадаптивным особенностям в связи с переходом к симбиозу с муравьями и термитами. Этот класс — также производный от зоофагов. Его наиболее специализированные представители сами не добывают пищу, а получают ее от своих хозяев.

Все перечисленные классы и подклассы подразделены на серии, группы и подгруппы жизненных форм по частным морфоэкологическим особенностям. Ниже приведена система жизненных форм имаго жуужелиц, в которой указаны типичные представители жизненных форм в ранге родов:

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Класс Зоофаги

Подкласс Фитобиос

Г р у п п ы:

- дендробионты (типа *Collyris* F.)
- хортобионты стеблевые (типа *Odacantha* Pk.)
- дендрохортобионты листовые (типа *Lebia* Latr.)
- дендробионты-термитофилы (типа *Orthogonius*)

Подкласс Эпигеобиос

Г р у п п ы:

- эпигеобионты ходящие, мелкие (типа *Trachypachus* Motsch.)
- эпигеобионты ходящие, крупные (типа *Carabus* L.)
- эпигеобионты бегающие (типа *Elaphrus* F.)
- эпигеобионты летающие (типа *Cicindela* L.)

Подкласс Стратобиос

Серия Стратобионты-скважники

Г р у п п ы:

- поверхностно-подстилочные (типа *Nebria* Latr.)
- подстилочные (типа *Calathus* Bon.)
- подстильно-трещинные (типа *Cymindis* Latr.)
- эндгеобионты (типа *Tachys* Steph.)
- подстильно-подкорные (типа *Dromius* Bon.)
- ботробионты (типа *Pristonychus* Dej.)

троглобионты (типа *Arhaenops* Bonv.)

Серия Стратобионты зарывающиеся

Г р у п п ы:

подстильно-почвенные (типа *Pterostichus* Bon.)

подстильно-трепцинные (типа *Siagona* Latr.)

ботробионты (типа *Taphoxenus* Motsch.)

троглобионты (типа *Spraemolops*)

Подкласс Геобиос

Г р у п п ы:

геобионты бегающие-роющие (типа *Brosicus* Pz.)

геобионты роющие (типа *Scarites* F.)

Подкласс Псаммоколимбеты

Г р у п п ы:

прибрежные (типа *Omphion* Latr.)

барханые (типа *Discoptera* Sem.)

Класс Миксофитофаги

Подкласс Стратобиос

Г р у п п ы:

стратобионты-скважники (типа *Stenolophus* Latr.)

Подкласс Стратохортобиос

Г р у п п ы:

стратохортобионты (типа *Ophonus* Steph.)

Подкласс Геохортобиос

Г р у п п ы:

геохортобионты гарпалоидные (типа *Harpalus* Latr.)

геохортобионты заброидные (типа *Zabrus* Clairv.)

геохортобионты дитомоидные (типа *Ditonus* Bon.)

Класс Симфиллы-мирменофиллы (типа *Paussus* L.)

Основой для классификации жизненных форм на трофические классы послужили как собственные морфологические исследования и экологические наблюдения, так и данные из литературы. Краткие сведения о питании и других экологических особенностях многих жужелиц содержатся в ряде крупных монографий [Jeannel, 1941 — 1942; Lindroth, 1945, 1949, 1969; Darlington, 1950, 1952; Vandel, 1964; Крыжановский, 1965; Habu, 1967; Thiele, 1977 и др.]. Имеются также экспериментальные исследования и наблюдения, проведенные за питанием главным образом полевых жужелиц. Роль хищных жужелиц в уничтожении вредителей сельского и лесного хозяйства отмечалась многими отечественными энтомологами [Лучник, 1931; Аверин, 1939; Григорьева, 1950; Шапиро, 1950; Воронцов, 1957; Стипрайс, 1958; Шуровенков, 1962;

Иняева, 1965; Коршунов, 1965; Бакасова, 1968а; Андреев, 1972] и зарубежными исследователями [Burgess, Collins, 1915; Sweetman, 1936; Burmeister, 1939; Nolte, 1940; Lindroth, 1945, 1949; Scherney, 1955, 1959, 1960; Dinther, Mensink, 1965; Tischler, 1965; Dinther, 1966]. Данные о вредности растительноядных жужелиц имеются в многочисленных сводках и статьях по энтомологии [Штакельберг, 1932; Шеголев и др., 1937; Тулашвили, 1941; Добровольский, 1951; Кряжева, 1962, 1963, 1964; 1965; Найденов, 1965, 1967; Исаичев, 1969] и за рубежом [Ext, 1923; Blunk, 1932; Kirchner, 1939; Mühle, 1940; Арабаджиев, Балеvский и др., 1953; Briggs, 1965].

Особый интерес для выяснения пищевой специфики жужелиц представляют работы по изучению содержимого кишечника и строения ротового аппарата и проventрикулюса кишечника [Forbes, 1883; Davies, 1953; Reichenbach-Klinke, 1953а, b; Skuharvú, 1958b, 1959; Ganagaranjan, 1966; Бакасова, 1968б; Жаворонкова, 1969; Kabacik-Wasylik, 1971]. В этих работах приведены данные по составу пищи и по изменению кормового режима в течение сезона для нескольких десятков видов жужелиц. Интересны исследования, в которых морфология ротового аппарата жужелиц сопоставлена с пищевой специализацией [Pauly, 1915; Williams, 1938; Franz, 1943; Isely, 1944; Mitchell, 1971]. Большие перспективы имеет изучение пищевой специализации жужелиц серологическим методом [Соболева-Докучаева, 1972; Куперштейн, 1974, 1975].

Ряд перечисленных работ убедительно свидетельствует о том, что морфологические структуры отражают наиболее устойчивые в процессе эволюции адаптации, и потому по морфоэкологическим данным можно смело судить о типе трофической специализации насекомых. Блестящим примером таких исследований могут служить работы Б. Р. Стригановой [1964, 1966], посвященные пищевой специализации личинок жуков, Г. С. Медведева [1959] — по типам ротовых аппаратов у жуков-чернотелок — и Н. П. Кривошеиной [1968, 1969] — по морфоэкологическим адаптациям у личинок двукрылых. На этом основании морфологические адаптации к питанию положены в основу подразделения жизненных форм жужелиц на три класса. Между классами имеются переходы по типу питания. Так, среди зоофагов есть формы, использующие в качестве дополнительного питания растительную пищу

(*Calathus* Bon., *Pterostichus* Bon.), а некоторые миксо-фитофаги (*Amara* Bon., *Ophonus* Steph., *Harpalus* Latr.) нередко хищничают. Но в основе пищевой специализации одних лежат морфологические адаптации к хищничанию, других — к растительности. Между зоофагами и симфилами также наблюдается плавный морфоэкологический переход от хищных жуков к факультативным и облигатным симфилам-мирмекофилам в подсемействе Paussinae [Darlington, 1950]. Ниже следует обзор системы жизненных форм имаго жужелиц по классам. Морфологическая и морфометрическая характеристики жизненных форм см. на рис. 1 и в табл. 1.

Класс Зоофаги. К этому классу относятся большинство жужелиц. Это облигатные хищники или виды со смешанным питанием, дополнительно использующие растительную пищу. Для зоофагов характерно как внутрикишечное, так и внекишечное пищеварение. Класс включает подавляющее большинство видов жужелиц, за исключением подсемейства Paussinae, надтрибы Harpalinae и трибы Amagini из подсемейства Carabinae.

Тип питания жужелиц отражается на строении мандибул. У большинства зоофагов мандибулы длинные (их длина обычно в 2—4 раза превышает ширину у основания), острые, часто саблевидно изогнутые, сильно выступающие вперед. Режущая часть мандибул значительно длиннее молярной части. Разнообразие форм мандибул зоофагов показано на рис. 1, Б, 1—8. У специализированных зоофагов, представленных монофагами и олигофагами, наблюдаются особые приспособления, связанные с характером питания. Так, хищники с внекишечным пищеварением (Cicindelini, Carabini) имеют на мандибулах крупный острый ретинакул и часто дополнительные зубцы на режущем крае для прокусывания и удержания жертвы, а также цедильный аппарат на вентральной стороне мандибул, состоящий из щетки длинных густых волосков по продольному килю (рис. 1, Б, 2, 3). У жужелиц, с внутрикишечным пищеварением цедильный аппарат развит слабо или отсутствует (*Bembidion* Latr., *Trechus* Clairv., *Trachypachus* Motsch. и др.). У жужелиц, дробящих раковины моллюсков, мандибулы короткие, массивные, асимметричные, часто с выемчатой вершиной и короткой и гладкой молярной частью (*Licinus* Latr., *Badister* Clairv.). У коллемболоедов мандибулы с распластанным внешним краем и острой вершиной (*Loricera*

Latr., *Leistus* Fröl.). У жужелиц, питающихся насекомыми с твердыми покровами, в основном жуками, мандибулы массивные, длинные, иногда с бугорчатым режущим краем (*Brosicus*, *Scarites*).

Тип питания характеризуется и особенностями строения кишечника. У зоофагов длина кишечника превышает длину тела в 1,3—1,5 раза, провентрикулус удлинённый. У хищников с внекишечным пищеварением провентрикулус выстлан длинными густыми цедильными волосками (*Carabus* L., *Calosoma* Web.), а у хищников с внутрикишечным пищеварением — короткими волосками (*Brosicus* Pz.) или имеется слабо выраженная терка из твердых шпиков (*Pterostichus* Bon.). Средняя кишка зоофагов длинная и по всей поверхности густо покрыта короткими железистыми папиллами, выделяющими пищеварительные ферменты.

С типом питания связан и ряд других морфологических особенностей. Так, у большинства зоофагов стройное тело, часто продолговатая голова, иногда с шейным перехватом, обычно сильно выступающие мандибулы, длинные усики и ноги. Широкая голова без шейного перехвата характерна для некоторых роющих форм, а также для видов, питающихся насекомыми с твердыми покровами или моллюсками (*Brosicus* Pz., *Scarites* F., *Licinus* Latr.) (см. рис. 1, А, 1—5). Строение ног у зоофагов связано со способом добывания пищи. Активные хищники, преследующие добычу, обладают длинными бегательными или ходильными ногами; охотящиеся на растениях — лазательными, роющие хищники — короткими копательными ногами. Некоторые подстилочно-почвенные жужелицы обладают бегательно-лазательными или бегательно-роющими ногами (см. рис. 1, В, Г, 1—8). Активные, подвижные хищники (с дневной активностью) имеют развитые органы чувств, длинные опущенные усики, крупные выпуклые глаза. У скрытоживущих жужелиц глаза иногда редуцируются. Класс зоофагов подразделяется на подклассы по специализации к обитанию в определенных ярусах биоценоза.

Подкласс фитобиос. Включает жужелиц, специализированных к обитанию на деревьях, кустарниках и травах. Большинство фитобионтов характерно для тропиков, и лишь немногие встречаются в умеренных широтах. Это хищники, охотящиеся в ярусе растительности, но большинство из них не теряет связь с подстилкой.

48 Таблица 1. Морфометрическая характеристика жизненных форм имаго жувелиц

Жизненные формы		Пропорция тела			Органы чувств	
класс, подкласс	группа	$\frac{S_T}{L_T}$	$\frac{S_T}{L_T}$	$\frac{H_T}{L_T}$	$\frac{L_y}{L_T}$	$\frac{L_{ГЛ}}{\sqrt{L_T^2}}$
Зоофаги Фитобиос	1	0,37—0,82	0,12—0,22	0,16—0,23	0,29—1,10	0,20—0,44
	2	0,57—0,71	0,18—0,22	0,16—0,20	0,47—0,56	0,13—0,21
	3	0,63—0,86	0,24—0,28	0,19—0,24	0,39—0,55	0,17—0,23
	4	0,90	0,29	0,25	0,37	0,27
Эпигеобиос	5	0,77—1,00	0,26—0,28	0,26—0,28	0,42—0,56	0,13—0,17
	6	0,55—1,10	0,20—0,34	0,23—0,37	0,35—0,67	0,19—0,43
	7	0,66—0,97	0,24—0,28	0,24—0,29	0,34—0,55	0,22—0,38
	8	0,64—1,10	0,24—0,30	0,24—0,30	0,45—0,75	0,26—0,51
Стратобиос	9	0,62—1,36	0,19—0,36	0,15—0,27	0,29—0,83	0—0,30
	10	0,64—1,50	0,23—0,31	0,13—0,27	0,34—0,67	0—0,29
Геобиос	11	0,72—1,10	0,22—0,28	0,17—0,28	0,24—0,50	0—0,26
	12	1,00—1,50	0,22—0,31	0,20—0,27	0,24—0,32	0—0,19
Псаммоколимбеты	13	1,20	0,44	0,64	0,57	0,23
	14	0,70	0,29	0,24	0,53	0,28—0,31
Миксофитофаги Стратобиос Стратохортобиос Геохортобиос	15	0,60—1,00	0,24—0,28	0,18—0,26	0,41—0,49	0,12—0,18
	16	0,80—1,10	0,26—0,33	0,21—0,29	0,36—0,49	0,12—0,25
	17	0,87—1,30	0,28—0,34	0,23—0,28	0,29—0,45	0,13—0,23
	18	0,86—1,20	0,31—0,34	0,25—0,30	0,27—0,37	0,18—0,21
	19	0,90—1,24	0,27—0,36	0,22—0,28	0,40—0,54	0,15—0,30
Симфилы	20	0,93—1,00	0,23—0,24	0,23—0,24	0,27—0,28	0,10—0,22

Таблица 1 (продолжение)

Жизненные формы		Органы чувств	Пропорция ног			
класс, подкласс	группа	$\frac{L_{H2}}{L_T S_T}$	$\frac{L_{H1}}{L_{H3}}$	$\frac{L_{Л3}}{L_T}$	$\frac{S_{61}}{L_{61}}$	$\frac{S_{Гол1}}{L_{Гол1}}$
Зоофаги Фитобиос	1	1,9—6,8	0,58—0,80	0,18—0,49	0,13—0,27	0,09—0,14
	2	1,5—2,4	0,72—0,83	0,14—0,24	0,24—0,33	0,12—0,17
	3	1,1—1,7	0,65—0,72	0,17—0,21	0,29—0,39	0,13—0,19
	4	1,5	0,73	0,23	0,40	0,25
Эпигеобиос	5	1,1—1,2	0,71—0,76	0,14—0,25	0,37	0,21—0,24
	6	1,3—2,6	0,58—0,77	0,19—0,36	0,21—0,40	0,14—0,30
	7	1,4—1,8	0,63—0,71	0,22—0,26	0,26—0,33	0,15—0,18
	8	2,2—4,9	0,60—0,71	0,30—0,41	0,15—0,29	0,0—0,17
Стратобиос	9	0,8—2,5	0,59—0,86	0,14—0,34	0,14—0,43	0,09—0,26
	10	0,8—2,2	0,59—0,86	0,14—0,28	0,19—0,44	0,16—0,33
Геобиос	11	0,7—1,9	0,64—0,78	0,16—0,34	0,29—0,40	0,22—0,27
	12	0,6—0,9	0,80—0,92	0,10—0,16	0,33—0,60	0,29—0,40
Псаммоколимбеты	13	1,4	0,46	0,34	0,30	0,19
	14	1,8	0,62	0,20—0,24	0,27—0,33	0,24—0,25
Миксофитофаги Стратобиос Стратохортобиос Геохортобиос	15	0,9—1,3	0,51—0,77	0,15—0,22	0,33—0,40	0,17—0,20
	16	1,0—1,5	0,57—0,74	0,16—0,29	0,35—0,45	0,18—0,29
	17	0,6—1,4	0,64—0,80	0,14—0,28	0,28—0,48	0,23—0,35
	18	0,8—1,1	0,65—0,86	0,14—0,24	0,34—0,42	0,29—0,37
	19	1,1—1,9	0,52—0,82	0,15—0,22	0,23—0,35	0,23—0,30
	Симфилы	20	1,1	0,91—0,98	0,10—0,12	0,27—0,35

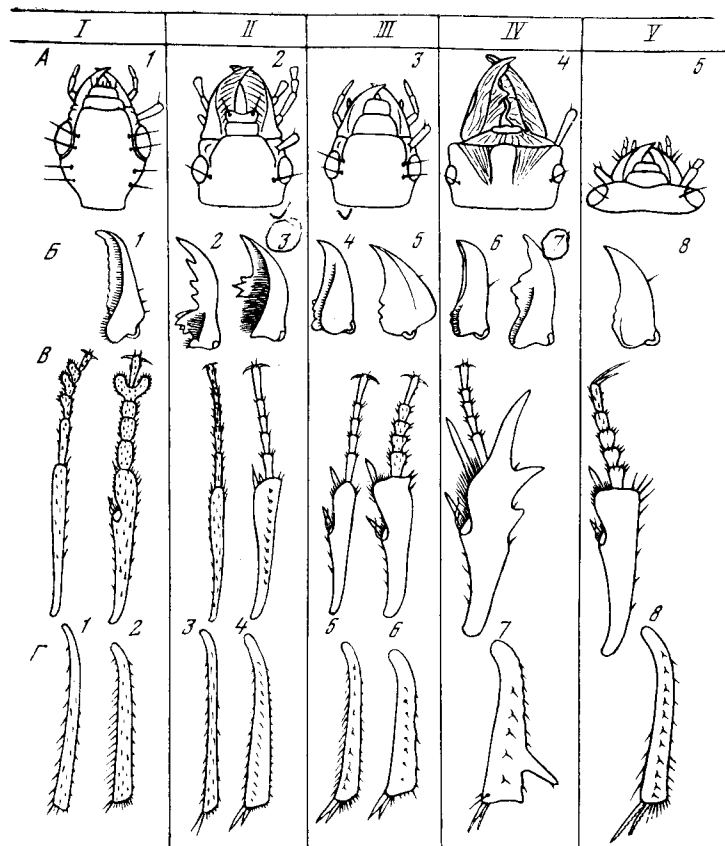
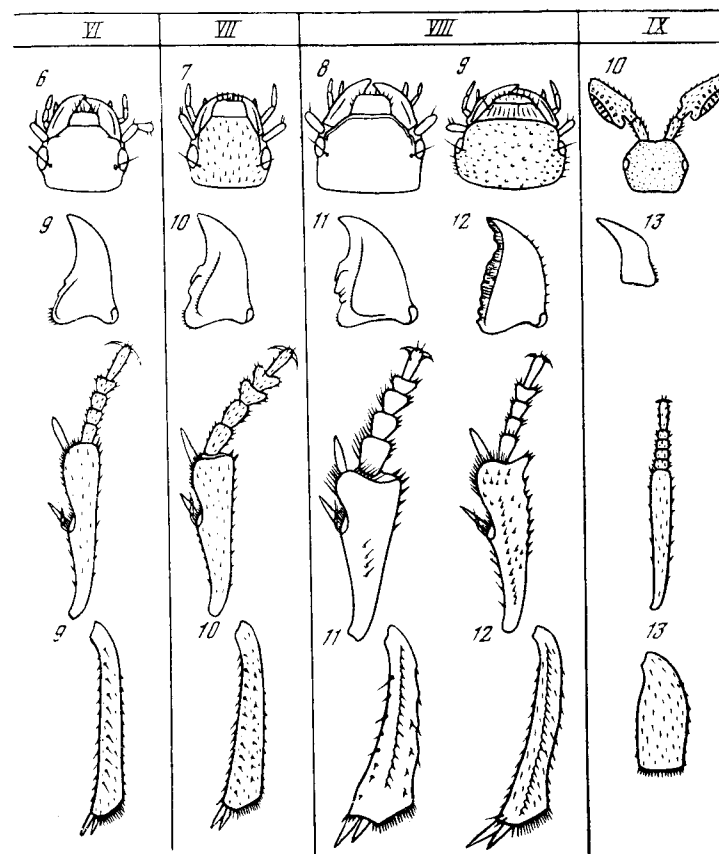


Рис. 1. Морфологическая характеристика жизненных форм имаго жуужелиц

Класс зоофаги (I—V): I — подкласс фитобиос, II — эпигеобиос, III — стратобиос, IV — геобиос, V — псаммоколимбеты; класс миксофитофаги (VI—VIII): VI — подкласс стратобиос, VII — стратохортобиос, VIII — геохортобиос; класс симфилы (IX). А — голова сверху: 1 — *Odacantha*, 2 — *Calosoma*, 3 — *Calathus*, 4 — *Scarites*, 5 — *Omophron*, 6 — *Stenolophus*, 7 — *Ophonus*, 8 — *Zabrus*, 9 — *Ditomus*, 10 — *Paussus*; Б — мандибула левая снизу: 1 — *Drypta*, 2 — *Cicindela*, 3 — *Carabus*, 4 — *Calathus*, 5 — *Leistus*, 6 — *Brosicus*, 7 — *Scarites*, 8 — *Omophron*, 9 — *Dichirotrichus*, 10 — *Pseudophonus*, 11 — *Amarra* (*Curtonotus*), 12 — *Ditomus*, 13 — *Paussus*; В, Г — голень и лапка передние, голень средняя: 1 — *Collyris*, 2 — *Drypta*, 3 — *Cicindela*, 4 — *Carabus*, 5 — *Calathus*, 6 — *Molops*, 7 — *Clivina*, 8 — *Discoptera*, 9 — *Dichirotrichus*, 10 — *Ophonus*, 11 — *Zabrus*, 12 — *Chilotomus*, 13 — *Paussus*



Подкласс фитобиос включает трибы жуужелиц с тропическим распространением (*Collyrini*, *Pogonostomini*, *Galeritini*, *Agrini*, *Orthogoniini*) и представителей из триб с более широким ареалом (*Odacanthini*, *Lebiini*, *Dryptini*, *Pterostichini*). Морфология и экология фитофильных жуужелиц отражена в ряде монографий [Chaudoir, 1872; Basilewsky, 1960, 1963; Habu, 1961; Darlington, 1963; Jedlička, 1963].

У фитобионтов — широкий диапазон морфоэкологических особенностей. Их общая отличительная черта — лазательный тип ног. Основную роль в лазании выполняют лапки всех трех пар ног. Лапки обычно расширены, с двулопастным или асимметричным предпоследним члеником и снизу покрыты густым войлоком волосков. Ко-



Рис. 2. *Collyris crassicornis* Dej.

готки часто зубчатые. Реже лапки слабо расширены или узкие, но длинные и цепкие, охватывающие стебли трав.

Габитус фитофильных жужелиц разнообразен и обнаруживает конвергентное сходство с фитофилами из других семейств жуков: усачей, мягкотелок, долгоносиков и чернотелок. Среди фитобионтов выделены четыре группы жизненных форм, различающиеся по морфоэкологическим особенностям.

Группа дендробионты (типа *Collyris* F.) включает узкотелых, узкоголовых, длинноногих жужелиц с хорошо

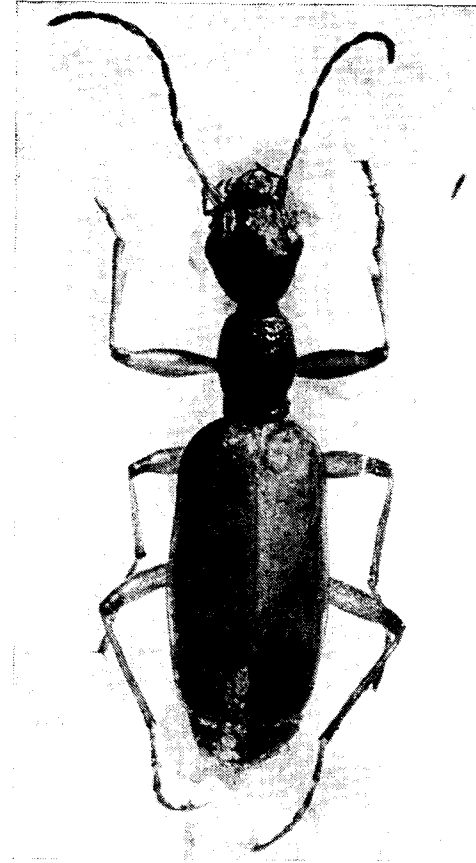


Рис. 3. *Odacantha melanura* L.

развитыми органами чувств (рис. 2). К ним относятся очень подвижные тропические скакуны из триб Collygini, Pogonostomini, а также жужелицы из триб Agrini и Galeitini. Менее специализированные представители этой группы относятся к трибе Lebiini (*Catascopus*, *Pericalus*, *Miscelus*), некоторые из них встречаются в фауне СССР.

Группа фитобионты стеблевые (типа *Odacantha* Pk.) состоит из также узкотелых, узкоголовых жужелиц, но с более короткими ногами, менее развитыми органами чувств (рис. 3). Лапки часто с расширенными члениками,



Рис. 4. *Lebia menetriesi* Ball.

но могут быть и узкими, хватательными. К этой группе относятся: Odacanthini (*Odacantha* Pk., *Collyris*), Dryptini (*Drypta* Latr.), Lebiini (*Demetrias* Bon.), Hexagoniini (*Hexagonia*, *Stenodactyla*).

Группа дендро-хортобионты листовые (типа *Lebia* Latr.) — относительно менее подвижные жужелицы, питающиеся на листьях и соцветиях растений различными личинками и глями. Их тело расширенное, укороченное, часто яркоокрашенное (рис. 4). По облику они сходны с некоторыми листоедами. К ним относятся многие *Lebia*



Рис. 5. *Orthogonius aerogonus* Wim.

Latr., *Calleida* из трибы Lebiini и некоторые *Colpodes* из трибы Pterostichini.

Группа дендробионты-термитофилы (типа *Orthogonius*) включает исключительно тропических жужелиц трибы Orthogoniini. Это хорошо лазящие по деревьям жуки, проникающие в древесные гнезда термитов для откладки яиц, так как там развиваются их личинки [Andrewes, 1929]. Тело жуков расширенное, бурое, с гибкими покровами; ноги лазатель-опорные, с расширенной лазательной лапкой и утолщенными голеньями, вооруженными ши-

пиками. Их ноги приспособлены как к лазанию, так и к движению в ходах термитов (рис. 5).

Подкласс Эпигеобиос. Включает жуужелиц, специализированных к обитанию на поверхности почвы. Ноги бегательного или ходильного типа, с круглыми в поперечном сечении голеньями, обычно с длинной лапкой. Членики лапок удлиненные, сверху выпуклые, снизу с опорными шипиками, коготки простые. Тело выпуклое, его высота наибольшая среди жуужелиц. У некоторых видов выражена субэлитральная полость. Покровы тела сильно склеротизированы, у видов с дневной активностью ярко окрашены, с металлическим блеском, а у некоторых ксерофилов покрыты чешуйками. Органы чувств хорошо развиты. Эпигеобиос представлены несколькими группами жизненных форм.

Группа эпигеобионты ходящие, мелкие (типа *Trachypachus* Motsch.) — наиболее примитивная по экологической специализации. Это обитатели берегов водоемов, с сумеречной активностью, не совершают далеких миграций. Группа включает примитивных жуужелиц триб *Trachypachini*, *Gehringiini*. Крылья развиты. Ноги относительно короткие, со слабо вооруженными голеньями. У *Trachypachus* увеличенные тазики. Окраска темная. Глаза небольшие, усики средней длины (рис. 6).

Группа эпигеобионты ходящие, крупные (типа *Carabus* L.) приспособлена к пешеходным миграциям в поисках крупной малоподвижной добычи. Большинство из них утратили способность к полету. К группе относятся мезофилы из триб *Carabini*, *Cychrini*, *Metriini*, некоторые *Panagaeini* (*Tefflus*), *Helluonini* (*Helluo*, *Microlestia*), *Pterostichini* (*Eudromus*), нелетающие *Megacephalini* (*Omus*, *Amblycheila*); некоторые ксерофилы — *Anthiini* (*Anthia* Web., *Polyhirma*), *Mantichorini* (*Mantichora*). Ноги ходильные, длинные, с утолщенными бедрами, а часто и голеньями, с лапкой, вооруженной снизу крепкими шипиками; коготки крупные, опорные. Большинство активны ночью и имеют темную окраску, длинные усики и небольшие глаза (рис. 7). Виды с дневной активностью более ярко окрашены. При поисках добычи большое значение имеют органы осязания и обоняния на усиках и щупиках. Группа включает многообразные по специализации виды, в том числе приспособленные к лазанию по деревьям в поисках гусениц (*Calosoma sycophanta* L., *C. inquisitor* L. — подгруппа дендро-эпигеобионты).



Рис. 6. *Trachypachus zetterstedti* Gyll.

Группа эпигеобионты бегающие (типы *Elaphrus* F.) — специализированные обитатели берегов водоемов. Это активные дневные хищники, охотящиеся за подвижной добычей. К группе относятся *Elaphrini*, *Opisthiini*, некоторые *Bembidiini* (*Asaphidion* Goz., *Bembidion* Latr., s. g. *Bracteon* Net. и подобные). Формой тела, головы с ниспадающим лбом, выпуклыми глазами напоминают *Cicindela* L., но ноги у них значительно короче, бедра толще, крылья развиты слабее, усики и глаза меньших размеров (рис. 8).



Рис. 7. *Carabus fossulatus*

Группа эпигеобионты летающие (типа *Cicindela* L.) включает жуужелиц трибы *Cicindelini* и летающие виды из трибы *Megacerphalini*. Для них полет — основной способ передвижения при охоте за подвижными, летающими насекомыми. У них прекрасно развиты крылья, а ноги очень тонкие и длинные, легко пружинящие при взлете и посадке. Обычно активны днем и имеют яркую или покровительственную окраску. Форма головы с ниспадающим лбом и очень крупными глазами с большим полем зрения (рис. 9). В этой группе по ряду морфологических

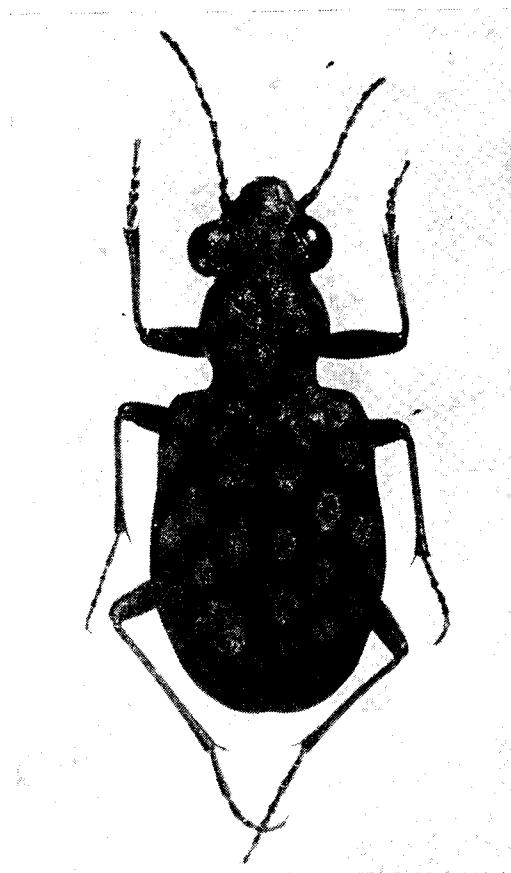


Рис. 8. *Elaphrus riparius* L.

особенностей отличаются пустынные скакуны *Megacerphala euphratica* Dej. с сумеречной и ночной активностью (Крыжановский, 1965).

Подкласс Стратобиос. Самый обширный подкласс среди зоофагов. Это обитатели подстилки, скважин почвы, нор, пещер, подкорных ходов, имеющие сходный облик в связи с полускрытым или скрытым образом жизни и особенностями движения в занимаемом ярусе. Общая черта подкласса — уплощенность тела, реже тело выпуклое, но в этом случае покровы мягкие, а надкрылья часто укор-

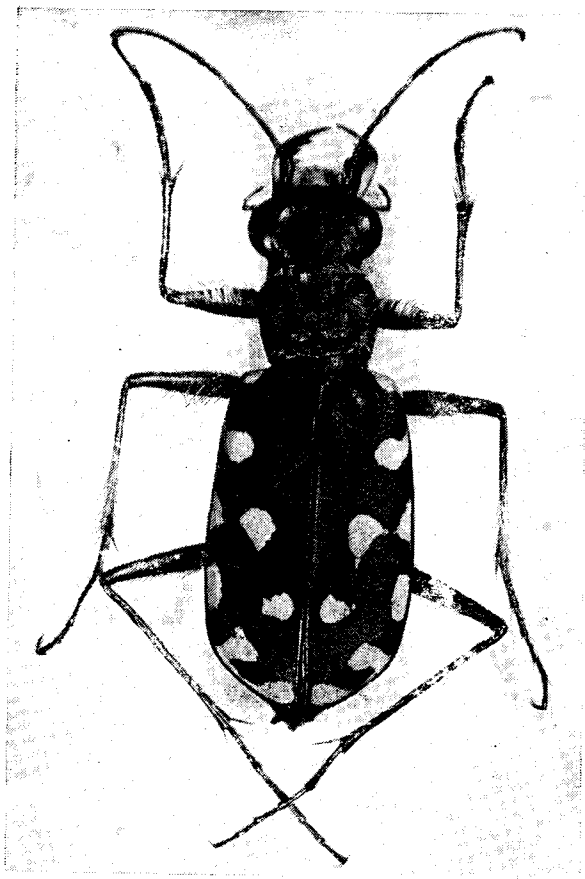


Рис. 9. *Cicindela lunulata nemoralis* Ol.

рочены. Ноги разнообразны по форме и часто мультифункциональны. Они могут быть бегательными, бегательно-лазательными с цепкой лашкой, с простыми или с зазубренными коготками, бегательно-лазательно-копательными, бегательно-копательными. В случае выраженности копательной функции передние голени расширены, уплощены у вершины и с шипиками по внешнему краю. Стратобионты подразделяются на две серии групп жизненных форм: скважники и зарывающиеся.

Серия стратобионты-скважники. Это жужелицы, пе-

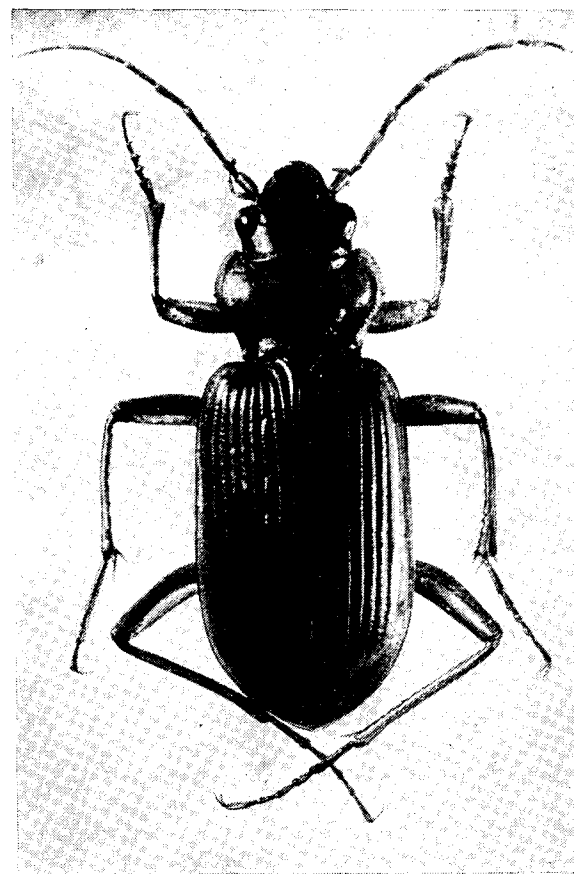


Рис. 10. *Nebria limbigera*

редвигающиеся в подстилке, почве и под корой по скважинам и имеющие стройное тело с гибкими или мягкими покровами, бегательные или бегательно-лазательные ноги.

Группа поверхностно-подстилочные (типа *Nebria* Latr.) занимает промежуточное положение между эпигеобиосом и стратобиосом. Это подстилочные жужелицы, ведущие относительно открытый образ жизни, часто с дневной активностью. Покровы чаще яркой окраски, нередко с металлическим блеском. Тело слабо уплощено. Органы чувств хорошо развиты (рис. 10). К ним относят-

ся: Nebriini (большинство), Notiophilini, Loricerini, многие Chlaeniini (*Chlaenius* Bon., *Callistus* Bon.), некоторые Licinini (*Licinus* Latr., *Badister bipustulatus* F.), Panagaeini (*Panagaeus* Latr.), некоторые Pterostichini (*Agonum impressum* Pz., *A. sexpunctatum* L.), Pogonini (*Pogonus* Nic.), Bembidiini (*Bembidion* Latr. s. str., *Peryphus* Steph., *Tachyura* Motsch. и др.).

Группа подстилочные (типа *Calathus* Bon.) — скрытоживущие обитатели подстилки. Их тело более уплощенное, чем у жуков предыдущей группы, покровы слабее склеротизованы, окраска темная или бурая. Органы зрения развиты слабее (рис. 11). К группе относятся Patrobini (*Patrobis* Steph., *Deltomerus*), Pterostichini (*Calathus* Bon., *Synuchus* Gyll., *Platyderus*, *Agonum assimile* Pk., *A. obscurum* Hbst., *Stomis* Clairv.), Trechini (*Trechus rubens* F., *Eraphius secalis* Pk. и подобные), Bembidiini (*Bembidion lampros* Hbst., *Synechostichnus* Motsch.), Licinini (*Badister peltatus* Pz. и др.).

Группа подстильно-трещинные (типа *Cymindis* Latr.) наиболее характерна для аридных областей. Ее представители обитают не только в подстилке, но и в довольно глубоких трещинах почвы. Тело сильно уплощено, гибкое, с мягкими покровами; надкрылья часто укорочены; глаза средней величины, реже слабо развиты (рис. 12). Группа включает Lebiini (*Cymindis* Latr., *Metabletus* Schm.-Goeb., *Microlestes* Schm.-Goeb., *Apristus* Chaud. и др.), Masoreini (*Masoreus* Dej., *Corsyra* Dej.), Zuphiini (*Polystichus* Bon., некоторые *Zuphium* Latr.), Brachinini (*Brachinus* Web., *Mastax* Fisch.-W.), некоторые альпийские *Nebria* Latr. с сильно уплощенным телом и *Carabus* (*Tribax*).

Группа эндогеобионты (типа *Tachys* Steph.) — очень мелкие жужелицы, скрыто живущие в подстилке, трещинах почвы, иногда в норах, пещерах. Их морфологическая специализация выражается в резком уменьшении размеров, уплощенности тела, слабой склеротизации и депигментации покровов, редукции глаз, иногда в развитии длинных чувствующих щетинок на теле. К ним относятся Bembidiini (*Tachys* Steph., *Limnastis* Motsch., *Anillina*), Trechini (многие *Trechus* Clairv.), Zuphiini (*Zuphium* Latr.).

Группа подстильно-подкорные (типа *Dromius* Bon.) включает очень мелких жужелиц, живущих в подстилке и под корой или только под корой. По общему облику

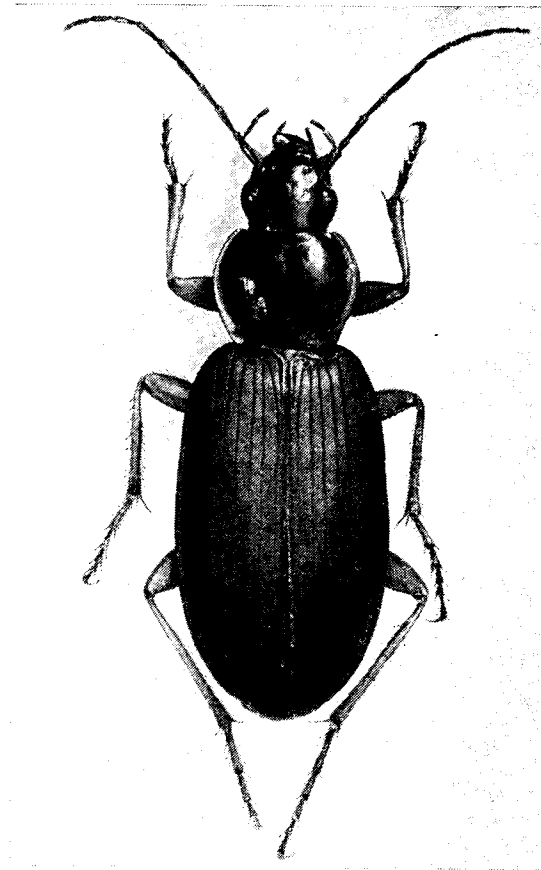


Рис. 11. *Calathus halensis* Schall.

близки эндогеобионтам. Специализированные представители этой группы обладают бегательно-лазательными ногами с сильно зубчатыми коготками. К группе относятся: Lebiini (*Dromius* Bon.), Bembidiini (*Tachyta* Kby.).

Группа ботробионты (типы *Laemostenus* Bon.) — обитатели нор грызунов. По облику близки подстильным стратобионтам, но отличаются более крупными размерами, большей длинноногостью, значительной редукцией глаз. Нередко наблюдается депигментация покровов. К ним относятся некоторые Pterostichini (*Pristonychus* Bon., *Sphodrus* Clairv.) (рис. 13).

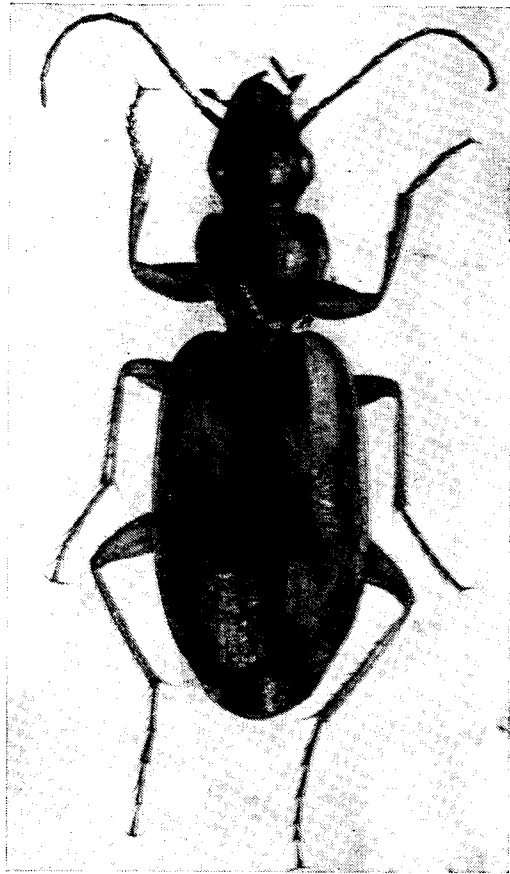


Рис. 12. *Cymindis picta* Pall.

Группа троглобионты (типа *Aphaenops* Bonv.) — специализированные обитатели пещер. Это депигментированные, бескрылые, слепые жуки, с длинными усиками, с очень длинными чувствующими щетинками на надкрыльях, голове и переднеспинке (рис. 14). К ним относятся главным образом Trechini (*Aphaenops* Bonv., *Anophthalmus* и подобные), некоторые Vembidiini (*Oreocys*, *Pseudolimnaeum*) и Pterostichini (*Trogloorites*).

Серия стратобионты зарывающиеся. Объединяет подстилочно-почвенных жужелиц, охотящихся в подстилке

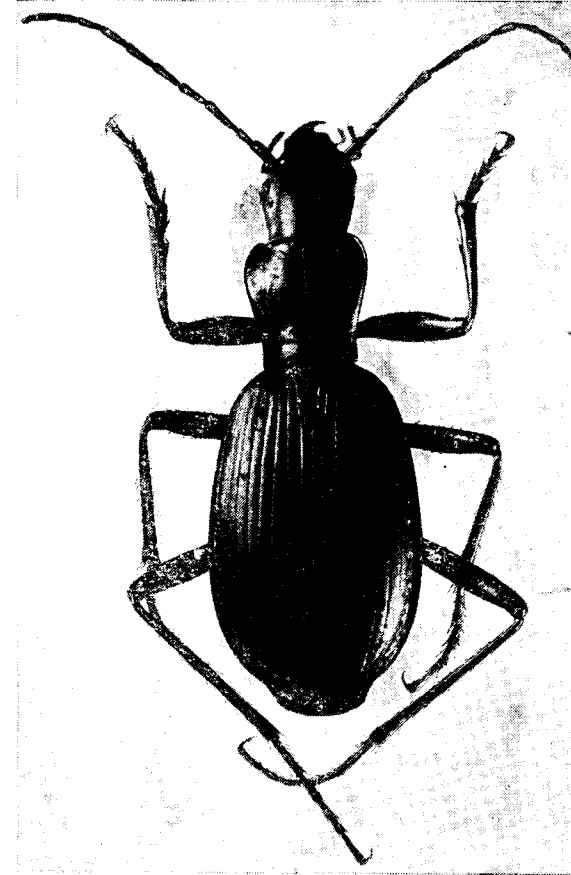


Рис. 13. *Pristonychus koenigi*

и на поверхности почвы и способных зарываться в рыхлую почву для укрытия или для откладки яиц. У них коренастое тело, плотные покровы, окраска чаще черная, но может быть с металлическим блеском. Ноги бегательно-копательные или бегательно-опорные.

Группа подстилочно-почвенные (типа *Pterostichus* Bonv.) — охотятся на поверхности почвы, а для укрытия активно зарываются в подстилку и почву. При прокладывании ходов раздвигают почву крепким телом (прежде всего головой) и отгребают ее расширенными

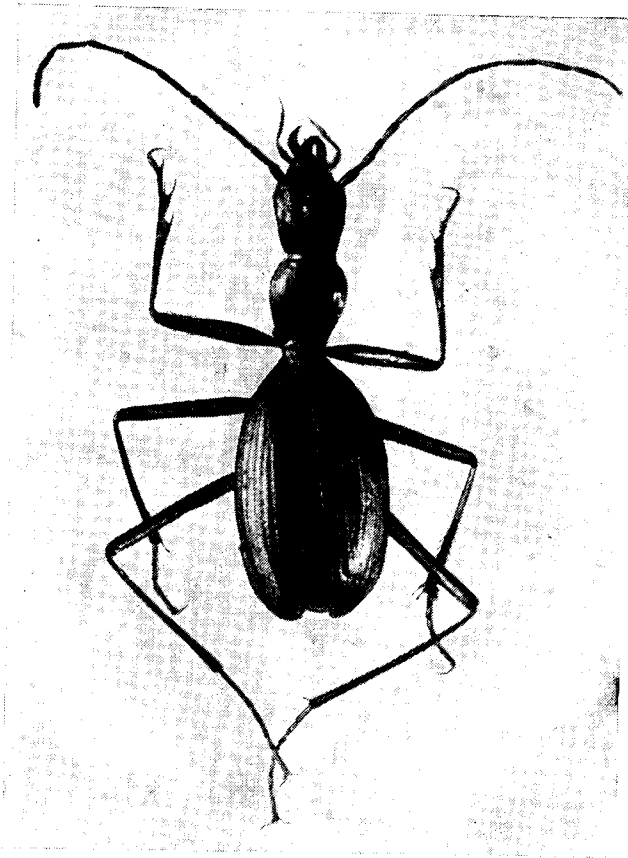


Рис. 14. *Pseudoaphaenops tauricus* Winkler.

у вершины голени ног, вооруженными крепкими шипиками. К ним относятся многие Pterostichini (*Pterostichus* Bon., *Molops* Bon., *Abax* Bon.) (рис. 15).

Группа подстильно-трещинные (типа *Siagona* Latr.) — зарываются в почву по трещинам или под камни. В отличие от предыдущей группы у них сильно уплощено тело, с узкой перетяжкой в области среднегруди, а ноги бегательно-опорные (рис. 16). Они не столько зарываются в почву, сколько активно протискиваются по узким щелям. У некоторых из них наблюдается депигментация покровов и значительная редукция глаз. К ним относятся



Рис. 15. *Pterostichus melas* Creutz.

Siagonini, *Cymbionotini*, *Pterostichini* (*Arachnoidius*, *Aphaonus*, *Tapinopterus*), *Pogonini* (*Pogonus* Nic., *Pogonistes* Chaud.).

Группа ботриобионты (типа *Taphoxenus* Motsch.) — обитатели нор грызунов, передвигающиеся по ходам и способные к рытью. В отличие от ботриобионтов-скважников у них более коренастое тело, склеротизованные покровы, бегательно-копательные ноги (рис. 17). Нередко наблюдается значительная редукция глаз и крыльев.

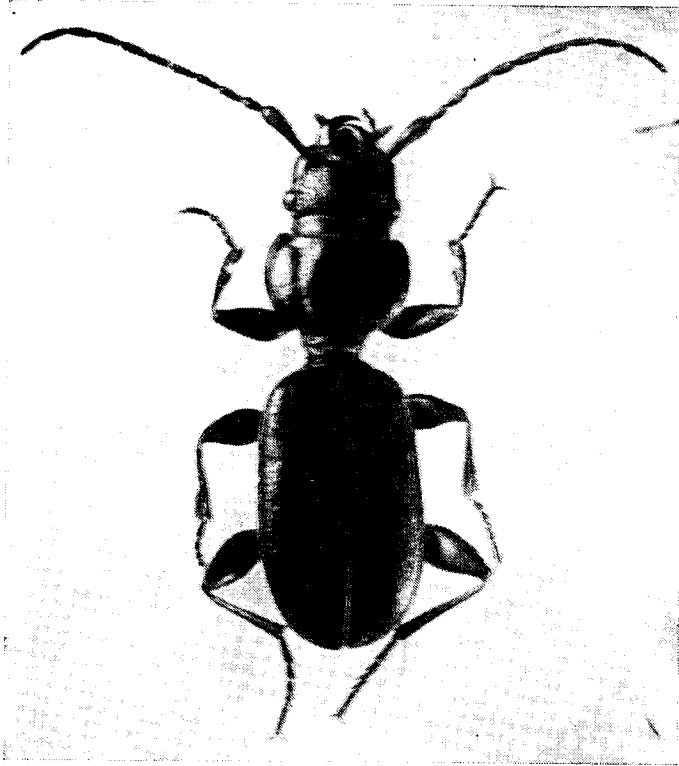


Рис. 16. *Siagona europea* Dej.

Это в основном крупные жуки из трибы Pterostichini (*Taphoxenus* Motsch., некоторые *Sphodrus* Clairv.).

Группа троглобионты (типа *Sphaemolops*) — пещерные жужелицы с адаптациями к рытью.

Подкласс геобиос. Специализированные роющие жужелицы, активно прокладывающие ходы или норы в почве. Их ноги копательные, короткие и массивные, с зубчатыми голеньями, мощными шпорами, маленькими лапками. Реже, у менее специализированных форм, ноги бегательно-опорные, утолщенные, с длинными шпорами. Тело цилиндрическое, обычно выпуклое, реже уплощенное, сильно склеротизированное, гладкое, лишенное волосков. Среднегрудь образует хорошо выраженную шейку, придающую подвижность передней части тела, что имеет

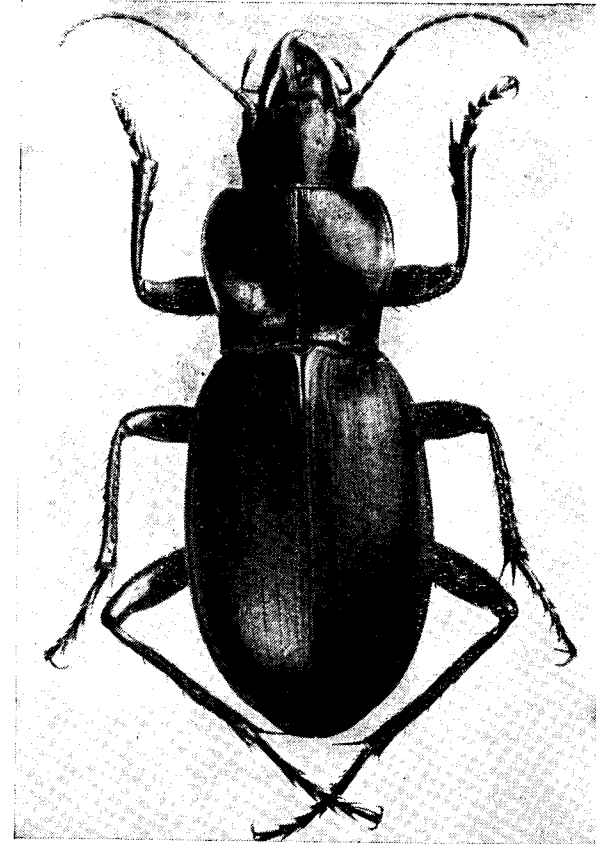


Рис. 17. *Taphoxenus gigas* F.-W.

значение при рытье. Голова — главный орган рытья у большинства геобионтов — чаще сильно расширена, с лопатообразным наличником и лбом. Усики короткие, четковидные, глаза у некоторых скрытоживущих видов редуцированы. Геобиос включает следующие группы жизненных форм, выделенных по степени специализации жуков к рытью в почве.

Группа геобионты бегающие-роющие (типа *Broscus* Pz.) объединяет менее специализированных к рытью жужелиц с бегательно-опорными ногами. Они охотятся на поверхности почвы, а также подкарауливают добычу в норах-



Рис. 18. *Broscus cephalotes semistriatus* L.

засадах (*Broscus* Pz.). Активно зарываются в рыхлую почву. Среди них выделяются две подгруппы жизненных форм: мелкие узкоголовые и крупные головачи. К узкоголовым относятся Broscini (*Miscodera* Esch.), Apotomini (*Apotomis* H.). При движении в почве используют рыхлость, скважность субстрата. Узкая голова проникает в скважины, а шаровидная переднеспинка раздвигает почву и расширяет ход. Ноги при рытье выполняют опорную функцию. К головачам относятся крупные, обычно нелетающие жужелицы с крупной головой. Они роют

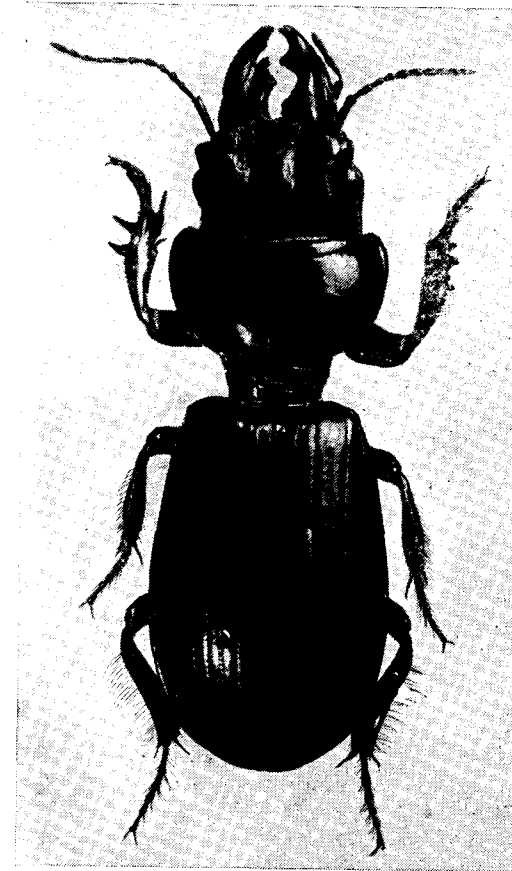


Рис. 19. *Scarites bucida* Pall.

ходы головой, движение которой вместе с переднеспинкой обеспечивается за счет подвижности среднегруди, образующей шейку; нарытая почва отгребается назад головой и переднегрудью, которые подгибаются вниз; ноги выполняют функцию опоры. Подгруппа включает: Broscini (*Broscus* Pz.), Scaritini (*Promecognathus*), Pterostichini (*Percus*, *Pseudopercus*), Carabini (*Carabus* L., s. g. *Cechenus*, *Panthophyrthus* и подобных) (рис. 18).

Группа геобионты роющие (типа *Scarites* F.) — наиболее специализированные роющие формы с копательными

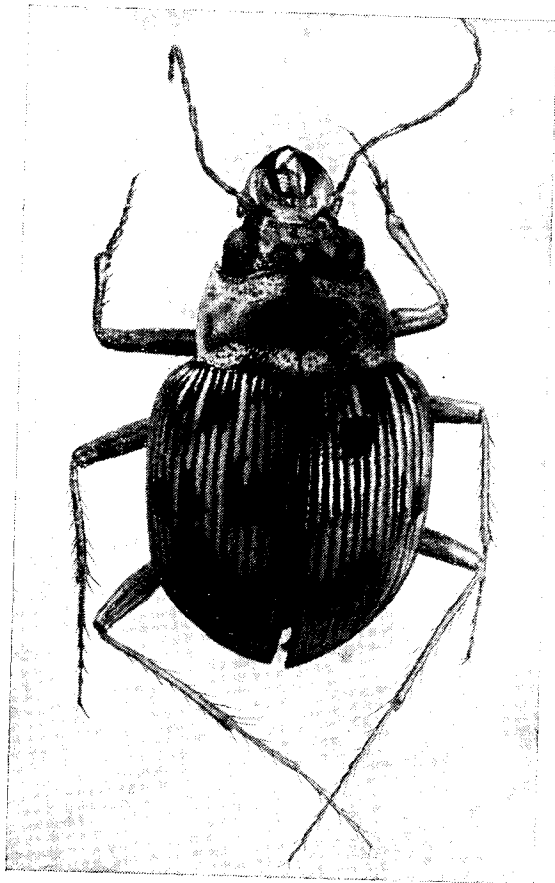


Рис. 20. *Omophron* sp.

ногами, передние голени которых несут крупные зубцы по внешнему краю. Они охотятся в почвенных ходах или подкарауливают жертву в норах-засадах. К ним относятся большинство представителей трибы Scaritini. В связи с более скрытым образом жизни органы чувств у них развиты слабее, чем у предыдущей группы, усики короче, глаза претерпевают редукцию. Среди роющих геобионтов различаются две подгруппы жизненных форм: мелкие скважники (*Dyschirius* Bon., *Clivina* Latr.) с узкой головой,двигающиеся в почве с использованием естественной

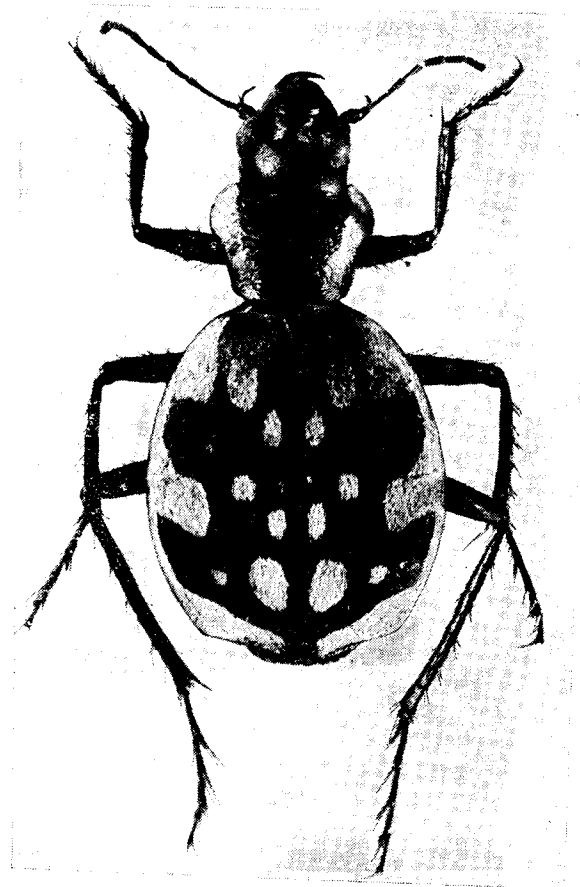


Рис. 21. *Graphipterus serrator* Forsk.

скважности, и крупные норники (*Scarites* F. и подобные) с большой широкой головой, роющие норы, подобно головачам. Среди крупных норников много нелетающих видов (рис. 19).

Группа троглобионты роющие (типа *Reicheia*, *Spaeodytes*) — сходны по облику с *Dyschirius*, но их покровы депигментированы, глаза претерпели редукцию, роющие зубцы на голених выражены слабее.

Подкласс Псаммоколимбеты. Небольшая группа жу-желиц, специализированных к зарыванию в песок и пере-

движению в нем, отдаленно напоминающему плавание. Их тело округло-овальное, ноги бегательно-отгребающие, иногда бегательно-копательные (рис. 20, 21). Передние ноги значительно короче задних. Группа прибрежных псаммоколимбетов включает жукелиц трибы *Omorhoniini* (*Omorhron* Latr.) с сильно выпуклым телом обтекаемой формы, со склеротизированными покровами, тонкими ногами. Эти жуки раздвигают рыхлый песок слитным, круглым телом, а ноги им служат главным образом опорой. Группа барханных псаммоколимбетов включает *Discoptera* Sem. (*Labiini*), *Graphipterus* (*Graphipterini*), которые обладают плоским широким телом. Передние ноги отгребающие, вооруженные рядом шипиков на голених. Задние ноги длинные, с густыми щетинками, выполняют опорную функцию при рытье.

Класс Миксофитофаги. К классу миксофитофагов относятся жукелицы, приспособленные к питанию растительной пищей: трибы *Harpalini* и *Amarini* (включая подтрибу *Zabrina*). Для них характерно внутрикишечное пищеварение. Среди них большинство питается наряду с растительной пищей гниющими органическими остатками, иногда хищничает; но имеются и облигатные фитофаги. Адаптация к фитофагии особенно хорошо выражена в строении мандибул (см. рис. 1, В, 9—12). У большинства миксофитофагов мандибулы массивные, короткие (их длина не превышает ширину у основания в 1—1,5 раза), с притупленной вершиной, с крупной бугорчатой молярной частью, значительно превышающей по длине режущую. Мандибулы асимметричные: левая длиннее, без ретинакула. Цедильный аппарат на мандибулах отсутствует или рудиментарен. Бугорки молярной части обычно имеют пластинчатое строение. У слабо специализированных к фитофагии форм (подтриба *Stenolophina*) мандибулы менее массивные, с заостренной вершиной и слабо выраженными пластинчатыми бугорками на молярной части. В этом отношении они приближаются к мандибулам некоторых зоофагов. Провентрикулус кишечника у большинства миксофитофагов с хорошо выраженной теркой. Типичные миксофитофаги резко отличаются по габитусу от зоофагов. Это коротконогие жуки, с овальной или цилиндрической формой тела, широкой шаровидной головой, обычно слабо выступающими мандибулами (см. рис. 1, А, 6—9). Органы чувств не бывают так сильно развиты, как у зоофагов. Ноги бегательно-лазательные, лазательно-ко-

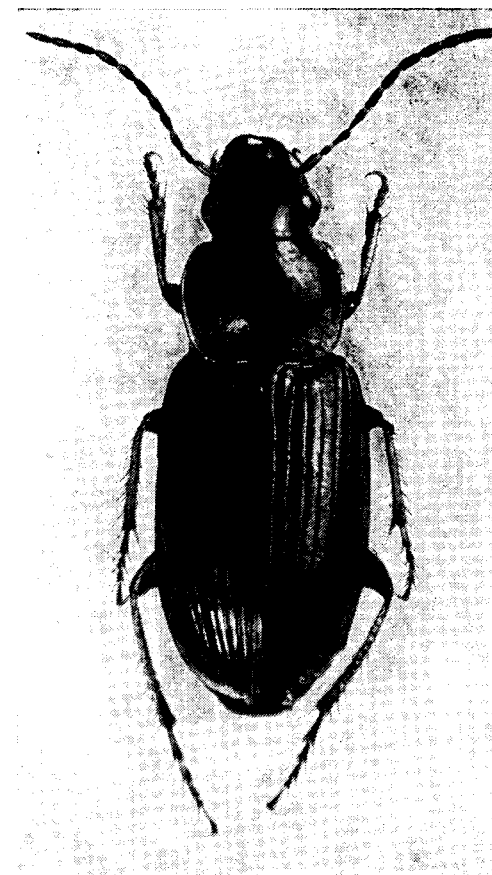


Рис. 22. *Stenolophus proximus* Dej.

пательные или лазательно-опорные (см. рис. 1, В, Г, 9—12). Лазательная функция ног связана с питанием жуков в травянистом ярусе. Миксофитофаги подразделяются на подклассы в зависимости от специализации к обитанию в различных ярусах и от типа движения.

Подкласс Стратобиос. Малоспециализированные к фитофагии жукелицы, обитающие часто во влажных местах, в подстилке. Сюда относится группа стратобионтов-скважников (типа *Stenolophus* Latr.), включающая мелких жуков из трибы *Harpalini* (подтрибы *Stenolophina*, *Ambly-*



Рис. 23. *Pseudophonus rufipes* Dej.

stomina). Они питаются главным образом разлагающимися растительными и животными остатками, иногда хищничают. По облику сходны с некоторыми стратобионтами-скважниками из класса зоофагов. У них стройное, уплощенное тело, тонкие бегательно-лазательные ноги; отличаются слаборасширенной головой, слаборазвитыми мандибулами и коротконогостью (рис. 22).

Подкласс Стратохортобиос. Включает специализированных к фитофагии жуужелиц, хорошо лазающих по растениям и укрывающихся в подстилке и скважинах почвы. Они образуют группу страто-хортобионтов (типа *Ophonus*



Рис. 24. *Harpalus distinguendus* Duft.

Steph.), к которым относятся Harpalini (*Diachromus* Er., *Gynandromorphus* Dej., *Ophonus* Steph., *Parophonus* GgIb.) и Amarini (*Amara* Bon. s. g. *Zezea* Csiki). Их тело более коренастое и высокое, чем у представителей подкласса стратобиос, часто покрыто густыми волосками. Голова более широкая, а челюсти короткие. Ноги утолщенные; адаптации к лазанию хорошо выражены: средние и задние голени сильно щетинистые, лапки длинные, цепкие. У некоторых жуков передние ноги слабокопательные, с крепкими шипиками на внешней стороне голени (рис. 23).



Рис. 25. *Zabrus spinipes* F.

Подкласс Геохортобиос. Наиболее специализированные фитофаги, как облигатные, так и со смешанным питанием, хорошо лазящие и способные активно зарываться в почву. Это большинство Harpalini и Amarini. Как правило, у них более широкая голова, массивные мандибулы с хорошо развитыми бугорками в молярной части. Ноги лазательно-копательные или лазательно-опорные. В подклассе можно выделить три группы жизненных форм.

Группа геохортобионты гарпалоидные (типа *Harpalus* Latr.) включает фитофагов со смешанным питанием, лазящих по растениям и активно зарывающихся в почву. Их тело цилиндрическое или овальное, гладкое, неопу-

шенное; ноги лазательно-копательные. Это большинство видов родов *Harpalus* Latr., *Anisodactylus* Dej. из Harpalini, *Amara* Bon. s. str., *Curtonotus* Sterh. (рис. 24). Среди этой группы выделяется подгруппа почвенных скважников, которые ведут более скрытый образ жизни в рыхлых почвах, меньше лазают на растения и питаются, как сапрофаги. Это некоторые подроды *Amara* Bon.: *Harpalodema* Rtt., *Amathitis* Zimm., *Bradytus* Steph., из Harpalini: *Daptus* Fisch.-W., *Harpalus flavescens* Pill. и подобные. Они отличаются бурой, желтой окраской, слабой склеротизацией покровов.

Группа геохортобионты заброидные (типа *Zabrus* Clairv.) — облигатные фитофаги, в основном зерноядные, наиболее специализированные к рытью среди миксофитофагов. От предыдущей группы отличаются более крупными размерами, широким телом, массивными мандибулами, короткими, утолщенными ногами с резко выраженными адаптациями к рытью (рис. 25). Органы чувств развиты слабее; глаза небольшие, усики короткие. Крылья часто редуцированы. К ним относятся: из Amarini (Zabrini) — *Zabrus* Clairv., *Amara* Bon., s.g. *Percosia* Zimm., из Harpalini — *Acinopus* Latr., некоторые *Harpalus* (*H. zabroides* Dej., *H. brevis* Motsch.).

Группа геохортобионты дитомоидные (типа *Ditomus* Bon.) — облигатные фитофаги-ксерофилы, часто с дневной активностью. В подклассе они обладают наиболее резко выраженной способностью к лазанию и меньшей — к рытью. К ним относятся: *Ditomus* Bon., *Carterus* Dej., *Chilotomus* Chaud., *Machozetus* Chaud. из трибы Harpalini. От других геохортобионтов они отличаются более длинными, сильно лазательными ногами, выполняющими при рытье опорную функцию, более длинными усиками. Среднегрудь у них образует шейку, обеспечивающую подвижность тела при добывании семян на растениях, а также при рытье нор (рис. 26). По способу рытья и габитуально некоторые из них напоминают *Brosicus* Pz. из зоофагов.

Класс Симфили-мирмекофилы (типа *Pausus* L.). Включает высокоспециализированную группу симбионтов муравьев — трибу Paussini из подсемейства Paussinae. Они распространены главным образом в тропиках, а на территории СССР встречается только один вид — *Pausus turcicus* Friv., обитающий в муравейниках *Pheidole pallidula* Nyl. в Средней Азии и в Восточном Закавказье [Крыжановский, 1965]. Специализация к мирмекофилии

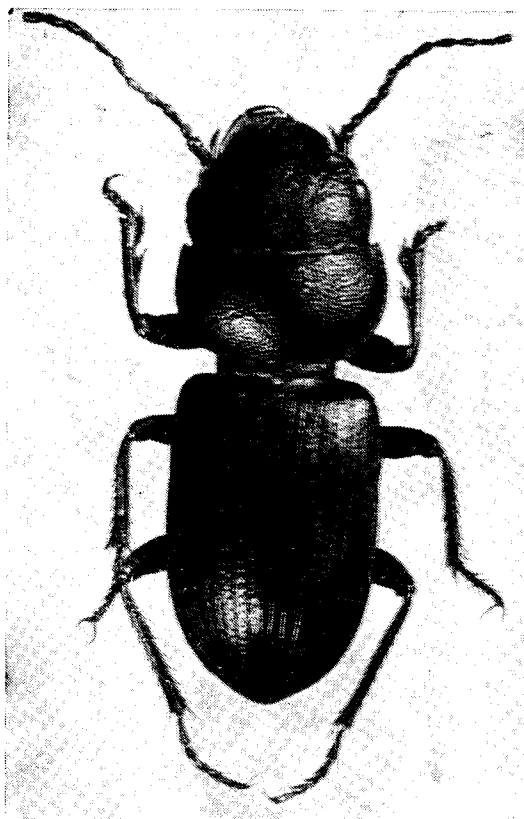


Рис. 26. *Ditomus obscurus* Dej.

у пауссид выражена комплексом признаков: значительная редукция ротового аппарата, смещение его на ventральную сторону, развитие желез, выделяющих секреты для привлечения муравьев. Секреторные железы бывают развиты на видоизмененных усиках, переднеспинке, конце брюшка, иногда на лбу. В связи с постоянным обитанием в муравейниках у них наблюдается разная степень редукции органов чувств, крыльев, депигментации покровов. Ноги мирмекофильного типа, короткие, часто плоские, широкие; голени вкладываются в желобки бедер, лапки подгибаются под голени, что не позволяет муравьям повредить их (рис. 27).



Рис. 27. *Paussus* sp.

Обзор иерархической системы жизненных форм имаго жуужелиц демонстрирует морфоэкологическое разнообразие семейства. Основные черты габитуса жуужелиц зависят прежде всего от трофической специализации и распределения по ярусам в биоценозах. Расположение жизненных форм в системе от зоофагов к миксофитофагам и симфилам-мирмекофилам образует естественные ряды. В ряду зоофагов жизненные формы располагаются от обитателей растительного яруса к обитателям ярусов почвы. В ряду миксофитофагов жизненные формы располагаются от обитателей подстилки к формам, обитающим в растительном и почвенном ярусах. В рядах жизненных

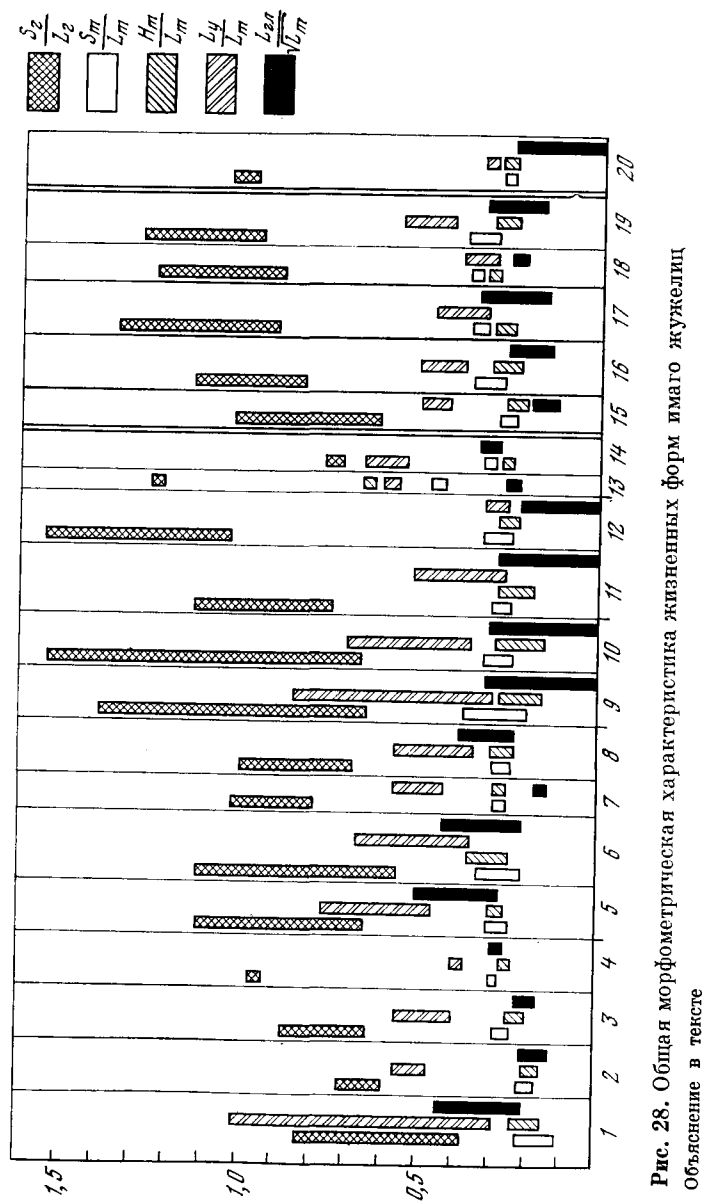


Рис. 28. Общая морфометрическая характеристика жизненных форм имаго жукелиц
Объяснение в тексте

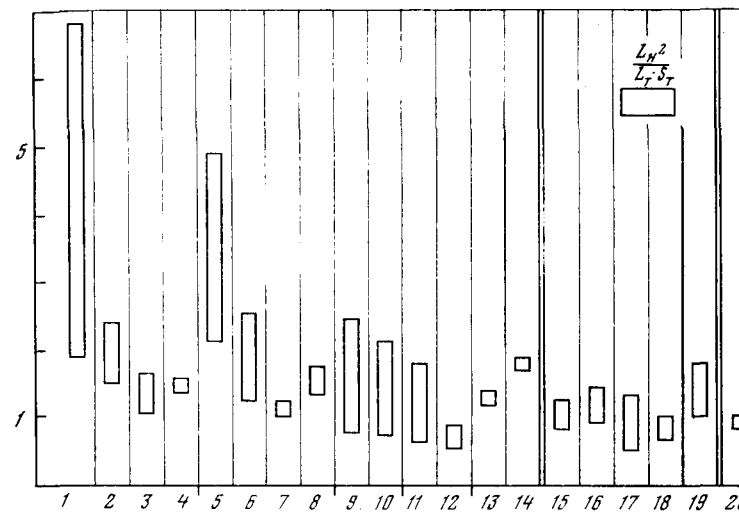


Рис. 29. Морфометрическая характеристика длины ног у жизненных форм имаго жукелиц
Объяснение в тексте

форм прослеживается ряд закономерностей в изменении комплекса морфологических признаков. Комплекс охватывает важнейшие адаптивные особенности, наиболее ярко отражающие экологическую характеристику жукелиц. В этот комплекс входят такие определяющие особенности, как пропорции тела, типы ротового аппарата и конечностей, степень развития органов чувств, степень склеротизации покровов и т. д. (рис. 1, 2; 28—30).

В ряду зоофагов закономерности выражаются сменой типов строения головы, ротового аппарата и конечностей. Тип ног закономерно изменяется от бегательного и ходильного — у обитателей поверхности почвы — к лазательному типу — у обитателей растительного яруса — и к копателюму — у обитателей почвы (рис. 1, B, Г). При переходе от бегательного типа ног к копателюму уменьшается относительная длина ног (рис. 29), увеличивается толщина бедер и голеней (рис. 30) и усиливается вооружение внешней стороны голени зубцами и шипиками, а лапка укорачивается. Соотношение длины передней и задней пары ног выравнивается. Подвижная голова с узким шейным перехватом у многих поверхностно обитающих

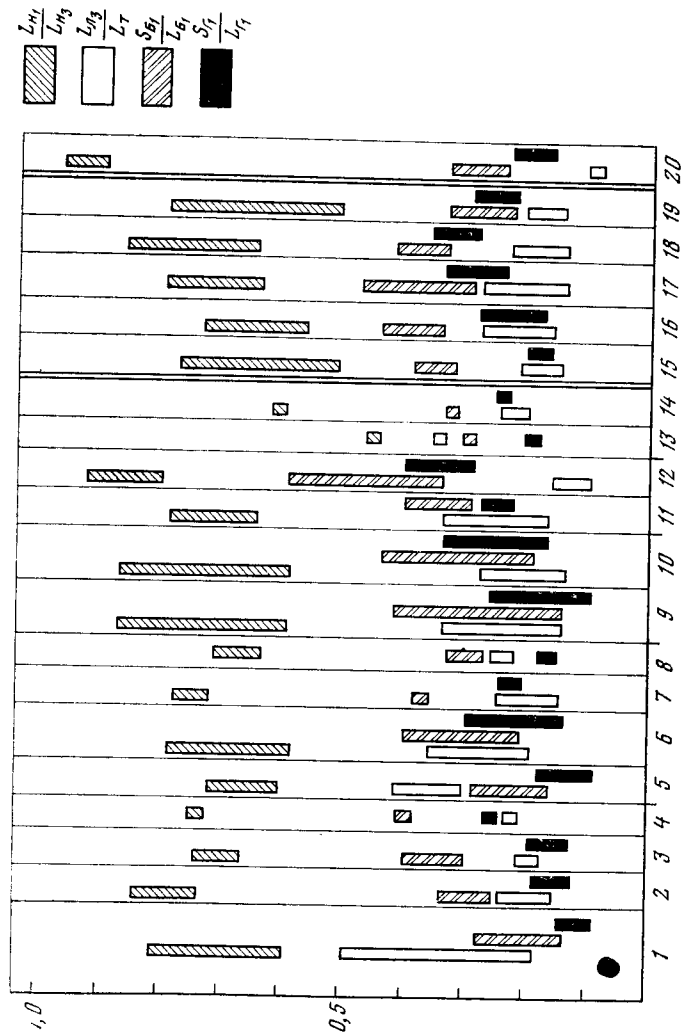


Рис. 30. Морфометрическая характеристика отделов ног у жизненных форм жуужелиц
Объяснение в тексте

форм сменяется малоподвижной, широкой, лопатообразной головой у роющих обитателей почвы. При этом индекс относительной ширины головы увеличивается (рис. 28); антенны укорачиваются, величина глаз уменьшается. При переходе к жизни в почве тело жуужелиц становится плоским — у скважников, или цилиндрическим — у роющих форм (рис. 28).

В ряду жизненных форм миксофитофагов от обитателей подстилки к обитателям почвенного и растительного ярусов также наблюдается смена типов ног, изменения ротового аппарата и общего габитуса. Типы ног изменяются от лазательно-бегательного к лазательно-копательному или лазательно-опорному. С усилением копательной функции ноги укорачиваются, их бедра и голени становятся более массивными, усиливается вооружение внешней и нижней поверхностей голеней многочисленными шипиками (рис. 29, 30). Морфологические изменения формы бедер и голеней ног при усилении копательной функции обнаруживают одинаковую направленность в рядах зоофагов и миксофитофагов. Однако морфологические изменения формы лапки и голени выявляют различную направленность в рядах зоофагов и миксофитофагов. У зоофагов с усилением копательной функции лапка заметно укорачивается, а голени теряют приспособления к лазанию. У миксофитофагов с усилением копательной функции лапки и голени полностью сохраняют приспособления к лазанию по растениям. Тело миксофитофагов в указанном ряду жизненных форм становится более массивным и широким, выпуклым, иногда с перетяжкой в области среднегруди, голова более широкой, усики укорачиваются (см. рис. 28). Усиливается склеротизация покровов. В ряду миксофитофагов одновременно прослеживается усиление специализации к фитофагии, что отражается прежде всего на строении мандибул. Мандибулы становятся более массивными, с крупной молярной частью.

В классе жизненных форм симфилов-мирмекофилов с усилением специализации к симбиозу с муравьями наблюдается значительная редукция ротового, рецепторного и локомоторного аппаратов.

Ряды жизненных форм жуужелиц приближаются к эволюционным, так как отражают основную экологическую направленность эволюции жизненных форм. У жуужелиц весь комплекс коррелирующих признаков изменяется по пути специализации по следующим основным генераль-

ным направлениям: от класса зоофагов к миксофитофагам; от зоофагов к мирмекофилам; а внутри классов — от поверхностно обитающих форм с полускрытым образом жизни к формам, освоившим растительный и почвенный ярусы. Известно, что естественность сравнительно-морфологического ряда может считаться достаточно убедительной, если имеет место значительная корреляция большого числа признаков у членов этого ряда [Sporne, 1956; Козо-Полянский, 1950; Тахтаджян, 1966]. Таким образом составленные ряды жизненных форм (рис. 1—4) можно расценивать как грубую модель эволюции жизненных форм, определяющую основные линейные направления экологической эволюции.

КРАТКИЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

На основе предложенной системы составлен определитель для основных категорий жизненных форм имаго жуужелиц, встречающихся на территории СССР. Назначение определителя — использовать жизненные формы для оценки экологической структуры населения жуужелиц в биоценозах, ландшафтах, зонах. Соотношение жизненных форм позволяет судить о трофическом составе жуужелиц, о характере их ярусного распределения в конкретных почвенно-растительных условиях. В состав определителя не включены формы, не встречающиеся или крайне редкие в ландшафтах территории нашей страны.

Таблица для определения классов жизненных форм имаго жуужелиц

Мандибулы длинные, их длина в 2—4 раза превышает ширину у основания, обычно с острой вершиной. Режущая часть мандибул значительно длиннее молярной части. Ретинакул острый. Режущая часть мандибул и ретинакула нередко несет дополнительные зубы или мелкие зубчики. У большинства хорошо развита щетка вдоль килиа на вентральной стороне мандибул (см. рис. 1, Б, 1—8). Длина кишечника превышает длину тела в 1,3—1,5 раза. Провентрикулюс (желудок) удлинённый, внутри выстлан густыми длинными или короткими волосками, иногда имеется слабо выраженная терка из

твёрдых шипиков. Ноги могут быть бегательными, ходильными, лазательными, копателными и бегательно-копателными (см. рис. 1, В, 1—8) . . .

- **Класс Зоофаги**
Включает подсемейства Cicindelinae, Omophroninae, большинство Carabinae, Brachininae
- 2 (1) Мандибулы массивные, короткие, их длина не превышает ширину у основания в 1—1,5 раза, с пригупленной вершиной. Ретинакул слабо выражен. Режущая часть мандибул короче молярной части. Молярная часть массивная, с пластинчатыми бугорками. Мандибулы асимметричные: левая длиннее, чем правая, и без ретинакула. Щетка на вентральной стороне мандибул отсутствует или рудиментарна (см. рис. 1, В, 9—12). Длина кишечника превышает длину тела более чем в 1,5 раза. Провентрикулюс округлый, внутри выстлан крупными твёрдыми шипиками, образующими терку. Ноги бегательно-лазательные, лазательно-копателные (см. рис. 1, В, 9—12). **Класс Миксофитофаги**
Включает трибы Amarini (Zabрини) и Harpalini из подсемейства Carabinae

Таблица для определения подклассов и групп жизненных форм класса зоофагов

- 1 (4) Ноги лазательные, с расширенными члениками лапок на всех парах ног. Лапки с двулопастным или асимметричным однолопастным предпоследним члеником, снизу покрыты густым войлоком волосков (см. рис. 1, В, 1—2). Коготки часто зубчатые. Реже лапки узкие, длинные и цепкие. Тело обычно яркой окраски, с металлическим блеском, часто покрыто мелкими волосками: охотятся в растительном ярусе. **Подкласс Фитобиос**
- 2 (3) Тело узкое, с узкой головой, длинными ногами, усиками (см. рис. 3; табл. 1, фитобиос, гр. 2). Охотятся на стеблях трав **Группа хортобионты стеблевые**
Odacantha Pk., *Drypta* Latr., *Demetrias* Wop.
- 3 (2) Тело расширенное, укороченное, яркой окраски, с укороченными ногами, зубчатыми коготками (см. рис. 4; табл. 1, фитобиос, гр. 3). Охотятся на листьях растений

- **Группа хортобионты листовые**
Lebia Latr.
- 4 (1) Ноги не лазательные, без расширенных члеников лапок. Лапки расширены у самцов на передних ногах.
- 5 (10) Ноги бегательные или ходильные, с круглыми в поперечном сечении голенями, с длинной опорной лапкой. Членики лапок удлинённые, выпуклые сверху, плоские и с опорными шипиками снизу, коготки простые (см. рис. 1, В, 3—4). Тело выпуклое, его относительная высота наибольшая среди жужелиц (табл. 1, эпигеобиос). Покровы сильно склеротизованы. Органы чувств хорошо развиты: усики длинные, глаза крупные или средних размеров. Охотятся на поверхности почвы **Подкласс Эпигеобиос**
- 6 (7) Ноги ходильные, с утолщенными бедрами, вооруженными голенями. Задние лапки не превышают $\frac{1}{3}$ длины тела, коготки крупные. Крылья обычно редуцированы. Усики длинные. Глаза небольшие, их диаметр составляет $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ длины головы, покровы сильно склеротизованы, со сложной скульптурой. Размеры крупные, от 20 до 50 мм (см. рис. 7; табл. 1, эпигеобиос, гр. 6). Способ передвижения — ходьба . . . **Группа эпигеобионты ходящие** Cychrini, Carabini
- 7 (6) Ноги бегательные, тонкие, не вооруженные шипиками, коготки маленькие. Крылья развиты. Глаза крупные, выпуклые, занимающие почти всю боковую сторону головы. Размеры меньше.
- 8 (9) Ноги очень длинные. Задняя пара ног по длине равна или превышает длину тела. Длина задней лапки составляет более $\frac{1}{3}$ длины тела. Усики обычно длиннее половины длины тела. Тело с металлическим блеском, покрыто мелкими волосками. Мандибулы сильно выступающие (см. рис. 9; табл. 1, эпигеобиос, гр. 8). Основной способ движения — полет, а также быстрый бег **Группа эпигеобионты летающие** Gicindelini
- 9 (8) Ноги средней длины. Задняя пара ног короче длины тела. Длина задней лапки меньше $\frac{1}{3}$ длины тела. Усики короче половины тела. Тело нередко ярко окрашено, гладкое, без волосков. Мандибулы не выступают (см. рис. 8; табл. 1,

- эпигеобиос, 7). Основной способ движения — быстрый бег **Группа эпигеобионты бегающие** Elaphrini, Bembidiini (*Asaphidion* Latr., *Bracteon* Net.)
- 10 (5) Ноги бегательно-лазательные, бегательно-копательные с уплощенными передними голенями, с шипиками на вершинах голеней, с крепкими шипиками на внешнем крае передних голеней, с цепкой лапкой; или копательные, с зубцами на передних голенях. Если ноги тонкие бегательные, то тело уплощенное (см. рис. 1, В, 5—8).
- 11 (24) Тело уплощенное, реже выпуклое, но в этом случае покровы мягки, а надкрылья часто укорочены. Ноги могут быть бегательными, бегательно-лазательными с цепкой лапкой, иногда с зазубренными коготками, бегательно-копательными с утолщенными и уплощенными передними голенями, вооруженными шипиками на внешнем крае у вершины (см. рис. 1, В, 5—6). Глаза средних размеров или могут быть недоразвиты. Обитатели подстилки и скважин почвы **Подкласс Стратобиос**
- 12 (21) Тело стройное, с гибкими, часто мягкими покровами, надкрылья могут быть укороченными. Ноги бегательные или бегательно-лазательные. Проникают в подстилку и почву по скважинам **Серия стратобионты-скважники**
- 13 (14) Тело слабоуплощенное, покровы склеротизованы. Окраска яркая, нередко с металлическим блеском. Хорошо развиты глаза (см. рис. 10). Подстилочные формы, охотящиеся в значительной мере на поверхности почвы, часто с дневной активностью **Группа поверхностно-подстилочные** Nebriini, Notiophilini, Loricerini, Chlaeniini, Oodini, Licinini, Panagaeini, большинство Bembidiini, Pogonini, некоторые Pterostichini (типа *Agonum impressum* Pz., *A. sexpunctatum* L.)
- 14 (13) Тело сильно уплощенное, покровы мягкие. Окраска темная или бурая. Глаза развиты нормально или могут быть недоразвиты. Скрытоживущие виды, обычно с сумеречной и ночной активностью.
- 15 (16) Относительно крупные жуки, 15—20 мм, со значительной редуцией глаз, с длинными ногами и усиками. Покровы часто депигментированы.

- Обитатели нор грызунов (см. рис. 12)
 **Группа ботриобионты**
 Pterostichini (*Pristonychus* Bon., *Sphodrus* Clairv.)
 16 (15) Жуки средних и мелких размеров, до 15 мм. Обитатели подстилки, скважин почвы.
 17 (18) Мелкие жуки, 2—6 мм, покровы бурые, депигментированные, глаза в значительной степени или полностью редуцированы. Постоянные обитатели трещин почвы **Группа эндогеобионты**
 Bembidiini (*Tachys* Steph., *Limnastis* Anillina), многие Trechini
 18 (17) Жуки средних размеров, 7—12 мм, реже мелкие, но глаза всегда развиты. Окраска темная, бурая. Обитатели подстилки, скважин, выходящие на поверхность почвы.
 19 (20) Надкрылья не укорочены. Тело темное, бурое (см. рис. 11). Живут в подстилке, активность сумеречная **Группа подстилочные**
 Patrobini, Pterostichini (*Calathus* Bon., *Synuchus* Gyll., *Stomis* Clairv., *Agonum* Bon.), Licinini (*Badister peltatus* Pz. и подобные), Trechini (*Eraphius* Steph., *Trechus* Clairv.)
 20 (19) Надкрылья укорочены. Тело может быть бурым, пестрым, иногда ярким (см. рис. 12). Живут в подстилке и глубоких трещинах почвы, активность сумеречная и нередко дневная
 **Группа подстильно-трещинные**
 Lebiini (*Gy mindis* Latr., *Metabletus* Schm.-Goeb., *Microlestes* Schm.-Goeb.), Zuphiini (*Polystichus* Bon, некоторые *Zuphium* Latr.), Masoreini, (*Corsyra* Dej. *Masoreus* Dej.), Brachinini
 21 (12) Тело коренастое, с сильно склеротизованными покровами, темной окраски. Ноги бегательно-копательные. Активно зарываются в подстилку и верхний слой почвы, охотятся большей частью на поверхности почвы.
 **Серия стратобионты зарывающиеся**
 22 (23) Жуки крупных размеров, 17—27 мм. Окраска черная. Наблюдается значительная редукция глаз и крыльев (см. рис. 17). Обитают в норах грызунов **Группа ботриобионты** (типа *Taphoxenus*)
 Pterostichini (*Taphoxenus* Motsch.)
 23 (22) Жуки мелких и средних размеров. Глаза и крылья развиты. Окраска черная или яркая,

- с металлическим блеском (см. рис. 15). Зарываются в подстилку и почву, охотятся на поверхности почвы. **Группа подстильно-почвенные** (*Pterostichus* Bon., *Abax* Bon., *Molops* Bon.)
 24 (11) Тело сильно выпуклое. Ноги копательные или бегательно-опорные, покровы склеротизованные. Способны прокладывать ходы в почве.
 25 (28) Тело цилиндрическое. Среднегрудь образует шейку. Ноги короткие, копательные, реже бегательно-опорные. Усики короткие, четковидные
 **Подкласс Геобиос**
 26 (27) Ноги бегательно-опорные. Голова не шире своей длины (см. рис. 18).
 **Группа геобионты бегалые-роющие**
 Broscini
 27 (26) Ноги копательные. Голова шире своей длины (см. рис. 19) **Группа геобионты роющие** Scartini, Clivinini
 28 (25) Тело круглое, выпуклое, без перетяжки в области среднегруды. Ноги бегательно-отгребающие. Прокладывают ходы в песке (см. рис. 1, 20; табл. 1)
 **Подкласс Псаммоколимбеты. Группа прибрежные**
 Omophronini (*Omophron* Latr.)

Таблица для определения подклассов и групп жизненных форм класса миксофитофагов

- 1 (2) Ноги тонкие, бегательно-лазательные. Тело стройное, уплощенное. Покровы слабо склеротизованы. Голова обычно не шире своей длины. Мелкие, 2—6 мм. Обитают в подстилке, часто во влажных местах, преимущественно сапрофаги (см. рис. 1, VI, 22; табл. 1, стратобиос)
 **Подкласс Стратобиос. Группа стратобионты-скважники**
 Harpalini (*Stenolophus* Latr., *Acupalpus* Latr., *Anthracus* Motsch., *Bradycellus* Er. *Trichocellus* Ganglb., *Dichirotrichus* Jacd.-Duv., *Amblystomus* Er.)
 2 (1) Ноги утолщенные, чаще лазательно-копательные, реже бегательно-лазательные. Тело массивное, выпуклое. Покровы обычно сильно склеротизованы. Голова чаще шире своей длины.
 3 (4) Ноги бегательно-лазательные, с сильно щетинисты-

ми средними и задними голеними. Тело нередко яркой окраски, часто покрыто густыми волосками. Обитают в подстилке и скважинах почвы, для питания поднимаются на растения (см. рис. 1, VII, 23; табл. 1, стратохортобиос)

. . . Подкласс стратохортобиос. Группа стратохортобионты

Harpalini (*Diachromus* Er., *Gynandromorphus* Dej., *Ophonus* Steph., *Parophonus* Gglb.), Amarini (*Amara* Bon. s. g. *Zezea*)

4 (3) Ноги лазательно-копательные, с расширенными передними голеними, вооруженными крепкими шипиками по внешнему краю. Тело темное, реже бурое. Активно прокладывают ходы в почве и поднимаются на растения (см. рис. 1, VIII; табл. 1, геохортобиос) Подкласс Геохортобиос

5 (8) Тело без перетяжки в области среднегруди.

6 (7) Тело цилиндрическое или овальное. Жуки средней величины и мелкие. Питание смешанное (см. рис. 24).

. Группа геохортобионты гарпалоидные

Harpalini (*Harpalus* Latr., *Anisodactylus* Dej., *Dartus* F.-W.), Amarini (*Amara* Bon., *Curtonotus* Steph.)

7 (6) Тело широкое. Ноги с сильно выраженными копательными адаптациями. Жуки крупные. Преимущественно фитофаги (см. рис. 25).

. Группа геохортобионты заброидные

Harpalini (*Acinopus* Latr., *Harpalus zabroides* Dej.), Amarini (*Zabrus* Clairv., *Amara* Bon. s.g. *Percosia*)

8 (5) Тело с шейкой в области среднегруди. Жуки крупные, с массивной головой и мандибулами. Фитофаги (см. рис. 26). Группа геохортобионты дитомоидные

Harpalini (*Ditonus* Bon., *Carterus* Dej., *Chilotomus* Chaud.)

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Изучение путей эволюции таксономических групп организмов началось со времен классического дарвинизма. Для характеристики эволюционных тенденций использовались главным образом морфофункциональные, а позднее и морфоэкологические особенности. С развитием экологии и экологической морфологии появились новые подходы к изучению эволюции. В центре внимания при этом становятся не таксоны, а типы адаптаций к среде. В этом случае изучается не только дивергентный процесс, приводящий к разнообразию адаптаций, но и процессы конвергенции и параллелизма, позволяющие выяснять сопряженные направления в экологической эволюции животных разных таксономических групп. Так, например, М. С. Гиляров [1970] вскрыл закономерности направленной морфоэкологической эволюции в различных подтипах и классах членистоногих при переходе к жизни на суше. Для работ в этом направлении удобно использовать жизненные формы как морфоэкологические типы, характеризующие разные пути экологической специализации животных [Мамаев, 1968]. В настоящей книге также сделана попытка выявить основные направления морфоэкологической эволюции на примере семейства жуков-жужелиц. Иерархическая система жизненных форм имаго жужелиц проанализирована по степени эволюционной продвинутости ее отдельных категорий на основе изучения важнейших морфоэкологических особенностей. Система жизненных форм сопоставлена с филогенетической. Это позволило предложить схему эволюции жизненных форм на модельных рядах современных видов, которые отражают направления морфоэкологической эволюции.

Составление модельных рядов жизненных форм с разным направлением экологической специализации проведено на основе сравнительно-морфологического и экологического изучения жизненных форм.

В результате морфологического изучения имаго жужелиц вначале были составлены сравнительно-морфологические ряды органов. Оценка степени специализации органов в рядах дала возможность с определенной степенью вероятности судить о плезиоморфном (примитивном, исходном) и апоморфном (вторичном) состоянии признаков (терминология по [Hennig, 1953]). В дальнейшем жизненные формы оценивались по совокупности изученных адаптивных особенностей. Те из них, которые имели наибольшее число плезиоморфных адаптивных признаков, были признаны примитивными, близкими к предковым формам. Жизненные формы, имевшие максимум апоморфных признаков, были оценены как наиболее продвинутые в экологической специализации. На этом основании составлены ряды жизненных форм из современных видов, отражающие пути экологической эволюции жужелиц от более примитивных к более специализированным. При составлении рядов жизненных форм учитывались филогенетические отношения таксонов, входящих в ту или иную категорию жизненных форм. Это дало возможность выявить конкретные эволюционные связи между категориями жизненных форм на основе выяснения состава жизненных форм внутри каждого крупного таксона. Ниже приводится сравнительная морфоэкологическая характеристика адаптивных особенностей жизненных форм имаго жужелиц.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ В СТРОЕНИИ РОТОВОГО АППАРАТА ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ И ПУТИ ТРОФИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ СЕМЕЙСТВА

Трофические адаптации — ведущие в эволюции семейства Carabidae. Они определяют комплекс коррелирующих признаков, характеризующих крупные категории жизненных форм. Типу питания имаго в большинстве случаев, как это будет изложено ниже, соответствует определенный тип питания личинок, влияющий на характер постэмбрионального развития (гиперметаморфоз, удлинение или сокращение продолжительности жизни личинки, число возрастов). Тип питания в значительной мере определяет особенности ярусного распределения жужелиц, характер движения, степень развития органов чувств. Так, например, миксофитофаги тесно связаны с растительным ярусом и не смогли освоить из-за пищевой специализации почвенные ярусы, глубокие трещины, норы, пе-

щеры, что удалось зоофагам. У миксофитофагов ноги, как правило, мультифункциональны и выполняют в качестве дополнительной лапательную функцию, связанную с добыванием пищи на растениях.

В связи с тем что трофическая специализация имеет первостепенное экологическое значение для жужелиц, самые крупные категории жизненных форм — классы — выделены по типу питания: зоофаги, миксофитофаги, симфилы. Специализация в питании жизненных форм хорошо прослеживается в строении ротового аппарата и пищеварительной системы. Кроме собственных данных, были использованы сведения по строению ротового аппарата жужелиц из многих монографий, а также из специальных работ [Pauly, 1915; Williams, 1938; Жаворонкова, 1969]. Для нескольких десятков видов изучены пищеварительная система, хитиновая выстилка проventрикулуса и накоплены данные по содержанию кишечника [Forbes, 1883; Davies, 1953; Reichenbach-Klinke, 1953 *a, b*; Skuhgavu, 1959; Жаворонкова, 1969].

При изучении пищевой специализации жужелиц наибольшее значение придавалось строению мандибул, в особенностях которых наиболее заметно отражается тип питания. Кроме того, ротовые части жужелиц доступны для изучения на коллекционных материалах. Данные по строению кишечника жужелиц и по физиологии питания еще крайне недостаточны и носят пока ориентировочный характер. На рис. 31 изображены основные типы мандибул имаго жужелиц и предполагаемые пути их специализации. Типы мандибул соответствуют трем классам жизненных форм: мандибулы хищного типа у зоофагов (см. рис. 31, 1, 3—9), мандибулы растительного типа у миксофитофагов (см. рис. 31, 10—13) и мандибулы регрессивного типа у симфилов-мирмекофилов (см. рис. 31, 2).

Мандибулы хищников, как правило, длинные (их длина превышает ширину при основании в 2—4 раза), саблевидные, с острой вершиной, часто с острыми зубцами на режущем крае, с короткой молярной частью. На нижней стороне мандибул обычно развит цедильный аппарат из щеточки волосков. Такой тип мандибул имеет большинство жужелиц. Мандибулы миксофитофагов короткие (их длина превышает ширину в 1,2—2 раза), массивные, с притупленной вершиной, с крупной молярной частью, снабженной пластинчатыми зубчиками и

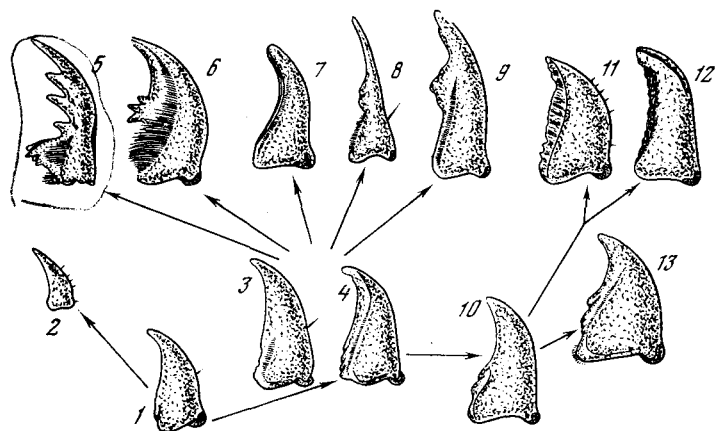


Рис. 31. Адаптивная радиация в строении мандибул имаго жужелиц
 Левая мандибула снизу: 1 — *Omophron imbatum* F., 2 — *Enneapausus* sp.,
 3 — *Elaphrus cupreus* Duft., 4 — *Pterostichus niger* Schall., 5 — *Cicinda campestris* L., 6 — *Carabus cancellatus* Ill., 7 — *Badister unipustulatus* Bon.,
 8 — *Aphaenops ehlersi* Ab., 9 — *Scarites bucida* Pall., 10 — *Dichirotrichus obsoletus* Dej., 11 — *Dilomus calydonius* Rossi., 12 — *Machozetus lehmanni* Men.,
 13 — *Amara (Curtonotus) aulica* Pz. [8 — по Jeannel, 1927, 1928, 1930; 2 — по Darlington, 1950]

складками для перетирания растительной пищи. Цедильный аппарат на мандибулах рудиментарен или отсутствует. Такой тип мандибул имеют Amarini, Harpalini. Мандибулы мирмекофилов (триба Paussini) в значительной степени редуцированы. Это резко уменьшенные, упрощенные по строению мандибулы, с острой вершиной, без зубцов и цедильного аппарата. Они смещены на нижнюю сторону головы и прикрыты верхней губой. Каждый из указанных типов мандибул имеет несколько вариантов.

Сравнительно-морфологическое изучение мандибул и пищеварительных систем, а также предварительные данные по физиологии питания жужелиц свидетельствуют о первичности зоофагии в этом семействе, как и у всех Aderphaga.

Наиболее примитивны мандибулы среди хищных жужелиц у Trachyrachini, включающих наиболее архаичных представителей семейства. Это слабо выступающие челюсти, с острой вершиной и несколькими небольшими зубчиками в молярной части. Подобные мандибулы имеются у Ozaenini, Omophronini (рис. 31). Такие челюсти

приспособлены для прокусывания жертвы с тонкими покровами. При этом хищник высасывает из тела жертвы жидкие фракции, смачиваемые пищеварительными соками средней кишки. От такого исходного, наиболее примитивного типа питания наметилось несколько направлений в трофической специализации жужелиц, прослеживаемых на современных видах. Первое — это переход от активного хищничества к симфилии с муравьями и термитами в подсемействе Paussinae, что убедительно доказано в блестящей монографии Дарлингтона [Darlington, 1950]. Ozaenini и Protopaussini, являясь мирмекофилами, питаются как хищники, а высшие Paussini — симбионты муравьев в значительной мере получают пищу от своих хозяев. В подсемействе Paussinae прослеживается переход от мандибул хищников к мандибулам мирмекофилов, как у *Paussus* L. (см. рис. 31, 2). Второе направление связано с прогрессивной специализацией хищников. По этому пути эволюционировало большинство подсемейств и триб жужелиц. Многие из них мало избирательны в выборе пищи, и их мандибулы близки по форме к примитивному типу, отличаются наличием цедильного аппарата — продольной щеточки волосков вдоль вентрального кия (см. рис. 31, 3, 4). Это приспособление обеспечивает лучшее стекание пищеварительных соков в жертву и облегчает высасывание полупереваренной пищи. Наивысшей специализации к внекишечному пищеварению достигли подсемейство Cicindelinae и трибы Carabini, Cychrini из подсемейства Carabinae. Мандибулы этих жуков крупные, часто сильно вытянутые, острые, с сильно развитым сложным по форме ретинакулом, иногда с дополнительными острыми зубцами на режущем крае и с очень густой щеткой длинных волосков на вентральной поверхности, образующей цедильный аппарат (см. рис. 31, 5—6). Их кишечник наиболее длинный среди жужелиц, почти в два раза длиннее тела, провентрикулус с внутренней поверхности покрыт густыми длинными волосками, выполняющими роль сита. Исследование содержимого их кишечника показало, что они питаются исключительно жидкой пищей животного происхождения. Но у многих зоофагов наблюдается специализация к смешанному внекишечно-внутрикишечному пищеварению с разной степенью преобладания того или иного процесса. У них на мандибулах имеется слабо выраженный цедильный аппарат, свидетельствующий о внекишечном пищеварении.

Наряду с этим, кроме поглощения жидкой полупереваренной пищи, они выедают и внутренние органы жертвы (*Broscus* Panz., *Scarites* F.), а некоторые дополнительно питаются растительной пищей (*Calathus* Bon., *Pterostichus* Bon., *Molops* Bon. и др.). В связи с этим их мандибулы имеют зубчики для перетирания пищевых частиц (см. рис. 31, 4). В провентрикулюсе кишечника наряду с тонкими волосками развиты площадки с шипиками, образующими «терку» для механической обработки пищи. Среди зоофагов со смешанным пищеварением встречаются также и олигофаги: моллюскоеды (*Licinus* Latr., *Badister* Clairv.), коллемболоеды (*Leistus* Froel., *Aphaenops* Bonv.), жукоеды (*Broscus* Panz., *Scarites* F.) и другие, имеющие специфику в строении мандибул (см. рис. 31, 7—9). Третье направление в трофической эволюции семейства — это переход от зоофагии со смешанным питанием к факультативной или облигатной фитофагии в трибах *Harpalini* и *Amarini*, относящихся к классу жизненных форм — миксофитофагов. Пищеварение у них внутрикишечное. В их кишечниках при вскрытии обнаружены кусочки пищи, чаще растительного, реже животного происхождения.

На мандибулах частично или полностью редуцирован цедильный аппарат, и они превращены в органы перетирания пищи. Форма мандибул изменена по сравнению с таковыми у зоофагов: они утолщены, укорочены, их внутренний край не режущий, а жующий, с многочисленными пластинчатыми зубцами и бугорками (см. рис. 31, 10—13). Кишечник более короткий, чем у зоофагов (в 1,3—1,5 раза длиннее тела), но с более длинными пилорическими придатками, покрывающими всю среднюю кишку, и с более развитыми шипиками на «терке» провентрикулюса.

Таким образом, анализ трофических адаптаций у жужелиц показывает, что первичный способ питания — зоофагия, а вторичные — фитофагия и симфилия.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ В СТРОЕНИИ НОГ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Тип ног у жужелиц определяется многими биологическими особенностями: характером движения, который зависит от типа питания и способа добычи пищи, местобитанием, занимаемым ярусом в биоценозе. Сравнитель-



Рис. 32. Адаптивная радиация в строении ног имаго жужелиц. Правая передняя голень и лапка с дорсальной стороны: 1 — *Trachypachus zetterstedti* Gyll., 2 — *Gehringia olympica* Darl., 3 — *Ozaena castanea* Dej., 4—5 — *Paussini*, 6 — *Cicindela campestris* L., 7 — *Collyris tuberculata* Mc., 8 — *Calathus micropterus* Duft., 9 — *Carabus cancellatus* Ill., 10 — *Drypta dentata* Rossi, 11 — *Orthogonius femoratus* Dej., 12 — *Clivina fossor* L., 13 — *Molops piceus* Pz., 14 — *Cyclosomus buqueti* Dej., 15 — *Dichirotrichus obsoletus* Dej., 16 — *Zabrus spinipes* F., 17 — *Machozelus lehmanni* Men. [2 — по Lindroth, 1961; 4—5 — по Darlington, 1960]

но-морфологическое и морфометрическое изучение ног жужелиц из различных подсемейств и триб с сопоставлением данных по экологии позволили выявить несколько типов ног, связанных переходными формами. В качестве морфологических критериев типов ног использованы пропорции отделов, их форма и вооруженность шпорами, шипами, щетинками, волосками. Ноги подразделяются на несколько типов: бегательные, ходильные, лазательные и копательные. Своеобразный тип ног с ослабленной двигательной функцией имеют специализированные мирмекофилы. Ноги некоторых жужелиц (рис. 32) мульт-

тифункциональны (бегательно-лазательные, бегательно-копательные, лазательно-копательные, лазательно-опорные).

Ноги бегательного типа наиболее характерны для жуужелиц. Бегательные ноги стройные, с тонкой длинной лапкой, у которой цилиндрической формы членики. Голени слабо вооружены щетинками. Типичные бегательные ноги (см. рис. 32, 2) — у зоофагов-эпигеобионтов, охотящихся на открытых пространствах по берегам водоемов (*Gehringia* Darl., *Elaphrus* F., *Bembidion* Latr.). У самых быстробегающих и хорошо летающих жуужелиц — *Cicindelini* — бегательные ноги особенно длинные и тонкие (см. рис. 32, 6). Бегательные ноги зоофагов-стратобионтов, обитающих в подстилке, скважинах почвы или древесины, как правило, мультифункциональны: бегательно-лазательные (*Cymindis* Latr., *Calathus* Bon. *Agonum* Bon.), бегательно-копательные (*Pterostichus* Bon.) (см. рис. 32, 8, 13). При этом лазательная функция выражена такими особенностями, как удлиненность лапок с изогнутыми или зазубренными коготками, с жесткими щетинками на внутренней стороне средних и задних голеней, а копательная функция — расширенностью и уплощенностью передних голеней у вершины, наличием опорных шпиков на их внешнем крае, более массивными шпорами. Мелкие подстилочные миксофитофаги обладают бегательно-лазательными ногами, как *Dichirotrichus* Jacq-Duv., *Stenolophus* Latr. (см. рис. 32, 15). Их ноги более короткие, с лазательной лапкой, вооруженной крупными цепкими коготками. Средние и задние голени с внутренней стороны имеют опорные щетинки, а передние голени слегка уплощены и несут у вершины с внешней стороны несколько шпиков.

Ходильные ноги характеризуются утолщенными, цилиндрическими в поперечнике голеними, более расширенными члениками лапок, покрытых снизу жесткими волосками, образующими подошву. Голени вооружены у вершины венчиком опорных шпиков. Прimitивные ходильные ноги характерны для *Trachypachus* Motsch. (см. рис. 32, 1), а более специализированные — для крупных ходящих, нелетающих хищников типа *Carabus* L. (см. рис. 32, 9). Ходильные ноги могут быть мультифункциональными. Например, у лазающих по деревьям *Calosoma sycophanta* L. ноги ходильно-лазательные, с длинными лапками и крупными, изогнутыми, широко расставленными коготками.

Лазательные ноги характерны для зоофагов дендрохортобионтов и отличаются уплощенной лапкой с одним или несколькими расширенными однолопастными или двулопастными члениками, снизу покрытыми короткими густыми волосками, обеспечивающими лучшее сцепление подошвы с поверхностью субстрата, и часто имеют гребенчатые коготки. Эти особенности лазательных ног возникли параллельно и конвергентно в разных таксонах Carabidae. Так, двулопастной 4-й членик лапки — это параллельно возникшая адаптация в трибах Agonini, Odacanthini, Dryptini, Lebiini, Galeritini, Orthogoniini (см. рис. 32, 10–11). Переходные формы от бегательно-лазательной ноги с узкой длинной лапкой к лазательной с короткой лапкой и двулопастным 4-м члеником описаны для Agonini [Darlington, 1952], Odacanthini, Lebiini [Habu, 1961, 1967]. Лапки с однолопастными, асимметричными члениками возникали также параллельно и конвергентно. Так, у Collyrini и у некоторых Agonum Bon. однолопастным является 4-й членик, у Pogonostomini — 3-й, а у Galeritini — 1-, 2- и 3-й, тогда как 4-й — двулопастной или дисковидный. Наиболее длинные и стройные лазательные ноги у быстро бегающих и летающих дендробионтов (Pogonostomini, Collyrini), короче — у листовых и стеблевых дендрохортобионтов (*Drypta* Latr., *Lebia* Latr.). У термитофилов Orthogoniini ноги лазательно-опорные с утолщенной, вооруженной шпиками передней голенью и лазательной лапкой (см. рис. 32, 11), что позволяет хорошо им лазать по деревьям и пробираться по ходам термитов.

Копательные ноги зоофагов-геобионтов типа *Scarites* F., *Clivina* Latr. относительно короткие, с утолщенными бедрами, уплощенными и расширенными у вершины голеними с зубцами по внешнему краю и крупными шпорами (см. рис. 32, 12). При рытье такие ноги выполняют не только копательную функцию, но и опорную при роющих движениях головы. У некоторых видов опорная функция преобладает (некоторые *Dyschirius* Bon., *Morion*). В большинстве случаев копательные ноги имеют укороченную лапку, подгибающуюся во время рытья (см. рис. 32, 12). У некоторых псаммоколимбетов (*Cyclosomus* Latr.) в рытье принимает участие не только голень, но и лапка с оттянутыми внешними углами члеников и с шипами (см. рис. 32, 14). У роющих жуужелиц передние и задние ноги почти равны, в то время как у

жужелиц с другим типом ног задняя пара ног значительно длиннее. Своеобразны ноги некоторых псаммоколимбегов (*Discoptera* Sem.), у которых передние ноги по форме близки к копательным, а средние и задние — опорные, с толстой лапкой, с длинными жесткими волосками и с прямыми коготками. Такие ноги обеспечивают опорную функцию в сыпучем песке как при беге, так и при рытье.

У жужелиц-миксофитофагов ноги мультифункциональные: лазательно-копательные (*Harpalus* Latr., *Zabrus* Clairv.), лазательно-опорные (*Chilotomus* Chaud., *Machozetus* Chaud). (см. рис. 32, 16, 17). Копательная функция ног осуществляется утолщенными и уплощенными голеними, вооруженными на вентрально-латеральной поверхности рядами шишков; лазательная — длинными гибкими лашками, вооруженными щетинками и крепкими коготками. Лазательно-опорные ноги более стройные, с оттянутым внешним углом голени. Признак вытянутости угла голени наблюдается у некоторых зоофагов с опорными ногами (*Morion*). Но лазательный тип лапки, обхватывающей стебли при лазании, и ряды опорных щетинок на внутренней поверхности средних и задних голеней резко отличают ноги миксофитофагов от опорных ног хищников. У некоторых миксофитофагов, ведущих более скрытый образ жизни в почве, как у *Amara* (*Harpalodema* Rtt), *Daptus* F.-W., наблюдается ослабление лазательной функции и ноги выполняют главным образом функцию рытья.

Ноги мирмекофилов специфичны. У малоспециализированных видов они близки к бегательным (см. рис. 32, 3). У специализированных видов они претерпевают редукцию, укорочены, расширены. Голени таких ног вкладываются в желобки бедер, а лашки — в вершинную впадину голеней (см. рис. 32, 4—5).

Сравнительно-морфологический анализ типов ног у жужелиц и изучение переходных форм с учетом филогенетических связей внутри семейства позволили составить схему адаптивной радиации ног на модельных рядах у современных видов (см. рис. 32). Наиболее примитивные типы — бегательные и ходильные ноги *Trachypachus* Motsch., *Gehringia* Darl. (см. рис. 32, 1, 2). Они обладают архаичными признаками (вершинное расположение шпор на передних голених, слабое развитие чистящего аппарата для усиков). Все отделы ног слабо специализированы. От

такого типа ног легко могут быть выведены все остальные.

Первый путь специализации связан с переходом от бегательной ноги (*Gehringia* Darl.) к мирмекофильной, как у *Paussus* L. (см. рис. 32, 3—5); второй — от коротких, неспециализированных ног, как у *Trachypachus* Motsch., к специализированным ходильным ногам, как у *Metrius* Eschz., *Carabus* L. (см. рис. 32, 9); третий — от коротких бегательных ног, как у *Gehringia* Darl., к специализированным бегательным ногам (Cicindelini), а от них — к лазательным ногам (Collygini) (см. рис. 32, 6—7). Четвертое направление эволюции связано с видоизменением примитивной монофункциональной бегательной ноги (*Gehringia* Darl.) в мультифункциональный бегательно-лазательный тип ноги со смещенной вершинной шпорой на передних голених и с хорошо развитым чистящим аппаратом для усиков (*Calathus* Bon.). Такие ноги характерны для большинства высших Carabidae, относящихся к зоофагам-стратобионтам. Следующий этап в эволюции ног жужелиц связан с преобразованием мультифункциональной ноги бегательно-лазательного типа в типы ног с более узкой специализацией: лазательные (см. рис. 32, 10, 11), бегательно-копательные, копательные (см. рис. 32, 12—14), а также в типы ног с еще более выраженной мультифункциональностью: бегательно-лазательно-копательные, лазательно-копательные, опорно-лазательные у миксофитофагов (см. рис. 32, 15—17). Таким образом, адаптивная радиация ног у жужелиц шла как по пути узкой специализации в функциях, так и по пути мультифункциональности.

Эволюционные преобразования ног у жужелиц связаны прежде всего с освоением ими различных ярусов в биоценозах, что приводило к изменениям в характере движения. Наиболее примитивные типы ног (бегательные, ходильные) свойственны жужелицам, обитающим на поверхности почвы. Эволюционно продвинутые типы ног (лазательные, копательные и мультифункциональные) — производные от бегательных — характерны для жужелиц, обитающих на растениях или в почвенном ярусе.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ В СТРОЕНИИ ОРГАНОВ ЧУВСТВ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Основное значение в ориентации жужелиц имеют усики, или антенны, так как большинство жужелиц ведут ночной и сумеречный образ жизни. Форма усиков у жужелиц зависит от характера суточной активности, миграционных способностей, занимаемого яруса и др. У большинства жужелиц усики нитевидные или щетинковидные, реже четковидные, а у мирмекофилов видоизменены в секреторные или защитные органы. Пути адаптивной радиации антенн отражены на рис. 33. Наиболее примитивны усики *Trachypachus* Motsch.: нитевидные, средней длины, без специализации в расположении хет, равномерно покрывающих все членики (см. рис. 33, 1). От подобных антенн прослеживается постепенный переход к укороченным четковидным антеннам у *Ozaenini* и затем к измененным усикам мирмекофилов у *Paussini* (см. рис. 33, 2—5). С другой стороны, от нитевидных усиков, как у *Trachypachus* Motsch., наблюдается переход к более специализированным усикам высших *Carabidae*, у которых первые 2—4 членика выполняют двигательную функцию и лишены мелких волосков, а остальные членики покрыты чувствующими хетами. Наиболее длинные усики — у зоофагов-эпигеобионтов с ночной и сумеречной активностью (*Cychrus* F.) (см. рис. 33, 8), у стратобионтов, охотящихся на поверхности почвы или в ее скважинах и полостях (см. рис. 33, 9, 10). Усики укорочены, четковидной формы у роющих зоофагов (см. рис. 33, 11) и миксофитофагов (см. рис. 33, 13). У некоторых дневных хищников усики укорочены, что компенсируется более сильным развитием глаз (*Collyris* F., *Elaphrus* F.) (см. рис. 33, 7). Но имеются примеры дневных и сумеречных зоофагов с длинными усиками и крупными глазами (*Cicindela* L., *Megacephala* Latr.). Наиболее длинные антенны среди миксофитофагов наблюдаются у лазающих форм с более открытым образом жизни (*Chilotomus* Chaud., *Carterus* Dej.) (см. рис. 33, 14).

Таким образом, эволюционные изменения в строении усиков жужелиц связаны с освоением ими различных экологических ниш. При переходе от свободноживущего образа жизни к мирмекофилии чувствующие усики преобразовывались в секреторные или защитные органы, а при освоении разнообразных ярусов в биоценозах на-

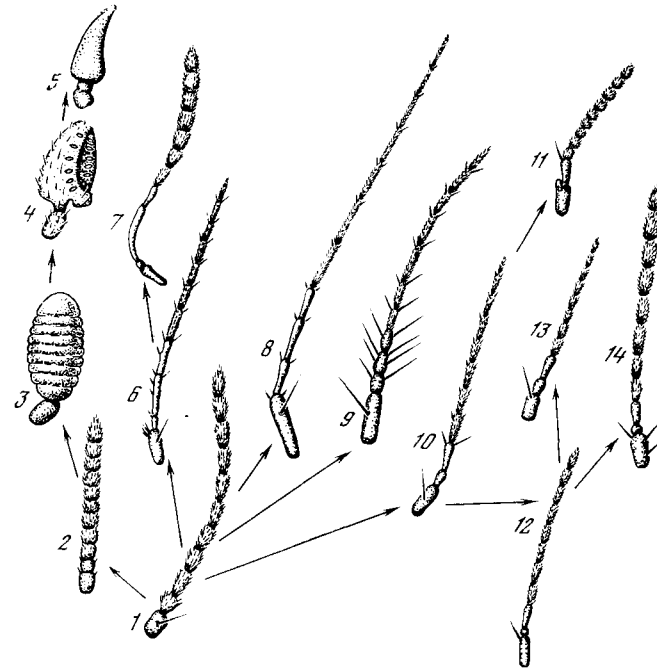


Рис. 33. Адаптивная радиация антенн имаго жужелиц

Правая антенна: 1 — *Trachypachus zetterstedti* Gyll., 2 — *Ozaena castanea* Dej., 3 — *Ceratopterus* sp., 4 — *Paussus turcicus* Friv., 5 — *Hylotorus* sp., 6 — *Cicindela campestris* L., 7 — *Collyris tuberculata* Mc., 8 — *Cychrus caraboides* L., 9 — *Loricera pilicornis* F., 10 — *Pretostichus melanarius* Ill., 11 — *Clivina fossor* L., 12 — *Amara communis* Pz., 13 — *Zabrus spinipes* F., 14 — *Carterus calydonius* Rossi

блюдалась дифференциация локомоторного и чувствующего отделов усиков с усилением их функций.

Степень развития глаз у *Carabidae* резко варьирует. Примитивное состояние глаз среднего размера, как у *Trachypachus* Motsch., сохраняется для большинства жужелиц с сумеречной активностью. Наиболее развиты глаза у дневных хищников дендробионтов (*Collyris* F.) и эпигеобионтов (*Cicindela* L., *Elaphrus* F., *Asaphidion* Goz.), реже — у поверхностно-подстилочных стратобионтов (*Notiophilus* Dum.). Редукцию глаз претерпевают скрытоживущие жужелицы: эндогеобионты (*Anillina*, *Trechini*, *Zuphiini*), многие троглобионты, ботробионты и геобионты (*Aphaenops* Bonv., некоторые *Pristonychus* Dej.,

Scarites F.) и наиболее специализированные мирмекофилы (*Hylotorus*). Процесс редукции глаз коррелятивно связан с развитием бескрылости и потерей миграционных способностей.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ БЕСКРЫЛОСТИ У ЖУЖЕЛИЦ

Изучению крылового полиморфизма и редукции крыльев у жуужелиц посвящено немало работ [Oertel, 1924; Maran, 1927; Larsen, 1930; Darlington, 1936, 1943, 1949; Lindroth, 1949; Tietze, 1963a, b и др.]. По предварительным подсчетам, среди жуужелиц редукция задних крыльев встречается не менее чем у 20—25% видов [Darlington, 1943]. Явление бескрылости охватывает как крупные таксоны (трибы Carabini, Cychrini, Mantichorini), так и роды, виды. Бескрылость может проявляться внутри вида при полиморфизме, половом диморфизме, географической, сезонной изменчивости. Степень развитости крыльев зависит от характера миграций, способа добычи пищи, занимаемого яруса, местообитания и широты ареала вида. В работах Дарлингтона [Darlington, 1936, 1943] и Линдрота [Lindroth, 1949] показано, что особенно много бескрылых форм жуужелиц на островах и в горных районах, а наименьшее число нелетающих видов — среди древесных и приводных жуужелиц.

Рассмотрим проблему редукции крыльев в связи с системой жизненных форм для выяснения ведущих экологических факторов в возникновении бескрылости. При этом не будем касаться вопросов внутривидового полиморфизма крыльев, что имеет значение при изучении низших категорий жизненных форм. Одной из причин редукции крыльев у жуужелиц была замена лётных расселительных миграций пешими. Одновременно это приспособление связано и с малоподвижными объектами питания, легче разыскиваемыми при пешеходных миграциях. К таким бескрылым формам относятся из класса зоофагов крупные ходящие эпигеобионты (*Carabus* L.), включающие представителей из различных триб. Эти виды занимают, как правило, довольно локальные местообитания и являются хорошими индикаторами биоценозов [Крыжановский, 1953].

Вторая причина редукции крыльев — переход к обитанию в почве, норах, пещерах. Среди зоофагов страто-

бионтов и геобионтов много бескрылых форм. Аптеризация нарастает у обитателей более глубоких ярусов почвы: у троглобионтов, ботроббионтов и эндогеобионтов. Они образуют локальные и стабильные популяции, у которых расселительная функция ослаблена или утрачена. Среди хищных почвообитающих жуужелиц увеличивается число бескрылых форм при географической изоляции (на островах, в горах). Нарастает число бескрылых жуужелиц в пустынях, что характерно для многих групп насекомых аридных ландшафтов [Гиляров, 1970]. Среди класса миксофитофагов значительно реже встречаются бескрылые формы жуужелиц. В значительной мере этому способствует связь с растениями, на которые они часто взлетают. Однако некоторые мелкие подстилочные лесные виды *Harpalus* Latr. бывают короткокрылыми [Darlington, 1936; Lindroth, 1949]. Среди Harpalini отмечены бескрылые пещерные обитатели *Notospeophonus*, *Pholeodytes*, питающиеся как сапрофаги [Vandel, 1964]. Некоторые облигатные фитофаги в степи и пустыне утратили способность к полету в связи с укрупнением размеров и приобретением таких черт специализации к ксерофилии, как усиление склеротизации покровов и др. (*Machozetus* Chaud., *Chilotomus* Chaud., *Zabrus* Clairv., *Acinopus* Latr.). С утратой полета у них усилилась специализация к лазанию по растениям.

В классе жизненных форм симфилов-мирмекофилов, находящихся в симбиозе с муравьями, наблюдаются тенденции к бескрылости. Расселительная функция у нелетающих мирмекофилов осуществляется их хозяевами [Darlington, 1950].

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМЕРОВ, ОБЩЕГО ГАБИТУСА ТЕЛА И ПОКРОВОВ ИМАГО ЖУЖЕЛИЦ

Размеры жуужелиц варьируют от 3 до 85 мм [Wal, 1960]. Наиболее примитивные представители семейства имеют длину тела около 6—9 мм. Как показало морфологическое изучение макроскульптуры надкрыльев у жуужелиц, примитивное число и структура борозд сохраняются у видов с такими размерами [Jeannel, 1941]. Резкое уменьшение размеров тела, часто связанное с переходом к жизни в скважинах почвы (Trechini, Bembidiini), под корой (*Dromina*) или в муравейниках (Paussini), нередко приводит

к редукции борозд и хет, сглаживанию скульптуры, а иногда к депигментации покровов. Мелкие жужелицы относятся к жизненным формам: эндогеобионтам, подстилочным, подстилочно-подкорным, стратобионтам, троглобионтам, геобионтам узкоголовым, симфилам-мирмекофилам. Резкое увеличение размеров чаще всего связано со специализацией к открытым условиям существования, как у зоофагов-эпигеобионтов (*Carabus* L.). Оно сопровождается утолщением покровов, предохраняющим тело от высыхания, усложнением макроскульптуры, редукцией хет. Но некоторые жужелицы этой группы, обитающие в пустынях, могут иметь защитный покров из чешуек (*Anthiini*, *Graphipterini*). Крупные размеры имеют некоторые нелетающие, роющие виды из зоофагов (*Broscus* Pz., *Morion*, некоторые *Scarites* F.) и фитофагов (*Machozetus* Chaud.). У них утолщаются покровы, а макроскульптура сглаживается.

Особенности покровов, их окраска связаны с характером суточной активности и местообитаний. Виды с дневной активностью, как правило, ярко окрашены, нередко их покровы с металлическим блеском (*Cicindela* L., *Chlaenius* Bon. и др.); виды с ночной и сумеречной активностью имеют темную или бурую окраску; скрытоживущие виды (эндогеобионты, троглобионты) депигментированы. Окраска некоторых жужелиц, вероятно, связана с мимикрией. Так, многие хортобионты листовые, как *Lebia* Latr., сходны по форме и окраске с некоторыми листодедами. Тропическим жужелицам *Mormolyce* Hagenbach. свойствен миметизм: по форме тела и окраске напоминают сухой лист. Густые волоски на теле встречаются только у видов, ведущих открытый или полускрытый образ жизни и неспособных к рытью. У приводных форм (*Callistus* Bon., *Panagaeus* Latr.) волоски увеличивают несмачиваемость тела и его плавучесть, а у ксерофилов (*Cicindela* L., *Cymindis* Latr.) защищают тело от перегрева. Почти полная редукция хет наблюдается у крупных жужелиц с сильносклеротизованными покровами, а также у многих мелких эндогеобионтов и троглобионтов. У специализированных пещерных обитателей (*Aphaenops* Bonv., *Trogloorites* и др.) гипертрофируются краевые щетинки на переднеспинке и надкрыльях в органы сейсмического чувства. Покровы лишены хет и у многих симфилов, но при этом хорошо развиты волоски в области секреторных желез на переднеспинке и конце брюшка.

Наиболее архаичным габитусом тела обладают мало-специализированные зоофаги-эпигеобионты (*Trachypachus* Motsch.) и стратобионты (*Bembidion* Latr. s. str., *Pogonus* Nic. и др.). Сильное удлинение тела наблюдается у многих стволовых и стеблевых дендрохортобионтов (*Collyris* F., *Odacantha* Pk.); круглое тело характерно для псаммоколимбетов (*Omophron* Latr.). Высота тела наибольшая у специализированных эпигеобионтов (*Carabus* L.), у некоторых роющих видов (*Broscus* Pr.) и псаммоколимбетов (*Omophron* Latr.). Уплощенность тела характерна для почвенно-трещинных стратобионтов (*Cymindis* Latr., *Siagona* Latr.), некоторых геобионтов, барханных псаммоколимбетов, эндогеобионтов и ряда подкорных форм. Образование шейного перехвата на голове имеет место у ряда подвижных хищников. Шейка среднегруди, обеспечивающая подвижность частей тела, характерна как для роющих видов (*Broscus* Pz., *Scarites* F.), так и для некоторых лазающих по растениям фитофагов. Назначение шейки среднегруди у жуков указывали А. Н. Семенов [1903], Г. С. Медведев [1970].

СОПОСТАВЛЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ЖУЖЕЛИЦ С СИСТЕМОЙ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Для установления эволюционных связей между категориями жизненных форм проведено сопоставление филогенетической системы жужелиц [по Lindroth, 1969] с системой жизненных форм. В табл. 2 приводится перечень всех подсемейств жужелиц, за исключением *Pseudomorphinae*, большинства триб жужелиц главным образом фауны СССР, а также некоторых триб мировой фауны, не встречающихся на территории нашей страны. Порядок расположения подсемейств в системе жужелиц Линдрота в основном отвечает филогенетическому принципу. Система начинается с самого примитивного подсемейства *Trachypachinae*, за которым следуют достаточно сильно специализированные *Metriinae*, *Paussinae*, *Cicindelinae*, *Omophroninae*, но со значительным комплексом примитивных черт. Заключают систему высшее, наиболее прогрессивное подсемейство, *Carabinae*, а также уклонившиеся *Brachininae* и *Pseudomorphinae*. Для каждого подсемейства и каждой трибы в таблице приведен характерный набор категорий жизненных форм. Как видно из табл. 2,

110 Таблица 2

Сопоставление системы семейства Carabidae с системой жизненных форм имаго жукелиц

Система жукелиц		Жизненные формы	
подсемейство	триба	класс, подкласс	группа, подгруппа
Trachypachinae	Trachypachini Gehringiini *	З. эпигео-биос »	Эпигеобионты ходящие (мелкие) То же
Metriinae	Metriini *	»	Эпигеобионты ходящие (крупные)
Paussinae	Ozaenini * Paussini	» С. мирмекофилы	Эпигеобионты ходящие (мелкие) Мирмекофилы
Cicindelinae	Megacephalini Mantichorini * Cicindelini Collyrini * Pogonostomini *	З. эпигеобиос » » З. фитобиос »	Эпигеобионты летающие Эпигеобионты ходящие (крупные) Эпигеобионты летающие Дендробионты »
Omophroninae	Omophronini	З. псаммоколимбеты	Прибрежные
Carabinae	Carabini	З. эпигеобиос З. стратобиос	Эпигеобионты ходящие (крупные) Стратобионты-скважники (подстильно-трещинные)
	Cychrini	З. геобиос З. эпигеобиос	Геобионты бегающе-роющие Эпигеобионты ходящие (крупные)

Условные обозначения: З.— зоофаги; М.— миксофитофаги; С.— сямфилы. * Отсутствуют в фауне СССР.

Таблица 2 (продолжение)

Система жукелиц		Жизненные формы	
подсемейство	триба	класс, подкласс	группа, подгруппа
Carabinae	Nebriini Opisthiini Notiophilini Elaphrini Loricerini Siagonini Scaritini	З. стратобиос З. эпигеобиос З. стратобиос З. эпигеобиос З. стратобиос » З. геобиос » »	Стратобионты-скважники Эпигеобионты бегающие Стратобионты-скважники Эпигеобионты бегающие Стратобионты-скважники Стратобионты зарывающиеся Геобионты бегающе-роющие Геобионты роющие Геобионты бегающе-роющие То же
	Apotomini Broscini Trechini	З. стратобиос	Стратобионты-скважники (подстильные, эндогеобионты, троглобионты)
	Bembidiini	»	Стратобионты-скважники (подстильные, подкорные, эндогеобионты, троглобионты)
	Pogonini	З. эпигеобиос З. стратобиос	Эпигеобионты бегающие Стратобионты-скважники (поверхностно-подстильные)
	Patrobini Chlaeniini Oodini Licinini	З. стратобиос » » »	Стратобионты зарывающиеся (подстильно-трещинные) Стратобионты-скважники То же » »

112 Таблица 2 (продолжение)

Система жужелиц		Жизненные формы	
подсемейство	триба	класс, подкласс	группа, подгруппа
Carabinae	Panagaeini	З. эпигеобиос З. стратобиос	Эпигеобионты ходящие (крупные) Стратобионты-скважники
	Morionini Pterostichini	» З. эпигеобиос З. стратобиос	Стратобионты зарывающиеся (подкорные) Эпигеобионты ходящие (крупные) Стратобионты-скважники (подстилочные, боттрибионты, троглобионты)
	Amarini	З. геобиос З. фитобиос » М. стратобиос М. стратохортобиос М. геохортобиос	Стратобионты зарывающиеся (подстильно-почвенные, трещинные, боттрибионты, троглобионты) Геобионты бегающе-роющие Дендробионты листовые Дендробионты стволовые Стратобионты-скважники Стратохортобионты Геохортобионты (гарпалоидные, забродные)
	Harpalini	М. стратобиос М. стратохортобиос М. геохортобиос	Стратобионты-скважники Стратохортобионты Геохортобионты (гарпалоидные, забродные, дитомоидные)
	Masoreini Lebiini	З. стратобиос »	Стратобионты-скважники (подстильно-трещинные, подкорные)

Таблица 2 (окончание)

Система жужелиц		Жизненные формы	
подсемейство	триба	класс, подкласс	группа, подгруппа
Carabinae	Helluonini *	З. фитобиос	Дендробионты стволовые
	Galeritini *	З. фитобиос	Хортобионты стеблевые
	Agrini *	З. псаммоколимбеты	Дендрохортобионты листовые барханны
	Dryptini	З. эпигеобиос	Эпигеобионты ходящие (крупные)
	Odacanthini	З. фитобиос	Дендробионты стволовые
	Orthogoniini * Zuphiini	» » »	То же Хортобионты стеблевые То же
Brachininae	Anthiini	З. стратобиос	Дендробионты-термитофилы
	Graphipterini	З. эпигеобиос З. псаммоколимбеты	Стратобионты-скважники (подстильно-трещинные, эндогеобионты) Эпигеобионты ходящие (крупные) Барханные
Pseudomorphae	Brachinini	З. стратобиос	Стратобионты-скважники (подстильно-поверхностные, трещинные, троглобионты)
Pseudomorphae	Pseudomorphini	С. мирмекофилы	

филогенетическая система жуужелиц не совпадает с системой жизненных форм. В большинстве случаев одному таксону филогенетической системы соответствует несколько категорий жизненных форм. С другой стороны, представители нескольких таксонов могут относиться к одной категории жизненных форм. Данные по дивергенции и конвергенции жизненных форм в таксонах естественной системы использованы для выявления эволюционных связей жизненных форм.

В подсемействе *Raussinae* набор жизненных форм с морфоэкологическими переходами между ними свидетельствует о пути специализации от зоофагов эпигеобионтов ходящих со свободным образом жизни на поверхности почвы к симфилам-мирмекофилам со скрытым образом жизни в муравейниках. В подсемействе *Cicindelinae* — три категории жизненных форм, резко уклонившиеся по экологической специализации. Большинство видов этого подсемейства относятся к эпигеобионтам летающим, широко распространенным в различных ландшафтных зонах. Явно производные от этой группы жизненных форм — дендробионты, освоившие древесный ярус в тропических лесах (трибы *Collyrini*, *Pogonostomini*). Второе направление специализации *Cicindelinae* — это переход к существованию в ксерофитных стадиях с утратой способности к полету (*Mantichorini*) у эпигеобионтов ходящих.

В трибе *Megacephalini* прослеживаются переходные формы от эпигеонтов летающих к нелетающим. Дивергенция жизненных форм наблюдается в подсемействе *Carabinae* в трибах *Carabini*, *Trechini*, *Bembidiini*, *Pogonini*, *Pterostichini*, *Amarini*, *Harpalini*, *Lebiini*, *Zuphiini*, а также в подсемействе *Brachininae* (табл. 2). Сопоставление филогенетической системы с системой жизненных форм позволяет выявить параллельные пути специализации в различных подсемействах и трибах. Так, приспособления зоофагов к лучшим миграциям и утрата способности к полету привели к образованию эпигеобионтов ходящих (крупных) в трибах *Metriini* (п/сем. *Metriinae*), *Mantichorini*, *Megacephalini* (п/сем. *Cicindelinae*), *Cychrini*, *Carabini*, *Panagaeini*, *Helluonini*, *Pterostichini*, *Anthiini* (п/сем. *Carabinae*). Параллельная специализация зоофагов к обитанию на деревьях и травах прослеживается в трибах *Collyrini*, *Pogonostomini* (п/сем. *Cicindelinae*), *Pterostichini*, *Lebiini*, *Galeritini*, *Agrini*, *Odacanthini*, *Dryptini*, *Hexagoniini*, *Orthogoniini*. Подстилка и скважины поч-

вы — наиболее освоенные жуужелицами ярусы биоценозов и потому стратобионты — самые распространенные жизненные формы среди высших подсемейств жуужелиц — *Carabinae*, *Brachininae*.

Параллельные ряды жизненных форм — миксофитофагов (стратобионтов, стратохортобионтов и геохортобионтов), приспособившихся к растительнойядности, наблюдаются в трибах *Amarini* и *Harpalini*.

Сопоставление двух систем жуужелиц — филогенетической и морфо-экологической — использовано для выяснения эволюционных взаимоотношений жизненных форм.

ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУУЖЕЛИЦ

Рассмотренные морфологические аспекты эволюции жуужелиц и сопоставление систем жизненных форм и филогенетической дали возможность высказать предположения об эволюционных отношениях жизненных форм. При этом учитывались общие направления в филогенезе *Carabidae*. Согласно взглядам Жаннеля [Jeannel, 1941] и Линдрота [Lindroth, 1969], наиболее реликтовые и архаичные жуужелицы — это представители подсемейства *Trachypachinae*. Древними, но уже достаточно специализированными считаются подсемейства *Metriinae*, *Raussinae*, которых Жаннель [Jeannel, 1941] объединял вместе с *Trachypachinae* в один подраздел (*subdivisio Isochaeta*), обладающий вершинным расположением шпор на передних голених и некоторыми другими примитивными признаками. По мнению Линдрота, к этому комплексу древних подсемейств можно отнести и *Cicindelinae*. От малоспециализированных *Isochaeta* произошли высшие жуужелицы, объединяемые Жаннелем [Jeannel, 1946] в подраздел *Heterochaeta* и представленные в системе Линдрота [1969] четырьмя подсемействами: более реликтовым *Omorhroninae*, самым обширным *Carabinae* и aberrантными *Brachininae* и *Pseudomorphinae*. Эти два основных этапа в филогенезе жуужелиц — образование древних примитивных подсемейств (*Isochaeta*) и высших подсемейств (*Heterochaeta*) — учтены при рассмотрении радиации жизненных форм указанных таксонов.

На основе систематических и морфоэкологических доказательств предлагается схема эволюции жизненных форм имаго жуужелиц (рис. 34). При этом жизненные фор-

мы были оценены по совокупности всех изученных адаптивных особенностей. Те из них, которые обладают наибольшим числом примитивных, или плезiomорфных, признаков, приняты как прототип. Жизненные формы, имеющие наибольшее число вторичных по специализации признаков, или апоморфных, приняты как наиболее продвинутое в морфоэкологической эволюции. На этом основании были составлены ряды жизненных форм, отражающие их эволюционные взаимоотношения. Сравнительная морфоэкологическая характеристика адаптивных особенностей жизненных форм имаго жукелиц показала, что наиболее примитивной группой жизненных форм среди имаго жукелиц следует считать эпигеобионтов ходящих (мелких) (типа *Trachypachus* Motsch.) из класса зоофагов, обитающих по берегам рек, ручьев. К ним относятся трибы *Trachypachini*, *Gehringiini*. По-видимому, берега пресных водоемов, где живут эти реликтовые представители семейства, были исходной средой обитания для жукелиц. Это подтверждается и тем, что большинство семейств жуков из подотряда *Adephaga* — водные — и некоторые из них чрезвычайно близки по организации к жукелицам. По-видимому, их общие предки жили по берегам водоемов, откуда *Hydradephaga* осуществили вторичный переход в воду, а *Geadephaga* начали экспансию суши. Большую роль для понимания филогении *Adephaga* сыграли работы А. Г. Пономаренко [1969], по ископаемым жукам подотряда *Archostemata*. Автор показал, что ископаемые *Archostemata* были обширной и разнообразной группой жуков, от которых как самостоятельные ветви обособились подотряды *Adephaga* и *Polyphaga*. Ранее были распространены взгляды о происхождении всех современных подотрядов жуков от каких-то общих предковых форм [Crowson, 1967] или допускалась мысль о происхождении *Adephaga* от *Archostemata*, близких к современным семействам *Cupedidae*, *Micromalthidae*, обитающим в древесине [Kolbe, 1903]. Теперь на основе работ А. Г. Пономаренко можно более объективно утверждать, что *Adephaga* произошли от одной из ветвей ныне вымерших *Archostemata*, отличающихся от современных семейств этого подотряда. Только вряд ли можно согласиться с гипотезой. А. Г. Пономаренко о происхождении *Geadephaga* от *Hydradephaga*, так как морфология имаго и личинок обеих групп жуков показывает, что современные сухопутные *Geadephaga* не сохранили никаких черт, убедительно сви-

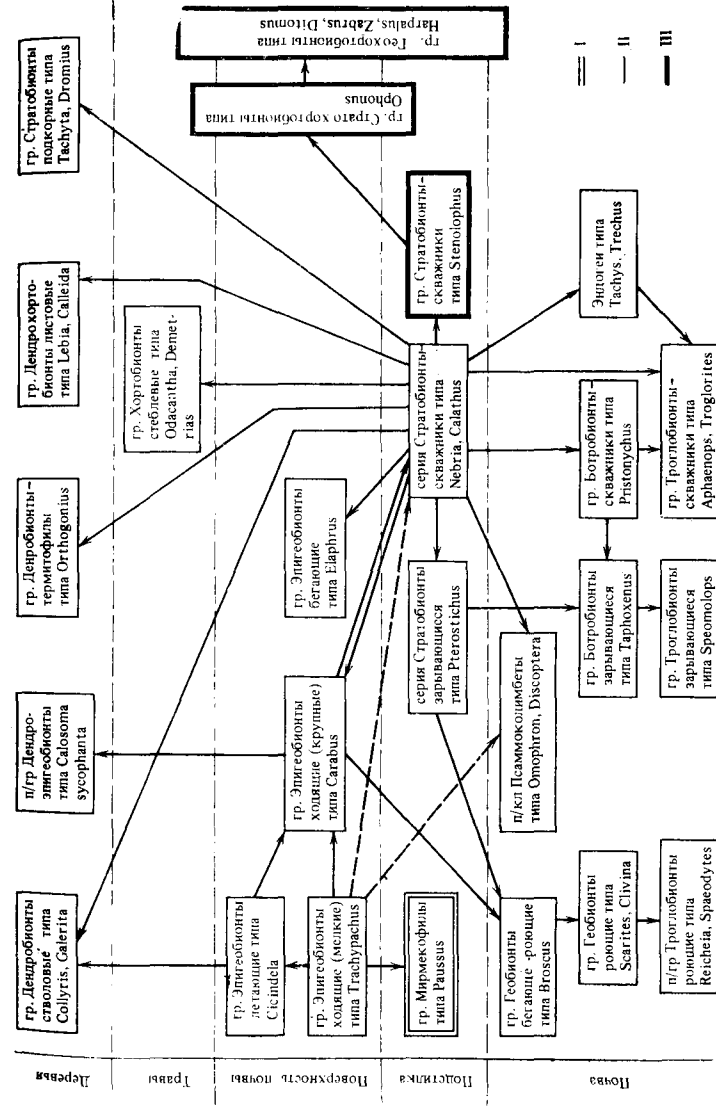


Рис. 34. Пути эволюции жизненных форм имаго жукелиц
Классы: I — симфилы, II — зоофаги, III — миксофитофаги

детельствовавших бы о их водных предках, а все Hydraderphaga по большинству признаков более специализированы.

Все это дает основание считать наиболее примитивной жизненной формой имаго жужелиц зоофагов эпигеобионтов ходящих (мелких) (типа *Trachypachus* Motsch.), обитающих по берегам водоемов. По-видимому, от берегов водоемов началось расселение жужелиц в другие ландшафты суши. Освоение ярусов в биоценозах началось, по-видимому, от поверхности почвы вниз — в подстилку, в почву, а также вверх — на растительность. Трофическая специализация шла, как было уже показано выше, от зоофаги к мирмекофилии или к фитофагии. В соответствии с этими основными направлениями морфоэкологической эволюции имаго Carabidae построены модельные ряды жизненных форм из современных видов. Эти ряды отражают эволюционные взаимоотношения между жизненными формами (см. рис. 34). Жизненные формы, входящие в состав модельного ряда, соединены стрелками, указывающими направление специализации. При составлении модельного ряда жизненных форм и установления центра адаптивной радиации учитывалось наличие подобного ряда переходных форм внутри одной трибы, надтрибы или среди близкородственных таксонов семейства.

В тех случаях, когда эти условия не соблюдены, эволюционную связь между жизненными формами следует считать недостаточно аргументированной, и в этом случае такие отношения жизненных форм обозначены на рис. 35 пунктирными стрелками. Горизонтальные ряды на схеме отражают ярусное распределение жизненных форм, а стрелки указывают на эволюционные взаимоотношения жизненных форм и одновременно на пути освоения ярусов, биоценозов, трофическую специализацию. На схеме видны два центра радиации жизненных форм. Первый центр радиации связан с эволюцией древних подсемейств Carabidae и представлен самой примитивной жизненной формой — эпигеобионтами ходящими (мелкими) (типа *Trachypachus* Motsch.). От этого центра прослеживается несколько направлений специализации жизненных форм. Одно из них определено переходом жужелиц к жизни в муравейниках с образованием класса симфилов-мирмекофилов (типа *Paussus* L.). Этот переход от свободноживущих зоофагов к мирмекофилам отчетливо

прослеживается на современных видах в трибах Ozaenini и Paussini [Darlington, 1950]. Причем свободноживущие Ozaenini по облику сходны с представителями эпигеобионтов ходящих (мелких). Специализация мирмекофилов шла по пути морфофизиологического регресса, сопровождавшегося значительной редукцией органов чувств, ног, крыльев, ротовых частей и развитием приспособлений к мирмекофилии — секреторных органов, защитных структур. Другие направления в эволюции жизненных форм были связаны со специализацией зоофагов к обитанию в различных ярусах, способу добывания пищи. Так, от примитивных эпигеобионтов (типа *Trachypachus* Motsch.) могли образоваться крупные ходящие эпигеобионты (типа *Carabus* L.), у которых полет заменен пешими миграциями, в связи с чем у большинства из них редуцировались крылья. В подсемействе Metriinae, близком к Trachyrachinae, имеются представители эпигеобионтов ходящих (крупных) с переходными чертами от примитивных мелких эпигеобионтов. Группа эпигеобионтов ходящих (крупных) включает также множество представителей из других подсемейств, которые приобрели конвергентное сходство в связи со сходным образом жизни (Carabini, некоторые Megacephalini, Helluonini, Anthiini и др.) и образовались от разных групп жизненных форм. Несмотря на достаточно большую специализацию эпигеобионтов ходящих (крупных), от них имеются переходы к стратобионтам-скважникам с плоским телом и укороченными надкрыльями, как *Carabus* L. (*Tribax* F.-W.), к геобионтам бегуще-роющим, как *Carabus* L. (*Cechenus* F.-W.), сходным по габитусу с *Broscus* Panz., и к подгруппе дендро-эпигеобионтов (типа *Calosoma sycophanta* L.) с лазательными адаптациями и развитыми крыльями. Другие направления специализации эпигеобионтов гипотетичны, так как среди современных видов отсутствуют переходные формы. Это переходы к эпигеобионтам летающим (типа *Cicindela* L.) с сильно развитыми крыльями и к псаммоколимбетам (типа *Omphron* Latr.) с круглым обтекаемым телом, приспособленным к движению в песке. Несмотря на то что между указанными жизненными формами нет переходных форм среди современных видов, можно предположить, что подсемейства Cicindelinae и Omphroninae, близкие по ряду признаков к группе подсемейств Isochaeta, могли обособиться от неспециализированных предков, близких к Trachyrachinae. От летающих эпигеобионтов — оби-

тателей поверхности почвы, близких к некоторым *Megacephala* Latr., могли возникнуть явно более специализированные дендробионты (типа *Collyris* F.), а с другой стороны — недетаящие ходящие эпигеобионты, такие, как *Mantichora*, *Omus*, *Amblycheila*. Радиация жизненных форм в подсемействе Cicindelinae свидетельствует о морфоэкологической примитивности и вместе с тем о разнообразии трибы Megacephalini и об эволюционной продвинутости в экологической специализации триб Collyrini, Pogonostomini, Cicindelini, Mantichorini. Гипотетична связь эпигеобионтов ходящих (типа *Trachypachus* Motsch.) со стратобионтами-скважниками из класса зоофагов, к которым относятся уже высшие Carabidae (раздел Heterochaeta, по Жаннелю), достаточно резко обособленные от Isochaeta. Но так как ряд триб, таких, как Nebriini, Elaphrini, обнаруживают симплезиоморфность признаков с Isochaeta и филогенетически выводятся от последних, можно допускать возможность их морфоэкологической эволюционной связи. Это подтверждается также и сравнительно-морфологическим анализом признаков низших и высших Carabidae. Образование высших Carabidae, представленных в основном самым обширным подсемейством Carabinae, явилось поворотным моментом в филогенезе семейства и в эволюции жизненных форм. Если среди древних подсемейств (раздел Isochaeta) преобладают поверхностные хищники, то среди высших жужелиц (п/сем. Carabinae) центральную группу жизненных форм представляют зоофаги стратобионты, освоившие подстилку как среду обитания. Полускрытый образ жизни позволил этим жужелицам дополнительно освоить ландшафты, удаленные от берегов водоемов. Они приобрели большую пластичность ряда морфоэкологических и физиологических особенностей (мультифункциональность ряда органов), что обеспечило возможность широкой экологической радиации в связи с освоением разнообразных экологических ниш. Особое значение при формировании высших Carabidae имели особенности, связанные с локомоторной функцией ног: строение передних и средних тазиковых впадин, стернитов груди, расположение шпор на передних голених. Это привело к расширению функций ног с образованием бегательно-лазательных, бегательно-лазательно-копательных ног, адаптивных к движению в подстилке и скважинах почвы.

Таким образом, второй центр радиации жизненных

форм связан с эволюцией высших подсемейств жужелиц, и прежде всего Carabinae, и представлен зоофагами стратобионтами-скважниками. От этой группы жизненных форм прослеживаются пути специализации к обитанию на деревьях, травах, на поверхности почвы, в почве, норах, пещерах, а также переход к классу жизненных форм — миксофитофагов, трофически связанных с растениями и занявших специфические для них ярусы: подстилка + травы, почва + травы. Эта экологическая радиация высших Carabinae может быть аргументирована более убедительно, чем для реликтовых подсемейств на основе морфоэкологических переходов между жизненными формами на примере современных видов.

Так, на примере ряда родственных триб подсемейства Carabinae, объединяемых О. Л. Крыжановским [1976] в надтрибы — Odacanthitae, Masoreitae и Lebiitae, а рядом авторов относимых к Carabinae Truncatipennes [Jedlička, 1963], прослеживается переход от подстилочных стратобионтов-скважников к дендробионтам в трибах Agriini, Galeritini, Lebiini (*Catascopus*, *Pericalus*), к дендрохортобионтам листовым — у Lebiini (*Lebia* Latr., *Parana*), к хортобионтам стеблевым — у Odacanthini, Dryptini, Lebiini (*Demetrius* Bon., *Calleida* Dej.), к дендробионтам-термитофилам (Orthogoniini). Helluonini и Anthiini специализировались как ходящие эпигеобионты, конвергентно сходные с *Carabus* L. Masoreitae — Masoreini, Graphipterini — приобрели адаптации, свойственные псаммоколимбетам. Подтриба Dromina из Lebiini специализировалась к обитанию под корой (стратобионты подкорные). Многие Zuphiini перешли от обитания в подстилке в трещины и скважины почвы, образовав группу эндогеобионтов.

В крупной трибе Pterostichini (включая Agonina, Sphodrina) наблюдаются переходные формы от стратобионтов-скважников к ряду других жизненных форм. Среди Agonina прослеживается переход от стратобионтов-скважников поверхностно-подстилочных с бегательно-лазательными ногами к специализированным лазательным по деревьям дендрохортобионтам (*Colpodes*), к стратобионтам зарывающимся с бегательно-копательными ногами. Морфоэкологическое разнообразие Agonina раскрыто в монографии Дарлингтона [Darlington, 1952]. В Sphodrina существуют переходные формы от подстилочных стратобионтов-скважников к ботробионтам-скважникам (*Pri-*

stonychus Dej.), троглобионтам-скважникам (*Sphodropsis* Seidl.) и к ботриобионтам зарывающимся (некоторые *Sphodrus* Clairv. и *Taphoxenus* Motsch.). Род *Pterostichus* Bon. представлен стратобионтами-скважниками и стратобионтами зарывающимися с адаптациями к рытью. В подтрибе *Molorina* — *Abax* Bon., *Molops* Bon. специализировались как стратобионты зарывающиеся, *Spreomolops* — троглобионты зарывающиеся; *Percus* Bon. — геобионты бегающе-роющие (типа *Brosicus* Panz.), *Eudromus* — ходящие эпигеобионты (типа *Carabus* L.).

На примере родственных триб *Siagonini*, *Broschini*, *Scaritini* прослеживается ряд форм от стратобионтов зарывающихся почвенно-трещинных (типа *Siagona* Latr.) к геобионтам бегающе-роющим (типа *Brosicus* Panz.), к геобионтам роющим (типа *Scarites* F.) и троглобионтам роющим. В громадной трибе мелких жукелиц *Trechini*, как показал Жаннель [Jeannel, 1927, 1928, 1930], экологическая эволюция шла от подстилочных форм к эндогеям, а от них — к троглобионтам. Другая ветвь, включающая группу древних поверхностнообитающих видов, могла дать непосредственно троглобионтов. Последний путь экологической эволюции *Trechini* весьма гипотетичен. На схеме (см. рис. 33) отражено только первое направление эволюции жизненных форм — от стратобионтов-скважников к эндогеобионтам и троглобионтам. В родственных трибах *Nebriini*, *Notiophilini*, *Opisthiini*, *Elaphrini* большинство родов относятся к стратобионтам-скважникам (типа *Nebria* Latr.), а некоторые роды, как *Elaphrus* F., *Opisthius* Kirby., — к эпигеобионтам бегающим. Наличие ряда апоморфных признаков: сложная видоизмененная макроскульптура надкрыльев, сильно выдвинутые глаза и др., — свидетельствует об их значительной эволюционной продвинутойности. Это дает основание предполагать возможность вторичного перехода жукелиц от обитания в подстилке на поверхность почвы. Одно из направлений в экологической эволюции трибы *Bembidiini* связано также с переходом из подстилки к открытому существованию на поверхности почвы с образованием таких форм, как эпигеобионты бегающие: *Bembidion* Latr. (*Bracteon* Net.), *Asaphidion* Goz.

Существенным шагом в морфоэкологической эволюции семейства был переход от зоофагии к миксофитофагии, который параллельно совершили трибы *Harpalini* и *Amarini*. Их связь с зоофагами подтверждается филогенетиче-

скими отношениями. Триба *Amarini* настолько близка к *Pterostichini*, что О. Л. Крыжановский объединяет их в одну надтрибу *Pterostichitae*. Надтрибы *Pterostichitae* и *Harpalitae*, согласно современным филогенетическим воззрениям, близкородственны. Кроме того, в трибах *Harpalini* и *Amarini* слабоспециализированные жизненные формы — стратобионты из миксофитофагов — сходны со стратобионтами-скважниками из зоофагов, к которым относятся многие *Pterostichini*. Это дает основание предполагать эволюционную связь между зоофагами и миксофитофагами.

В классе миксофитофагов наиболее примитивную группу жизненных форм представляют стратобионты-скважники. К ним относятся мелкие *Harpalini*, как *Stenolophus* Latr., и некоторые *Amarini*. Они обладают еще слабой специализацией к питанию растительной пищей и к лазанию по растениям; для некоторых из них отмечена склонность к сапрофагии. Следующий этап в эволюции миксофитофагов был связан с нарастанием специализации к фитофагии и лазанию по растениям с образованием группы стратохортобионтов (типа *Ophonus* Steph.). Подобные формы могли дать начало более специализированным к фитофагии группам геохортобионтов (как *Harpalus* Latr., *Zabrus* Clairv., *Ditonus* Bon.), большинство из которых не только хорошо лазают по растениям, но и способны активно зарываться в почву, что обеспечило им широкое освоение степных, полупустынных и пустынных ландшафтов.

Это направление специализации миксофитофагов хорошо прослеживается на сравнительно-морфологических рядах видов трибы *Harpalini*. Морфологически наиболее примитивны подтрибы *Stenolophina*, *Amblystomina*, относящиеся к жизненным формам стратобионтов-скважников. Бóльшей специализации к фитофагии и лазанию по растениям достигают *Ophonus* Steph., *Diachromus* Er. (стратохортобионты) с бегательно-лазательными ногами и со структурой покровов, как у подстилочных форм. От *Ophonus* Steph. к *Pseudophonus* Motsch., а также от *Diachromus* Er. к *Anisodactylus* Dej. заметен переход к геохортобионтам гарпалоидным с лазательно-копательными ногами и более плотными покровами. Среди видов родов *Harpalus* Latr. и *Acinopus* Latr. прослеживается морфологический ряд от геохортобионтов гарпалоидных к заброидным с более выраженной копательной функци-

ей ног и с большей массивностью тела. Особую специализированную группу фитофагов представляют геохортобионты дитомоидные с лазательными ногами и с шейкой в области среднегруди. Среди них *Ditonus* Bon. еще близок по адаптивным особенностям ног и характеру покровов к стратохортобионтам, как *Ophonus* Steph., но резко отличается по форме головы и мандибул в связи с зерноядностью. Такие крупные нелетающие фитофаги, как *Chilotomus* Chaud. T., *Machozetus* Chaud., обладающие резко выраженным типом лазательных ног, представляют крайние формы специализации в этой группе. Триба *Amarini* в связи со сходной морфоэкологической специализацией конвергирует с *Harpalini*. Так, среди *Amarini* встречаются стратобионты скважники (*Amara familiaris* Duft.), стратохортобионты (*Amara* Bon. s. g. *Zezea* Csiki.) и геохортобионты гарпалоидные (*Amara* Bon. s. g. *Curtonotus* Steph), заброидные (*Zabrus* Clairv., некоторые *Amara* Bon. s. g. *Percosia* Zimm.). Выявление морфоэкологической дивергенции и конвергенции и в ряде подсемейств и триб представляет доказательство эволюционных взаимоотношений жизненных форм имаго жуужелиц.

Наиболее общие тенденции в эволюции жизненных форм имаго жуужелиц, как это видно из схемы эволюционных взаимоотношений, вырисовываются следующим образом. Исходная группа жизненных форм с архаичными морфоэкологическими чертами — зоофаги эпигеобионты ходящие (мелкие), обитающие на поверхности почвы по берегам водоемов. С этой группой связан первый центр радиации жизненных форм древних подсемейств жуужелиц, от которого прослеживаются пути специализации зоофагов к обитанию на поверхности почвы (эпигеобионты ходящие, крупные), на деревьях (дендробионты), в песке (псаммоколимбеты) и переход от зоофагии к симбиозу с муравьями (симфилы-мирмекофилы).

Второй центр радиации жизненных форм имаго жуужелиц связан с морфоэкологической эволюцией высших подсемейств. Исходная группа — зоофаги стратобионты-скважники, обитатели подстилки. От этой группы жизненных форм прослеживается множество путей экологической специализации жуужелиц. Из подстилки зоофаги перешли к обитанию в разнообразные ярусы биотопов. Одни из них освоили как среду обитания травы, деревья, ходы под корой, в термитниках (дендрохортобион-

ты, дендробионты-термитофилы, стратобионты подкорные), другие перешли к обитанию в почву, ее скважины, норы, пещеры (стратобионты зарывающиеся, ботриобионты, эндогеобионты, троглобионты, геобионты, псаммоклимбеты), а некоторые вторично специализировались к обитанию на поверхности почвы (эпигеобионты ходящие, бегающие). От зоофагов выделился класс миксофитофагов, который эволюционировал по пути специализации к фитофагии и к освоению как травянистого яруса, так и почвы (стратобионты-скважники, стратохортобионты, геохортобионты).

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Личинки обширного семейства Carabidae обладают большим морфоэкологическим многообразием и образуют значительное число жизненных форм, отличающихся от таковых у имаго.

Изучение жизненных форм личинок жуужелиц как наиболее древних по происхождению и архаичных по организации среди других личинок Holometabola представляет большой интерес для теории эволюции насекомых. Начало изучения жизненных форм или морфоэкологических типов личинок насекомых с полным превращением было положено М. С. Гиляровым [1949] и в дальнейшем продолжено его многочисленными учениками.

Первая классификация жизненных форм личинок жуужелиц была предложена мною [Шарова, 1957б, 1960] для видов фауны СССР. Было выделено 9 морфоэкологических типов личинок жуужелиц на основе их морфологических адаптаций к питанию, движению, активности в почве и на ее поверхности и по некоторым другим особенностям. Позднее была предложена более развернутая система жизненных форм личинок для всех крупных таксонов семейства Carabidae с охватом материалов по мировой фауне, построенная по иерархическому принципу [Шарова, 1976]. Необходимость подразделения жизненных форм у животных на иерархические категории разного ранга диктуется различной степенью эволюционного значения многочисленных морфоэкологических адаптаций [Шарова, 1973а, б].

Материалом для системы жизненных форм послужили данные по морфологии, систематике и экологии личинок жуужелиц [Silvestri, 1905; Bøving, 1907; Andrewes, 1929; Emden, 1935, 1942; Jeannel, 1941, 1942; Larsson, 1941; Lindroth, 1954а, б, 1955, 1960; Гиляров, Шарова, 1954, 1964а; Шарова, 1957а, 1958, 1960, 1963, 1964, 1967а, 1971а, 1973б; Liieftink, Wiebes, 1968; Luft, 1969, 1972; Hürka, 1971; Hübner, 1971; Шарова, Потоцкая, 1972].

Личинки жуужелиц многообразны по пищевой специализации и ярусному распределению в биоценозах. Среди личинок жуужелиц большинство — хищники, чаще многоядные, реже монофаги и олигофаги. Преимущественно это облигатные хищники (*Carabus* L.), а некоторые могут дополнительно питаться и растительной пищей (*Calathus* Bon.). Личинки жуужелиц триб Harpalini, Amarini — преимущественно сапрофаги и фитофаги. Личинки подсемейства Paussinae и трибы Orthogoniini из подсемейства Carabinae — мирмекофилы и термитофилы. Личинки трибы Mormolucini из подсемейства Carabinae питаются древесными грибами. Некоторые личинки жуужелиц из триб Lebiini, Brachinini — эктопаразиты насекомых, находящихся в стадиях покоя. Это свидетельствует о большом трофическом разнообразии личинок жуужелиц по сравнению с имаго. Но диапазон занимаемых ярусов в биоценозах у личинок меньше, чем у имаго. Большинство из них обитает в подстилке и верхнем слое почвы. Очень немногие личинки живут на деревьях в норах (Collyriini), в грибах (Mormolucini), под корой (подтриба Dromina из Lebiini). Некоторые личинки жуужелиц обитают в пещерах. Среди личинок жуужелиц встречаются как скрытоживущие формы, так и формы с полускрытым образом жизни. В противоположность имаго среди личинок нет форм, приспособленных к открытому существованию на поверхности почвы. По способам движения личинки подразделяются на бегающих, роющих и малоподвижных. У некоторых личинок выражены адаптации к лазанию. Личинки с полускрытым образом жизни могут обладать дневной или ночной активностью на поверхности почвы. Большинство личинок жуужелиц — мезофилы и гигрофилы. Даже в засушливых ландшафтно-зональных условиях личинки развиваются в микроусловиях с достаточным увлажнением почвы. Ниже следует краткий морфоэкологический обзор личинок семейства Carabidae по крупным его таксономическим подразделениям в соответствии с системой Линдрота [Lindroth, 1969] и дополнениями к ней. О. Л. Крыжановского [1976].

I. Подсемейство Trachypachinae. Известны личинки *Trachypachus gibbsi* Lec. и *Gehringia olympica* Darl., описанные Линдротом [Lindroth, 1960]. Это хищные личинки

жужелиц примитивного типа, обитающие по берегам водоемов. Личинка *T. gibbsi* Lec. с темными тергитами, а *G. olympica* Darl. — светлая, слабосклеротированная.

II. Подсемейство *Metriinae*. Личинки неизвестны.

III. Подсемейство *Paussinae*. Личинки мирмекофилы со слабо развитыми ногами, ротовыми частями, редуцированными органами чувств, церками. Известны описания личинок *Physea setosa* Chaud. из трибы *Ozaenini*, *Pachyteles Perty* [Emden, 1942] и *Paussus kannegieteri* Wasm. из трибы *Paussini* [Bøving, 1907].

IV. Подсемейство *Cicindelinae* — скакуны. Это хищные личинки S-образной формы, живущие в вертикальных норках, подкарауливая добычу. Сведения по морфологии, систематике и экологии имеются в ряде работ [Emden, 1935, 1942; Jeannel, 1941, 1942, Гиляров, Шарова, 1954, 1964]. Личинки триб *Cicindelini*, *Megacephalini*, *Mantichorini* обитают в почве, а *Collyrini* и *Pogonostomini* — в норках на ветвях деревьев.

V. Подсемейство *Omophroninae*. Известны описания ряда видов рода *Omophron* Latr. Общая характеристика личинок подсемейства приведена в работах [Emden, 1942; Jeannel, 1941, 1942 и др.]. Личинки хищного типа, роющие, обитают в песке по берегам рек.

VI. Подсемейство *Carabinae*. Личинки разнообразны по экологии. Надтриба *Carabitae* — личинки хищные, роющие, темноокрашенные, с сильносклеротизованными покровами. Надтриба *Nebriitae* — личинки хищные, передвигаются по скважинам почвы, темноокрашенные, обитают в подстилке, скважинах почвы. Надтриба *Elaphritae* — личинки хищные, роющие, темноокрашенные, обитают в почве, по берегам. Надтриба *Loriceritae* — личинки хищные, скважники, темноокрашенные, обитают в подстилке. Надтриба *Siagonitae* — личинки неизвестны. Надтриба *Scarititae* — личинки хищные, роющие, темноокрашенные или депигментированные, обитают в почве, в вырытых норках, ходах. Надтриба *Hiletitae* — личинки неизвестны. Надтриба *Broschitae* — личинки хищные, скважники или роющие, обитают в почве. Надтриба *Psydritae* — личинки неизвестны. Надтриба *Trechitae*, включающая обширные трибы *Trechini*, *Vembidiini*, — личинки хищные, скважники, с полускрытым или скрытым образом жизни, многие из них — скрыто живущие в почве, под камнями, под корой, в пещерах. Надтриба *Patrobitae* — личинки хищные, скважники, темноокрашенные, обитают

в подстилке и верхнем слое почвы. Надтриба *Pterostichitae* — личинки разнообразны по своей экологии. *Pterostichini*, *Agonini* — хищники, обитающие в подстилке, почве, скважники и зарывающиеся. *Amagini* (*Zabrini*) — сапрофаги и фитофаги, обитающие в почве, передвигающиеся по скважинам или активно зарывающиеся в почву. Надтриба *Harpalitae* — личинки сапрофаги и фитофаги, живут в почве, скважники или роющие. Надтриба *Perigonitae* — личинки неизвестны. Надтриба *Callistitae* (трибы *Chlaeniini*, *Oodini*, *Licinini*) — личинки хищные, преимущественно скважники, реже роющие. Их тело темной окраски, с чувствующими или опорными церками. Личинки надтрибы *Panagaeitae* морфоэкологически близки к *Callistitae*. Надтриба *Pentagonicitae* — личинки неизвестны. Надтриба *Odacanthitae* — личинки хищные, скважники, обитающие во влажных местах. Тело стройное, с длинными церками, темноокрашенное. Надтриба *Lebiitae* — отличается особым морфоэкологическим многообразием личинок. Большинство видов — хищники, а некоторые питаются древесными грибами в тропических лесах Индо-Малайской области (*Mormolucinini*), другие — термитофилы (*Orthogoniini*) или эктопаразиты (род *Lebia* Latr. из *Lebiini*). Хищные личинки этого подсемейства встречаются во многих ландшафтах, но особенно характерны для тропических и субтропических условий. Обитают преимущественно в подстилке, в верхнем слое почвы, некоторые лазают по деревьям, живут под корой, другие проникают в почву. Хищные личинки *Lebiitae* в большинстве случаев скважники, реже роющие.

VII. Подсемейство *Brachininae*. Личинки известны для немногих видов *Brachinus* Web. и *Pheropsophus* Solider. [Emden, 1942]. Для известных личинок отмечен эктопаразитизм и развитие с гиперметаморфозом.

VIII. Подсемейство *Pseudomorphinae*. Личинки не описаны.

ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Предлагаемая система жизненных форм личинок жужелиц иерархическая, эволюционно-экологическая. Принципы построения этой системы и ее обзор предварительно опубликованы [Шарова, 1976]. Система распадается на соподчиненные категории жизненных форм разного ранга.

Ранг категории определяется степенью эволюционного значения морфоэкологических адаптаций. Эволюционной эта система считается потому, что отражает степень эволюционной продвинутой жизни форм, классифицирует крупные и мелкие эволюционные сдвиги в морфоэкологических особенностях личинок *Carabidae*. Крупные категории жизненных форм означают существенные различия в морфоадаптациях личинок, низшие категории отражают менее значительные морфоэкологические особенности. Расположение категорий в системе также подчиняется эволюционному принципу: от форм более примитивных по морфоэкологическим особенностям к эволюционно продвинутым.

Для личинок жуков выделены следующие соподчиненные категории жизненных форм: классы, подклассы, серии, группы.

Принципы, по которым выделены категории жизненных форм личинок, меняются от ранга к рангу по их экологической и эволюционной значимости. При выделении классов жизненных форм личинок жуков был использован принцип питания, который определяет наиболее существенные черты их адаптивной организации. Подразделение классов на подклассы проведено по морфоадаптациям, связанным с типом движения личинок, а серии и группы — по адаптациям к ярусному распределению в почве и по приспособлениям к скрытому образу жизни в почве или к полускрытому образу жизни.

В морфологической характеристике высших категорий жизненных форм (классы, подклассы) решающее значение имеют признаки адаптивной организации: тип ротового аппарата, конечностей, церок, форма тела. Низшие категории (серии, группы) характеризуются морфологическими особенностями частного адаптивного значения: склеротизацией покровов, степенью развития органов чувств, хетотаксией, некоторыми деталями в строении ног, церок, окраской и другими признаками.

ОБЗОР ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУКОВ

Система включает пять классов жизненных форм по трофической специализации: зоофаги, миксофитофаги, мицетофаги, мирмекофилы и термитофилы, эктопаразиты. Зоофаги — самый обширный и разнообразный по составу

класс жизненных форм. Этот класс включает наряду со специализированными личинками примитивные, близкие к предковым. Личинки-зоофаги различаются по облику в связи с различным способом движения и подразделяются на три подкласса — скважники, роющие, норники. В подклассах скважники и роющие выделены серии: гемикриптобионты — с полускрытым образом жизни и криптобионты — со скрытым образом жизни. Группы жизненных форм выделены по адаптациям к обитанию в определенном ярусе биоценозов. После зоофагов в системе жизненных форм личинок жуков следует класс миксофитофагов с адаптациями к сапрофагии и фитофагии, явно производными от зоофагии. По аналогии с зоофагами класс миксофитофагов подразделен на подклассы скважников и роющих, а среди последних выделены гемикриптобионты и криптобионты. Завершают систему жизненных форм личинок жуков уклонившихся в специализации классы жизненных форм: мицетофаги, мирмекофилы и термитофилы, а также эктопаразиты.

При подразделении личинок жуков на классы жизненных форм по типу питания были использованы, кроме собственных данных, накопленные в литературе сведения об их пищевой специализации и морфологических адаптациях. Сведения по питанию хищных личинок жуков разных триб заимствованы из ряда работ [Burgess, 1911; Burgess, Collins, 1915; Oertel, 1924; Bengtsson, 1927; Lindroth, 1949; Шарова, 1957a, 1958, 1960; Gilbert, 1956; Стипрайс, 1958; Иняева, 1965; Hürka, 1971]. Некоторые данные о питании растительноядных личинок также заимствованы из литературы [Знойко, 1935; Самедов, 1950, 1963; Арабаджиев, Балецкий и др., 1953; Шарова, 1958, 1960; Иняева, 1965]. Характеристика особенностей питания и развития личинок мирмекофилов и термитофилов взята из ряда других работ [Bøving, 1907; Andrewes, 1929; Darlington, 1950]. Характеристика личинок-мицетофагов заимствована из статьи английских энтомологов [Lieftinck, Wiebs, 1968], а личинок-эктопаразитов — из работ ряда авторов: Dimmock, Knab, 1904; Silvestri, 1905; Chabossou, 1939; Burmeister, 1939; Lindroth, 1949, 1954a. Данные о строении и специализации ротовых аппаратов личинок жуков отрывочны [Verhoeff, 1921; Jeannel, 1941, 1942; Emden, 1942; Шарова, 1958, 1960; Стриганова, 1966].

Экспериментальные исследования по питанию и сравнительно-анатомическое изучение пищеварительной си-

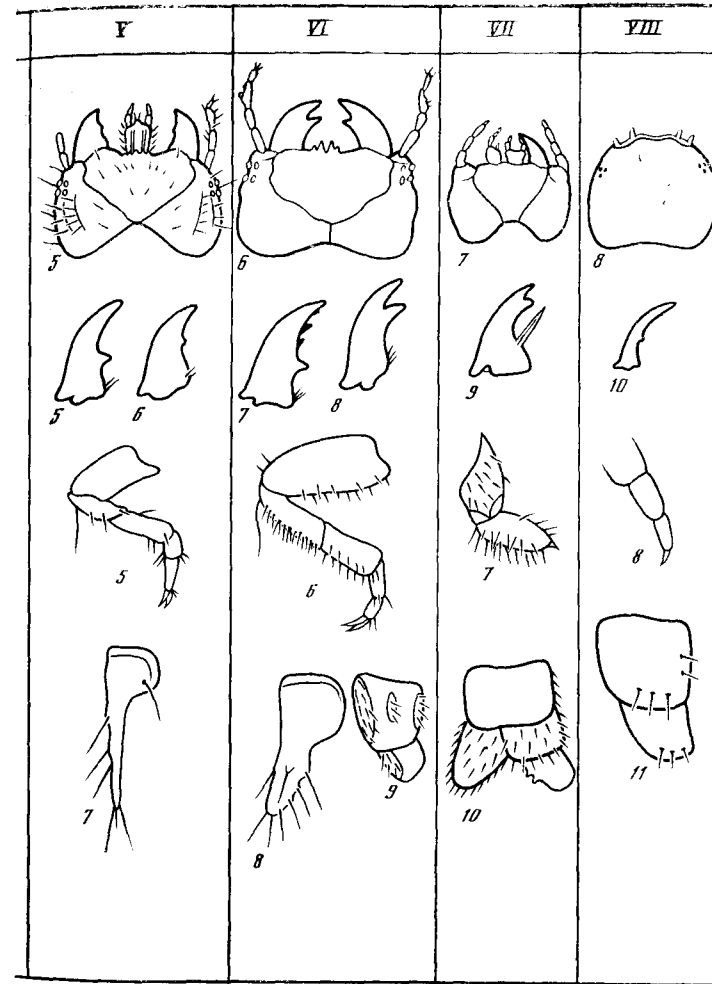
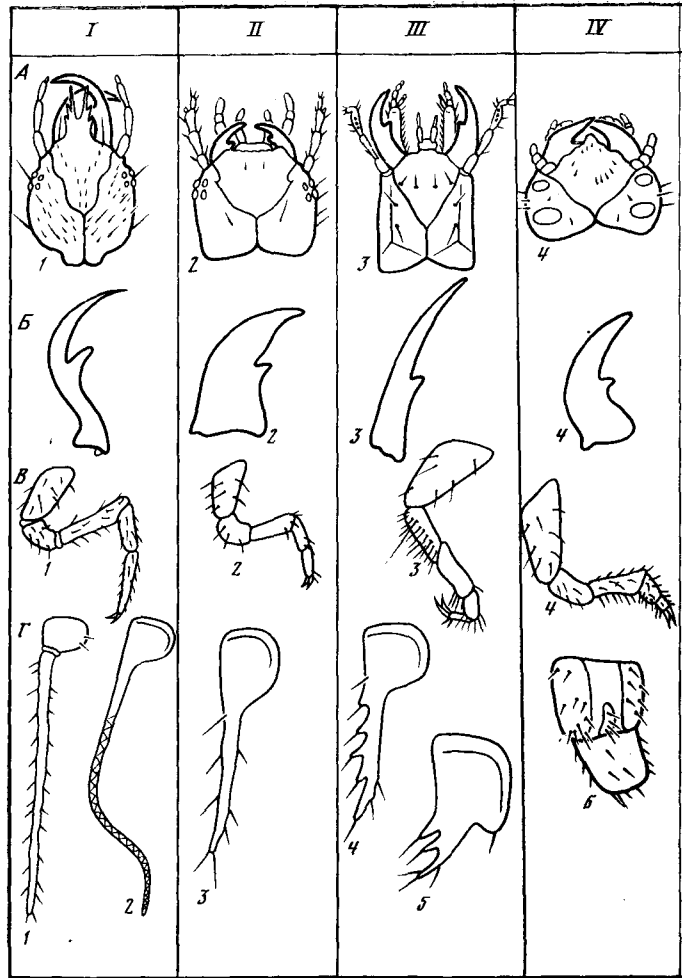


Рис. 35. Морфологическая характеристика жизненных форм личинок жувелиц

I—IV — класс зоофаги: I—II — подкласс скважники: поверхностно-подстилочные, подстилочные, III — подкласс роющие, IV — подкласс норники; V, VI — класс миксофитофаги: V — подкласс скважники, VI — подкласс роющие; VII — класс симфили; VIII — класс актопаразиты. А — голова сверху: 1 — *Leistus* sp., 2 — *Trachypachus gibbsi* Lec., 3 — *Scarites* sp., 4 — *Collyris* sp., 5 — *Amara fulva*, 6 — *Chilotomus* sp., 7 — *Paussus* sp., 8 — *Lebia* sp.; Б — мандибула: 1 — *Leistus*, 2 — *Trachypachus*, 3 — *Scarites*, 4 — *Collyris*,

5 — *Harpalus*, 6 — *Amara*, 7 — *Pseudophonus*, 8 — *Chilotomus*, 9 — *Paussus*, 10 — *Lebia*; В — нога: 1 — *Leistus*, 2 — *Trachypachus*, 3 — *Scarites*, 4 — *Collyris*, 5 — *Amara*, 6 — *Harpalus*, 7 — *Paussus*, 8 — *Lebia*; Г — церки (I—5, 7, 8), 6, 9—11 — IX и X брюшные сегменты: 1 — *Nebria*, 2 — *Chlaenius*, 3 — *Pterostichus*, 4 — *Elaphrus*, 5 — *Carabus*, 6 — *Cicindela*, 7 — *Amara*, 8 — *Zabrus*, 9 — *Chilotomus*, 10 — *Paussus*, 11 — *Lebia*

стемы для личинок жуужелиц еще не проводились. Сопоставляя известные данные по трофической специализации личинок жуужелиц с особенностями их строения, удалось охарактеризовать классы жизненных форм, выделенные по типу питания. Сравнительная морфологическая характеристика жизненных форм личинок отражена на рис. 35. Ниже приведена система жизненных форм личинок жуужелиц, в которой указаны типичные представители жизненных форм в ранге родов.

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУУЖЕЛИЦ

Класс Зоофаги

Подкласс Скважники

Серия Гемикриптобионты

Г р у п п ы:

- древесно-подстилочные (типа *Drypta* Latr.)
- поверхностно-подстилочные (типа *Nebria* Latr.)
- подстилочные (типа *Trachypachus* Motsch.)
- подстилочно-почвенные (типа *Pterostichus* Bon.)

Серия Криптобионты

Г р у п п ы:

- подстилочно-почвенные (типа *Calathus* Bon.)
- подкорные (типа *Dromius* Bon.)
- ботриобонты (типа *Taphoxenus* Motsch.)
- троглобионты (типа *Aphaenops* Bonv.)

Подкласс Роющие

Серия Гемикриптобионты

Г р у п п ы:

- подстилочно-почвенные (типа *Carabus* L.)
- поверхностно-почвенные (типа *Dyschirius* Bon.)
- почвенные (типа *Scarites* F.)
- псаммофилы (типа *Anthia* Web.)

Серия Криптобионты

Г р у п п ы:

- почвенные (типа *Clivina* Latr.)
- псаммофилы (типа *Scarites bucida* Pall.)

Подкласс Норники

Г р у п п ы:

- почвенные (типа *Cicindela* L.)
- древесные (типа *Collyris* F.)

Класс Миксофиитофаги

Подкласс Скважники

Г р у п п ы:

- гемикриптобионты подстилочно-почвенные (типа *Curtonotus alpina* Раук.)
- криптобионты почвенные (типа *Stenolophus* Latr.)

Подкласс Роющие

Г р у п п ы:

- гемикриптобионты поверхностно-почвенные (типа *Zabrus* Clairv.)
- криптобионты почвенные (типа *Harpalus* Latr.)

Класс Мицетофаги (типа *Mormolyce* Hagenbach.)

Класс Мирменофилы, Термитофилы (типа *Paussus* L.)

Класс Эктопаразиты (типа *Lebia* Latr.)

Класс Зоофаги. Зоофаги — самый обширный по составу видов класс жизненных форм личинок жуужелиц, включающий большинство триб семейства. Среди них имеются облигатные зоофаги (*Cicindelinae*, *Carabinae*, *Carabini*, *Cuschirini*, *Scaritini* и др.) и зоофаги со смешанным питанием (*Pterostichini*, *Bembidiini* и др.). Как показали лабораторные наблюдения за питанием личинок-зоофагов, одни из них обладают внекишечным пищеварением, впрыскивая в жертву пищеварительные соки средней кишки (*Cicindela* L., *Carabus* L., *Calosoma* Web.), а другие — смешанным пищеварением и поглощают, кроме жидкой, полупереваренной пищи, мягкие части тела жертвы (*Pterostichus* Bon., *Calathus* Bon., *Broscus* Panz.).

Основной морфологический критерий класса зоофагов — ротовой аппарат хищного типа. Мандибулы длинные, саблевидные, с острым, нередко длинным ретинакулом, иногда с мелкими зубчиками по всему внутреннему краю. Длина мандибул обычно в 3—4 раза превышает их ширину при основании. Крайне редко мандибулы зоофагов массивны и укорочены, например у личинок *Collyris* F. Это связано с дополнительной функцией мандибул — прогрызанием ходов в древесине. Максиллы стройные, как правило, с удлинненным стволиком (*stipes*) и щупиками, на которых часто имеются хорошо развитые сенсории, выполняющие роль органов химического чувства. Галера хорошо развита в виде двухчленикового чувствующего придатка, лациния маленькая или отсутствует. На кардо у личинок зоофагов нет игольчатых шишек из шишечков, характерных для растительноядных жуужелиц. Нижняя губа удлинненная, с длинными щупиками, с хорошо выраженной лигулой с чувствующими щетинками. Зоофаги имеют специфическую форму головы. Чаще всего головная капсула вытянута в длину, нередко с шейным перехватом. Реже — голова квадратная, у некоторых роющих форм (*Carabus* L., *Calosoma* Web.).

Тело личинок зоофагов чаще всего камподеоидной формы с удлинненными пропорциями всех отделов тела, длинными бегательными ногами, чувствующими церками. Мясистое и малоподвижное тело характерно для многих зоофагов: личинок *Taphoxenus* Motsch., живущих в норах грызунов, и некоторых роющих почвенных личинок (*Ci-*

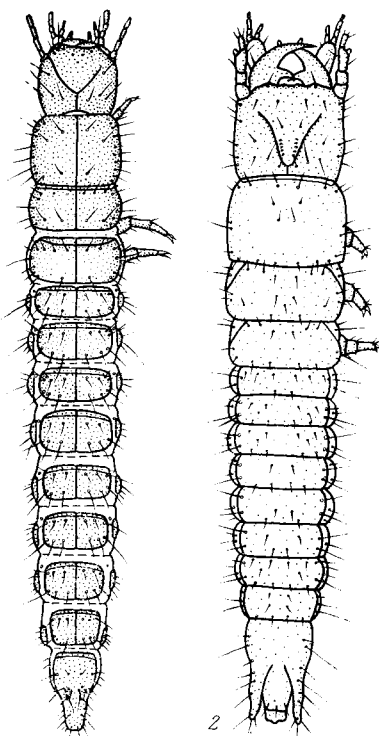


Рис. 36. Жизненные формы личинок жуужелиц: класс зоофаги, подкласс скважники
1 — гемикриптобионты подстилочные — *Trachypachus gibbsi* Lec.;
2 — криптобионты подстилочно-почвенные — *Gehringia olympica* Darl. [1, 2 — по Lindroth, 1960]

и почве. Поэтому в системе жизненных форм личинок категории, отражающие их ярусное распределение, относятся к наиболее низшим единицам (группам).

Подкласс Скважники. Зоофаги-скважники — это камподоидные личинки, облик которых наиболее типичен для семейства Carabidae (рис. 36, 37). У них стройное гибкое тело, с длинными чувствующими церками, богатыми погами, подпоркой (X сегмент брюшка). Голова узкая,

cindelinae, некоторых *Scarites* F., а также *Clivina* Latr., *Dyschirius* Bon.). Органы чувств у большинства зоофагов хорошо развиты, что связано с их активностью при отыскании добычи. У личинок зоофагов со скрытым образом жизни глаза могут быть редуцированы, что компенсируется увеличением чувствующей функции антенн и щупиков, на которых возрастает число сенсорий.

Подклассы жизненных форм личинок-зоофагов выделены по типу движения — скважники, роющие, норники. Способ движения определяет у личинок жуужелиц ряд особенностей габитуса тела, формы конечностей, церок и др. Серии жизненных форм охарактеризованы морфологическими адаптациями к особенностям активности личинок в почве или на ее поверхности: степенью склеротизации и пигментации покровов, развития органов чувств.

У личинок жуужелиц диапазон ярусного распределения в биоценозах меньше, чем у имаго, и они обитают главным образом в подстилке

часто с шейным перехватом, с вытянутыми саблевидными челюстями, направленными вперед. Это быстро бегающие, юркие личинки, охотящиеся как на поверхности почвы, так и в скважинах почвы, под корой, в норах, пещерах. Подкласс четко подразделяется на две серии жизненных форм: 1) гемикриптобионты — личинки, ведущие полускрытый образ жизни в почве; 2) криптобионты — личинки, ведущие скрытый образ жизни в почве. Подклассы резко различаются между собой степенью склеротизации покровов, окраской и развитием органов чувств.

Серия гемикриптобионты. Эта категория жизненных форм объединяет личинок, охотящихся на поверхности почвы преимущественно в сумерках, реже днем и скрывающихся в неблагоприятное время суток в скважинах почвы, речных наносах. Они обладают комплексом общих морфологических особенностей. Покровы головы, тергиты и стерниты сильно склеротизованы, черной или бурой окраски. Хорошо развиты органы зрения (6 простых глазков на каждой боковой поверхности головы) и разнообразные сенсиллы и сенсории на усиках, щупиках, церках. Серия состоит из нескольких групп, различающихся по адаптациям в связи со спецификой ярусного распределения в почве.

Группа древесно-подстилочные (типа *Drypta* Latr.) объединяет тропических личинок, охотящихся на поверхности подстилки и частично на стволах деревьев. Это пред-

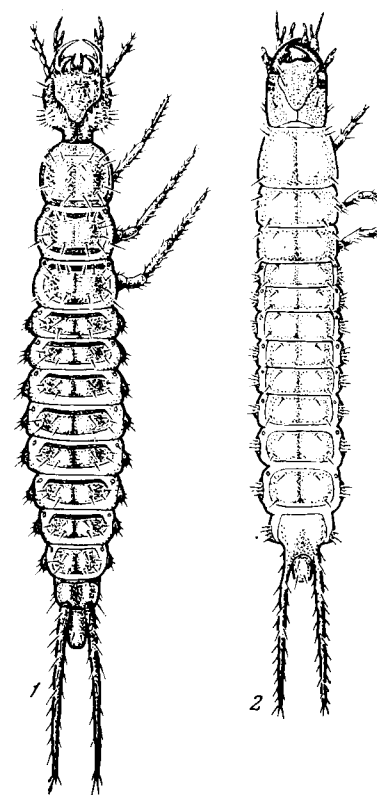


Рис. 37. Жизненные формы личинок жуужелиц: класс зоофаги, подкласс скважники
1 — гемикриптобионты поверхностно-подстилочные *Nebria brevicollis* F.;
2 — криптобионты подстилочные — *Metabletus* sp.

ставители триб Galeritini, Dryptini, Lebiini, имаго которых охотятся на деревьях. Данные по их морфологии заимствованы из работы Эмдена [Emden, 1942]. Эта группа жизненных форм по облику очень близка к предыдущей, но отличается бегательно-лазательным типом ног. Функция лазания по деревьям у них осуществляется присасывательными пульвиллами под коготками ног. В разных трибах пульвиллы образованы за счет либо эмподиальных выростов, либо мембраны коготков, либо мембраны последнего членика лапки.

Группа поверхностно-подстилочные (типа *Nebria* Latr.) приспособлена к активному хищничеству на поверхности почвы и к движению по скважинам в подстилке и речных наносах (см. рис. 37, 1). Живут преимущественно по берегам водоемов и во влажных местах. Сюда относятся личинки из различных триб: Nebriini, Notiophilini, Opisthiini, Loricerini, некоторые Licinini, Panagaeini, Chlaeniini (*Chlaenius spoliatus* Rossi, и подобные), многие Pterostichini (*Agonum assimile* Payk.), Lebiini (*Catascopus Kirby*, *Coptodera* Dej.), некоторые Zuphiini, Odacanthini. Морфологически они характеризуются черной окраской тела, часто с металлическим блеском. Редко отдельные сегменты тела могут быть рыжими. У них стройные бегательные ноги с мелкими волосками, без опорных шипиков. Церки длинные, чувствующие, нечленистые или членистые, или ложночленистые, часто подвижно сочлененные с IX сегментом брюшка. Подпорка (X сегмент брюшка) длинная, с выворачивающимися придатками. Голова часто с шейным перехватом, а назале с острыми длинными зубцами. Глазки крупные. Усики и щупики длинные, с многочисленными сенсиллами.

Группа подстилочные (типа *Trachypachus* Motsch.) более тесно связана своим обитанием с подстилкой и в меньшей степени — с поверхностью. Распространены по берегам водоемов и во влажных местах. Это мелкие личинки триб Trachypachini, Bembidiini и некоторые Pterostichini. Окраска тела у них в отличие от предыдущих двух групп бурая. Тергиты не столь полно закрывают поверхность тела, и их склеротизация слабее. Ноги бегательные, короткие. Церки чувствующие, но короткие, без мелких волосков. Форма тела обтекаемая, голова без шейного перехвата; имеются опорные шипики на ногах (см. рис. 36, 1).

Группа подстилочно-почвенные (типа *Pterostichus* Bon.)

включает личинок, охотящихся на поверхности почвы, а для укрытия проникающих не только в подстилку, но и в почву по скважинам. Способность проникать в почву на глубину до 10—20 см позволяет им переживать неблагоприятные сезонные условия и определяет более широкое распространение по различным ландшафтам. К этой группе относятся большинство Pterostichini (*Pterostichus* Bon., *Abax* Bon., *Molops* Bon.), Broscini (*Miscodera* Esch.), Patrobini, Pogonini, Lebiini (*Cymindis* Latr., *Calleida* Latr., *Cymindoidea* Castel.). Они имеют, кроме морфологических черт, общих для гемикриптобионтов-скважников, специфические адаптивные особенности к активному раздвиганию частиц почвы. Голова у них без шейного перехвата, сильносклеротизованная, лобная пластинка вогнутая, ноги бегательные, с крупными коготками и опорными шипиками. Придатки головы укорочены.

Серия криптобионты. Личинки обитают в почве, под корой, в норах, пещерах, где они передвигаются с использованием естественной скважности. Они характеризуются слабой склеротизацией и депигментацией покровов тела (рис. 36, 37, 2). Сильной склеротизацией покровов обладают лишь голова и переднеспинка, встречающие сопротивление среды при движении. Глазки развиты заметно слабее, чем у гемикриптобионтов, или редуцированы. Органы чувств на усиках, щупиках и церках развиты хорошо. Имеется крупный сенсорный придаток на антеннах, много чувствующих волосков, сенсориев. Эта серия жизненных форм распадается на несколько групп в зависимости от адаптации к занимаемой нише.

Группа подстилочно-почвенные (типа *Calathus* Bon.) — самая значительная по числу видов среди криптобионтов-скважников. Это обитатели подстилки и скважин почвы. К ним относятся Gehringiini, многие Trechini (*Trechus rubens* F. и подобные), Bembidiini (типа *Bembidion lampyros* Hbst., *Tachys* Steph.), Lebiini (*Metabletus* Schm.-Goeb., *Microlestes* Schm.-Goeb.), Pterostichini (*Calathus melanocephalus* L., *Dolichus* Bon., *Synuchus* Gyll.). Морфологически личинки этой группы характеризуются уплощенным телом, бледной окраской, слабой склеротизацией покровов. Тело почти лишено щетинок. Ноги бегательные. Церки короткие, чувствующие. Глазки часто редуцированы (см. рис. 36, 2; 37, 2).

Группа подкорные (типа *Dromius* Bon.) — обитатели подстилки и скважин под корой деревьев. К ним относится подтриба *Dromina* из трибы *Lebiini*. Прослеживается плавный переход от форм подстилочных к специализированным — подкорным. У подкорных личинок бегательно-лазательные ноги с крупными зубчатыми коготками. Личинки многих *Dromius* Bon. движутся по ходам под корой подобно личинкам шелкоунов рода *Dalopius* Esch., раздвигая мелкие частицы субстрата. Тело имеет цилиндрическую форму с заметно склеротизованными покровами. Церки редуцированы.

Группа ботробионты (типа *Taphoxenus* Motsch.) — специализированные обитатели нор грызунов в степных и пустынных ландшафтах из трибы *Pterostichini* (*Pristonychus* Bon., *Sphodrus* Clairv., *Taphoxenus* Motsch.). Наблюдается переход от форм, близких по своей морфологии к подстилочно-почвенным (типа *Calathus* Bon.), к формам с резкими чертами ботробионтов. Эти личинки малоподвижны, так как питаются многими насекомыми — квартирантами и комменсалами, в обилии заселяющими норы грызунов. Тело мясистое, слабосклеротизованное, со слабо развитыми ногами. Личинки движутся путем сокращений мускулатуры тела. Глазки редуцированы.

Группа троглобионты (типа *Aphaenops* Bonv.) включает наиболее специализированных обитателей пещер из трибы *Trechini* (*Aphaenops* Bonv., *Anophthalmus* Sturm., *Perileptus* Schaum.). Это слепые личинки, со слабосклеротизованными покровами. У них хорошо развиты сенсиллы и сенсории на усиках и щупиках. Некоторые имеют на теле множество длинных щетинок, выполняющих роль органов сейсмического чувства, подобно таким же щетинкам на теле у имаго. Некоторые личинки-троглобионты имеют на лапках ног присасывательные эмподиальные придатки под коготками, что позволяет им лазать по стенам пещер и укрываться в скважинах. Подробные сведения о личинках *Trechini* имеются в монографии Жаннеля [Jeanpel, 1927, 1928, 1930].

Подкласс Роющие. Этот подкласс включает личинок жуужелиц, имеющих морфоадаптации к рытью ходов в подстилке и почве (рис. 38, 39). При прокладывании ходов наиболее существенное значение имеет лопатообразная голова. Личинки головой откапывают и раздвигают комки почвы и отгребают ее назад копательными ногами с крепкими коготками и многочисленными щипи-

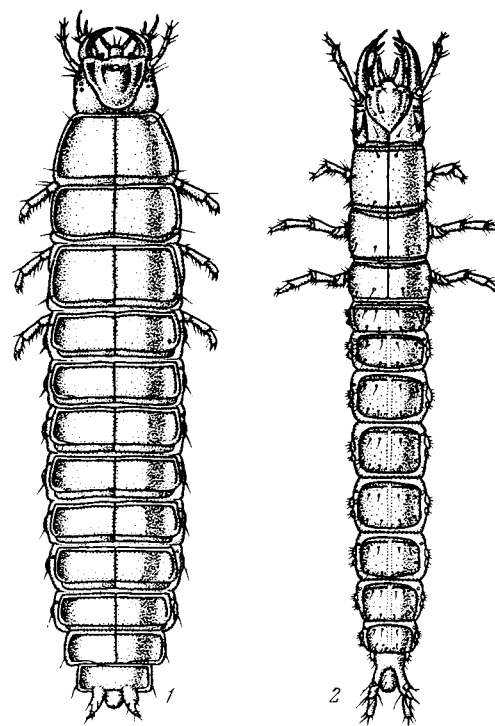


Рис. 38. Жизненные формы личинок жуужелиц: класс зоофаги, подкласс роющие, серия гемикриптобионты

1 — подстилочно-почвенные — *Carabus nemoralis* Mull.; 2 — почвенные — *Scarites terricola* Bon.

ками. Церки опорные, часто превращены в урогомфы, с помощью которых задний конец тела фиксируется при рытье. В годклассе выделены две серии жизненных форм: 1) гемикриптобионты с полускрытым образом жизни в почве; 2) криптобионты со скрытым образом жизни.

Серия гемикриптобионты. Серия объединяет личинок, охотящихся на поверхности почвы, реже на деревьях (*Calosoma sycophanta* L.), и способных зарываться в почву при неблагоприятных условиях или для окукливания. У них темная окраска, склеротизованные покровы, полные тергиты, иногда нависающие над плеврами, хорошо развитые глазки и сенсиллы на усиках и щупиках.

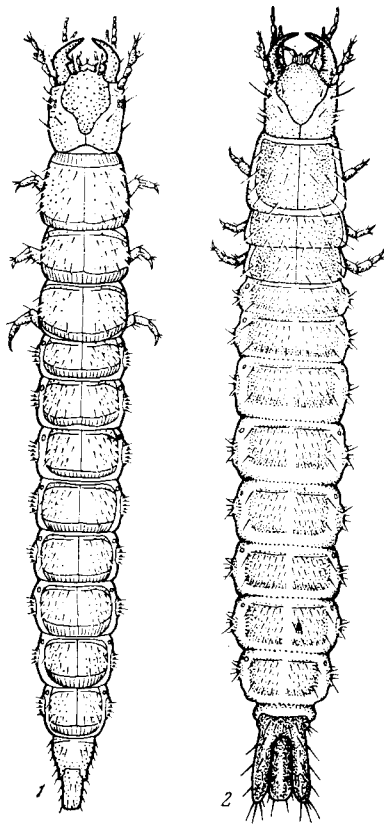


Рис. 39. Жизненные формы личинок жужелиц: класс зоофаги, подкласс роющие

1 — гемикриптобионты поверхностно-почвенные — *Dyschirius* sp.;
2 — криптобионты почвенные — *Clivina fossor* L.

видов трибы Scaritini (*Dyschirius* Bon.). Тело цилиндрическое, склеротизованное. Голова лопатообразная. Ноги бегательные. Церки редуцированы. Фиксацию заднего конца тела при прокладывании ходов выполняет конусовидная подпорка (X сегмент брюшка) с шипиками. Полускрытый образ жизни в почве отразился на таких

Группа подстильно-почвенные (типа *Carabus* L.) включает личинок, обитающих преимущественно в мезофитных и гигрофитных условиях и способных зарываться в подстилку и поверхностные слои почвы. Они прокладывают ходы в почве по типу личинок шелкоунов рода *Selatosomus* Steph. [Гиляров, 1949], в связи с чем имеют серию общих с ними конвергентных признаков [Шарова, 1960, 1973а, б]. К этой группе относятся личинки триб Carabini, Cychrini, Omophronini, Flaphrini, Licinini, Oodini, Chlaeniini (*Chlaenius tristis* Schall. и подобные), Pterostichini (*Pterostichus punctulatus* Schall. и др). Характеризуются слабоуплощенным телом, черной окраской, церками-урогомфами (см. рис. 38, 1).

Группа поверхностно-почвенные (типа *Dyschirius* Bon.) включает личинок, приспособленных к обитанию в поверхностном слое почвы в основном по берегам водоемов. Личинки передвигаются с использованием естественной скважности субстрата, раздвигая частицы почвы телом подобно некоторым проволочникам. Это личинки мелких

особенностях, как темная защитная окраска, развитые органы зрения (см. рис. 39, 1).

Группа почвенные (типа *Scarites* F.) объединяет личинок, приспособленных к обитанию под камнями в рыхлой почве, в которую они могут зарываться на глубину 20—30 см. Охотятся чаще как норники-засадники. К этой группе относятся Broscini (*Broscus* Panz.) и Scaritini (подтриба Scaritina: *Scarites* F., *Storthodontus* Chaud., *Dyscherus* Chaud.). Тело этих личинок плоское. Голова длинная. Мандибулы прямые, вытянутые, приспособленные к быстрому схватыванию добычи из засады. Ноги специализированы к рытью в большей степени, чем у предыдущей группы жизненных форм. Бедрa и голени ног короткие, толстые, с венчиком длинных крепких щетинок на вершине. Голени выполняют основную функцию при рытье, а лапки с коготками подгибаются (см. рис. 38, 2).

Группа псаммофилы (типа *Anthia* Web.) включает личинок, приспособленных к зарыванию в песок. Это личинки Anthiini (*Anthia* Web., *Polyhirma* Chaud., *Eccooptera* Chaud.), Helluonini (*Triaenogenius* Chaud., *Colfax* Andr., *Omphra* Reiche.). Темная окраска тела, часто в сочетании с рыжим цветом; нормально развитые глаза свидетельствуют о полускрытом существовании; роющий тип головной капсулы, короткие чувствующие придатки на голове, копательные ноги и церки-урогомфы свидетельствуют об их роющем образе жизни. Специфика песчаного субстрата, в котором они обитают, отражена в морфологии личинок этой группы. Тело покрыто длинными жесткими направленными назад щетинками, которые выполняют опорную и защитную функции при рытье.

Серия криптобионты. Это постоянные обитатели почвы, не выходящие на ее поверхность и активно прокладывающие ходы. У них белое слабосклеротизованное тело. Голова и переднеспинка, участвующие в рытье, бурые, склеротизованные. Ноги копательные, церки опорные, глазки редуцированы.

Группа почвенные (типа *Clivina* Latr.) — мелкие роющие обитатели почвы, прокладывающие ходы головой. Это личинки рода *Clivina* Latr. из трибы Scaritini. У них главное орудие рытья — плоская склеротизованная голова. Ноги короткие, бегательные, с одним коготком, выполняют, кроме локомоторной функции, еще и опорную при рытье. Функцию фиксации тела во время про-

кладывания ходов выполняют задний конец тела, склеротизованные церки и подпорка, имеющие форму совков (см. рис. 39, 2).

Группа псаммофилы (типа *Scarites bucida* Pall.) — крупные обитатели толщи песка в пустынях. По типу рытья в почве псаммофилы очень близки к группе почвенных роющих гемикриптобионтов, к которым относится большинство представителей подтрибы Scaritini. Типичные псаммофилы: *Scarites bucida* Pall., *Distichus* Motsch., *Scaritodes* Putz.

Помимо общих адаптивных особенностей с роющими гемикриптобионтами, они обладают признаками, связанными со скрытым образом жизни: редукцией глазков, сильным развитием сенсориев на усиках, депигментацией и слабой склеротизацией покровов. В связи с обитанием в песчаных пустынях и способностью рыть глубокие норы у них более резко выражены морфологические адаптации к роющей деятельности в строении головы, ног. На теле много длинных опорных щетинок, свойственных псаммофилам.

Подкласс Норники. Это крайне своеобразные личинки подсемейства Cicindelinae, живущие в вырытых ими вертикальных трубчатых ходах, в которых они подкарауливают добычу. Сведения об их морфологии и экологии имеются в многочисленных работах [Emden, 1935, 1942; Jeannel, 1941, 1942; Гиляров, Шарова, 1954, 1964a]. Обитание в вертикальных ходах, способ рытья и охоты отразились на общем облике личинок-норников, сильно уклонившихся от остальных личинок Carabidae, занимающих горизонтальное положение тела при движении. Их тело имеет S-образную форму. Горб на V тергите брюшка несет крючки, которыми личинка упирается в одну стенку хода, а шипиками на X сегменте и ногами — в другую. Голова с переднеспинкой темноокрашенные, сильносклеротизованные и образуют вместе плоскую, округлую пластинку, закрывающую вход в норку. Благодаря этому воздух в такой замкнутой норке насыщен водяными парами. Склеротизация остальных сегментов тела слабая. Ноги опорные, с короткими голенью и лапкой, образующими конусовидное образование, с прямыми коготками и острыми шипиками. Церки отсутствуют (рис. 40).

Группа почвенные (типа *Cicindela* L.) — обитатели почвы, роющие вертикальные норы. Включают личинок

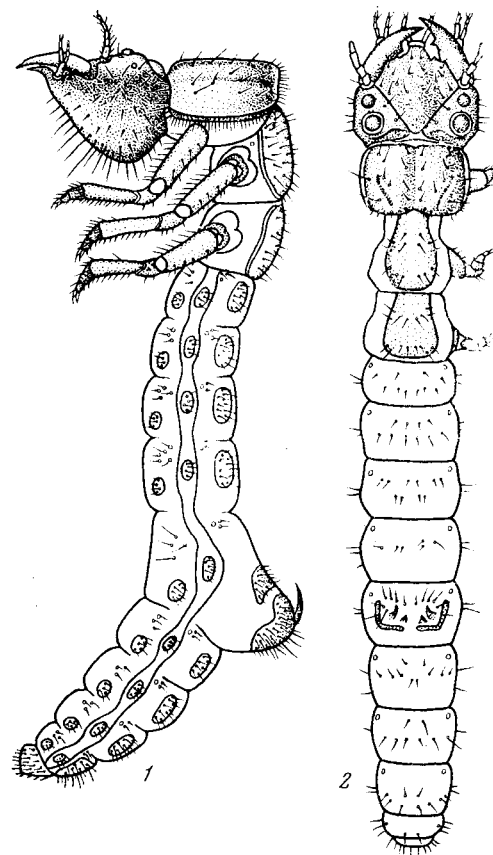


Рис. 40. Жизненные формы личинок жуужелиц: класс зоофаги, подкласс норники

1 — почвенные — *Cicindela* L.; 2 — древесные — *Collyris* F. [по Emden, 1935]

гриб Cicindelini, Megacephalini и Mantichorini. Роют почву головой, а ноги и V тергит брюшка выполняют при этом опорную функцию. У них довольно длинные опорные ноги, без специальных приспособлений к рытью. Мандибулы длинные, саблевидные, с длинным ретинакулом. Крючки на 5-м сегменте брюшка хорошо развиты и обеспечивают фиксацию тела в рыхлом грунте (см. рис. 40, 1).

Группа древесные (типа *Collyris* F.) — обитатели древесины. Объединяют личинок триб Collyrini и Pogopo-

stomini, живущих в норках на ветвях деревьев в тропических лесах. В связи с прогрызанием ходов в древесине их мандибулы короткие, с массивным ретинакулом, смещенным к вершине. Ноги короткие, массивные, с редуцированными коготками, с клиновидными отростками на бедре и лапке, напоминающими по форме скребки, выполняют не только опорную функцию, но и выгребашую. Опорные крючки на 5-м сегменте брюшка слабо развиты (рис. 40, 2).

Класс Миксофитофаги. Включает личинок двух обширных триб — Harpalini и Amarini из подсемейства Carabinae. Большинство из них имеют смешанное питание, обязательно включающее фитофагию и сапрофагию. Некоторые дополнительно хищничают, как личинки *Pseudophonus* Motsch. и *Ophonus* Steph. Немногие являются облигатными фитофагами, как *Zabrus* Clairv., *Chilotomus* Chaud., *Ditomus* Bon., *Carterus* Dej. Пищеварение у них внутрикишечное, и они заглатывают кусочки раздробленных челюстями зерен и семян растений, а также почву с содержащимися органическими остатками. Адаптации к сапрофагии и фитофагии отражены прежде всего в строении мандибул. Они массивные, короткие, в 1,2—1,5 раза длиннее ширины их основания. Их молярная часть массивная, а дистальная короткая, часто с дополнительными бугорчатыми зубчиками, помимо ретинакула. На максиллах хорошо выражена внутренняя жевательная лопасть. У Harpalini на кардо имеется игольчатая шишка из хитиновых шишечек, играющая роль терки при пережевывании пищи. Голова у миксофитофагов широкая, округлая, без шейного перехвата, с коротким эпикраниальным швом.

Личинки миксофитофагов, за редкими исключениями, малоподвижны. У них мясистое тело и бегательно-копательные ноги. Церки имеют тенденцию к редукции. Миксофитофаги подразделяются по типу движения на два подкласса: скважники и роющие (рис. 41, 42).

Подкласс Скважники. Это обитатели подстилки и скважин верхнего слоя почвы во влажных местообитаниях. Они питаются преимущественно как сапрофаги и передвигаются с использованием естественной скважности субстрата. У них стройное, вытянутое тело. Ноги бегательные, слабо вооруженные шипиками. Коготки тонкие. Церки чувствующие. Подкласс представлен двумя группами жизненных форм (см. рис. 41).

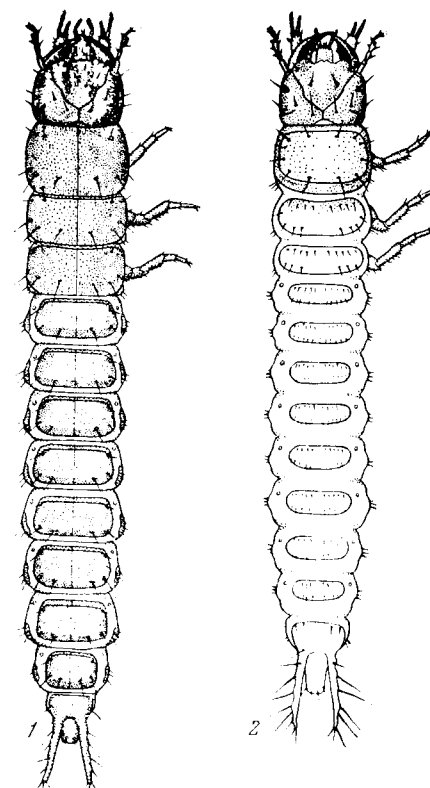


Рис. 41. Жизненные формы личинок жуков: класс миксофитофаги, подкласс скважники

1 — гемикриптобионты — *Curtonotus alpina* Payk.; 2 — криптобионты — *Stenolophus* sp.

Группа гемикриптобионты, подстильно-почвенные (типа *Curtonotus alpina* Payk.) включает личинок, добывающих пищу на поверхности почвы и в неблагоприятное время скрывающихся в постилке. Сюда относятся некоторые личинки *Curtonotus* из трибы Amarini. Они имеют параллельное сходство с гемикриптобионтами-скважниками (типа *Nebria* Latr.) из класса зоофагов. Темная окраска, склеротизованные покровы, хорошо развитые глазки, чувствующие церки, бегательные ноги. Но в то же время округлая форма головы, массивность ротовых частей свидетельствуют об их специализации к фитофагии.

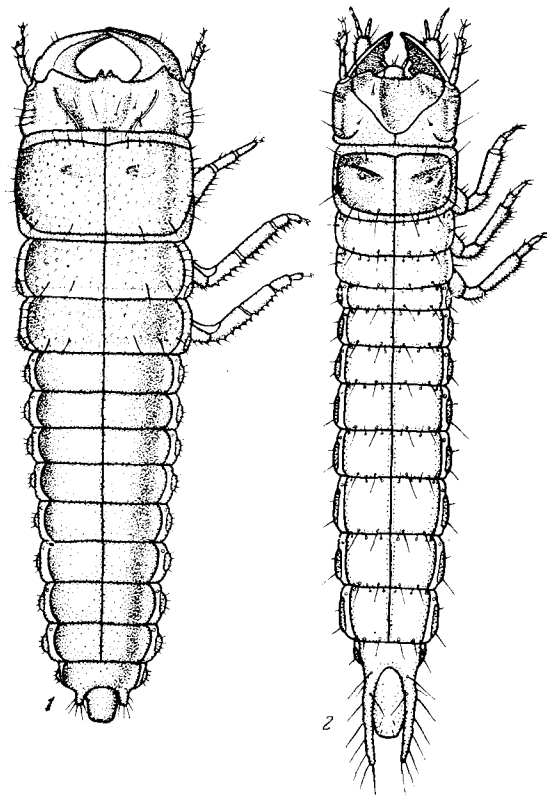


Рис. 42. Жизненные формы личинок жуужелиц: класс миксофитофаги, подкласс роющие

1 — гемикриптобионты — *Zabrus spinipes* F.; 2 — криптобионты — *Harpalus quadripunctatus* Dej.

и сапрофагии. Кроме того, в связи с добыванием растительной пищи они менее подвижны, у них значительно слабее, чем у зоофагов, развиты локомоторные органы (короткие ноги, подпорка) и чувствующие придатки (усики и церки) (см. рис. 41, 1).

Группа криптобионты почвенные (типа *Stenolophus* Latr.) — скрытоживущие личинки, передвигающиеся по скважинам почвы. К ним относятся некоторые мелкие представители трибы Harpalini (подтрибы *Amblystomina*, *Stenolophina*) и некоторые Amariini (*Amara brunnea*

Gyll.). По занимаемому ярусу и типу движения эти личинки аналогичны криптобионтам-скважникам (типа *Calathus* Bon.) среди класса зоофагов и имеют сходные с ними признаки: бледную окраску, слабую склеротизацию покровов, бегательные ноги, чувствующие церки. Но в то же время адаптации к сапрофагии сказываются на строении ротовых частей, форме головы, которые типичны для миксофитофагов (см. рис. 41, 2).

Подкласс Роющие. К подклассу относятся большинство миксофитофагов. Это личинки, способные зарываться в почву до глубины 40—50 см. Они легко переносят неблагоприятные сезонные условия, что позволило им широко освоить открытые ландшафты, в том числе степи и пустыни. Личинки массивные, с широкой лопатообразной головой. Их ноги копательные, с крупными коготками и с продольными рядами крепких шпиков на вертлугах и бедрах. Подпорка и церки вооружены щетинками, выполняющими опорную функцию при рытье. Церки иногда редуцируются у малоподвижных личинок-фитофагов, как у *Chilotomus* Chaud.

Группа гемикриптобионты поверхностно-почвенные (типа *Zabrus* Clairv.) включает личинок, добывающих растительную пищу на поверхности почвы. Это — личинки *Zabrus* Clairv., *Osimus* Motsch., большинство видов *Curtonotus* Steph, а также личинки I и II возрастов *Pseudophonus* Motsch. Их тело темной окраски. Покровы сильно склеротизованы. Церки короткие, опорные. Глазки крупные (см. рис. 42, 1).

Группа криптобионты почвенные (типа *Harpalus* Latr.) — наиболее обширная по числу входящих в нее видов триб Harpalini и Amariini. Личинки ведут роющий, скрытый образ жизни в почве и почти никогда не появляются на ее поверхности. У них мясистое, с-образное тело. Покровы слабо склеротизованы и депигментированы, за исключением головы и переднеспинки. Глазки развиты слабо или редуцированы. Церки короткие, чувствующие (см. рис. 42, 2).

Класс Мицетофаги (типа *Mormolyce* Hagenbach.). Это личинки трибы Mormolucini, развивающиеся в древесных грибах в тропических лесах Индо-Малайской области. Данные по морфологии и экологии личинок содержатся в работах Эмдена [Emden, 1942] и Лифтинка и Вибса [Liefertink, Wiebs, 1968]. Питание тканями грибов и прогрызание ходов в грибах отразилось на общем облике

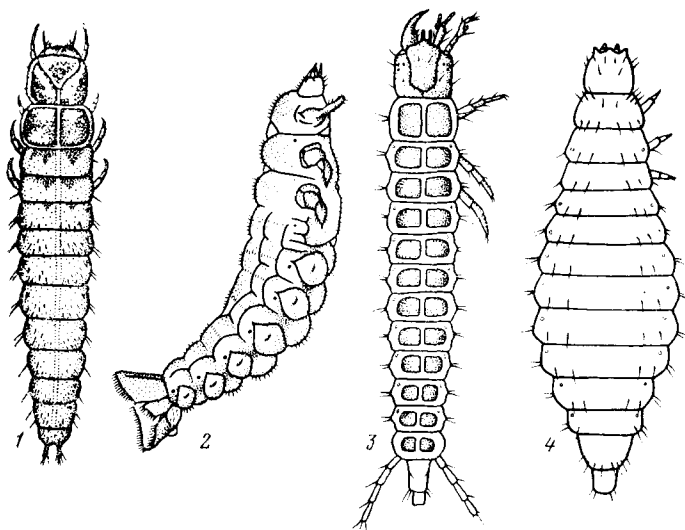


Рис. 43. Жизненные формы личинок жуужелиц
 1 — класс мицетофаги — *Mormolyce phylloides* Hagenbach; 2 — класс симфили — *Paussus kammegieteri* Wasm.; 3, 4 — класс эктопаразиты — *Lebia scapularis* Fourcr., 1-го и 3-го возрастов [1 — по Liefstinck, Wiebes, 1968; 2 — по Bøving, 1907; 3, 4 — по Silvestri, 1905]

личинок *Mormolycini*, напоминающих личинок усачей. Крупные личинки, длиной 3—4 см, белые, мясистые, с сильносклеротизованными головой и переднеспинкой, короткими ногами и стилевидными церками-урогомфами. Мандибулы массивные, с крупным ретинакулом, смещенным к вершине (рис. 43, 1).

Класс Мирмекофилы и Термитофилы (типа *Paussus* L.). Это личинки симбионтов муравьев и термитов (*Paussini*, *Ozaenini* из подсемейства *Paussinae*; *Orthogoniini* из подсемейства *Carabinae* и подсемейство *Pseudomorphinae*). Морфологические описания и данные по экологии этих форм имеются в ряде работ: [Bøving, 1907; Andrewes, 1929; Emden, 1942; Darlington, 1950] (см. рис. 43, 2).

Личинки ведут скрытый, малоподвижный образ жизни в гнездах муравьев и термитов. Их кормят муравьи и термиты или они самостоятельно питаются личинками и куколками хозяев гнезда. В связи с экологическими особенностями личинки мирмекофилы и термитофилы имеют ряд регрессивных морфологических черт. У них наблю-

дается значительная редукция ног, церок, органов чувств, частично ротовых частей. Тело белое, мясистое, слабосклеротизованное. У личинок *Paussinae* в связи с симбиозом наряду с чертами регресса имеются черты прогрессивной специализации — таковы секреторные органы на заднем конце тела, выделяющие секрет для привлечения муравьев.

Класс Эктопаразиты (*Lebia* Latr.). Включает эктопаразитических личинок родов *Lebia* Latr. (*Lebiini*) и *Brachinus* Web. (*Brachinini*), развивающихся с гиперметаморфозом [Silvestri, 1905; Lindroth, 1954a] и со сменой жизненных форм в онтогенезе. Личинки I возраста указанных родов выполняют биологическую функцию отыскивания жертвы — куколок листоедов, развивающихся в почве, а личинки II и III возрастов являются стадией эктопаразитического питания. Морфологический облик личинок I возраста приближается к типичным зоофагам-скважникам, гемикриптобионтам, а личинки II и III возрастов относятся к другой жизненной форме — эктопаразитической (см. рис. 43, 3, 4). Личинки-эктопаразиты характеризуются редукцией ног, церок, органов чувств, ротовых частей. Покровы тела депигментированы, слабо склеротизованы.

Эктопаразитические личинки претерпели более значительный морфологический регресс конечностей и ротовых частей и отличаются отсутствием специальных секреторных органов, свойственных симбионтам.

Система жизненных форм личинок жуужелиц отражает их морфологическое и экологическое многообразие. Предложенная система — эволюционно-экологического типа и потому может быть использована для выяснения основных направлений экологической специализации личинок жуужелиц. Порядок расположения классов в системе от зоофагов к миксофитофагам, мицетофагам, мирмекофилам и термитофилам, эктопаразитам отражает пути трофической специализации личинок жуужелиц и подчеркивает первичность хищничества для них и вторичность других типов питания.

Крупные по объему классы жизненных форм, такие как зоофаги и миксофитофаги, подразделяются на подклассы и серии, состав и порядок которых в системе отражают, в свою очередь, эволюционные направления в специализации личинок жуужелиц к движению в различных ярусах биоценозов.

В системе прослеживается последовательный ряд жизненных форм личинок жуужелиц класса зоофагов в направлении от скважников-гемикриптобионтов к роющим гемикриптобионтам, криптобионтам и норникам. В начале этого ряда виден переход от скважников-гемикриптобионтов, обитающих в подстилке и верхнем слое почвы, к скважникам-криптобионтам, обитающим в скважинах более глубокого слоя почвы, а также в норах и пещерах. Продолжение этого ряда выражается переходом от зоофагов-скважников к роющим гемикриптобионтам и норникам. Хорошо видно постепенное развитие и нарастающее усиление специализации к обитанию во все более глубоких ярусах почвы.

Аналогичный ряд жизненных форм наблюдается в классе миксофитофагов. В этом ряду прослеживается эволюционный переход личинок миксофитофагов от скважников-гемикриптобионтов и криптобионтов к роющим геми- и криптобионтам. Эта общая закономерность в экологической специализации личинок жуужелиц, связанная с переходом к обитанию в более глубоких слоях почвы, определила возможность освоения жуужелицами ландшафтов с ксерофитными условиями.

На основе изложенной системы составлен определитель жизненных форм личинок жуужелиц фауны СССР с прилагаемым морфологическим очерком. Определитель может быть использован экологами для установления экологических характеристик видов, составления спектров жизненных форм личинок жуужелиц в различных ландшафтных условиях, для характеристики экологической структуры населения.

МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК ЖУУЖЕЛИЦ

Общие признаки личинок семейства Carabidae следующие: голова прогнатическая; верхней губы нет; усики 4-члениковые; глазков 6, реже редуцированы частично или полностью; галей двучлениковая, нижняя губа с редуцированным субментумом, ноги из 5 члеников, лапка с 2 или 1 коготком; брюшко из 10 члеников с 8 парами дыхалец; на 9-м сегменте — чувствующие или опорные церки (редко редуцированы).

Голова (рис. 44, 1, 2) четырехугольная или овальная, сзади может быть сужена в шейку. Снизу головы — горловой шов. Горловой склерит отсутствует (исключение

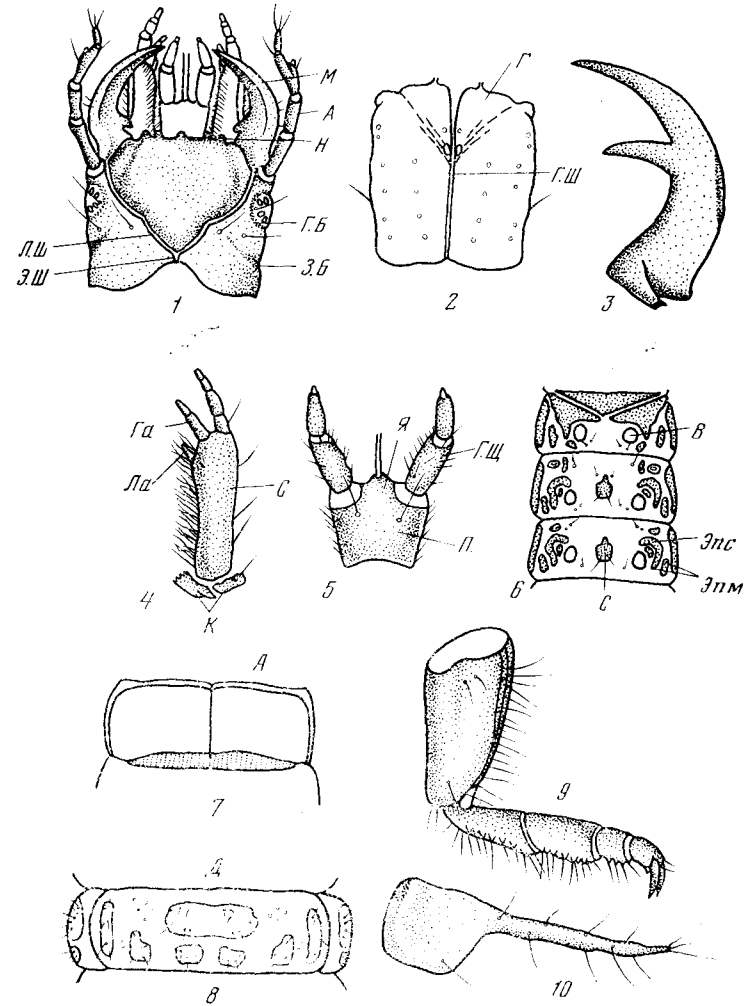


Рис. 44. Морфология личинок жуужелиц

1 — голова сверху; 2 — голова снизу; 3 — мандибула; 4 — максилла; 5 — нижняя губа; 6 — стерниты груди; 7 — тергит брюшного сегмента; 8 — стернит брюшного сегмента; 9 — нога; 10 — церки. А — антенна; В — впадина ноги; Г — горло; Г. Ш. — горловой шов; Г. Б. — глазная борозда; Га — галей; Г. Ш. — губной щупик; М — мандибула; Н — назале; Л. Ш. — лобный шов; Э. Ш. — эпикраниальный шов; З. Б. — затылочная борозда; С — стernalик; Ла — лacinия; К — кардо; Я — язычок; Эпс — эпимерон; Эпм — эпимерон

Liciniini). Сверху головной капсулы проходят лобные швы, ограничивающие лобную пластинку, передний край которой образует наличник, несущий разной формы зубцы. Лобные швы соединяются в непарный теменной шов (у некоторых видов он не выражен). Щеки отделены от затылка поперечной затылочной бороздой. У многих видов выражена глазковая борозда, окружающая бугорок с глазками. Обычно глазков 6 с каждой стороны головы, расположены в 2 ряда по 3 глазка. Усики обычно четырехчлениковые (изредка пяти- или трехчлениковые), третий членик асимметричный с чувствующим пузырьком. Мандибулы серповидные или треугольные, с зубцом-ретиноюлом на режущем крае. У мандибул (см. рис. 44, 3) различают дистальную часть — от вершины до основания ретиноюла — и базальную, или молярную, часть — от ретиноюла до основания мандибулы. Максиллы (см. рис. 44, 4) состоят из основания — кардо, в котором различают внутреннюю и наружную ветви, и длинного стволика — стипеса, к которому причленены лациния в виде копуса со щетинкой, двучленистая галера и четырехчлениковый челюстной щупик. Нижняя губа (см. рис. 44, 5) состоит из трапециевидного ментума с язычком, несущим две щетинки; иногда язычок отсутствует.

Грудь состоит из трех сегментов, первый из них (переднегрудь) крупнее других и не несет дыхалец. Среднегрудь — с парой дыхалец, заднегрудь несет рудименты последних. Тергиты грудных сегментов с претергитом и посттергитом; имеется продольный шов. На вентральной стороне выделяются стерниты (см. рис. 44, 6). Ноги (см. рис. 44, 9) пятичлениковые, состоят из тазика, вертлуга, бедра, голени, одночлениковой лапки с двумя, реже с одним коготком. У основания коготков могут быть эмподиальные волоски или придатки.

Брюшко состоит из 10 сегментов. Первые 8 сегментов сходные и несут по паре дыхалец. Два последних сегмента уже предыдущих и не несут дыхалец; 9-й сегмент несет церки (см. рис. 44, 10), чувствующие или опорные; 10-й сегмент (подпорка) несет анальное отверстие, а у некоторых видов еще и выворачивающиеся придатки с шипиками. Тергиты (см. рис. 44, 7) брюшных сегментов могут быть полными, прикрывающими всю спинную поверхность, или неполными. Тергиты — с продольным швом. На боковой поверхности сегментов — эпиплевры, часто разделенные на два склерита. На брюшной стороне сегментов — 5

стернитов, из которых некоторые могут быть вторично подразделены на склериты (см. рис. 44, 8). Форма церков варьирует. Они могут быть членистыми, ложночленистыми, неподвижно или подвижно сочлененными с 9-м сегментом брюшка, могут быть урогомфами с опорными щетинками или зубцами. Наиболее распространенная форма церок — это чувствующие с щетинконосными узелками (см. рис. 44, 10).

КРАТКИЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Определитель предназначается для определения по морфологическим признакам экологических особенностей личинок жуужелиц: их типа питания, движения, ярусного распределения, активности. В определитель включены жизненные формы личинок, относящихся к видам фауны СССР.

Таблица для определения классов жизненных форм личинок жуужелиц

- 1 (4) Ротовые части и ноги нормально развиты.
- 2 (3) Мандибулы длинные, саблевидные, с острым ретиноюлом, иногда с мелкими зубчиками по режущему краю. Длина мандибул обычно в 3—4 раза превышает их ширину у основания. Дистальная часть мандибул длиннее молярной. Реже мандибулы короткие, массивные у основания. Максиллы вытянутые, с длинными щупиком, галеей. На кардо максилл нет игольчатых шпиков. Питаются животной пищей (см. рис. 36—40) **Класс Зоофаги**
Подсемейства Trachypachinae, Cicindelinae, Omophroninae; большинство видов Carabinae
- 3 (2) Мандибулы короткие, треугольные, с небольшим ретиноюлом. Длина мандибул в 1,2—1,5 раза превышает их ширину у основания. Дистальная часть мандибул короче или равна молярной. У многих видов (Harpalini) на кардо максилл — игольчатая шишка. Если игольчатой шишки нет, то в этом случае мандибулы очень короткие (их длина не превышает или едва превышает ширину у их основания) с очень маленьким ретиноюлом (Amarini). Питаются разлагающимися растительными остатками и растениями (рис. 41, 42)

Класс Миксофитофаги Подсемейство Carabinae, трибы Amarini (= Zabryni) и Harpalini

- 4 (1) Ротовые части и ноги недоразвиты. Тело мясистое, белое, слабосклеротизованное. Паразитируют на куколках насекомых (рис. 43, 3, 4)

Класс Эктопаразиты

Подсемейства Brachininae (*Brachinus* Web.), Carabinae (*Lebia* Latr.)

Таблица для определения подклассов
жизненных форм личинок класса Зоофаги

- 1 (4) Тело прямое, вытянутое, без опорных крючков на спинной поверхности 5-го сегмента брюшка. Церки имеются.

- 2 (3) Голова округлая, лобная пластинка без заметного углубления, назале часто с острыми зубчиками. Ноги бегательные, церки длинные, чувствующие. Передвигаются по скважинам в подстилке, под корой или в почве (см. рис. 36, 37)

Подкласс Скважники

Подсемейство Carabinae: надтрибы Nebriidae, Loricerae, Trechidae, Panagaeidae, Odacanthidae, многие Callistidae, Pterostichidae, Lebiidae

- 3 (2) Голова лопатообразная; лобная пластинка с заметным углублением. Назале с крупными зубцами. Ноги копательные, сильно вооруженные шипиками. Церки опорные — урогомфы или редуцированы. Прокладывают ходы в почве (см. рис. 38, 39)

Подкласс Роющие

Подсемейства Omophroninae, Carabinae: надтрибы Carabidae, Elaphridae, Scaritidae, Broscidae, некоторые Callistidae, Pterostichidae, Lebiidae

- 4 (1) Тело мясистое, S-образной формы. Ноги опорные, с короткими голенью и лапкой, образующими конусовидное образование, с прямыми коготками. Церки отсутствуют. На спинной поверхности 5-го брюшного сегмента 2 пары крючков. Живут в вертикальных норках в почве (рис. 40, 1)

. **Подкласс Норники, группа почвенные**
(типа *Cicindela* L.)

Подсемейство Cicindelinae

Таблица для определения групп
жизненных форм личинок подкласса Скважники

- 1 (6) Покровы головы, тергиты и стерниты полные, сильно склеротизованы, черной или бурой окраски. Глазки хорошо развиты. Охотятся на поверхности почвы и в скважинах, ведут полускрытый образ жизни **Серия гемигриптобионты**

- 2 (3) Окраска черная, нередко с металлическим блеском. Отдельные сегменты могут быть желтыми. Ноги стройные, длинные, с мелкими волосками, без опорных шипиков. Церки очень длинные, членистые, или ложночленистые, или нечленистые, часто подвижно сочлененные с 9-м сегментом брюшка. Голова часто с шейным перехватом, назале с острыми зубцами. Глазки крупные. Активны на поверхности почвы и в подстилке (см. рис. 37, 1)

Группа поверхностно-подстилочные (типа *Nebria* Latr.)

Подсемейство Carabinae: надтрибы Nebriidae, Loricerae, Panagaeidae, Odacanthidae, многие Callistidae (*Oodes*, большинство *Chlaenius*, *Licinus*), Pterostichidae (*Agonum* и подобные), Lebiidae (*Catascopus* Kirby и подобные), некоторые Zuphiini, Odacanthidae

- 3 (2) Покровы головы и переднеспинки сильно склеротизованы, бурой окраски. Сегменты груди и брюшка светлые, со светло-бурыми неполными тергитами и стернитами. Ноги средней длины, с опорными шипиками. Церки средней длины, неподвижно приращенные к 9-му сегменту, нечленистые, с щетинконосными узелками. Активны в подстилке, скважинах почвы, реже на поверхности почвы.

- 4 (5) Личинки мелкие (2—8 мм). Лобная пластинка невогнутая. Ноги слабо вооружены шипиками, с небольшими коготками. Активны в скважинах подстилки, реже на поверхности почвы (см. рис. 36, 1) **Группа подстилочные** (типа *Trachypachus* Motsch.)

Подсемейства Trachypachinae, Carabinae (многие виды трибы Vembidiini, некоторые мелкие виды Pterostichini)

- 5 (4) Личинки средней величины и крупные (10—30 мм). Голова сильно склеротизована, лобная пластинка вогнутая. Ноги крепкие, с многочисленными опорными шипиками, крупными коготками. Активны в

- подстилке и в верхнем, рыхлом слое почвы **Группа подстилочно-почвенные** (типа *Pterostichus* Bon.)
 Подсемейство Carabinae: трибы Pterostichini (*Pterostichus* Bon., *Abax* Bon., *Molops* Bon.), Patrobini, Pogonini, Lebiini (*Cymindis* Letr.)
- 6 (1) Покровы тела, кроме головы и переднеспинки, слабо склеротизованы, светлые; тергиты бледно-желтой окраски. Глазки развиты слабее или редуцированы. Ведут скрытый образ жизни в подстилке, почве, под корой, в норах грызунов **Серия гриптобионты**
- 7 (10) Тело стройное, с развитыми ногами.
- 8 (9) Личинки мелкие (5—7 мм). Тело цилиндрическое, с редуцированными церками. Глазки развиты. Живут под корой, в ходах и скважинах **Группа подкорные** (типа *Dromius* Bon.)
 Подсемейство Carabinae (подтриба Dromina из Lebiini)
- 9 (8) Личинки средней величины и мелкие. Тело уплощенное, церки хорошо развиты. Глазки средней величины или редуцированы. Обитают в скважинах подстилки, почвы (см. рис. 36, 6) **Группа подстилочно-почвенные** (типа *Calathus* Bon.)
 Подсемейства Trachyrachinae (Gehringiini), Carabinae: многие Trechini, Bembidiini, Lebiini (*Metabellus* Schm.-Goeb. и подобные), Pterostichini (*Calathus melanocephalus* L. и подобные)
- 10 (7) Тело крупное, мясистое, со слабо развитыми ногами. Глазки редуцированы. Живут в норах грызунов **Группа ботриобионты** (типа *Taphoxenus* Motsch.)
 Подсемейство Carabinae: Pterostichini (*Pristonychus* Bon., *Sphodrus* Clairv., *Taphoxenus* Motsch.)

Таблица для определения групп
 жизненных форм личинок подкласса Роющие

- 1 (6) Окраска тела темная, покровы сильно склеротизованы. Глазки нормально развиты, часто крупные. Охотятся на поверхности почвы и в почве, способны активно рыть ходы. Ведут полускрытый образ жизни **Серия гемикриптобионты**
- 2 (3) Церки опорные — урогомфы, полностью сильно склеротизованы, неподвижно сочленены с 9-м сег-

ментом, часто с крупными щетинконосными отростками, иногда с зубцами. Охотятся на поверхности почвы, активно зарываются в подстилку и почву (см. рис. 38, 1) **Группа подстилочно-почвенные** (типа *Carabus* L.)

Подсемейства Omophroninae, Carabinae: трибы Carabidae, Elaphritae, некоторые Callistitae (*Chlaenius tristis* Schall. и подобные), Pterostichitae (*Pterostichus punctulatus* Schall. и подобные)

3 (2) Церки короткие, с щетинконосными узелками, не полностью склеротизованы, с крепкими щетинками, реже редуцированы.

4 (5) Церки редуцированы. Тело цилиндрическое, склеротизованное. Ноги бегательно-копательные. Передвигаются в верхнем слое рыхлой, влажной почвы, раздвигая частицы почвы телом (см. рис. 39, 1) **Группа поверхностно-почвенные** (типа *Dyschirius* Bon.)

Подсемейство Carabinae (мелкие Scaritini — род *Dyschirius* Bon. — и подобные)

5 (4) Церки с щетинконосными узелками, со щетинками. Ноги копательные. Охотятся в вырытых ходах под камнями и почвой (см. рис. 38, 2) **Группа почвенные** (типа *Scarites* F.)

Подсемейство Carabinae (крупные Broscini и Scaritini)

6 (1) Окраска тела светлая, но голова и переднеспинка бурого цвета и сильно склеротизованы. Церки опорные, склеротизованные, широкие, вогнутые с ventральной стороны. Глазки редуцированы. Постоянные обитатели почвы, прокладывающие в ней ходы (см. рис. 39, 2) **Серия криптобионты, группа почвенные** (типа *Clivina* Latr.)

Подсемейство Carabinae (мелкие Scaritini, *Clivina* Latr. и подобные)

Таблица для определения групп
 жизненных форм личинок класса Миксофитофаги

- 1 (4) Тело стройное, слабо сужающееся к заднему концу. Ноги бегательные, слабо вооруженные шипиками, коготки тонкие. Церки чувствующие. Обитают в подстилке и в верхнем слое почвы, передвигаются с использованием скважности (см. рис. 41) . . .

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

- **Подкласс Скважники** Мелкие *Amarini* и *Harpalini* (подтриба *Stenolophina*)
- 2 (3) Окраска темная, покровы склеротизованные, хорошо развиты глазки. Пищу добывают на поверхности почвы, скрываются в подстилке, ведут полу-скрытый образ жизни (см. рис. 41, 1)
 **Группа гемикриптобионты подстилко-почвенные** (типа *Curtonotus alpina* Payk.)
Amarini (некоторые *Curtonotus* Steph.)
- 3 (2) Окраска бледная, покровы слабо склеротизованы, кроме головы и переднеспинки. Глаза развиты, иногда маленькие. Ведут скрытый образ жизни в почве, передвигаясь с использованием скважности субстрата (см. рис. 41, 2) **Группа криптобионты почвенные** (типа *Stenolophus* Latr.)
Harpalini (подтрибы *Amblystomina*, *Stenolophina*) и мелкие *Amarini* (типа *Amara brunnea* Gyll.)
- 4 (1) Тело с крупной головой, резко сужающееся к заднему концу. Ноги копательные, с многочисленными шипиками на вентральной поверхности вертлугов, бедер. Подпорка и церки вооружены крепкими щетинками, выполняющими опорную функцию при рытье. Церки нередко короткие, с щетинконосными узелками. Способны активно прокладывать ходы в почве (см. рис. 42) **Подкласс Роющие**
 Крупные *Harpalini* и *Amarini*
- 5 (6) Окраска темная. Покровы сильно склеротизованы. Церки короткие, опорные, с крепкими щетинками. Глазки крупные. Для питания выходят на поверхность почвы, для укрытия зарываются в почву, ведут полускрытый образ жизни (см. рис. 42, 1)
 **Группа гемикриптобионты поверхностно-почвенные** (типа *Zabrus* Clairv.).
Amarini (*Zabrus* Clairv., большинство *Curtonotus* Steph.), *Harpalini* (*Osimus* Motsch., *Pseudophonus* Motsch.)
- 6 (5) Окраска светлая. Покровы слабо склеротизованы. Церки средней длины, короткие или редко редуцированы. Тело мясистое, с-образное. Глазки развиты слабо или редуцированы. Ведут скрытый образ жизни в почве (см. рис. 42, 2) **Группа криптобионты почвенные** (типа *Harpalus* Latr.)
 Большинство родов трибы *Harpalini* и видов рода *Amara* из *Amarini*

Предложенная система жизненных форм личинок жуужелиц использована для выяснения вопроса о морфо-экологическом облике гипотетических предковых форм личинок и о возможных путях экологической специализации личинок семейства *Carabidae*. Для этого проведено сопоставление системы жизненных форм личинок жуужелиц с филогенетической системой семейства и оценена степень эволюционной продвинутости жизненных форм личинок по комплексу морфоадаптивных особенностей, выявлены морфоэкологические переходы между жизненными формами. Проведено сравнительно-морфологическое изучение особенностей личинок, имеющих наибольшее адаптивное значение: ротового аппарата, конечностей, церок, органов чувств, а также общего габитуса и покровов. Описана морфоэкологическая радиация в строении изученных органов у личинок от предполагаемого исходного, или плезиоморфного, состояния к эволюционно продвинутому, или апоморфному (терминология по [Hennig, 1953]). Жизненные формы, имеющие наибольшее число плезиоморфных адаптивных признаков, были приняты за примитивные, близкие к предковым. К специализированным жизненным формам были отнесены те, которые обладают наиболее выраженной апоморфностью морфоэкологических особенностей. Эволюционные связи между жизненными формами установлены на основе морфоэкологических переходов между ними по комплексу адаптивных признаков с учетом филогенетических отношений таксонов, входящих в состав исследуемых категорий жизненных форм. Ниже приводится сравнительно-морфологическая характеристика морфологических особенностей жизненных форм личинок жуужелиц.

**АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ
В СТРОЕНИИ РОТОВОГО АППАРАТА
ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ**

Трофические адаптации личинок жужелиц эволюционно наиболее важные, так как определяют значительный комплекс коррелирующих признаков, характеризующих высшие категории жизненных форм — классы. Специализация в питании хорошо прослеживается на строении ротового аппарата и особенно мандибул (рис. 45). При этом учитывалось, что в ряде случаев мандибулы, помимо основной функции — прокусывания или пережевывания пищи, могут дополнительно выполнять функцию рытья почвы или прогрызания ходов в древесине, что отражается на их строении.

Зоофаги имеют мандибулы, типичные для хищников. Длина мандибул в 2—5 раз превышает ширину их основания. Мандибулы саблевидные, с острой вершиной и ретинакулом. У малоспециализированных зоофагов мандибулы относительно короткие, без дополнительных зубцов на режущем крае (см. рис. 45, 1). От таких примитивных мандибул прослеживается несколько сравнительно-морфологических рядов, отражающих различные пути трофической специализации.

Один путь ведет к специализированным мандибулам хищников, охотящихся на поверхности почвы (зоофагам-гемикриптобионтам) (см. рис. 45, 2—6). У них мандибулы более сложного строения: имеется 2 ретинакула (*Omphron* Latr.), дополнительные зубцы у основания ретинакула (*Carabus* L.) или режущий край ретинакула пилообразный (*Loricera* Latr.).

Второй путь специализации мандибул хищников связан не столько с приспособлениями к роду жертвы, сколько с функцией прокладывания ходов. Это касается норников (подсемейство Cicindelinae), живущих в вертикальных норках в почве и древесине. Особенно видоизменены мандибулы древесных норников, прогрызающих норы в древесине. Они массивные, укороченные с клювообразно изогнутой вершиной и крупным ретинакулом, смещенным к вершине (см. рис. 45, 18).

Третий путь специализации мандибул прослеживается от малоспециализированных мандибул многоядных хищников к мандибулам хищников-монофагов и симфилов, что наблюдается в классе мирмекофилов и термито-

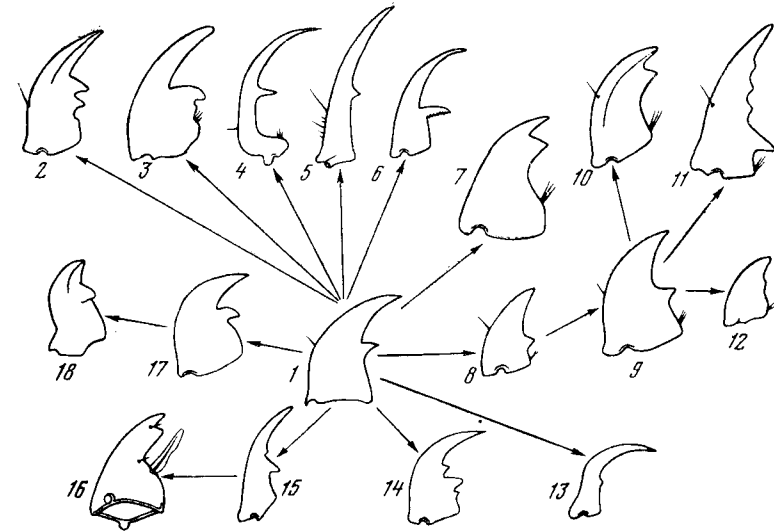


Рис. 45. Адаптивная радиация в строении мандибул личинок жужелиц

Левая мандибула, сверху: 1 — *Trachypachus gibbsi* Lec., 2 — *Omphron timbatum* F., 3 — *Carabus cancellatus* Ill., 4 — *Abax ater* Vill., 5 — *Scarites bucida* Pall., 6 — *Loricera pilicornis* F., 7 — *Mormolyce phylloides* Hagenbach, 8 — *Acupalpus meridianus* L., 9 — *Harpalus affinis* Schrnk., 10 — *Chilotomus* sp., 11 — *Pseudophonus rufipes* Deg., 12 — *Amara fulva* Deg., 13 — *Brachinus crepitans* L., 14 — *Orthogonius assimulhi* Wasmann, 15 — *Physea setosa* Chaudoir, 16 — *Paussus kannegieteri* Wasm., 17 — *Ctenostoma unifasciatum* Dej., 18 — *Collyris crassicornis* Dej., [1 — по Lindroth, 1960; 7 — по Lieftinck, Wiebes, 1968; 13—15 — по Emden, 1942; 16 — по Bøving, 1907; 17, 18 — по Emden, 1935]

филов (см. рис. 45, 14—16). Многие представители этого класса жизненных форм питаются личинками и куколками хозяев гнезда, в связи с чем обладают мандибулами, типичными для хищников, с некоторыми своеобразными особенностями — дополнительными зубчиками на режущем крае. Наиболее специализированных мирмекофилов (*Paussus* L.) кормят муравьи. Их мандибулы маленькие, короткие, с крупной подвижной щетинкой, покрытой простекой. Щетинка расположена на внутреннем крае мандибул и выполняет роль язычка [Bøving, 1907]. Дистальная часть мандибул широкая, ложкообразная.

Четвертый путь преобразования мандибул хищного типа наблюдается в классе эктопаразитов, развивающихся с гиперметаморфозом. В этом случае адаптивные измене-

ния мандибул легко проследить в онтогенезе. У личинок I возраста, разыскивающих и прокусывающих жертву, мандибулы хищного типа (см. рис. 45, 13). У эктопаразитических личинок II и III возрастов мандибулы в рудиментарном состоянии.

Пятое и шестое направления специализации мандибул связаны с изменением типа питания личинок жуков от зоофагии к мицетофагии или к фитофагии и сапрофагии. Так, для класса мицетофагов (триба Mordmolycini) характерны массивные мандибулы с крупным, смещенным к вершине ретинакулом в связи с питанием древесными грибами (см. рис. 45, 7). В классе миксофитофагов специализация к фитофагии привела к изменению мандибул, которые отличаются от таковых у зоофагов массивностью, короткой дистальной частью, тупой вершиной, наличием на внутреннем крае бугорчатых зубчиков, перетирающих семена растений. В ряде случаев наблюдается резкое смещение ретинакула к вершине мандибул (см. рис. 45, 8—11). У личинок миксофитофагов, склонных к сапрофагии, мандибулы маленькие, с рудиментарным ретинакулом (см. рис. 45, 12).

Сравнительно-морфологические ряды мандибул демонстрируют основные пути их трофической специализации от зоофагии к фитофагии, мицетофагии, эктопаразитизму и утрате активности питания у симфилов.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ В СТРОЕНИИ НОГ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Типы ног у личинок жуков определяются рядом экологических особенностей: характером движения, способом добывания пищи, занимаемым ярусом в биоценозе. Сравнительное морфоэкологическое изучение личинок жуков позволило выделить у них несколько типов ног и построить переходные модельные ряды, отражающие эволюционные изменения этих органов (рис. 46).

У личинок жуков выделены следующие типы ног: бегательный, бегательно-лазательный, опорный, опорно-копательный, копательный, а также типы ног, в значительной степени утративших локомоторную функцию и подвергшихся регрессу.

У личинок жуков чаще встречается бегательный тип ног, наиболее характерный для зоофагов-скважников (см. рис. 46, 1, 10). У менее специализированных хищни-

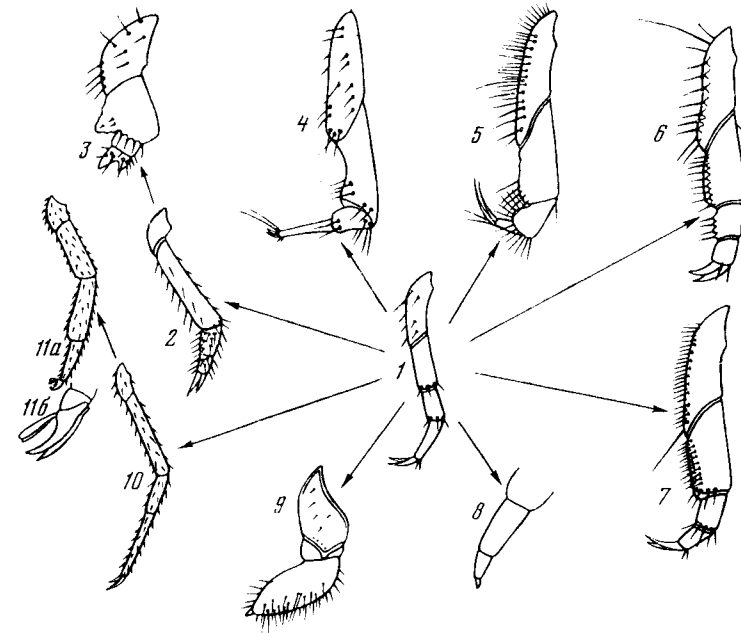


Рис. 46. Адаптивная радиация в строении передних ног личинок жуков

1 — *Trachypachus gibbsi* Lec., 2 — *Cicindela maritima* Latr., 3 — *Collyris Bonellii* Guer., 4 — *Omophron limbatum* F., 5 — *Scarites bucida* Pall., 6 — *Zabrus spinipes* F., 7 — *Harpalus quadripunctatus* Dej., 8 — *Lebia scapularis* Fourcr., 9 — *Pausus hannegieteri* Wasm., 10 — *Nebria brevicollis* F., 11a, 11b — *Desera* sp. [1 — по Lindroth, 1960; 3 — по Emden, 1935; 8 — по Silvestri, 1905; 9 — по Böving, 1907]

ков, охотящихся частично на поверхности почвы и в скважинах подстилки, ноги средней длины. Каждый из отделов ног в 2—3 раза длиннее ширины. Вооруженность ног щетинками слабая. Коготки простые, тонкие, слабо изогнутые. У специализированных быстро бегающих хищников (гемикриптобионтов-скважников, поверхностно-подстилочных) бегательные ноги тонкие, длинные (каждый отдел в 4—7 раз длиннее своей ширины), покрыты мелкими волосками.

От ног бегательного типа имеются переходы к бегательно-лазательному у зоофагов-скважников древесно-подстилочных. Бегательно-лазательные ноги отличаются от бегательных крепкими лазательными коготками и при-

сасывательными пульвиллами у их основания (см. рис. 46, 11). Адаптации к лазанию имеются на ногах некоторых подкорных личинок (*Dromius* Bon.) и у пещерных (*Anopthalmus* Sturm.).

Другой ряд специализации ног связан с преобразованием бегательной ноги в опорную у личинок зоофагов-норников (*Cicindelini*; см. рис. 46, 2). Отвесное положение тела личинок в вертикальной норке и движение вверх и вниз отразилось на строении ног. Короткий вертлуг и длинное бедро покрыты редкими тонкими волосками, а голень и лапка укорочены, имеют форму усеченного конуса и равномерно усажены крепкими опорными шипиками. Коготки прямые. Вариантом опорной ноги является опорно-копательная нога древесных норников (*Collurini*, *Pogonostomini*). Такие ноги выполняют дополнительно к локомоторной и опорной функциям функцию рытья и выскребания стенок норы. Они укорочены, утолщены, коготки редуцированы. Бедрa ног образуют крупный зубчатый треугольный выступ, подобный скребку (см. рис. 46, 3).

Третий ряд специализации ног связан с преобразованием бегательных ног в копательные. Копательные ноги встречаются у личинок жуужелиц из различных филогенетических ветвей. Копательные ноги характерны для таких жизненных форм, как зоофаги и миксофитофаги роющие. Копательные ноги массивны, обычно с крупными коготками, часто неравной длины и вооружены крепкими щетинками с вентральной поверхности. У разных представителей роющих личинок функцию рытья выполняют различные отделы ног. Так, у *Omophron* Latr. роющую функцию выполняют вертлуги и бедра, а лапка и коготки подгибаются во время рытья. У *Scarites* F. адаптированы к рытью вертлуг, бедро и голень, а у *Harpalini* и *Amağini* — все отделы ноги, кроме тазика (см. рис. 46, 4—7).

Регрессивно развиты ноги мирмекофилов, термитофилов и эктопаразитов, что связано с ограничением подвижности личинок. Ноги мирмекофилов (типа *Paussus* L.) редуцированы и состоят всего из 3—4-х члеников. Предпоследний отдел ноги вздутый, снизу вооружен щетинками и выполняет роль ползательной подошвы (см. рис. 46, 9). Более значительная редукция ног наблюдается у неподвижных эктопаразитических личинок *Lebia* Latr. и *Brachinus* Web. Ноги очень короткие, 3—4-члениковые, лишены щетинок (см. рис. 46, 8).

Сравнительно-морфологические ряды типов ног личинок жуужелиц демонстрируют основные пути специализации движения от бегания к лазанию, к рытью или к утрате подвижности.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ЦЕРОК ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Форма церок личинок жуужелиц зависит прежде всего от их типа движения и яруса обитания. У личинок жуужелиц церки могут быть чувствующими, опорными и рудиментарными. Мною было показано [Шарова, 1960], что исходной формой церок личинок жуужелиц следует считать чувствующие церки с щетинконосными узелками, средней длины (их длина в 1,5—2 раза превышает длину 10-го брюшного сегмента). Такие церки наиболее характерны для зоофагов и миксофитофагов-скважников (см. рис. 47, 1). От них прослеживаются переходные морфологические ряды к более специализированным формам церок.

Длинные чувствующие церки с повышенной рецепторной функцией наблюдаются только у поверхностно-подстилочных зоофагов-скважников. Такие церки могут быть членистыми, ложночленистыми, подвижно сочлененными с брюшком. Они имеют значительное число мембран и чувствующих волосков (см. рис. 47, 15—18).

Второй путь адаптивных преобразований церок в эволюции личинок жуужелиц связан с заменой чувствующей функции на опорную при специализации к рытью и с видоизменением их в урогомфы. Образование опорных церок и личинок из разных таксонов — хороший пример параллельного и конвергентного изменения органов. Опорные церки сильно склеротизованы и могут быть крючкообразно изогнутыми, с одним-двумя крупными зубцами, или с многочисленными жесткими щетинками, или с щетинконосными отростками, бугорками; могут иметь форму конуса или совков (см. рис. 47, 2—7). Опорные церки характерны для роющих зоофагов и некоторых роющих миксофитофагов.

Редукция церок у личинок жуужелиц — явление вторичное, связанное с разными экологическими причинами (см. рис. 47, 8, 11—14). Одной из таких причин следует считать утрату подвижности у личинок классов эктопаразитов и мирмекофилов, другой — изменение характера движения. Так, редуцированы церки у зоофагов-норников, живущих в вертикальных норках. У них орга-

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ОРГАНОВ ЧУВСТВ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

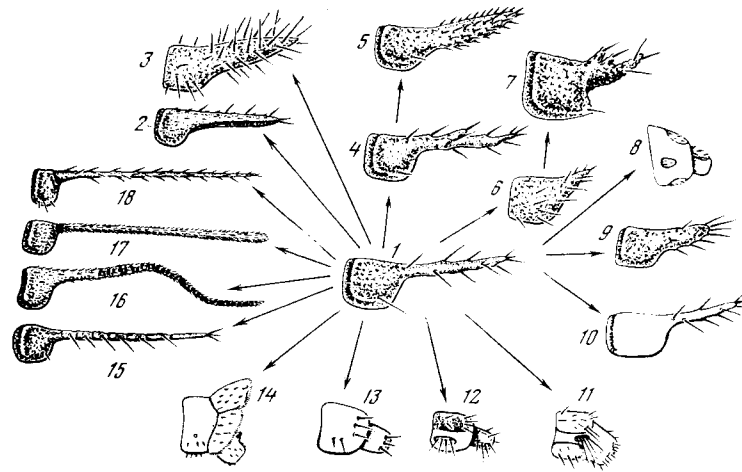


Рис. 47. Адаптивная радиация в строении перок личинок жужелиц
1—7, 9, 10, 15—18 — IX тергит и церки сбоку; 8, 11—14 — IX, X сегменты
брюшка сбоку. 1 — *Pterostichus cupreus* L., 2 — *Clivina fossor* L., 3 — *Anthia*
sp., 4 — *Elaphrus cupreus* Duft., 5 — *Blethisa multipunctata* L., 6 — *Trachypac-*
hus gibbsi Lec., 7 — *Carabus clathratus* L., 8 — *Chilotomus* sp., 9 — *Zabrus spi-*
nipes F., 10 — *Harpalus quadripunctatus* Dej., 11 — *Cicindela maritima* Latr.,
12 — *Dromius* sp., 13 — *Lebia scapularis* Fourc., 14 — *Physea setosa* Chaudoir.,
15 — *Cymindis angularis* Gyll., 16 — *Chlaenius spoliatus* Rossi, 17 — *Panagaeus*
bipustulatus F., 18 — *Nebria brevicollis* F. [5 — по Jeannel, 1941; 6 — по Lind-
roth, 1960; 13 — по Silvestri, 1905; 14 — по Emden, 1942]

ны чувств сосредоточены на голове, закрывающей вход в нору, а органы фиксации тела при рытье развиты на 5-м и 10-м брюшных сегментах. Редуцированы церки у некоторых зоофагов (*Dyschirius* Bon., *Dromius* Bon.), передвигающихся в почве по типу личинок проволочников рода *Agriotes* Esch., у миксофитофагов (например, *Chilotomus* Chaud.), передвигающихся подобно личинкам Scarabaeidae. Эти типы движения описаны М. С. Гиляровым [1949].

Схема адаптивной радиации церок у личинок жужелиц демонстрирует пути их специализации от чувствующих, нечленистых, коротких церок (у обитателей подстилки) к чувствующим, часто членистым, длинным церкам (у быстро бегающих личинок поверхностно-подстилочных), или к опорным церкам (у роющих личинок), или в направлении редукции церок (у малоподвижных эктопаразитов, симфилов и некоторых роющих форм).

Развитие органов чувств у личинок жужелиц находится в зависимости от таких экологических особенностей, как способ добывания пищи, характер активности, занимаемый ярус в биоценозе. Органы чувств представлены шестью парами простых глазков, или стемм, расположенных на боковых поверхностях головы, и сенсориями на антеннах, челюстных и губных щупиках.

Наиболее развиты органы чувств у зоофагов-гемикриптобионтов, охотящихся на поверхности почвы. У них крупные глазки, длинные усики (в 1,5—2 раза длиннее головы). Полная редукция глазков наблюдается у жизненных форм личинок со скрытым образом жизни: эктопаразитов, мирмекофилов и термитофилов, мицетофагов. Среди зоофагов слепы троглобионты, ботриобионты и некоторые другие криптобионты, обитающие в подстилке, почве или под корой.

У миксофитофагов — глазки слабо развиты, особенно у криптобионтов. Лишены глазков некоторые роющие формы, как *Chilotomus* Chaud., *Amara* Bon. (*Amathitis* Zimm.).

Резкое отклонение в развитии глазков наблюдается у личинок зоофагов-норников (п/сем. Cicindelinae), подкарауливающих жертву в засаде. У них два глазка из шести сильно развиты и размещены на дорсальной стороне головы, обращенной вверх из норы, а остальные 4 глазка редуцированы и расположены на вентральной и латеральной поверхностях головы и обращены внутрь норы.

Антенны длинные (в 1,5—2 раза длиннее мандибул) у зоофагов-скважников гемикриптобионтов (типа *Nebria* Latr.), охотящихся на поверхности почвы и в скважинах. Сильно укорочены антенны (их длина меньше мандибул) у роющих зоофагов (*Carabus* L., *Anthia* Web., *Scarites* F.) и у миксофитофагов (*Zabrus* Clairv., *Harpalus* Latr.). Редукция антенн характерна для личинок мирмекофилов и термитофилов, эктопаразитов.

Наблюдается обратная коррелятивная зависимость между степенью развития органов зрения и степенью развития органов обоняния и осязания. Так, при редукции глазков у зоофагов-криптобионтов часто наблюдается увеличение числа члеников на щупиках (*Trechus* Clairv., *Clivina* Latr.), крупнее обычного сенсорияльный пузырек

на антеннах (*Brachinus* Web.) или увеличено число плоских сенсориев (*Scarites bucida* Pall.). У некоторых слепых пещерных Trechini все тело покрыто длинными волосками, выполняющими роль органов сейсморецепции.

Таким образом, прогрессивное развитие органов чувств наблюдается у личинок-зоофагов гемикриптобионтов, а значительный регресс органов чувств характерен для эктопаразитов, мирмекофилов и термитофилов, мицетофагов. Наименьшие эволюционные изменения органов чувств характерны для зоофагов-скважников подстилочных.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ОБЩЕГО ГАБИТУСА ТЕЛА И ПОКРОВОВ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Личинки жуужелиц чрезвычайно разнообразны по общему облику. Наименее специализированный габитус имеют камподоидные личинки со стройным, удлинённым, слабо уплощённым телом, с бегательными ногами, чувствующими церками, темными склеротизованными тергитами и стернитами. Такие личинки характерны для большинства зоофагов-скважников гемикриптобионтов, ведущих полускрытый образ жизни в подстилке (например, большинство видов родов *Bembidion* Latr., *Pterostichus* Bon.). В этой серии жизненных форм имеются прогрессивно специализированные группы: поверхностно-подстилочные (типа *Nebria* Latr.) и древесно-подстилочные (типа *Drypta* Latr.). У них также камподоидная форма тела. Пропорции тела, ног, придатков удлинённые. Покровы сильно склеротизованы, темноокрашенные, часто с металлическим блеском, некоторые сегменты могут быть рыжей окраски. Подтверждением эволюционной продвинутой таких особенностей габитуса по сравнению с габитусом подстилочных личинок являются следующие апоморфные признаки: ложночленистость церок, сложное, явно вторичное подразделение стернитов, плевритов; образование борозд, килей и лопасти на тергитах, сложная хетотаксия.

Камподоидные личинки с такими чертами регрессивной специализации, как депигментация, слабая склеротизация покровов, упрощение формы склеритов и укорочение чувствующих церок, характерны для большинства зоофагов-скважников криптобионтов (типа *Calathus* Bon.). Камподоидную форму имеют некоторые личинки миксофитофагов-скважников.

Прогрессивной специализацией габитуса и покровов характеризуются роющие личинки гемикриптобионтов из класса зоофагов и миксофитофагов. У них часто массивное, круглое в поперечнике тело, сильно склеротизованные покровы, темноокрашенные тергиты, почти лишенные щетинок. Специализация к рытью выражена такими признаками, как лопатообразная форма головы, копательные ноги, церки-урогомфы. Среди роющих личинок наблюдается переход от менее специализированных форм, сохраняющих облик камподоидных личинок (*Brosicus* Panz.), к более специализированным формам (*Carabus* L.) с обликом, сходным с личинками щелкунов.

Сочетают черты прогрессивной специализации к рытью и регрессивной — к скрытому образу жизни личинки роющих зоофагов-криптобионтов (*Clivina* Latr., некоторые *Scarites* F.): сильно склеротизованная лопатообразная голова, опорные церки, а остальные части тела мягкие, белые.

Резкое отклонение в габитусе имеют S-образные эруковидные личинки зоофагов-норников (п/сем. Cicindelinae) и с-образные эруковидные личинки роющих миксофитофагов (Harpalini, Amarini). У эктопаразитов и симфилов тело червеобразное, покровы слабо склеротизованные, депигментированные.

Сопоставление сравнительно-морфологических рядов органов личинок жуужелиц и выявление основных путей их специализации показало, что в большинстве случаев наблюдается сопряженность этих процессов. Так, приспособления личинок жуужелиц к рытью связаны с преобразованием бегательных ног в копательные, чувствующей церок — в опорные, с появлением адаптаций к роющей деятельности в строении головы, с усилением склеротизации покровов переднего отдела тела.

Специализация личинок к активному хищничеству на поверхности почвы привела к удлинению бегательных ног, чувствующих церок, к усилению степени развития органов чувств и склеротизации покровов и вместе с тем гибкости тела за счет большого числа мембран на сегментах.

Переход личинок жуужелиц к скрытому существованию в скважинах почвы, норах, пещерах сопровождался ослаблением склеротизации и депигментации покровов, а также редукцией органов зрения.

Специализация личинок к эктопаразитизму и симфилии сопровождалась глубоким морфофизиологическим регрес-

сом многих органов. В связи с тем что эти регрессивные изменения проявляются у эктопаразитов только во 2-м личиночном возрасте, а у симфилов — в 1-м, но в сочетании с признаками прогрессивной специализации (сложные секреторные органы), их нельзя считать результатом дезэмбрионизации.

Все рассмотренные примеры коррелятивного изменения органов у личинок жуужелиц позволили оценить степень эволюционной продвинутойности жизненных форм по комплексу адаптивных признаков, что было положено в основу выявления эволюционных взаимоотношений жизненных форм.

СОПОСТАВЛЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ СЕМЕЙСТВА С СИСТЕМОЙ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Для установления эволюционных взаимоотношений жизненных форм личинок жуужелиц, кроме рассмотрения некоторых морфологических аспектов эволюции, было проведено сопоставление филогенетической системы с системой жизненных форм. В табл. 3 дан перечень всех подсемейств и значительной части триб и для каждой трибы приведен набор категорий жизненных форм личинок, свидетельствующий об их экологической специализации.

Система жизненных форм личинок не совпадает с филогенетической. Часто несколько таксонов из разных филогенетических ветвей относятся к одной категории жизненных форм и, наоборот, один таксон может распадаться на несколько различных жизненных форм. Радиация жизненных форм в отдельных крупных таксонах позволила выяснить эволюционные связи между отдельными группами жизненных форм.

Так, на примере подсемейства Trachyrachinae наблюдается переход от зоофагов-скважников гемикриптобионтов к криптобионтам с редуцированными глазками и депигментацией. В подсемействе Paussinae имеются переходные формы между малоспециализированными мирмекофилами, близкими к зоофагам-скважникам, и специализированными. В подсемействе Cicindelinae норники древесные более специализированы, чем почвенные. Это указывает на вторичность освоения ими растительного яруса. В комплексе родственных триб — Nebriini, Opisthiini, Notiophilini, Elaphrini из подсемейства Carabinae имеются

Т а б л и ц а 3

Система жуужелиц		Жизненные формы	
подсемейство	триба	класс, подкласс	серия, группа
Trachyrachinae	Trachyrachini Gehringini *	З. скважники »	Гемикриптобионты подстилочные Криптобионты подстилично-почвенные
Paussinae	Ozaenini * Paussini	Мирмекофилы	—
Cicindelinae	Megacephalini Mantichorini * Cicindelini Collyrini * Pogonostomini * Omophronini	З. норники » » » »	Почвенные » » Древесные »
Omophroninae		З. роющие	Гемикриптобионты подстилично-почвенные То же
Carabinae	Carabini Cychrini Nebriini Opisthiini	» » З. скважники »	» » Гемикриптобионты поверхностно-подстилочные То же

Таблица 3 (продолжение)

Система жужелиц		Жизненные формы	
подсемейство	триба	класс, подкласс	серия, группа
Carabinae	Notiophilini	З. скважники	Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные
	Elaphrini	З. роющие	Гемикриптобионты подстильно-почвен- ные
	Loricerini	З. скважники	Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные
	Scaritini	З. роющие	Гемикриптобионты почвенные
	Broschini	З. скважники	Криптобионты почвенные
	Trechini	З. роющие З. скважники	Гемикриптобионты подстильно-почвен- ные
	Bembidiini	»	Гемикриптобионты почвенные
	Pogonini	»	Криптобионты троглобионты
	Patrobini Chlaeniini	»	Гемикриптобионты подстильно-почвен- ные, подкорные То же Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные

Таблица 3 (продолжение)

Система жужелиц		Жизненные формы	
подсемейство	триба	класс, подкласс	серия, группа
Carabinae		З. роющие	Гемикриптобионты подстильно-почвен- ные
	Oodini	З. »	То же
	Licinini	З. скважники	Гемикриптобионты поверхностно-под- стильные
		З. роющие	Гемикриптобионты подстильно-почвен- ные
	Panagaeini	З. скважники	Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные
	Morionini	»	То же
	Pterostichini	»	Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные, подстильно-почвенные
		З. скважники	Криптобионты подстильно-почвенные, ботриобионты
	Amarini	М. скважники	Гемикриптобионты подстильно-почвен- ные
		»	Криптобионты подстильно-почвенные
	М. роющие	Гемикриптобионты почвенные	
	»	Криптобионты почвенные	
Harpalini	М. скважники	Криптобионты подстильно-почвенные	

Таблица 3 (окончание)

Система жужелиц		Жизненные формы		
подсемейство	триба	класс, подкласс	серия, группа	
Catabinae	Masoreitini Lebiini	М. роющие	Гемикриптобионты почвенные	
		»	Криптобионты почвенные	
		З. скважники	Криптобионты подстильно-почвенные	
		»	Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные, древесно-подстилочные, подсти- льно-почвенные	
	Mormolucini * Heliuonini * Galeritini * Dryptini Orthogonini * Zuphini Anthini Odacanthini Brachinini		Эктопаразиты	Криптобионты подстильно-почвенные, подкорные
			Мицетофаги	—
			З. роющие	—
			З. скважники	Гемикриптобионты подстильно-почвен- ные
			»	Гемикриптобионты древесно-подстильные
			Термитофилы	То же
Brachinae		З. скважники	Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные	
		З. роющие	Гемикриптобионты псаммофилы	
		З. скважники	Гемикриптобионты поверхностно-подсти- лочные	
		Эктопаразиты	—	

Условные обозначения: З. — зоофаги, М. — миксофитофаги. * Отсутствуют в фауне СССР.

переходные формы между зоофагами-скважниками гемикриптобионтами подстильными и поверхностно-подстильными, а также прослеживается связь с зоофагами роющими, гемикриптобионтами. В трибах Scaritini и Broscini наблюдается связь между зоофагами-скважниками и зоофагами роющими и переход от гемикриптобионтов к криптобионтам. В трибах Bembidiini, Pogonini, Trechini того же подсемейства заметно проявляется связь между зоофагами-скважниками гемикриптобионтами и криптобионтами, а также троглобионтами. На примере трибы Chlaeniini установлены связи между зоофагами-скважниками и роющими. В трибе Pterostichini прослеживаются переходы от зоофагов-скважников гемикриптобионтов подстильных к подстильно-почвенным, криптобионтам подстильно-почвенным и ботриобионтам. В комплексах триб, отнесенных О. Л. Крыжановским [1976] к надтрибам Odacanthitae, Masoreitae, Lebiitae из подсемейства Scarabinae, наблюдается связь между зоофагами-скважниками гемикриптобионтами подстильными, подстильно-почвенными, подстильно-древесными, криптобионтами подкорными, а также переход к трем другим классам жизненных форм: эктопаразитам, термитофилам и мицетофагам. В трибах Amarinini, Harpalini прослеживаются морфо-экологические переходы между жизненными формами класса миксофитофагов — от скважников к роющим, от гемикриптобионтов к криптобионтам, от миксофитофагов с факультативным хищничеством к фитофагам и сапрофагам.

Эволюционные связи между жизненными формами в отдельных крупных таксонах семейства были использованы и легли в основу общей схемы эволюционных взаимоотношений жизненных форм личинок жужелиц.

ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУЖЕЛИЦ

Для выяснения возможных путей эволюции личинок жужелиц были выявлены такие жизненные формы и такие условия среды, которые можно было бы принять близкими к исходным.

На основе сравнительно-морфологических исследований выяснилось, что к наиболее примитивным жизненным формам можно отнести гемикриптобионтов-скважников из класса зоофагов (типа *Trachypachus* Motsch., *Bembidion* Latr. s. str.). Это малоспециализированные хищники с полу-

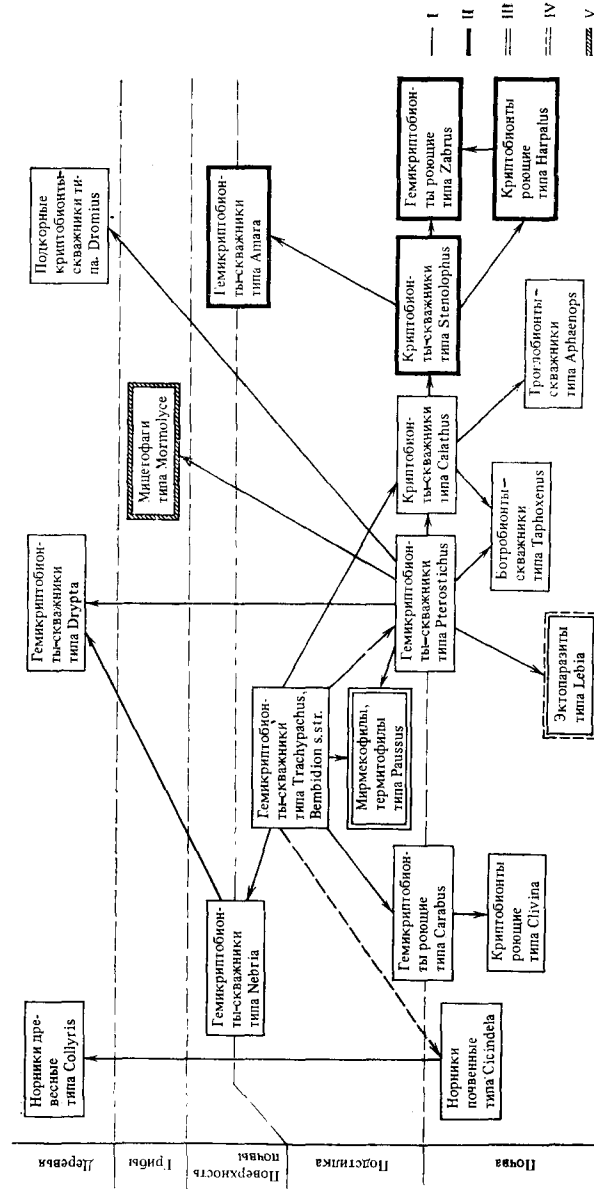


Рис. 48. Эволюция жизненных форм личинок жуков

Классы: I — зоофаги, II — миксофитофаги, III — мирмекофилы, IV — термитофилы, V — мицетофаги

скрытым образом жизни, обитающие чаще всего по берегам рек в наносах. Они имеют камподеоидную форму тела, бегательные ноги, короткие нечленистые чувствующие церки с щетинконосными узелками, нормально развитые тергиты, стерниты и органы чувств. Имаго этих видов также обитают по берегам водоемов. Прибрежные жуки рода *Trachypachus* Motsch., реликтовые среди современных Carabidae, одновременно являются самыми примитивными в морфоэкологическом плане. Все это дает основание предполагать, что исходной средой обитания для жуков были берега водоемов, откуда в дальнейшем началось освоение других ландшафтов суши.

Основные направления в экологической эволюции личинок жуков, по-видимому, прежде всего связаны с широкой адаптивной радиацией жизненных форм в классе зоофагов, занявших многочисленные экологические ниши. Кроме того, от класса зоофагов отщепились другие трофические классы: миксофитофаги, мирмекофилы и термитофилы, эктопаразиты, мицетофаги.

Этим направлениям эволюции соответствуют составленные модельные ряды жизненных форм из современных видов. Каждый модельный ряд жизненных форм отражает один из путей экологической специализации личинок жуков. При построении рядов жизненных форм от примитивных к эволюционно продвинутым по пути специализации учитывалось наличие подобного ряда переходных форм внутри одного крупного таксона семейства или среди нескольких филогенетически очень близких таксонов. На рис. 48 показана схема эволюционных взаимоотношений жизненных форм, отражающая основные направления экологической эволюции личинок жуков. На схеме горизонтальные линии обозначают распределение жизненных форм по ярусам в биоценозе. Стрелки показывают эволюционные связи между жизненными формами и направления их экологической специализации. Пунктирными стрелками показаны гипотетические связи жизненных форм, при отсутствии переходных форм между ними среди современных видов. На схеме обнаруживаются два центра радиации жизненных форм.

От примитивных подстилочных гемикриптобионтов-скважников (типа *Trachypachus* Motsch., *Bembidion* Latr.) прослеживаются морфологические переходы к специализированным поверхностным формам: гемикриптобионтам-скважникам поверхностно-подстилочным (типа *Neb-*

ria Latr.) а от них — к древесно-подстилочным (типа *Drypta* Latr.), а также к почвообитающим формам — гемикриптобионтам-скважникам подстильно-почвенным (типа *Pterostichus* Bon.) и к роющим гемикриптобионтам (типа *Carabus* L.). Некоторые гемикриптобионты при переходе к более скрытому существованию в почве утратили пигментацию покровов, претерпели значительную редукцию органов чувств, могли образовать такие группы жизненных форм, как криптобионты-скважники (типа *Calathus* Bon.), криптобионты роющие (типа *Clivina* Latr.), богиобионты и троглобионты.

Неясно происхождение таких уклонившихся жизненных форм, как норники (п/сем. Cicindelinae). В современной фауне отсутствуют переходные формы от типичных личинок жуужелиц к личинкам-норникам. Но можно предполагать, что они произошли от личинок гемикриптобионтов-скважников, перешедших к рытью вертикальных нор в почве, что повлекло за собой сильное изменение их облика. От почвенных норников (типа *Cicindela* L.) идет среди современных форм переход к специализированным древесным норникам (типа *Collyris* F.).

От класса зоофагов могли произойти из различных филогенетических ветвей конвергентно сходные личинки, относящиеся к классу мирмекофилов, термитофилов (*Paussus* L., *Orthogonius*), характеризующиеся регрессом локомоторных органов, ротовых частей, органов чувств и такими ценогенетическими особенностями как, например, развитие на заднем конце тела железистых органов, секреторных которых привлекают муравьев.

От зоофагов гемикриптобионтов-скважников с более узкой пищевой специализацией выводится класс жизненных форм личинок эктопаразитов (типа *Lebia* Latr.). Смена жизненных форм в онтогенезе на фазе личинки у представителей этого класса подтверждает эволюционную связь с зоофагами скважниками-гемикриптобионтами.

Узкую, уклонившуюся от зоофагов жизненную форму представляют личинки класса мицетофагов (триба *Mogmoluscini*).

Обширный класс жизненных форм — миксофитофагов, включающий личинок крупных триб *Harpalini*, *Amarini*, по-видимому, также обособился от зоофагов, склонных к сапрофагии. Среди современных видов имеются переходные ряды форм от личинок зоофагов со смешанным питанием к фитофагам или сапрофагам. В пределах класса

миксофитофагов наиболее примитивны скважники с полу скрытым образом жизни, а эволюционно более продвинуты — роющие. Этот переход отражается на рабитусе личинок от камподоидных форм (*Amara* Bon.) к с-образным, эруковидным (*Chilotomus* Chaud.).

Как следует из сказанного выше, общие тенденции в эволюции жизненных форм личинок выражаются в следующем.

Исходная группа жизненных форм — зоофаги скважники-гемикриптобионты, обитающие в подстилке, под выкосами по берегам водоемов. От этой группы прослеживается радиация жизненных форм, главным образом для древних подсемейств жуужелиц: переход зоофагов к обитанию в почве, древесине, на поверхности почвы, а также к симбиозу с муравьями. Второй центр радиации связан с экологической эволюцией высших подсемейств жуужелиц. Исходная группа — зоофаги скважники-гемикриптобионты подстильно-почвенные, от которых прослеживается множество путей специализации. Из подстилки личинки-зоофаги перешли к обитанию в почву, норы, пещеры. В отличие от имаго, немногие личинки жуужелиц приобрели способность охотиться на деревьях (гемикриптобионты-скважники древесно-подстилочные). Но личинкам высших жуужелиц удалось занять более разнообразные трофические ниши. Среди них наблюдается переход к фитофагии и сапрофагии (класс миксофитофагов), к симфилии (класс мирмекофилов и термитофилов), к мицетофагии (класс мицетофагов) и эктопаразитизму (класс эктопаразитов). Миксофитофаги эволюционировали по пути специализации от скважников со смешанным питанием к роющим фитофагам и сапрофагам и по пути перехода в более глубокие слои почвы.

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ЖУЖЕЛИЦ

ПРОБЛЕМА ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ВИДА

С развитием популяционной экологии, генетики утвердился популяционный подход к оценке биологических явлений. Накоплен значительный материал о морфологической, экологической, генетической структуре популяций. При изучении динамических процессов популяции большое внимание уделяется морфогенезу особей, или онтогенезу. Вместе с тем становится все более очевидным, что понятия «онтогенез» недостаточно для характеристики морфогенетических процессов в популяции. Большинство видов животных и растений диморфны (мужские и женские особи) или полиморфны (особи разных поколений или одного поколения, различающиеся по морфофункциональным особенностям) и потому характеризуются несколькими типами онтогенеза. Для ряда низших растений и животных характерно чередование гаплоидного и диплоидного поколений. У высших растений и животных гаплоидное поколение сведено до состояния гамет. Все типы онтогенеза вида сопряжены в жизненный цикл. До сих пор многие морфологи рассматривают понятие «жизненный цикл» как синоним понятия «онтогенез». Но в этом случае происходит смешение понятий морфогенеза вида и морфогенеза особи. Понятия «онтогенез» и «жизненный цикл вида» следует различать как процессы, протекающие на разных биологических уровнях: организменном, или индивидуальном, и видовом. Оба понятия морфоэкологические. В процессе онтогенеза осуществляются жизненные задачи особи: рост, развитие, питание, размножение. Одновременно особи участвуют и в выполнении функций вида. В процессе жизненного цикла в сопряженном взаимодействии онтогенезов осуществляются жизненные задачи вида: самосохранение, расселение, воспроизведение, панмиксис (у видов с половым размножением). Нередко наблюдается специализация различных типов онтогенеза

в составе жизненного цикла по выполнению биологических функций вида. Например, у животных разные функции вида выполняют особи полового и бесполого поколений, самцы и самки, крылатые и бескрылые особи (у насекомых с крыловым диморфизмом), особи поколений, развивающихся в разных экологических условиях. На основе сказанного выше можно предложить следующее определение жизненного цикла вида. Жизненный цикл вида — это циклически повторяющийся морфогенез вида, включающий один или несколько сопряженных типов онтогенеза, которые выполняют все основные функции вида: самосохранение, расселение, воспроизведение.

Учение о жизненном цикле вида складывается на данных популяционной морфологии, экологии, генетики. Работы многих морфологов, хотя и не разграничивающих понятия онтогенеза и жизненного цикла вида, внесли фундаментальный вклад в учение о жизненном цикле вида [Догель, 1924; Беклемишев, 1942, 1964; Работнов, 1950; Гиляров, 1957, 1966; Генецинская, 1968; Серебрякова, 1971; Скрипчинский, 1977].

Изучение жизненных циклов видов — общebiологическая проблема. Открывается перспектива различных аспектов изучения жизненных циклов видов. Морфологический аспект проблемы — это сравнительное изучение жизненных циклов видов как циклически повторяющейся части морфогенеза вида, включающей совокупность онтоморфогенезов (моморфных или полиморфных, одного или нескольких поколений). Морфоэкологический аспект — это изучение смены жизненных форм и выполнения функций вида в процессе жизненного цикла. Физиолого-биохимический аспект проблемы связан с изучением циклических физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих синхронность функций особей, необходимую для выполнения жизненных задач вида, и автоматичность этих процессов под влиянием внешних и внутренних факторов среды. Аутоэкологический аспект проблемы — это изучение жизненных циклов как процессов осуществления функций вида во взаимодействии со средой. В задачи синэкологии должно войти изучение динамической системы жизненных циклов видов в биоценозах, хроно-хорологических закономерностей жизненных циклов видов; пространственных сезонных сукцессионных спектров жизненных циклов видов в биоценозах, ландшафтах и их индикационного значения; общих закономерностей

жизненных циклов видов биосферы земли. Эволюционный аспект проблемы — это выяснение эволюционных сдвигов в онтогенезах и жизненном цикле при видообразовании, изучение эволюции жизненных циклов в отдельных таксономических группах животных и растений. Таким образом, проблемы жизненных циклов видов имеют большое значение для развития экологической морфологии, физиологии, генетики, экологии и для решения ряда эволюционных и биоценотических задач, а также для прикладной биологии, связанной с практикой. Знание особенностей жизненных циклов практически важных видов животных и растений будет способствовать рациональному использованию природы и правильному, планомерному проведению хозяйственных мероприятий по охране и использованию полезных видов и по борьбе с вредными.

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ОНТОГЕНЕЗА И ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ВИДА В ЭНТОМОЛОГИИ

В. Н. Беклемишев [1942, 1964] не только предложил морфоэкологический подход к изучению жизненных циклов, но и конкретно применил его в энтомологии. На примере кровососущих комаров он показал, что жизненный цикл вида может рассматриваться как последовательная смена жизненных форм. Описанные им жизненные схемы для кровососущих комаров раскрыли разнообразные взаимосвязи вида с абиотическими и биотическими факторами среды в процессе развития.

Развивая идеи В. Н. Беклемишева, Г. А. Мазохин-Поршняков [1954] ввел понятие «биологический тип», под которым подразумеваются совокупность и взаимобусловленность биологических признаков всех фаз индивидуального развития. «Биологический тип» по Мазохину-Поршнякову, в известной мере соответствует понятию «жизненной схемы» по Беклемишеву. Г. А. Мазохин-Поршняков выделил несколько биологических типов для чешуекрылых, характеризующихся определенными жизненными формами фаз онтогенеза и общими экологическими особенностями, связанными с питанием, расселением, ландшафтным распределением, заботой о потомстве.

Большое значение для развития морфоэкологических представлений об онтогенезах и жизненных циклах насе-

комых и их эволюции имеют работы М. С. Гилярова [1949, 1957, 1966]. Экологический подход к решению проблемы о происхождении метаморфоза у насекомых позволил М. С. Гилярову показать роль почвы в эволюции насекомых, заключающуюся в расхождении специализации личиночной и имагинальной фаз развития. М. С. Гиляров [1966] охарактеризовал морфоэкологическую структуру популяций насекомых с биологической оценкой всех фаз развития в жизни вида. Например, *имаго* насекомых выполняют функцию размножения и расселения. При этом *самки*, более массивные и нередко с пассивными средствами защиты, выполняют функцию сохранения вида, а *самцы*, более подвижные и активные, обеспечивают панмиксию, что определяет широкий диапазон наследственной изменчивости и сохранение генофонда вида. *Личинки* выполняют функцию питания и самосохранения вида на ранних фазах развития, а нередко и расселительную функцию, корректировочную по отношению к основной расселительной функции имаго. *Яйца* и *куколки* насекомых выполняют функции первичного и дефинитивного формообразования. М. С. Гиляров [1949, 1960] описал основные морфоэкологические типы почвообитающих личинок насекомых. Его идеи стимулировали появление ряда работ по описанию жизненных форм личинок насекомых [Шарова, 1957а, б, 1960, 1976; Потоцкая, 1960; Кривошеина, 1969 и др.]. Все указанные исследования подготовили почву для детального морфоэкологического изучения жизненных циклов насекомых в отдельных таксонах.

В настоящей работе применены иерархические системы жизненных форм личинок и имаго жуужелиц для морфоэкологической характеристики жизненных циклов, а также разработана типология жизненных циклов жуужелиц, проанализированы их эволюционные взаимоотношения. Жизненные циклы соединяют в целостную систему соотношения жизненных форм отдельных фаз индивидуального развития. В адаптивных морфологических особенностях жизненных форм, сменяющихся в жизненном цикле, отражаются наиболее существенные экологические черты жизненного цикла вида. Морфоэкологические типы жизненных циклов более полно характеризуют экологию семейства, чем системы жизненных форм для каждой из фаз развития в отдельности.

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ЖУЖЕЛИЦ

Жизненные циклы жужелиц относительно простые, без чередования поколений и типов размножения. В большинстве случаев жизненный цикл жужелиц сводится к двум типам сопряженных онтогенезов самцов и самок со слабовыраженным половым диморфизмом. А у жужелиц с крыловым диморфизмом в жизненном цикле 4 сопряженных онтогенеза: летающих и нелетающих самцов и летающих и нелетающих самок. Из них крылатые особи — мигранты, а бескрылые обеспечивают стабильность местной популяции. Отдельные фазы онтогенеза в жизненном цикле выполняют различные жизненные задачи вида. Так, имаго жужелиц обеспечивают размножение, расселение, а также и питание вида. Самки жужелиц проявляют заботу о потомстве, выбирая благоприятный субстрат для яйцекладки и развития будущих личинок. В редких случаях самка оберегает кладку яиц (*Pterostichus anthracinus* Ill.) или заготавливает запас пищи для личинок (*Ditomis* Bon.). Яйца, личинки и куколки жужелиц (фазы формообразования) развиваются в закрытом субстрате (в почве, реже в древесине) и надежно защищены от врагов и резких колебаний климатических условий. Это способствует выживанию вида в период эмбрионального и постэмбрионального развития. Личинки выполняют трофическую и частично расселительную функцию. Для жужелиц типичны три личиночных возраста. Однако известны отклонения: у личинок-мицетофагов число возрастов увеличивается до пяти, у личинок-эктопаразитов может уменьшаться до двух, а у некоторых личинок-троглобионтов из зоофагов (некоторые *Trechini*) уменьшается до одного возраста. Жизненные циклы жужелиц чаще одногодичные, но у некоторых растительноядных жужелиц (*Harpalus* Latr, *Orphonus* Steph. и др.) — двухгодичные. Имеют место случаи двух генераций в год (в тропических областях). Удлинен жизненный цикл у *Mormolucini* за счет сроков развития личинок-мицетофагов. Жизненные циклы различаются по фенологическим особенностям. Так, Ларссон [Larsson, 1939] выделил виды с весенним и осенним размножением для средней Европы. Разнообразие фенологических типов жизненных циклов нарастает в теплых широтах. По-разному решается жизненная задача видов при перенесении неблагоприятных условий сезона. Одни

виды переносят зимнюю, или летнюю диапаузу в личиночной фазе, другие — в фазе имаго, реже — куколки или яйца.

В настоящей работе жизненные циклы жужелиц охарактеризованы сменой жизненных форм в онтогенезе. Жизненные циклы жужелиц чрезвычайно разнообразны по составу жизненных форм личинок и имаго. В разных типах жизненных циклов различно осуществляются функции вида.

Жизненные циклы жужелиц сопоставлены по составу жизненных форм активных фаз онтогенеза (имаго и личинки), отличающихся значительно большим разнообразием, чем неподвижные и кратковременные фазы (яйца и куколки). Данные по морфоэкологическим особенностям яиц и куколок жужелиц не включены в характеристику жизненных циклов, так как этих данных пока недостаточно.

Циклы, охарактеризованные сменой жизненных форм в онтогенезе, показывают, какие экологические ниши используют виды в процессе своего развития. Общие морфоэкологические особенности жизненных циклов жужелиц, относящихся к различным подсемействам, выглядят следующим образом.

I. Подсемейство *Trachypachinae*. Экологическое расхождение между имаго и личинкой выражено слабее, чем у многих других жужелиц. Имаго и личинки — зоофаги, обитают на поверхности почвы и в подстилке. Местообитание личинок тесно связано с подстилкой. Личинки ведут полускрытый или скрытый образ жизни. Имаго и личинки относятся к примитивным группам жизненных форм.

II. Подсемейство *Metriinae*. Жизненные циклы не описаны.

III. Подсемейство *Paussinae*. Наблюдается сопряженная специализация всех фаз развития к мирмекофилии. У менее специализированных (*Ozaenini*) имаго — зоофаги, личинки — мирмекофилы с регрессивными особенностями; у более специализированных (*Paussini*) обе фазы развития мирмекофилы.

IV. Подсемейство *Cicindelinae*. Резкое экологическое расхождение между фазами развития. Имаго — активные хищники, добывающие пищу на поверхности почвы (надтриба *Cicindelitae*) или в кроне деревьев (надтриба *Collyritae*); личинки ведут роющий скрытый образ жизни в вертикальных норках (в почве или древесине), подкарауливая добычу.

V. Подсемейство *Omophroninae*. Зоофаги — псаммофилы, приспособленные на фазах имаго и личинки активно зарываться и передвигаться в песке. Способ движения в песке для имаго и личинок различный. Имаго передвигаются в песке, как бы плавая в сыпучем субстрате (псаммоколимбеты), личинки живут во влажном песке и роют ходы головой, ногами.

VI. Подсемейство *Carabinae*. Разнообразно по морфологическим особенностям жизненных циклов.

Надтриба *Carabidae*. Имаго и личинки — зоофаги, охотятся на поверхности почвы. Личинки способны активно зарываться в почву. Имаго некоторых подродов рода *Carabus* L. имеют адаптации к рытью (s. g. *Pantophyrus* и др.).

Надтриба *Elaphritae*. Имаго — поверхностные хищники, личинки — роющие хищники с полускрытым образом жизни. Надтрибы *Nebriidae*, *Loriceridae*. Имаго и личинки — зоофаги, охотятся на поверхности почвы, укрываются в скважинах подстилки.

Надтрибы *Scaritidae* и *Broschidae*. Имаго и личинки — зоофаги, способные активно зарываться в почву. Личинки могут быть с полускрытым или скрытым образом жизни.

Надтриба *Trechidae*. Имаго и личинки — зоофаги, занимающие разные ярусы в биоценозах: поверхность почвы, подстилку, скважины почвы, пещеры, под корой. Личинки чаще скрытоживущие. У некоторых пещерных *Trechini* резко сокращена продолжительность личиночной фазы развития.

Надтриба *Patrobitae*. Имаго и личинки — зоофаги, ведущие полускрытый образ жизни в подстилке.

Надтриба *Pterostichidae*. Жизненные циклы разнообразны по составу жизненных форм имаго и личинок. У большинства видов имаго и личинки — зоофаги, занимающие разнообразные ярусы: поверхность почвы, подстилку, почву, реже — кроны деревьев (*Pterostichini*, *Agonini*). Для трибы *Amarini* (*Zabrini*) характерна специализация имаго и личинок к растительной пище (миксофитофаги).

Надтриба *Harpalidae*. Имаго и личинки — миксофитофаги или облигатные фитофаги. Нередко жизненный цикл двухгодичный с растянутостью личиночного периода развития.

Надтрибы *Callistidae* и *Panagaeidae*. Имаго и личинки — зоофаги. Имаго обитают на поверхности почвы и в подстилке. Личинки с полускрытым образом жизни, укрываются в скважинах подстилки, почвы; некоторые из них способны зарываться в почву.

Надтриба *Odacanthidae*. Имаго хищничают на растениях, личинки — в подстилке.

Надтриба *Lebiidae* с большим морфоэкологическим разнообразием жизненных циклов. У большинства триб имаго и личинки — зоофаги, активные на поверхности почвы, в подстилке, скважинах почвы. У некоторых видов имаго хищничают в травах, деревьях, в то время как личинки обитают в подстилке. Имеют место случаи резкого экологического расхождения у имаго и личинок. Так, у *Orthogoniini* имаго — зоофаги, а личинки — термитофилы; у *Mormolucini* имаго — кратковременно существующая фаза развития, возможно непитающаяся, личинки — миксофитофаги с удлиненным сроком развития и увеличенным числом возрастов. У рода *Lebia* Latr. из *Lebiini* развитие с гиперметаморфозом: имаго — зоофаги, личинки 1-го возраста — зоофаги, 2—3-го возрастов — эктопаразиты.

VII. Подсемейство *Brachininae*. Известны циклы развития только нескольких видов рода *Brachinus* Web., у которых имаго — зоофаги, личинки 1-го возраста — зоофаги, 2—3-го возрастов — эктопаразиты. Развитие протекает с гиперметаморфозом.

VIII. Подсемейство *Pseudomorphinae*. Имаго — мирмекофилы, личинка не описана.

Как видно из изложенного выше, степень изученности жизненных циклов жуужелиц еще недостаточна. Для двух подсемейств из восьми не известны личиночные фазы развития. Вместе с тем имеющиеся данные свидетельствуют о большом экологическом многообразии жизненных циклов жуужелиц, особенно в подсемействе *Carabinae*. Крайние отклонения в экологии жизненных циклов наблюдаются в подсемействах *Paussinae*, *Brachininae*, а также в некоторых трибах подсемейства *Carabinae*.

**ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ
МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ
ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ЖУЖЕЛИЦ**

Морфоэкологическая система жизненных циклов жужелиц построена на основе принципа смены жизненных форм личинок и имаго в процессе жизненного цикла.

Изучение жизненных циклов жужелиц проведено в объеме семейства на основе имеющихся сведений по развитию видов различных подсемейств и триб. Выявлены различные варианты жизненных циклов по сочетанию в них жизненных форм имаго и личинок (рис. 49, табл. 4). Неактивные фазы развития — яйца и куколки — не учитывались при характеристике жизненных циклов, так как пока не накоплены сведения об их особенностях. В основу классификации жизненных циклов легло сопоставление двух систем жизненных форм жужелиц: для имаго и личинок, а также изучение матералов по постэмбриональному развитию жужелиц. Морфоэкологическая система жизненных циклов построена по тому же иерархическому принципу, что и системы жизненных форм имаго и личинок, и является их логическим завершением. Соподчиненные категории в системе различаются по эволюционно-экологическому значению категорий жизненных форм имаго и личинок, сменяющихся в процессе жизненного цикла. В качестве соподчиненных категорий использованы типы, серии и варианты. Высшие морфоэкологические категории жизненных циклов — типы — выделены по составу высших категорий жизненных личинок и имаго — классов, выделенных по трофической специализации. При этом были сопоставлены классы жизненных форм имаго (зоофаги, миксофитофаги, симфилы) с классами жизненных форм личинок (зоофаги, миксофитофаги, мицетофаги, симфилы, эктопаразиты) по их сменяемости в жизненных циклах видов. Дополнительно к классам жизненных форм имаго и личинок жужелиц были выделены еще некоторые резко уклоняющиеся по трофической специализации группы видов, приравненные к классам жизненных форм имеющейся системы. Среди имаго жужелиц — это фитофаги, к которым относятся геохортобионты забродные и дитомоидные, наиболее специализированные к растительной пище

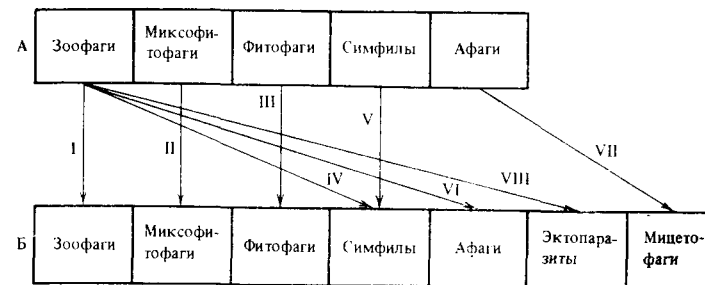


Рис. 49. Жизненные формы имаго (А) и личинок (Б) жужелиц в составе жизненных циклов

питанию среди класса миксофитофагов; афаги, к которым относятся жужелицы трибы *Mormolucini* из Индо-Малайской области, имеющие эфемерную фазу имаго, почти не питающуюся и быстро отмирающую после размножения и расселения. Среди личинок жужелиц это афаги, к которым относятся некоторые крайне специализированные троглобионты рода *Aphaenops* Bonv. с резко сокращенной по срокам развития и непитающейся личинкой. На эволюционно-экологическое значение трофической специализации фаз развития указывает то, что именно характером питания определяются: протяженность фаз развития, число возрастов, место развития, забота о потомстве, способности к расселению и др. Серии и варианты жизненных циклов выделены по составу подклассов и групп жизненных форм имаго и личинок, отражающих их адаптации к обитанию в определенных ярусах биоценозов, к движению, характеру активности, миграциям, перенесению диапаузы.

Для обозначения типов жизненных циклов введена формула $\frac{I}{L}$, где I — имаго, L — личинки в составе жизненного цикла. Буквами русского алфавита обозначаются сокращенные названия классов жизненных форм; з — зоофаги, м — миксофитофаги, с — симфилы, э — эктопаразиты, ф — фитофаги, а — афаги, мц — мицетофаги. Всего выявлено 8 основных типов жизненных циклов по составу жизненных форм имаго и личинок, выделенных по трофическому принципу: 1) $\frac{I_z}{L_z}$; 2) $\frac{I_m}{L_m}$; 3) $\frac{I_f}{L_f}$; 4) $\frac{I_a}{L_c}$;

5) $\frac{I_c}{L_c}$; 6) $\frac{I_a}{L_a}$; 7) $\frac{I_a}{L_{\text{мц}}}$ 8) $\frac{I_a}{L_{3, \text{э}}}$ (рис. 23). Самый обширный тип жизненных циклов первый — $\frac{I_a}{L_3}$. В нем выделены пять серий (А — Д), в которых имаго относятся к пяти подклассам жизненных форм, выделенных по ярусному принципу, а серии распадаются на 39 вариантов по составу групп жизненных форм имаго и личинок. Всего в состав типов включено 55 вариантов жизненных циклов.

ОБЗОР МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ЖУЖЕЛИЦ

I тип: $\frac{I - \text{зоофаги}}{L - \text{зоофаги}}$ (типа *Trachypachus* Motsch.)

Имаго — зоофаги, личинки — зоофаги. Такой тип жизненного цикла наиболее характерен для большинства жужелиц. Типичные представители жужелиц с таким жизненным циклом: *Trachypachus* Motsch., *Nebria* Latr., *Carabus* L., *Chlaenius* Bon., *Pterostichus* Bon. Этот тип жизненного цикла характерен для большинства жужелиц. Они обитают в разнообразных ярусах и ландшафтах. Жизненный цикл одногодичный. Наиболее длительной фазой в цикле является имагинальная. Это связано, по-видимому, с тем, что имаго по сравнению с личинками более приспособлены к хищничеству, обладают лучшими миграционными способностями и надежнее защищены склеротизованными покровами и потому могут выполнять самые первостепенные жизненные задачи вида: питание, расселение, размножение. Развитие от яйца до имаго обычно длится 30—60 дней, без учета времени диапаузы. Для личинок характерны 3 возраста. Фазы яйца и куколки кратковременны. Каждая из этих фаз обычно длится 5—10 дней.

Образ жизни личинок более скрытый, чем у имаго. Использование личинками более мелкой добычи обеспечивает выживаемость вида и трофическую функцию в постэмбриональный период. В связи с резко выраженными склонностями к каннибализму у хищных личинок наблюдаются расселительные миграции, способствующие более равномерному использованию кормовых запасов.

Т а б л и ц а 4

Морфоэкологическая система жизненных циклов жужелиц, охарактеризованных сменой жизненных форм имаго (I) и личинок (L)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
1. $\frac{I - \text{зоофаги}}{L - \text{зоофаги}}$ типа <i>Trachypachus</i> Motsch.	Серия А: I — фитобиос Варианты: 1. I — дендробионты L — скважинки-гемикриптиобионты древесно-подстилочные, поверхностно-подстилочные 2. I — дендробионты L — норники древесные 3. I — хортобионты стоблевые L — скважинки-гемикриптиобионты по-верхностно-подстилочные 4. I — хортобионты листовые L — скважинки-гемикриптиобионты подстилочные, подстилично-почвенные Серия Б: I — эпигеобиос 5. I — эпигеобионты ходящие (мелкие) L — скважинки-гемикриптиобионты подстилочные	(типа <i>Galerita</i>); <i>Galeritini</i> , <i>Agrini</i> , некоторые <i>Lebiini</i> (типа <i>Collyris</i> F.); <i>Collyrini</i> , <i>Pogonostomini</i> (типа <i>Odacantha</i> Pk.); <i>Odacanthini</i> , <i>Dryptini</i> , некоторые <i>Lebiini</i> (типа <i>Colpodes</i>); некоторые <i>Lebiini</i> , <i>Pterostichini</i> (типа <i>Trachypachus</i> Motsch.); <i>Trachypachini</i>

Таблица 4 (продолжение)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
	6. I — эпигеобионты ходящие (мелкие) L — скважники-криптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Gehringia</i> Darl.); Gehringiini
	7. I — эпигеобионты ходящие (крупные) L — роющие гемикриптобионты почвенные	(типа <i>Carabus</i> L.); Carabini, Cychrini
	8. I — эпигеобионты ходящие (крупные) L — роющие гемикриптобионты псаммофилы	(типа <i>Anthia</i> Web.); Anthiini
	9. I — эпигеобионты ходящие (крупные) L — норники почвенные	(типа <i>Mantichora</i>); Mantichorini, некоторые Megacephalini
	10. I — эпигеобионты бегающие L — скважники-гемикриптобионты поверхностно-почвенные	(типа <i>Opisthius</i> Kirby); Opisthiini
	11. I — эпигеобионты бегающие L — скважники-криптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Bembidion</i> Latr. s. g. <i>Bracteon</i> Net.); некоторые Bembidiini
	12. I — эпигеобионты бегающие L — роющие гемикриптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Elaphrus</i> F.); Elaphrini
	13. I — эпигеобионты летающие L — норники почвенные	(типа <i>Cicindela</i> L.); Cicindelini, некоторые Megacephalini

Таблица 4 (продолжение)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
	Серия В: I — стратобиос	
	14. L — стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные L — скважники-гемикриптобионты поверхностно-подстилочные	(типа <i>Nebria</i> Latr.); Nebriini, Notiophilini, Loricerini, многие Chlaenini, Panagaeini, некоторые Bembidiini, Pterostichini (<i>Agonum</i> Bon.)
	15. I — стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные L — скважники-криптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Bembidion</i> s. str.); многие Bembidiini
	16. I — стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные L — роющие гемикриптобионты подстилочные	(типа <i>Oodes</i> Bon.); Oodini, Licinini, некоторые Chlaenini
	17. I — стратобионты-скважники подстилочные L — скважники-гемикриптобионты подстилочные	(типа <i>Patrobus</i> Pk.); Patrobini, некоторые Licinini (<i>Badister</i> Clairv.)
	18. I — стратобионты-скважники подстилочные L — скважники-криптобионты подстилочные	(типа <i>Calathus</i> Bon.); некоторые Bembidiini, Trechini, Pterostichini (<i>Synuchus</i> Gyll.)

Таблица 4 (продолжение)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
	19. I — ботриобионты-скважники L — ботриобионты-скважники	(типа <i>Sphodrus</i> Clairv.); Pterostichini (<i>Pristonyctus</i> Dej.)
	20. I — стратобионты-скважники подстилично-трещинные L — скважники-гемикриптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Cymindis</i> Latr.); некоторые Lebiini, Pterostichini
	21. I — стратобионты-скважники подстилично-трещинные L — скважники-криптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Metabletus</i> Schm-Goob.); некоторые Masoreini, Zuphiini, Lebiini
	22. I — стратобионты-скважники подстилично-трещинные L — роющие гемикриптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Carabus</i> L. s. g. <i>Tribax</i>)
	23. I — эндогеобионты L — скважники-криптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Tachys</i> Steph.); Bembidiini (<i>Tachys</i> Steph., <i>Limnastis</i> Motsch.), Trechini
	24. I — стратобионты-скважники подстилично-подкорные L — скважники-криптобионты подстилично-подкорные	(типа <i>Dromius</i> Bon.)

Таблица 4 (продолжение)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
	25. I — троглобионты L — троглобионты	(типа <i>Trechus</i> Clairv.); Trechini, Bembidiini
	26. I — стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные L — скважники-гемикриптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Pterostichus niger</i> Schall.); Pterostichini (большинство <i>Pterostichus</i> Bon., <i>Abax</i> Bon. <i>Molops</i> Bon.)
	27. I — стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные L — скважники-криптобионты	(типа <i>Pterostichus lepidus</i> Leske.)
	28. I — стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные L — роющие гемикриптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Pterostichus punctulatus</i> Schall.)
	29. I — стратобионты зарывающиеся почвенно-трещинные L — скважники-гемикриптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Pogonus</i> Nic.), многие Pogonini, некоторые Pterostichini (<i>Pterostichus</i> Bon. s. g. <i>Aphaonus</i>)
	30. I — стратобионты зарывающиеся подстилично-трещинные L — скважники криптобионты подстилично-почвенные	(типа <i>Siagona</i> Latr.); Siagonini

198 Таблица 4 (продолжение)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
	31. I — ботриобионты зарывающиеся L — ботриобионты	(типа <i>Taphozenus</i> Motsch.)
	32*. I — троглобионты зарывающиеся L — роющие троглобионты	(типа <i>Sphaemolops</i>)
	Серия Г: I — геобиос	
	33. I — геобионты бегающе-роющие L — скважники-гемикриптобионты подстильно-почвенные	(типа <i>Brosicus</i> Panz.); Broscini, некоторые Pterostichini (<i>Percus</i>)
	34. I — геобионты бегающе-роющие L — роющие гемикриптобионты подстильно-почвенные	(типа <i>Carabus</i> L., s. g. <i>Cechenus</i> F.— W.)
	35. I — геобионты роющие L — роющие гемикриптобионты почвенные	(типа <i>Scarites terricola</i> Bon.) и другие подобные виды <i>Scarites</i> F.
	36. I — геобионты роющие L — роющие гемикриптобионты поверхностно-почвенные	(типа <i>Dyschirius</i> Bon.); Clivinini
	37. I — геобионты роющие L — роющие криптобионты почвенные	(типа <i>Clivina</i> Lat.); Clivinini
	38. I — геобионты роющие L — роющие криптобионты псаммофилы	(типа <i>Scarites bucida</i> Pall.)

Таблица 4 (продолжение)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
	Серия Д: I — псаммоколимбеты	
	39. I — псаммоколимбеты прибрежные L — роющие гемикриптобионты почвенные	(типа <i>Omophron</i> Latr.); Omophronini
II. I — миксофитофаги L — миксофитофаги типа <i>Harpalus</i> Latr.	40. I — стратобионты-скважники L — скважники-криптобионты	(типа <i>Stenolophus</i> Latr.); Harpalini (<i>Stenolophina</i> , <i>Amblystomina</i>), некоторые мелкие <i>Amarini</i>
	41. I — стратохортобионты L — роющие криптобионты	(типа <i>Ophonus</i> Steph.); Harpalini (<i>Diachromus</i> Er.), <i>Amarini</i> (<i>Amaris</i> Bon. s. g. <i>Zezea</i> Csiki)
	42. I — геохортобионты гарпалоидные {L _{1,2} — роющие гемикриптобионты L ₃ — роющие криптобионты}	(типа <i>Pseudophonus rufipes</i> Deg.); Harpalini (<i>Pseudophonus</i> Motsch.)
	43. I — геохортобионты гарпалоидные L — скважники гемикриптобионты	(типа <i>Curtonotus alpina</i> F.); некоторые другие <i>Amarini</i>
	44. I — геохортобионты гарпалоидные L — роющие гемикриптобионты	(типа <i>Anisodactylus</i> Dej.), некоторые Harpalini, <i>Amarini</i>
	45. I — геохортобионты гарпалоидные L — роющие криптобионты	(типа <i>Harpalus</i> Latr.); большинство Harpalini, <i>Amarini</i>

200 Таблица 4 (продолжение)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
III. I — фитофаги L — фитофаги типа <i>Ditomus</i> Bon.	46. I — геохортобионты забродные L — роющие гемикриптобионты 47. I — геохортобионты забродные L _{1,2} — роющие гемикриптобионты L ₃ — роющие криптобионты 48. I — геохортобионты дитомондные L — роющие криптобионты	(типа <i>Zabrus spinipes</i> F.); Amarini, некоторые <i>Zabrus</i> Clairv., Harpalini (<i>Acinopus</i> Latr. s. g. <i>Osimus</i>) (типа <i>Zabrus tenebrioides</i> Gz.); Amarini (некоторые <i>Zabrus</i> Clairv.), Harpalini (<i>Acinopus</i> Latr; s. str.) (типа <i>Ditomus</i> Bon.); Harpalini (<i>Ditomus</i> Bon., <i>Chilotomus</i> Chaud.)
IV. I — зоофаги L — симфилы типа <i>Ozaena</i>	49*. I — эпигеобионты ходящие мелкие L — симфилы-мирмекофилы 50. I — дендробионты-термитофилы L — симфилы-термитофилы;	(типа <i>Ozaena</i>); Ozaenini, Protopausini (типа <i>Orthogonius</i>); Orthogoniini
V. I — симфилы L — симфилы типа <i>Paussus</i> L.	51. I — симфилы-мирмекофилы L — симфилы-мирмекофилы	(типа <i>Paussus</i> L.); Paussini
VI. I — зоофаги L — афаги типа <i>Aphaenops</i> Bonv.	52*. I — стратобионты-скважники троглобионты L — троглобионты	(типа <i>Aphaenops</i> Bonv.); Trechini

Таблица 4 (окончание)

Тип жизненных циклов	Серия, вариант жизненных циклов	Систематический состав
VII. I — афаги L — мицетофаги типа <i>Mormolyce</i> Hagenbach	53*. I — афаги L — мицетофаги	(типа <i>Mormolyce</i> Hagenbach.); Mormolycini
VIII. I — зоофаги L ₁ — зоофаги L _{2,3} эктопаразиты, типа <i>Lebia</i> Latr.	54. I — хортобионты листовые L ₁ — скважники-криптобионты L _{2,3} — эктопаразиты 55. I — стратобионты-скважники подстилочно-трещинные L ₁ — скважники-криптобионты L _{2,3} — эктопаразиты	(типа <i>Lebia</i> Latr.); некоторые Lebiini (типа <i>Brachinus</i> Web.); некоторые Brachinini

* Отсутствуют в фауне СССР.

Этот тип жизненного цикла распадается на 39 вариантов в зависимости от входящих в них категорий жизненных форм личинок и имаго. Варианты сгруппированы в 5 серий (А, Б, В, Г, Д) в соответствии с пятью подклассами жизненных форм имаго: фотобиос, эпигеобиос, стратобиос, геобиос и псаммоколимбеты.

В перечисленных сериях и вариантах жизненных циклов зоофагов наблюдается широкая радиация приспособлений к освоению разнообразных экологических ниш. Основные направления специализации жизненных циклов проявляются в сериях, а частные — в вариантах.

В серии А имаго специализированы к охоте за добычей на деревьях и травах, а личинки либо имеют комплекс приспособлений к обитанию и питанию в подстилке, либо, как и имаго, сопряженно приспособлены к охоте на растениях.

В серии Б варианты жизненных циклов отличаются экологическим афмигenezом фаз развития. Имаго приспособлены к хищничеству на поверхности почвы; личинки — к активному прокладыванию ходов в почве и ведут скрытый образ жизни, редко сохраняя адаптации к обитанию в подстилке.

Жизненные циклы серии В отличаются тенденцией к экологической сопряженности фаз развития. Имаго и личинки преимущественно приспособлены к обитанию в скважинах почвы, норах, пещерах.

В жизненных циклах серии Г также обнаруживается тенденция к экологической сопряженности фаз развития. Имаго и личинки в этих циклах приспособлены к активному прокладыванию ходов в почве.

Аналогично циклам серии Г выглядят циклы серии Д. Имаго и личинки сопряженно специализированы к движению в песке.

II тип: $\frac{I - \text{миксофитофаги}}{L - \text{миксофитофаги}}$ (типа *Harpalus* Latr.)

Имаго — миксофитофаги, личинки — миксофитофаги. Это типичный жизненный цикл жужелиц, относящихся к трибам *Amagini*, *Harpalini*. Трофическая связь с травянистыми растениями на фазах личинки и имаго определяет их приуроченность к луговым и степным ландшафтам. Жизненный цикл — одногодичный и двухгодичный. Наблюдаются тенденции к увеличению личиночной фазы развития. В двухгодичных циклах *Pseudophonus*

Motsch., *Harpalus* Latr. развитие от яйца до имаго протекает около года, а половозрелость жуков наступает через год [Briggs, 1965; Касандрова, Шарова, 1971]. Фазы яйца и куколки кратковременны, как и в циклах первого типа. Имаго выполняет функции питания, расселения и размножения. Имаго питаются в первой половине лета в большей мере животной пищей, а во второй половине лета — растительной, главным образом семенами [Skuhravý, 1959; Жаворонкова, 1969]. Личинки питаются смешанной пищей и склонны к сапрофагии [Шарова, 1958]. Они обитают в дерновом слое почвы, богатом гумусом. Тенденция к удлинению личиночной фазы связана, по-видимому, с большей обеспеченностью пищей по сравнению с имаго в связи с сапрофагией. В отличие от жизненных циклов первого типа усиливается трофическая роль личинок по сравнению с имаго. Каннибализм у личинок-миксофитофагов выражен слабее, а обеспеченность пищей выше, чем у личинок-зоофагов. В связи с этим их расселительные миграции менее выражены и они часто образуют большие скопления в местах яйцекладок.

В шести вариантах жизненных циклов (от 40-го до 45-го) наблюдается постепенная смена жизненных форм имаго и личинок жужелиц с усилением их специализации к фитофагии и к освоению растительного и почвенного ярусов. В этом ряду жизненных циклов у имаго нарастает способность к фитофагии, к лазанию на растения для питания семенами и к рытью почвы, куда они откладывают яйца и где переживают неблагоприятные условия суток, сезона. У личинок в этом ряду жизненных циклов наблюдается усиление способностей к сапрофагии и рытью почвы. Одновременно наблюдается тенденция к удлинению личиночной фазы развития и укорочению имагинальной. Все это свидетельствует о возрастании трофической роли и способности к перенесению диапаузы у личинок в жизненных циклах миксофитофагов. Такие адаптации в жизненном цикле позволили жужелицам триб *Amagini* и *Harpalini* освоить степные и полупустынные ландшафты с господствующей травянистой растительностью и ксерофитными условиями.

III тип: $\frac{I - \text{фитофаги}}{L - \text{фитофаги}}$ (типа *Ditonus* Bon.)

Имаго — фитофаги, личинки — фитофаги. Такой жизненный цикл характерен для немногих видов, обли-

гатных фитофагов, относящихся к крайне специализированным представителям жизненных форм миксофитофагов. К ним относятся *Zabrus Clairv.* из трибы *Amarini*, *Acinopus Latr.*, *Ditonus Bon.*, *Carterus Dej.*, *Chilotomus Chaud* из *Harpalini*. В связи с облигатной фитофагией имаго и личинок жуужелиц жизненный цикл третьего типа по сравнению со вторым типом более тесно сопряжен с жизненным циклом кормовых растений. Имаго, питающиеся зернами злаков, развиваются в период плодоношения злаков. Личинки развиваются или в период вегетативного развития злаков, если они питаются всходами, как *Zabrus Clairv.* [Кряжева, 1962, 1964; Самедов, 1963], или в постгенеративный период развития злаков, если они питаются запасами зерен, заготовленных самкой, как *Ditonus Bon.* Личинки способны зарываться глубоко в почву и переносить зимнюю диапаузу. Длительность личиночной фазы часто превосходит имагинальную. Связь с кормовыми растениями определяет стенобионтность жуужелиц-фитофагов. Они обитают в степных, полупустынных ландшафтах, а также на полях с культурами злаков. Среди них многие — вредители сельского хозяйства, как хлебные жуужелицы рода *Zabrus Clairv.*

В этом типе выделено 4 варианта жизненных циклов (табл. 4). Варианты (46—48) жизненных циклов жуужелиц-фитофагов демонстрируют высокую специализацию и разнообразие их приспособлений. Имаго в циклах 48-го варианта обладают более выраженными адаптациями к лазанию по растениям и к рытью нор в почве. У них наиболее высоко развиты истинные заботы о потомстве. Для подтрибы *Ditomina* отмечено, что самки перед яйцекладкой роют норы, в которых делают запасы зерен злаков, необходимые для развития личинок [Jeannel, 1941, 1942]. Еще более резко различаются варианты циклов по адаптациям личинок. Личинки в цикле 46-го варианта (типа *Zabrus spinipes* F.) активно добывают пищу на поверхности почвы, затягивая листья злаков в свои норы, и совершают поверхностные расселительные миграции. Цикл 47-го варианта (типа *Zabrus tenebrioides* Gz.) сложный, со сменой жизненных форм у личинок разных возрастов [Шарова, 1971a]. Личинки 1-го и 2-го возрастов подобны личинкам 46-го варианта циклов и выполняют функцию активного питания на поверхности почвы и расселения. Личинки 3-го возраста относятся к другой жизненной форме и ведут скрытый, малоподвиж-

ный образ жизни в почве. Личинки третьего варианта цикла питаются запасами зерен, сделанными самкой, и ведут пассивный, малоподвижный скрытый образ жизни в почве.

IV тип: $\frac{I - \text{зоофаги}}{L - \text{симфи́лы}}$ (типа *Ozaena*)

Имаго-зоофаги, личинки — симфи́лы (мирмекофилы или термитофилы). Этот тип жизненного цикла свойствен *Ozaenini* и *Protopaussinini* из *Paussinae* и *Orthogoniini* из *Carabinae*. Имаго этих жуужков, несмотря на некоторые слабо выраженные адаптации к симфи́лии, относятся к жизненной форме зоофагов. У них нормально развиты ротовые части, органы чувств и локомоторные органы. В жизненном цикле имаго выполняют функции: трофическую, размножения и активного расселения. Личинки — типичные симфи́лы, малоподвижны, ведут скрытый образ жизни в гнездах муравьев и термитов. Обеспеченность личинок пищей и защищенность от врагов способствуют высокой выживаемости вида в постэмбриональный период и определяют значительную трофическую роль личиночной фазы в жизненном цикле.

Варианты жизненных циклов этого типа (49, 50 на табл. 4) — яркий пример конвергентного развития в далеких по родству подсемействах жуужелиц *Paussinae* и *Carabinae* (*Orthogoniini*). Несмотря на то что имаго в вариантах этого типа циклов относятся к разным жизненным формам, обитающим в разных ярусах, у них наблюдаются лишь некоторые черты сходства в связи с переходом к симфи́лии. Личинки же достигают паразитического конвергентного сходства [Emden, 1942].

V тип: $\frac{I - \text{симфи́лы}}{L - \text{симфи́лы}}$ (типа *Paussus* L.)

Имаго — симфи́лы-мирмекофилы, личинки — симфи́лы-мирмекофилы. Этот тип жизненного цикла характерен для высокоспециализированных мирмекофилов трибы *Paussini* из подсемейства *Paussinae*. Имаго и личинки часто неспособны к активному питанию и получают пищу от своих хозяев. Личинки дополнительно могут питаться личинками и куколками муравьев. Обе фазы малоподвижны. Функцию расселения мирмекофилов осуществляют муравьи, перенося их в свои гнезда. У личинок и имаго развиты железы, выделяющие секреты, которыми лакомятся

муравьи. В противоположность предыдущему типу цикла в цикле специализированных мирмекофилов, имаго осуществляют практически только функцию размножения и кратковременного питания. Основную трофическую роль в цикле выполняют личинки. Сведения о развитии содержатся в монографии Дарлингтона [Darlington, 1950]. Возможно, что подобный тип развития характерен и для подсемейства *Pseudomorphinae*, у которых имаго — мирмекофилы, а личинки пока не описаны.

VI тип: $\frac{I - \text{зоофаги}}{L - \text{афаги}}$ (типа *Aphaenops* Bonv.)

Имаго — зоофаги, личинки — афаги. Этот тип жизненного цикла исключителен и характерен только для некоторых пещерных *Trechini* (*Aphaenops* Bonv. и др.). Имаго — самая длительная фаза развития. Имаго выполняет трофическую, генеративную и расселительную функции вида. Личиночная фаза развития резко сокращена по времени. Число возрастов сокращается от 3 до 1—2. У самок некоторых видов *Aphaenops* Bonv. в половых путях развивается одно очень крупное яйцо. Рождается крупная личинка, которая через несколько часов, не питаясь, окукливается. В данном случае наблюдается глубоко зашедшая эмбрионизация развития личинок. Резкое сокращение личиночной фазы развития связано с неблагоприятностью пещерных условий для этой фазы, а также с совпадением экологических ниш, занимаемых имаго и личинками. В условиях пещер имаго *Aphaenops* Bonv. оказались лучше приспособлены, чем личинки. Данные по развитию этих видов жужелиц приведены в ряде работ по пещерным жужелицам [Glason-Deleurance, 1958, 1959, 1960; Vandell, 1964].

VII тип: $\frac{I - \text{афаги}}{L - \text{мицетофаги}}$ (типа *Mormolyce* Hagenbach.)

Имаго — афаги, личинки — мицетофаги. Этот тип жизненного цикла характерен только для трибы *Mormolucini* из Индо-Малайской области. Имаго существуют эфемерно и, по ряду наблюдений, практически не питаются, выполняя лишь функции размножения и расселения вида. Имаго обладают резко выраженными защитными адаптациями (мимизия), имея уплощенное тело, похожее на сухой лист. Личинки же выполняют трофическую функцию вида. Они питаются древесными гри-

бами, в которых протачивают ходы. Обеспеченность личинок пищей и защищенность в закрытом субстрате определили длительность их развития при выполнении трофической функции. Число личиночных возрастов у них увеличивается от 3 до 5. Сводные данные о развитии *Mormolyce* Hagenbach. содержатся в статье Лифтинка и Вибса [Liefertinck, Wiebes, 1968].

VIII тип: $\frac{I - \text{зоофаги}}{L_1 - \text{зоофаги}} \quad \text{(типа } Lebia \text{ Latr.)}$
 $L_{2,3} - \text{эктопаразиты}$

Имаго — зоофаги, личинки 1-го возраста — зоофаги. Личинки 2—3-го возрастов — эктопаразиты. Это более сложный жизненный цикл среди жужелиц, сопровождающийся гиперметаморфозом. Такой цикл развития описан для жужелиц родов *Lebia* Latr. и *Brachinus* Web. [Silvestri, 1905; Burmeister, 1939; Chaboussou, 1939; Lindroth, 1954a, b и др.]. Имаго — типичные зоофаги. Имагинальная фаза развития наиболее продолжительная. Имаго выполняют основную трофическую роль в жизненном цикле, а также функцию размножения и расселения. У них хорошо выражены инстинкты заботы о потомстве, и они откладывают яйца в почву, где имеются неподвижные личинки или куколки насекомых, на которых проходит паразитическое развитие личинок жужелиц. Личиночная фаза развития проходит не в одной жизненной форме, а в двух. Личинка 1-го возраста относится по морфологическим адаптациям к зоофагам и выполняет функцию разыскивания добычи и прикрепления к жертве. Личинки 2—3-го возрастов малоподвижны и представляют собой фазу эктопаразитического питания. Они обладают чертами регрессивной организации. Развитие личинок проходит в короткие сроки, которые лимитируются возможностью питания пораженной жертвой до ее разложения.

Два варианта жизненных циклов жужелиц (54 и 55, табл. 4), развивающихся с гиперметаморфозом, — пример конвергентного развития видов из разных подсемейств: *Carabinae* (*Lebiini*) и *Brachininae* — в связи с адаптациями к эктопаразитизму на личиночной фазе развития. Смена жизненных форм на личиночной фазе развития в разных вариантах циклов проливает свет на происхождение жизненных форм личинок эктопаразитов от разных жизненных форм класса зоофагов.

Из всех указанных типов жизненных циклов жуужелиц наиболее распространены среди видов фауны СССР типы зоофагов I_з/L_з, миксофитофагов I_м/L_м и фитофагов I_ф/L_ф. Характеризуя население жуужелиц в естественных и антропогенных ландшафтах по типам и вариантам жизненных циклов видов, можно выявить трофическую структуру и ярусный состав населения с учетом всех активных фаз развития.

Из обзора морфоэкологической системы жизненных циклов жуужелиц можно сделать следующее заключение.

1. Система жизненных циклов, охарактеризованная составом жизненных форм имаго и личинок, значительно более разнообразна, чем системы жизненных форм имаго и личинок. Так, система жизненных циклов включает 55 вариантов, в то время как система жизненных форм имаго включает 29 групп, а система жизненных форм личинок — 23 группы. Это свидетельствует о том, что возможность параллельного и конвергентного развития значительно выше при образовании жизненных форм (на фазе имаго или личинки), чем при формировании жизненных циклов с морфологическим сходством обеих фаз развития. Следствие этого — более узкий систематический состав категорий жизненных циклов, чем категорий жизненных форм имаго и личинок. Система жизненных циклов значительно ближе к таксономической системе, чем системы жизненных форм. Каждый вариант жизненного цикла чаще всего включает 1—2 близкие трибы или несколько близких родов, в то время как одна категория жизненных форм нередко включает много родов из различных триб и подсемейств. Однако и при образовании жизненных циклов наблюдаются случаи конвергенции и параллелизма в морфогенезе видов: миксофитофагов и фитофагов (цикл II, III), симфилов (цикл IV, V) и эктопаразитов (цикл VIII), включающих представителей из разных триб и подсемейств.

2. Типы жизненных циклов выявляют основные направления морфоэкологической эволюции жуужелиц. В жизненных циклах зоофагов (I), миксофитофагов (II), фитофагов (III) и симфилов (V) наблюдается сопряженность трофической специализации имаго и личинок; во всех других типах циклов (IV, VI—VIII) — расхождение в трофической специализации фаз развития. Среди жизненных циклов жуужелиц наиболее примитивным по составу жизненных форм имаго и личинок следует считать тип зоо-

фагов (I). Свидетельством того, что центр трофической специализации жуужелиц связан с зоофагией, служат факты наибольшего многообразия жизненных циклов, в состав которых входят жизненные формы зоофагов (I, IV, VI, VIII), и разнообразия типа жизненного цикла зоофагов (I) по числу вариантов. Все остальные типы жизненных циклов эволюционно продвинуты и включают жизненные формы имаго и личинок с признаками вторичной специализации. Среди зоофагов наиболее многообразны по числу вариантов серии Б, В, в которых имаго специализированы к обитанию на поверхности почвы и в подстилке, а личинки — в подстилке и почве. Эти серии включают наиболее типичные жизненные циклы жуужелиц, отражающие главное направление экологической специализации семейства.

3. Оценывая биологическое значение отдельных фаз индивидуального развития в жизненных циклах жуужелиц, можно отметить следующее. Имаго жуужелиц, кроме основных функций вида — размножения и расселения, осуществляемого путем полета и пешим путем, выполняют в значительной доле и трофическую функцию, так как жизнь имаго в большинстве случаев продолжительна. Большинство видов жуужелиц — зоофаги, охотящиеся в основном на поверхности почвы и в подстилке. Среди имаго наблюдается и другая трофическая специализация (миксофитофагия, фитофагия), пассивное питание у симфилов. Имеются случаи утраты функции питания у некоторых эфемерных имаго (*Mormolycini*). Морфологический регресс для имаго жуужелиц характерен только для симфилов (*Paussini*), утративших функцию активного расселения, что соответствует закономерностям, отмеченным для других насекомых М. С. Гиляровым [1966].

Личинки жуужелиц в жизненном цикле вида выполняют главную, трофическую, функцию, а также функцию сохранения вида на ранних фазах развития, обитая в закрытом субстрате (подстилке, почве, реке под корою и в древесине), и функцию корректировочного движения. Трофически личинки жуужелиц более разнообразны, чем имаго, трофика — их основная функция. Большинство из них зоофаги, но имеются и миксофитофаги, фитофаги, мицетофаги, а также эктопаразиты, симфилы. Исключительный случай представляет собой афагия некоторых личинок жуужелиц, обитающих в пещерах. Морфологический регресс наблюдается у неподвижных личинок: эктопаразитов, симфилов, афагов.

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ЖУЖЕЛИЦ

Изучение жизненных циклов видов представляет собой важную задачу для решения филогенетических и экологических проблем эволюции. Предложенная система жизненных циклов жужелиц, построенная на эволюционно-экологических принципах, отражает не только многообразие жизненных циклов, но и пути их эволюции.

Для выяснения эволюционных связей жизненных циклов проведено сопоставление циклов по степени их эволюционной продвинутости. При этом учитывалась степень специализации жизненных форм имаго и личинок в составе жизненных циклов и филогенетические отношения в семействе жужелиц. Была составлена схема путей эволюции жизненных циклов жужелиц (рис. 50).

Наиболее широко распространенным и вместе с тем наиболее примитивным типом жизненного цикла признан первый тип, в котором имаго и личинки относятся к зоофагам (I_3/L_3).

Примитивность этого типа жизненного цикла выражается рядом черт. Прежде всего этот тип характеризуется наибольшим разнообразием вариантов жизненных циклов и включает варианты с самыми примитивными жизненными формами имаго и личинок. Этим типом жизненного цикла обладают как архаичные, так и высшие подсемейства жужелиц. В нем содержатся варианты циклов, являющиеся переходными ко всем другим типам циклов.

От этого исходного типа жизненного цикла прослеживаются разные направления специализации циклов, захватывающие таксоны разного ранга. В одних направлениях специализации жизненных циклов развивались крупные таксономические группы семейства, в других — узкие таксономические группы.

Наиболее крупное направление специализации жизненных циклов жужелиц прослеживается от первого типа циклов — зоофагов — ко второму и третьему типам циклов у миксофитофагов и фитофагов. В этом направлении развивались крупные трибы *Amarini* и *Harpalini* подсемейства *Sarabinae*. Некоторыми переходными чертами к такой специализации жизненных циклов обладают среди зоофагов представители трибы *Pterostichini*, имеющие циклы развития серии В. У них и имаго и личинки дополнительно к животной пище используют и расти-

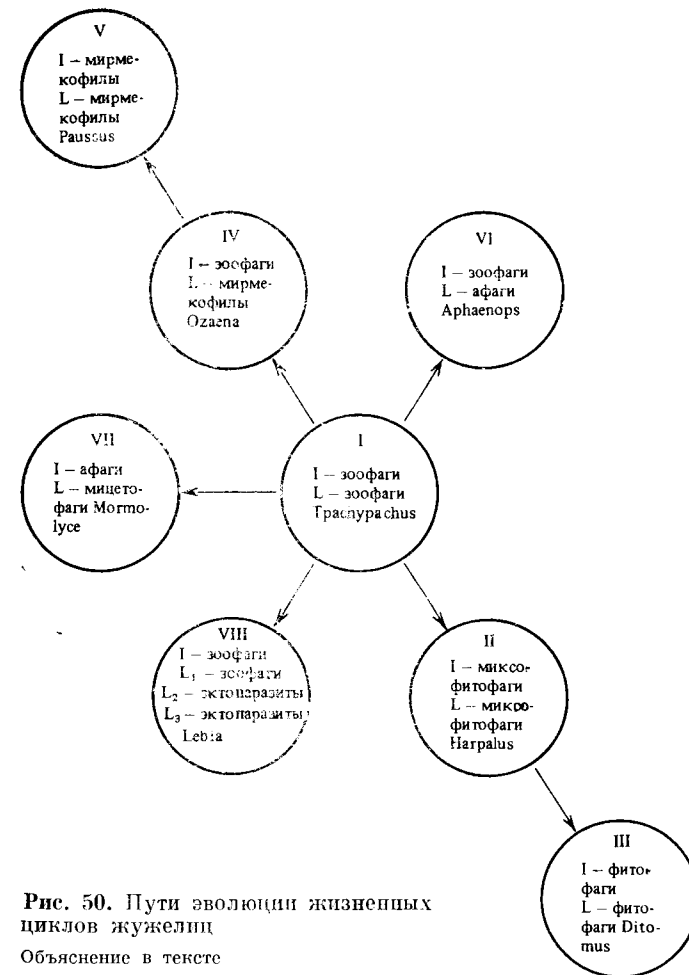


Рис. 50. Пути эволюции жизненных циклов жужелиц

Объяснение в тексте

тельную. Родственные связи *Amarini* и *Harpalini* с *Pterostichini*, а также переходные ряды жизненных форм между ними подтверждают предположение об эволюционной связи жизненных циклов зоофагов и фитофагов. На этом пути специализации жизненных циклов наблюдается тенденция к удлинению сроков развития личинок.

Второе направление специализации жизненных циклов связано с адаптациями к симфилии. Оно прослеживается от первого типа цикла к четвертому и пятому типам.

В этом направлении конвергентно развивались далекие в родственном отношении жужелицы Ozaenini, Paussini подсемейства Paussinae, Orthogoniini — подсемейства Carabinae и, вероятно, подсемейство Pseudomorphinae. Данные по экологии и развитию жужелиц последнего подсемейства отрывочны [Ball, 1960]. На уровне пятого типа жизненного цикла остановилось развитие Ozaenini и Orthogoniini, у которых только личиночная фаза развития имеет резко выраженные адаптации к симфилии. Наиболее далеко зашла специализация шестого типа жизненного цикла на всех фазах развития у Paussinae и, по-видимому, у Pseudomorphinae. На примере подсемейства Paussinae наиболее полно прослеживаются переходные варианты жизненных циклов этого направления специализации.

Остальные направления специализации жизненных циклов жужелиц носят более частный характер.

Путь образования шестого типа жизненного цикла у троглобионтов прослеживается на серии переходных вариантов в трибе Trechini [Jeannel, 1927, 1928, 1930; Vandel, 1964]. Для этого типа жизненного цикла характерно резкое сокращение фазы личинки и числа личиночных возрастов от трех до одного.

Формирование седьмого типа жизненного цикла, свойственного мицетофагам, может быть доказано на основе родственных связей уклонившихся Mergolucini с Lebiini, имеющих жизненный цикл первого типа, серии В. Этот тип жизненного цикла характеризуется удлинением фазы личинки и увеличением числа возрастов до пяти.

Восьмой тип жизненного цикла жужелиц с гиперметаморфозом, связанным со специализацией к эктопаразитизму на личиночной фазе развития, — частный случай адаптивной специализации жизненных циклов. Для этого типа жизненного цикла характерна кратковременность развития личиночной фазы. По такому пути развивались роды *Lebia* Latr. и *Brachinus* Web. из разных подсемейств. Эволюционная связь этого типа жизненного цикла с первым подтверждается прежде всего онтогенетическими доказательствами. Смена жизненной формы личинки — зоофага (1-го возраста) — на эктопаразитическую (2—3-го возрастов) в процессе онтогенеза проливает свет на подобный морфогенез в эволюции. Кроме того, эволюционная связь восьмого типа жизненного цикла и первого подтвер-

ждается родственными отношениями *Lebia* Latr. и *Brachinus* Web. с остальными родами Lebiini и Brachiniini, развивающимися как типичные зоофаги.

Эволюционные взаимоотношения типов жизненных циклов жужелиц отражают основные направления их экологической специализации в связи с освоением жужелицами разных экологических ниш. Есть основания предполагать, что эволюция жизненных циклов жужелиц шла от более примитивного типа жизненных циклов зоофагов либо по пути сопряженной трофической специализации фаз развития у миксофитофагов, филофагов и симфилов, либо по пути резкого амфигенеза фаз у жужелиц, развивающихся с гиперметаморфозом, а также у некоторых троглобионтов и мицетобионтов.

У жужелиц-зоофагов с наиболее разнообразными вариантами жизненных циклов обнаруживается несколько направлений в специализации к обитанию в различных ярусах биоценозов. От наиболее примитивных жизненных циклов из серии Б первого типа, в которых личинки и имаго — многоядные хищники с полускрытым образом жизни, на границе двух сред (почва—воздух) прослеживаются пути сопряженной специализации имаго и личинок при освоении ими растительного и почвенного ярусов обитания, а также пути расхождения в экологической специализации фаз развития.

Основные направления экологической специализации вариантов жизненных циклов первого типа — зоофагов (I_3/L_3) — можно проследить на примере двух больших надтриб основного подсемейства Carabinae: Pterostichitae (рис. 51) и Lebitae (рис. 52). В надтрибе Pterostichitae прослеживаются ряды жизненных циклов от более примитивного, в котором имаго и личинки — скважники, обитатели подстилки (см. рис. 51, 1), к более специализированным циклам почвенных роющих видов (см. рис. 51, 2, 3) — ботробионтов (см. рис. 51, 4, 5), троглобионтов (см. рис. 51, 6), у которых наблюдается сопряженная специализация личинок и имаго. Некоторые направления специализации связаны с экологическим расхождением фаз имаго и личинок. Так, у некоторых Pterostichini имаго вторично специализировались к обитанию на поверхности почвы (*Eudromus*), у других — к обитанию на деревьях (*Catascopus*), а их личинки остаются тесно связанными с почвой (см. рис. 51, 7, 8). В надтрибе Pterostichitae обнаруживается переход и к другому типу

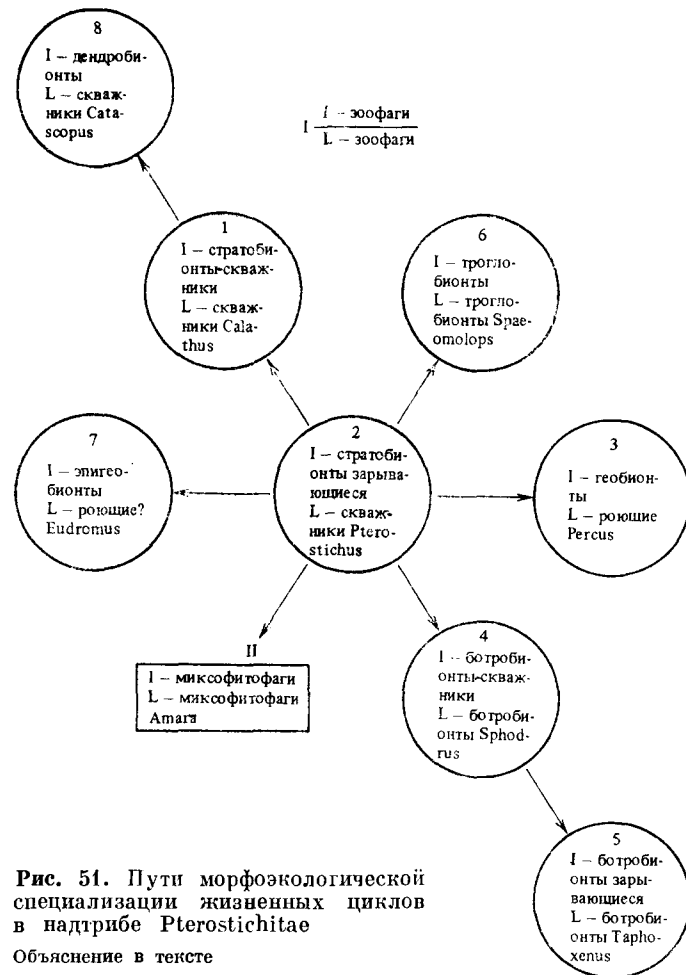


Рис. 51. Пути морфоэкологической специализации жизненных циклов в надтрибе Pterostichitae
Объяснение в тексте

жизненного цикла жуужелиц — миксофитофагов и фитофагов (триба Amariini).

В надтрибе Lebiitae наблюдаются переходные ряды жизненных циклов от примитивного, в котором имаго и личинки — обитатели подстилки (см. рис. 52, 1), к специализированным циклам жуужелиц, освоившим в имагинальной фазе растительный ярус, а личинки которых в основном сохранили связь с подстилкой (см. рис. 52, 2—4). Кроме того, у Lebiitae имеются переходы

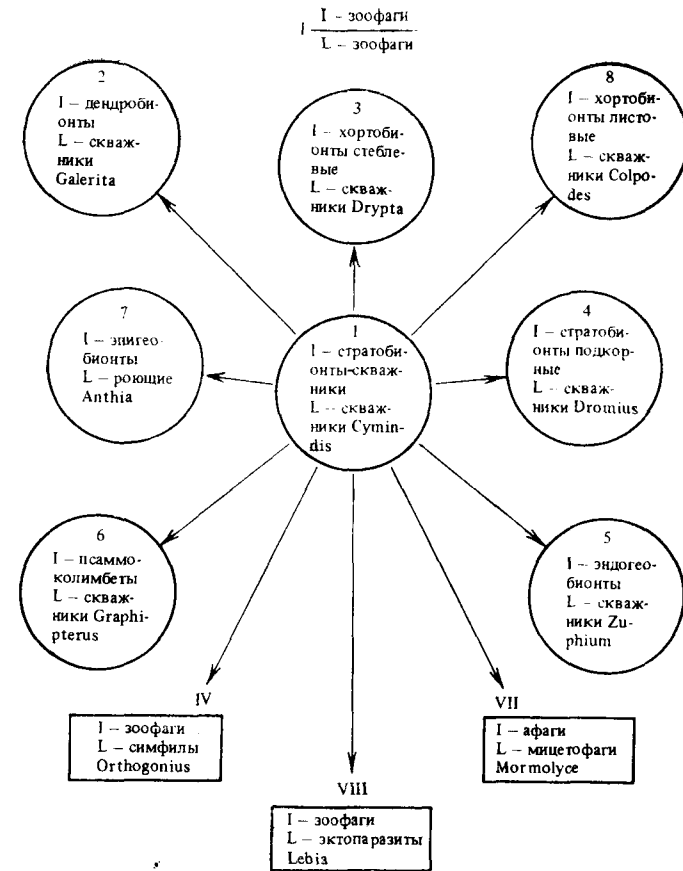


Рис. 52. Пути морфоэкологической специализации жизненных циклов в надтрибе Lebiitae
Объяснение в тексте

к жизненным циклам эндогеобиионтов, скрыто живущих в глубоких трещинах почвы (см. рис. 52, 5), псаммоколимбетов, передвигающихся в гессе (см. рис. 52, 6), а также к циклу с экологическим расхождением имаго и личинок у поверхностнообитающих псаммофилов (см. рис. 52, 7). В надтрибе Lebiitae прослеживается переход и к другим типам жизненных циклов симфилов (I_3/L_c), мицетофагов (I_a/L_{mc}) и эктопаразитов (I_3L_3).

Эволюционные взаимоотношения жизненных циклов жуужелиц отражают основные направления их морфо-экологической специализации. От наиболее примитивного типа жизненного цикла, в котором имаго и личинки — зоофаги, прослеживается ряд эволюционных направлений преобразования жизненных циклов жуужелиц. Можно оценить основные направления эволюции жизненных циклов жуужелиц с позиций теории А. Н. Северцова [1939] о путях биологического прогресса, развитой в трудах И. И. Шмальгаузена [1939]. Переход от циклов зоофагов к циклам миксофитофагов и фитофагов можно считать алломорфозом, при котором происходит смена одних приспособлений (зоофагия) на другие, биологически равноценные (фитофагия). Переход от циклов зоофагов к циклам симфилов (мирмекофилов, термитофилов) связан с морфологическим регрессом, или катаморфозом. Переход симфилов к более простым отношениям со средой в колониях общественных насекомых и в связи с этим развитие пассивности в питании, движении привели к дегенерации в строении имаго и личинок. Циклы развития некоторых троглобионтов с редукцией личиночной фазы развития, а также мицетофагов с эфемерной фазой имаго, а также жуужелиц, развивающихся с гиперметаморфозом в связи с эктопаразитизмом личинок, можно считать теломорфозом или узким приспособлением к частным условиям существования, приводящим к узкой специализации.

Морфоэкологическое изучение развития жуужелиц позволяет выделить ряд тенденций в эволюции онтогенезов или филэмбриогенезе жуужелиц. Согласно А. Н. Северцову [1939], важнейшие филэмбриогенезы сводятся: к анаболиям, или надставкам; к девиациям — отклонениям на средних фазах развития и архаллаксам — резким изменениям на ранних фазах развития.

В эволюции онтогенезов жуужелиц как насекомых с полным превращением наблюдается относительная независимость преобразования личиночной и имагинальной фаз развития. В отличие от других групп животных у высших насекомых конечная фаза онтогенеза — имаго — формируется скачком и не претерпевает морфогенеза. На фазе куколки происходит, как известно, гистолит личиночных органов и гистогенез имагинальных органов. С выходом из куколки у имаго лишь затвердевают покровы и не происходит существенных морфологических изменений, кроме функциональных изменений генеративной сферы.

В эволюции онтогенезов насекомых имагинальная фаза изменяется путем трансформации. Это совершенно особый путь филэмбриогенеза, не укладывающийся в модусы филэмбриогенезов [по Северцову, 1939]. К развитию же личиночной фазы развития жуужелиц применимы все модусы филэмбриогенезов по Северцову. В эволюции личиночной фазы жуужелиц часто наблюдается путь надставок — анаболия. Так, в онтогенезе *Chlaenius spoliatus* Rossi. от первого к третьему возрасту личинок прослеживается переход от коротких нечленистых червов к длинным, ложночленистым. В онтогенезе *Elaphrus riparius* L. у личинок разных возрастов заметен переход от чувствующих червов с щетинконосными отростками к опорным червам с щетинконосными отростками. В эволюционном развитии личинок жуужелиц встречаются случаи девиаций. У рода *Lebia* Latr. личинка 1-го возраста — зоофаг, типичная по облику для большинства *Lebiini*, а личинки 2—3-го возрастов резко уклонились в развитии в связи с эктопаразитическим питанием. Примером архаллаксам в развитии личинок может служить онтогенез жуужелиц подсемейства *Raussinae*. Их мирмекофильные личинки уже с 1-го возраста резко изменены по сравнению со свободноживущими личинками жуужелиц. Архаллаксы наблюдаются в развитии личинок подсемейства *Cicindelinae*. Их уклонившаяся специализация к обитанию в вертикальных норках проявляется уже у личинок 1-го возраста.

Темпы эволюции онтогенеза жуужелиц на личиночной и имагинальной фазах часто неравномерны. Имагинальная фаза в некоторых систематических группах жуужелиц может резко меняться по сравнению с личиночной фазой. Например, в пределах подсемейства *Cicindelinae* личинки морфологически однотипны и относятся к жизненной форме норников, а имаго обнаруживают большое морфоэкологическое разнообразие и относятся к различным жизненным формам: зоофагам эпигеобионтам летающим, ходящим и дендробионтам. В других таксонах наблюдается морфологическое однообразие имаго и большое разнообразие личинок. В этом случае эволюционные изменения онтогенеза проявляются наиболее резко на личиночной фазе. Например, личинки *Scaritini*, *Chlaeniini* более разнообразны, чем имаго. Все это связано с явлением дивергенции онтогенеза у насекомых с полным превращением [Гиляров, 1949]. В эволюции онтогенезов жуужелиц

прослеживаются путь ускорения и путь замедления постэмбрионального развития; ускорение темпов прохождения онтогенеза связано с сокращением длительности личиночной фазы у эктопаразитов, симфилов и некоторых троглобионтов; замедление темпов онтогенеза сопровождается удлинением личиночной фазы развития у многих миксофитофагов, мицетофагов.

Таким образом, морфоэкологический подход позволяет судить об основных направлениях в эволюции жизненных циклов и онтогенезов жужелиц.

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ЖУЖЕЛИЦ

Отсутствие палеонтологических данных по древним вымершим Carabidae не позволяет дать убедительных доказательств эволюции их жизненных форм во времени. Этот пробел в некоторой степени может быть восполнен сопоставлением представлений о филогении жужелиц, отраженных в естественной системе, с наборами и спектрами жизненных форм, характеризующими основные крупные таксоны семейства.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ФИЛОГЕНЕЗЕ СЕМЕЙСТВА ЖУЖЕЛИЦ

Для выяснения закономерностей смены жизненных форм в семействе Carabidae от древних примитивных таксонов к эволюционно продвинутым необходимо представить себе основные направления в филогенезе жужелиц.

Состояние современной систематики и филогении жужелиц рассмотрено в ряде работ [Яблоков-Хизорян, 1963, 1976; Crowson, 1967; Basilewsky, 1968; Lindroth, 1969; Крыжановский, 1976].

Филогенетические связи жужелиц были достаточно подробно изучены Жаннелем [Jeannel, 1941—1942, 1946]. Система жужелиц, созданная Жаннелем, характеризуется высокой степенью иерархичности и содержит большую информацию о филогенетических отношениях основных таксонов. Рассматривая жужелиц как раздел Caraboidea, Жаннель выделил среди них подраздел древних семейств Isochaeta (Trachypachidae, Gehringiidae, Paussidae, Ozaniidae, Metriidae) с комплексом примитивных признаков, важнейший из которых — вершинное расположение шпор на передних голенях. Остальные жужелицы, обладающие более продвинутыми признаками, выделены в подраздел Heterochaeta. Секции семейств в этом подразделе

ле расположены в порядке повышения прогрессивности организации жуужелиц: *Simplicia*, *Limbata* (*L. Scrobifera*, *L. Conchifera*, *L. Baltifera*). Наиболее общие направления в филогенезе жуужелиц, по Жаннелю, сводятся к происхождению *Heterochaeta* от предков, относящихся к *Isochaeta*. В пределах *Heterochaeta* от *Simplicia* выводится обширная систематическая группа *Limbata*.

Другие, более поздние системы жуужелиц [Ball, 1960; Crowson, 1967; Basilewsky, 1968; Lindroth, 1961, 1966, 1968, 1969] отличаются разной степенью иерархичности категорий, но порядок их расположения в системе достаточно сходен и соответствует порядку, принятому Жаннелем. Особого внимания заслуживают взгляды Линдрота на филогению семейства *Carabidae*.

Линдрот [Lindroth, 1969] провел существенную ревизию системы *Carabidae* на основе современных данных по морфологии жуужелиц и снизил ранг таксономических категорий по сравнению с системой Жаннеля. Объем подсемейств и триб в этой системе близок к естественному. В вопросах филогении семейства жуужелиц Линдрот с некоторыми поправками придерживается взглядов Жаннеля. Вслед за Жаннелем он признает наиболее примитивными среди жуужелиц подсемейства *Trachypachinae* (включая трибы *Trachypachini*, *Gehringiini*), *Metriinae*, *Paussinae* (включая *Paussini*, *Ozaenini*), соответствующие подразделу *Isochaeta* по Жаннелю. К этому древнему комплексу подсемейств, по мнению Линдрота, примыкают *Cicindelinae* и *Omphroninae*, занимающие как бы промежуточное положение между примитивными и более продвинутыми *Carabidae*. На высшей ступени филогенетического развития семейства Линдрот размещает подсемейства *Carabinae*, *Brachininae*, *Pseudomorphinae*. Нельзя не согласиться с аргументацией Линдрота основных этапов филогенеза жуужелиц. Но вместе с тем в системе Линдрота неясны филогенетические отношения в самом крупном подсемействе *Carabinae*. Несколько десятков триб этого подсемейства расположены Линдротом в линейном порядке, который не отражает родственных отношений. Это упущение Линдрота нарушает филогенетические принципы, которые убедительно выражены в системе Жаннеля.

Заслугой отечественного энтомолога О. Л. Крыжановского [1976] является восстановление принципа иерархии в системе жуужелиц. О. Л. Крыжановский ввел допол-

Т а б л и ц а 5

Ориентировочные сведения о числе видов и видовом обилии основных таксонов семейства *Carabidae*

Подсемейство	Надтриба	Число видов	Обилие, %
<i>Trachypachinae</i>		6	0,10
<i>Metriinae</i>		2	0,03
<i>Paussinae</i>		550	2,56
<i>Cicindelinae</i>		1 390	6,65
<i>Omphroninae</i>		60	0,28
<i>Carabinae</i>		19 700	90,00
	<i>Carabitae</i>	800	3,9
	<i>Nebriitae</i>	200	1,1
	<i>Elaphritae</i>	90	0,4
	<i>Loriceritae</i>	10	0,1
	<i>Siagonitae</i>	70	0,3
	<i>Scarititae</i>	1 500	7,2
	<i>Hiletitae</i>	10	0,1
	<i>Broscitae</i>	200	1,2
	<i>Psydritae</i>	100	0,5
	<i>Trechitae</i>	3 100	15,0
	<i>Patrobitae</i>	60	0,3
	<i>Pterostichitae</i>	5 070	24,2
	<i>Harpalitae</i>	2 620	12,5
	<i>Perigonitae</i>	310	1,5
	<i>Callistitae</i>	1 200	5,7
	<i>Panagaeitae</i>	300	1,6
	<i>Pentagonicitae</i>	100	0,5
	<i>Odacanthitae</i>	380	1,8
	<i>Masoreitae</i>	470	2,2
	<i>Lebiitae</i>	3 000	14,5
<i>Brachininae</i>		500	2,7
<i>Pseudomorphinae</i>		120	0,6

нительную категорию — надтрибу, объединяющую ряд родственных триб.

Многочисленными приняты система жуужелиц Линдрота в ее основных чертах и его взгляды на филогенетические отношения подсемейств. Дополнительно учтены родственные связи между трибами и надтрибами, установленные Жаннелем

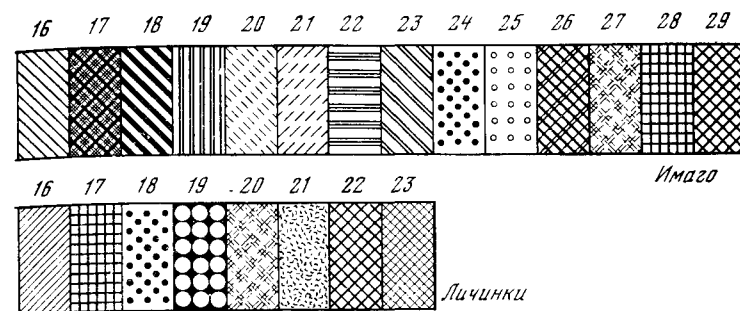
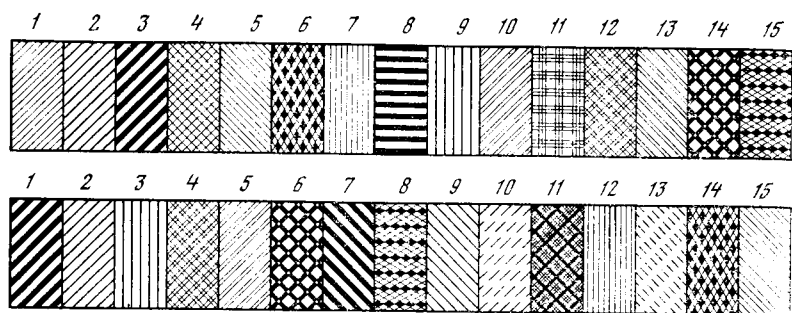


Рис. 53. Обозначение жизненных форм имаго и личинок жуужелиц к спектрам жизненных форм

Имаго: 1—23 — класс зоофаги, 24—28 — класс миксофитофаги, 29 — класс симфили. 1 — дендробионты, 2 — хортобионты стеблевые, 3 — хортобионты листовые, 4 — дендробионты-термитофилы, 5 — эпигеобионты ходящие (мелкие), 6 — эпигеобионты ходящие (крупные), 7 — эпигеобионты бегающие, 8 — эпигеобионты летающие; стратобионты-скважинки, 9 — поверхностно-подстилочные, 10 — подстилочные, 11 — подстильно-трещинные, 12 — эндогеобионты, 13 — подстильно-подкорные, 14 — ботриобионты, 15 — троглобионты; стратобионты зарывающиеся: 16 — подстильно-почвенные, 17 — подстильно-трещинные, 18 — ботриобионты, 19 — троглобионты; геобионты: 20 — бегающие-роющие, 21 — роющие; псаммоколимбеты: 22 — прибрежные, 23 — барханные, 24 — стратобионты-скважинки, 25 — стратохортобионты; геохортобионты: 26 — гарпалоидные, 27 — заброидные, 28 — дитомоидные. Личинки: 1—16 — класс зоофаги, 17—20 — класс миксофитофаги, 21 — класс мицетофаги, 22 — класс эктопаразиты, 23 — класс симфили. Скважинки гемикриптобионты: 1 — древесно-подстилочные, 2 — поверхностно-подстилочные, 3 — подстилочные, 4 — подстильно-почвенные; скважинки криптобионты: 5 — подстильно-почвенные, 6 — подкорные, 7 — ботриобионты, 8 — троглобионты; роющие гемикриптобионты: 9 — подстильно-почвенные, 10 — поверхностно-почвенные, 11 — почвенные, 12 — псаммофилы; роющие криптобионты: 13 — почвенные, 14 — псаммофилы; норники: 15 — почвенные, 16 — древесные; скважинки: 17 — гемикриптобионты, 18 — криптобионты; роющие: 19 — гемикриптобионты, 20 — криптобионты

и О. Л. Крыжановским. На основе синтеза филогенетических возражений Жаннеля, Линдрота и О. Л. Крыжановского составлена диаграмма филогенетических отношений подсемейств и важнейших надтриб семейств Carabidae. Для этого был использован прием составления круговых диаграмм филогенетических связей между ныне живущими систематическими группами организмов. Такого типа эволюционные схемы широко приняты в ботанике [Stebbins, 1956; Brown, 1958; Prat, 1960]. Обозначение жизненных форм имаго и личинок жуужелиц к спектрам жизненных форм таксонов дано на рис. 53.

При составлении диаграммы филогенетических отношений в семействе Carabidae были учтены сведения по числу видов для каждого крупного таксона и его видовое обилие в процентах от общего числа видов в семействе. На основании сводных ориентировочных данных по числу видов в таксонах семейства [Крыжановский, 1976], было рассчитано их относительное видовое обилие (табл. 5), на диаграмме эти соотношения отражены лишь приблизительно.

Диаграмма филогенетических отношений крупных таксонов жуужелиц построена в виде круга с тремя последовательными секторами — А, Б, В (рис. 54). В секторе А размещены наиболее древние примитивные подсемейства жуужелиц с наибольшим числом плезиоморфных признаков. По уровню организации они соответствуют подразделу Isochaeta по Жаннелю. В секторе Б размещены подсемейства, занимающие по ряду существенных признаков промежуточное положение между примитивными подсемействами (сектор А) и эволюционно продвинутыми (сектор В). Сектор В отражает высшую ступень эволюции жуужелиц и включает подсемейства с меньшим числом плезиоморфных признаков и большим числом апоморфных особенностей. По уровню организации эти подсемейства соответствуют подразделу Isochaeta по Жаннелю. Диаграмма представляет собой проекцию родословного дерева на современном этапе. Очертания отдельных систематических групп приблизительно отражают их видовое обилие. Расстояние каждой группы от центра диаграммы приблизительно отражает "степень" эволюционной продвинутой. При таком способе изображения хорошо видно, что прямых филогенетических связей между ныне живущими группами нет. Порядок расположения

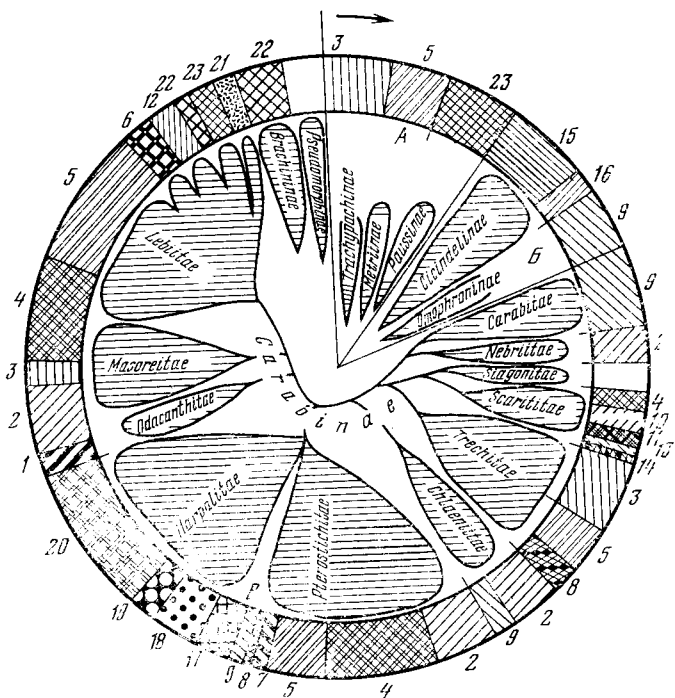


Рис. 54. Филогенетические отношения и спектры жизненных форм имаго основных таксонов семейства Carabidae

Обозначения см. рис. 53. Объяснение в тексте

таксонов в диаграмме по часовой стрелке от сектора А к сектору Б и В отражает поступательный ход эволюции от низших подсемейств к высшим. Очертания всех подсемейств на диаграмме целые, кроме гигантского подсемейства Carabinae, которое изображено в виде разветвленной системы основных надтриб, выделенных О. Л. Крыжановским. Соединения ветвей изображают не филогенез, а показывают степень родства и сходства в организации (по Жаннелю и О. Л. Крыжановскому) Возглавляют подсемейство Carabinae более примитивные надтрибы (Carabidae, Nebriidae с включением Elaphrini, Loricerini), соответствующие Simplicia по Жаннелю, и надтрибы Siagonitae, Scaritidae, Trechitae, которые Жаннелю относил к L. Scrobifera. Остальные надтрибы (Chlaeniitae, Pterostichitae, Harpalitae, Odacanthitae, Masorei-

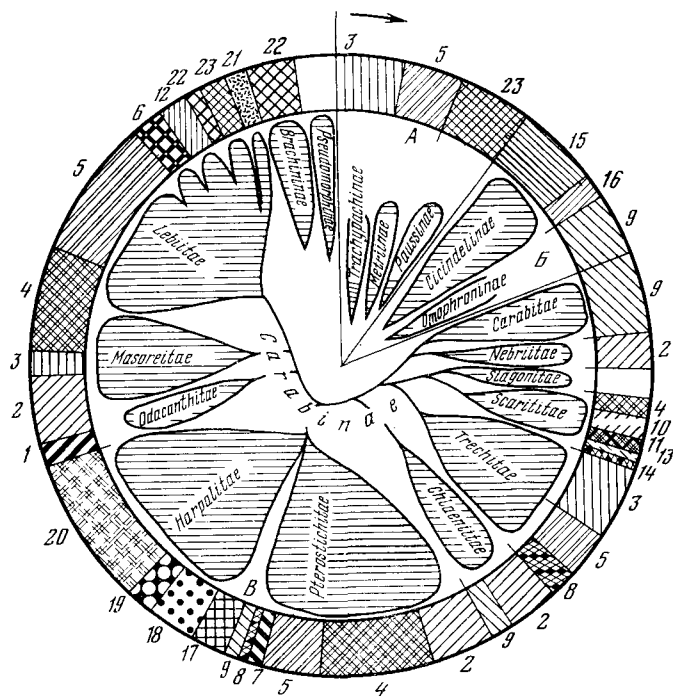


Рис. 55. Филогенетические отношения и спектры жизненных форм личинок основных таксонов семейства Carabidae

Обозначения см. рис. 53. Объяснение в тексте

idae, Lebiidae), соответствующие L. Conchifera по Жаннелю, представляют собой вершину прогрессивной эволюции жуков. Некоторые мелкие надтрибы Carabinae не включены в диаграмму. Завершают систему жуков достаточно укловнившиеся подсемейства высших Carabidae (Brachininae и Pseudomorphinae).

В предложенной диаграмме филогенетических отношений в семействе жуков отражены только наиболее общие и не вызывающие принципиальных разногласий направления филогенеза. Форма выражения филогенетических отношений жуков в виде круговой диаграммы (см. рис. 54,55) использована для сопоставления филогенеза семейства со спектрами жизненных форм и выяснения экологической направленности филогенеза. По периферии круга изображены спектры жизненных форм

имаго (см. рис. 54) и личинок (рис. 55) для каждого крупного таксона семейства — подсемейств и надтриб. Отдельные полосы спектра обозначают определенные группы жизненных форм. Ширина полосок приблизительно отражает видовое обилие жизненных форм в пределах таксона. Широкие полосы обозначают ведущие по видовому обилию жизненные формы таксона, узкие полосы — жизненные формы с меньшим видовым обилием.

Сравнительное изучение спектров жизненных форм для таксонов семейства Carabidae позволило выявить некоторые закономерности становления и развития жизненных форм в процессе эволюции.

СООТНОШЕНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА СЕМЕЙСТВА ЖУЖЕЛИЦ И ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Жизненные формы могут быть использованы для морфоэкологической характеристики филогенеза. В данной работе применен метод спектров жизненных форм имаго и личинок жужелиц для характеристики экологических особенностей основных таксонов семейства. До сих пор спектры жизненных форм использовались только для характеристики экологической структуры растительного покрова и животного населения биоценозов. Спектры жизненных форм, характеризующие подсемейства и надтрибы, отражают набор жизненных форм и их обилие по числу составляющих их видов. Приблизительные данные по числу видов для ведущих родов и триб, составляющих основу каждого подсемейства или надтрибы, заимствованы из систематических каталогов и сводных данных по объему таксонов жужелиц [Крыжановский, 1965, 1976].

На рис. 54. и 55 представлены спектры жизненных форм имаго и личинок основных таксонов семейства жужелиц в филогенетическом порядке по секторам А, Б, В.

В каждом секторе разделительными стрелками выделены отдельные спектры жизненных форм для каждого таксона или группы родственных таксонов. Порядок расположения жизненных форм в спектрах соответствует их порядковым номерам, принятым в системе (см. рис. 53). Спектры жизненных форм, сопоставленные с филогенетическими отношениями семейства Carabidae, отражают специфику и этапность экологической эволюции имаго и личинок жужелиц. При сопоставлении филогенетических отношений

в семействе жужелиц со спектрами жизненных форм имаго в каждом таксоне (см. рис. 54) выяснились следующие основные тенденции в экологической эволюции имагинальных фаз. Комплексы примитивных подсемейств, размещенные на диаграмме в секторах А, Б, характеризуются ограниченным набором жизненных форм. Жизненные формы этих подсемейств представлены в основном зоофагами эпигеобионтами. В составе этих подсемейств находится самое примитивное подсемейство — Trachypachinae, имеющее одну, наиболее примитивную жизненную форму зоофагов эпигеобионтов ходящих (мелких), не встречающуюся в других таксонах. Среди подсемейств сектора А выделяются Paussinae, приспособившиеся к мирмекофилии. В секторе Б ограниченный набор подсемейств представлен всего четырьмя жизненными формами, среди которых наибольшим видовым обилием обладают эпигеобионты летающие. Примитивный уровень организации этих подсемейств ограничил их возможности в освоении разнообразных ярусов в биоценозах.

Комплекс эволюционно более продвинутых подсемейств, размещенных в секторе В, характеризуется более широким набором жизненных форм, включающим все морфоэкологическое многообразие жужелиц. В этом секторе центральное положение по обширности и многообразию занимает подсемейство Carabinae. Каждая надтриба этого подсемейства обладает своеобразным морфоэкологическим обликом, который определяется господствующей жизненной формой спектра надтрибы. Так, надтриба Carabinae представлена в основном зоофагами эпигеобионтами; Nebriitae — зоофагами стратобионтами зарывающимися, почвенно-трещинными; Scarititae — зоофагами геобионтами; Trechitae — зоофагами стратобионтами-скважниками подстилочными и троглобионтами; Chlaeniitae — зоофагами стратобионтами-скважниками поверхностно-подстилочными.

Две родственные очень крупные надтрибы — Pterostichitae и Harpalitae — имеют обширный спектр жизненных форм, включающий как зоофагов, так и миксофитофагов. Миксофитофаги характерны только для этих двух надтриб жужелиц. Надтриба Pterostichitae, экологически более пластичная, характеризуется более широким набором жизненных форм зоофагов и миксофитофагов. В этом наборе жизненных форм господствуют зоофаги стратобионты зарывающиеся, а также миксофитофаги геохортобион-

ты. Надтриба *Harpalitae* представлена исключительно миксофитофагами.

Комплекс надтриб *Odacanthitae*, *Masoreitae*, *Lebiitae*, объединяемых часто в группу *Carabinae Truncatipennes* [Jedlička, 1963; Habu, 1967], достиг высокого морфоэкологического прогресса. Они смогли освоить широкий диапазон ландшафтов и ярусов в биоценозах. В семействе жуужелиц только группа *Truncatipennes* в полной мере освоила ярусы растительности, образовав широкий спектр жизненных форм подкласса фитобиос. В этой группе наиболее обширна надтриба *Lebiitae*, которая включает весь набор жизненных форм, свойственный *Truncatipennes*. Наиболее характерная жизненная форма для *Lebiitae*, а также *Masoreitae* — зоофаги стратобионты-скважники подстилочно-трещинные, для *Odacanthitae* — фитобионты.

Подсемейство *Brachiniinae* обладает специфическим набором жизненных форм, среди которых преобладают стратобионты-скважники подстилочно-трещинные. Подсемейство *Pseudomorphinae* относится к уклонившейся жизненной форме — симфилов-термитофилов.

Обзор таксономических спектров жизненных форм имаго жуужелиц демонстрирует следующие основные тенденции экологической эволюции имагинальных фаз. Спектры жизненных форм имаго высших подсемейств жуужелиц более разнообразны, чем таковые низших подсемейств. Вместе с тем усиливаются различные формы специализации. От формы зоофагов, обитающих на поверхности почв по берегам водоемов, наблюдается переход к специализированным зоофагам, миксофитофагам и симфилам, занявшим разнообразные ландшафты и ярусы.

Сопоставление филогенетических отношений жуужелиц со спектрами жизненных форм личинок в каждом таксоне (см. рис. 55) определило основные тенденции экологической эволюции личиночных фаз. Комплекс примитивных подсемейств в секторе А характеризуется ограниченным набором жизненных форм личинок. В этот комплекс входит наиболее примитивное подсемейство *Trachyrachinae*, имеющее наиболее примитивные жизненные формы личинок. Это зоофаги скважники-гемикриптобионты, а также криптобионты, обитающие в подстилке, по берегам водоемов. Личинки подсемейства *Metriinae* пока не изучены, а личинки *Raussinae* претерпели регресс в связи с мирмекофилией. В подсемействах сектора Б *Cicindelinae* и *Omorhoniinae* встречаются всего три специализированные

жизненные формы — это зоофаги: порники почвенные, древесные и роющие гемикриптобионты. Комплексы эволюционно более продвинутых подсемейств, размещенных в секторе В, характеризуются более широким набором жизненных форм. Особенно многообразно подсемейство *Carabinae*. Каждая надтриба этого подсемейства характеризуется господствующей жизненной формой личинок. *Carabitaе* представлены главным образом зоофагами роющими гемикриптобионтами, *Nebriitae* — зоофагами скважниками-гемикриптобионтами, *Scarititae* — зоофагами роющими, *Trechitae* — зоофагами скважниками-криптобионтами и троглобионтами, *Chlaeniitae* — зоофагами скважниками-гемикриптобионтами.

Родственные крупные надтрибы *Pterostichitae* и *Harpalitae* имеют обширный спектр жизненных форм личинок, включающий зоофагов и миксофитофагов. Для *Pterostichitae* наиболее характерная жизненная форма — зоофаги (гемикриптобионты-скважники подстилочно-почвенные), а для *Harpalitae* — миксофитофаги (роющие криптобионты).

Надтрибы группы *Carabinae Truncatipennes* имеют широкий спектр зоофагов, а также включают мицетофагов, термитофилов и эктопаразитов. Известные личинки подсемейства *Brachiniinae* относятся к эктопаразитам, развивающимся с гиперметаморфозом.

Обзор спектров жизненных форм личинок жуужелиц по таксонам, расположенным в разных спектрах диаграммы, демонстрирует следующие основные тенденции эволюции личиночных фаз. Спектры жизненных форм личинок высших подсемейств *Carabidae* более разнообразны, чем примитивных подсемейств. Наряду с этим усиливается степень их специализации. От форм, близких к исходным, — зоофагов скважников-гемикриптобионтов подстилочных прослеживается переход к специализированным зоофагам роющим, а также к миксофитофагам, мицетофагам, симфилам и эктопаразитам. Значительная радиация жизненных форм личинок связана с освоением разнообразных экологических ниш. При сравнении с имаго личинки высших подсемейств жуужелиц (сектор В) приобрели более широкую трофическую специализацию. Но диапазон ярусов, освоенных личинками, уже, чем у имаго. Например, растительный ярус биоценозов личинки в сущности не смогли освоить. Организация личинок жуужелиц значительно проще, чем у имаго, что ограничило их

возможности освоения разнообразных ярусов. Личинки по сравнению с имаго ведут более скрытый образ жизни в почве в относительно стабильных условиях, что определило консерватизм некоторых жизненных форм. Так, например, зоофаги скважники-гемикриптобионты подстилочные и криптобионты подстилочно-почвенные характерны как для примитивных, так и для эволюционно продвинутых подсемейств жужелиц.

Сопоставление филогенетических отношений семейства со спектрами имаго и личинок каждого крупного таксона (см. рис. 54 и 55) позволило судить об эволюционных тенденциях жизненных циклов жужелиц. При сравнении спектров жизненных форм подсемейств жужелиц в филогенетическом аспекте выяснилось, что у более примитивных подсемейств они менее разнообразны, чем у высших Carabidae. Реликтовое подсемейство Trachyrachinae обладает меньшей дифференциацией жизненных форм в жизненном цикле. Рано обособившееся от основного ствола подсемейство Paussinae развивалось на всех фазах онтогенеза по пути регресса в связи с мирмекофилией. Подсемейство Cicindelinae достигло высокой специализации на всех фазах развития. Имаго и личинки этих жуков заняли резко различные экологические ниши. Имаго представлены специализированными зоофагами-эпигеобионтами и дендробионтами, быстро бегающими и летающими, а их личинки — зоофаги норники, постоянно живущие в почве или древесине.

Представители подсемейства Omorphoninae образуют жизненные формы с характерными адаптациями к передвижению во влажном песке по берегам рек (имаго — зоофаги псаммоколимбеты; личинки — роющие гемикриптобионты).

Расцвета, связанного с адаптивной радиацией и максимальным освоением трофических и ярусных ниш, достигло самое обширное подсемейство Carabinae, что отразилось на его спектре жизненных форм. Среди имаго и личинок Carabinae господствуют зоофаги с различным ярусным распределением в биоценозах. Наряду с зоофагами в подсемействе Carabinae значительную часть спектра занимают миксофитофаги, у которых все активные фазы в жизненном цикле приспособлены к фитофагии или сапрофагии.

У представителей подсемейства Brachinae наблюдается резкий амфигенез в экологической специализации имаго и личинок. Жизненные формы имаго представлены

зоофагами стратобионтами, а их личинки — эктопаразиты. Для подсемейства Pseudomorphinae характерны регрессивные особенности имаго в связи с мирмекофилией.

Обзор спектров жизненных форм имаго и личинок жужелиц от низших подсемейств к высшим показывает нарастание разнообразия и специализации жизненных форм. При этом наблюдается либо сопряженная специализация, либо возрастание экологического расхождения личинок и имаго в жизненных циклах (аналогично контрастному амфигенезу по Л. А. Зенкевичу [1944]). Эти эволюционные тенденции обеспечили высшим Carabidae широкое освоение разнообразных ландшафтов и биологический прогресс.

Таким образом, сравнение спектров жизненных форм таксонов в филогенетической последовательности подтверждает закономерность, выясненную при сравнительном морфоэкологическом и онтогенетическом изучении жизненных форм с установлением их эволюционных отношений. А именно основная направленность экологической эволюции семейства Carabidae связана с переходом от обитания по берегам водоемов на поверхности почвы и зоофагии к обитанию в ландшафтах плакоров с освоением разнообразных ярусов в биоценозах и особенно почвенного, а также с установлением разнообразных трофических связей. Переход жужелиц от обитания в гигрофитных условиях к обитанию в мезофитных и ксерофитных условиях сопровождался либо освоением скрытых сред как личинками, так и имаго, либо переходом только личинок к скрытому образу жизни и приспособлениями имаго к существованию на поверхности почвы при дефиците влаги.

Этот путь экологической эволюции семейства жужелиц — яркое проявление общего принципа исторического распространения жизни на Земле и общих закономерностей приспособления насекомых к жизни в разнообразных условиях суши [Гиляров, 1949, 1951, 1970].

Спектры жизненных форм семейства Carabidae демонстрируют закономерности параллельного и конвергентного развития, приводящего к образованию сходных жизненных форм и определяющего направленность экологической эволюции.

Признание большого значения параллелизмов и конвергенций в образовании жизненных форм не умаляет значения дивергенции как единственного источника увеличения многообразия жизненных форм. Как отмечал П. Г. Светлов [1962], дивергенция является необходимой

предпосылкой осуществления параллелизма. С другой стороны, параллелизм ограничивает возможности дивергенции и определяет направленность эволюционного процесса.

Разнообразие спектров жизненных форм жуужелиц в каждом таксоне семейства — результат дивергенции. Но на фоне спектра жизненных форм каждого крупного таксона обычно выделяется одна ведущая, или доминантная, по видовому обилию жизненная форма. Эта закономерность основана на значительной общности генофонда видов одного таксона, что определяет большие возможности параллельной эволюции при освоении сходных экологических ниш. Так, в надтрибе *Scarititae* у разных родов прослеживаются параллельные ряды признаков с нарастанием роющей функции, в надтрибе *Odacanthitae* — ряды признаков с нарастанием лазающей функции и т. д., т. е., унаследовав от родоначальных форм определенную адаптивную организацию, потомки получают предпосылки к захвату определенных экологических ниш. Причем, как правило, одна из ниш оказывается для них особенно благоприятной. Переход большого числа видов в сходную экологическую нишу сопровождается массовым параллелизмом. Это и определяет специфическую направленность экологической эволюции таксона, что выражается образованием господствующей жизненной формы. Таким образом, организация как внутренний фактор эволюции создает предпосылки и определяет канализацию экологической эволюции.

В таксонах, далеко отстоящих друг от друга, могут также проявляться сходные жизненные формы. Однако такая жизненная форма обычно доминирует по видовому обилию только в одном таксоне, а в других таксонах она имеет подчиненное значение. Так, жизненная форма эпигеобионтов ходящих наиболее широко представлена в надтрибе *Carabitae* и редко встречается в надтрибах *Pterostichitae*, *Chlaeniitae*, *Lebiitae*. Эта закономерность основана на низкой общности генофондов далеких по родству таксонов, что определяет редкое проявление параллелизмов в разных филогенетических ветвях.

Возможность параллельного образования сходных жизненных форм подчиняется закону гомологичных рядов в наследственной изменчивости [Вавилов, 1933]. В спектрах таксонов, систематически более близких, чаще встречаются сходные жизненные формы, чем в спектрах таксо-

нов, более далеких по родству. Эту закономерность хорошо иллюстрируют круговые диаграммы (см. рис. 54, 55). Так, на рис. 54 видно, что в комплексе древних подсемейств жуужелиц (секторы А, Б), а также в примитивных надтрибах высшего подсемейства *Carabinae* чаще встречается жизненная форма зоофагов-эпигеобионтов, а в эволюционно более продвинутых надтрибах этого подсемейства — реже, или жизненные формы зоофагов-фитобионтов обычны для родственных надтриб *Odacanthitae*, *Lebiitae* и реже встречаются в других таксонах.

На спектрах жизненных форм личинок жуужелиц (см. рис. 55) эта закономерность проявляется слабее. Организация личинок проще и более сходна в разных таксонах, чем имаго. По-видимому, часть генофонда, ответственная за личиночные признаки, обнаруживает большее сходство в разных таксонах. В связи с этим у личинок жуужелиц сходные жизненные формы встречаются чаще в далеких по родству таксонах, чем у имаго.

Возможность параллелизмов и образования сходных жизненных форм на какой-либо одной фазе онтогенеза в разных таксонах семейства выше, чем возможность параллельного развития, захватывающего весь жизненный цикл. Поэтому сходные варианты жизненных циклов с характерным составом жизненных форм имаго и личинок практически проявляются только в близких по родству таксонах.

Спектры жизненных форм для каждого таксона (подсемейства, надтрибы) жуужелиц определяют как морфо-экологическую характеристику отдельных таксонов, так и особенности семейства в целом.

ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ЖУУЖЕЛИЦ

Вопрос о значении метода жизненных форм для систематики и филогении в зоологии еще не ставился. Однако ботаниками эта проблема уже обсуждается. Взаимосвязь эволюции жизненных форм и таксонов отмечена как закономерное явление М. Г. Поповым [1948]. Рядом авторов отмечалось, что переход от одной жизненной формы к другой в эволюции сопровождается образованием нового таксона. Некоторые ботаники, например А. П. Хохряков [1974, 1975], считают, что биоморфический метод, т. е. учет состава и строения жизненных форм, должен стать

основным методом филогенетической систематики растений. По их мнению, образование таксонов тесно связано с изменением среды и потому сопровождается изменением морфоэкологических признаков. Противники подобной позиции нередко полностью обесценивают значение морфоэкологических особенностей, для систематики, так как такие признаки возникают параллельно и конвергентно у разных видов [Голубев, 1973]. Несомненно, обсуждение этих вопросов должно привлечь внимание и зоологов. Интерес к проблеме использования морфоэкологических признаков в систематике и филогении диктуется современными принципами в систематике. Утверждение политигической биологической концепции видов в современной синтетической теории эволюции обязывает систематиков шире использовать биологические критерии таксонов. Биологический подход в противоположность формально-морфологическому, свойственному типологической концепции вида, делает оправданным использование морфоэкологических признаков (жизненных форм) в систематике.

Такой подход у многих систематиков вызывает возражение, так как известно, что таксономическая и морфоэкологическая системы строятся на разных принципах: в первом случае по — признакам родства, в другом случае — по адаптивному сходству. Система жизненных форм хотя и не совпадает с филогенетической системой, но отражает ее морфоэкологические тенденции. Поэтому жизненные формы представляют собой особые уровни направлений экологической специализации таксонов. Это дает возможность использовать для характеристики таксонов признаки жизненных форм дополнительно к признакам общей организации и другим уникальным особенностям таксонов, не имеющим явного адаптивного значения. Особое значение приобретает метод жизненных форм при выяснении филогенетических отношений таксонов. Более специализированные жизненные формы чаще всего характерны для эволюционно продвинутых таксонов. Таксоны с широкой радиацией жизненных форм, не достигших высокой степени специализации, менее продвинуты, чем таксоны с менее разнообразными, но сильно специализированными жизненными формами.

Случаи многочисленных параллелизмов жизненных форм с образованием адаптаций на базе гомологичных структур — свидетельство генетического родства таксо-

нов. И, наоборот, наличие параллельных жизненных форм с образованием адаптаций на базе конвергенций, с другим структурно-морфологическим решением, — свидетельство отдаленности родства таксонов.

Признаки жизненных форм можно использовать в таксономической системе семейства жуужелиц (Carabidae). В классификации имаго жуужелиц широко используются такие структурно-организационные признаки, как строение тазиков ног, размещение шпор на голених, скульптуры надкрыльев, хетотаксия, строение гениталий. Изредка в диагнозах таксонов включаются морфоэкологические признаки. Например, для роющих жуужков надтрибы Scaritidae характерны копательные ноги, шейка среднегруди, усики, вкладывающиеся в бороздки. Для жуужков-мирмекофилов подсемейства Paussinae отмечаются адаптации в строении ног, усиков; для зарывающихся в песок жуужелиц Omorphoninae — адаптационные особенности строения ног. Разработанные системы жизненных форм имаго и личинок жуужелиц позволят дополнить характеристики таксонов многими морфоэкологическими признаками, что усилит их биологические критерии. В таксономическую систему имаго жуужелиц следует внести ряд признаков жизненных форм. Например, признаки растительноядных жуужелиц — миксофитофагов (строение мандибул, лазательные адаптации ног и др.) — могут быть включены в диагноз триб Amarini, Harpalini; особенности приспособлений симфилов-мирмекофилов — в диагноз подсемейства Paussinae. Жуужелицы-фитобиоты обладают лазательными ногами с расширенными члениками лапок, и потому этот признак может быть диагностическим для триб Collygini, Pogonostomini, Dryptini, Agrini, Galeritini, Hexagoniini, Orthogoniini; для некоторых родов трибы Lebiini (*Demetrias* Bon. и др.). Для жуужелиц эпигеобионтов ходящих свойственны ходильные ноги, редукция крыльев. Эти признаки могут быть использованы как диагностические для ряда родов триб Carabini, Sychrini, Panagacini, Helluonini, Megacephalini, Mantichorini, Anthiini. Такие особенности, как слабая склеротизация и депигментация покровов, уплощенность тела, редукция глаз, могут быть включены в характеристику родов и видов скрытоживущих жуужелиц — стратобионтов и геобионтов. Подобных примеров можно привести много.

В системе личинок Carabidae [Larsson, 1941; Emden, 1942; Шарова, 1958, 1964] более широко, чем в системе

имаго, используются признаки явно адаптивного характера: строение церок, ног, тергитов, стернитов, форма головы, мандибул, назале, степень развития глаз. Предложенная система жизненных форм личинок жуужелиц в дальнейшем позволит более широко включать адаптивные признаки в таксономическую систему. Например, признак формы тела может быть включен в диагноз некоторых таксонов личинок жуужелиц. Большинство личинок жуужелиц имеют камподеоидную форму тела. Но личинки подсемейства *Cicindelinae* — норники — обладают уникальной S-образной формой тела с горбовидным пятым тергитом брюшка, несущим крючки; личинки триб *Harpalini*, *Amarini* (роющих миксофитофагов подсемейства *Carabinae*) — эруковидные, с-образной формы; личинки подсемейства *Paussinae* (симфилы) червеобразные, с недоразвитыми головой и ногами и со сложными секреторными органами на заднем конце тела; личинки родов *Lebia* Latr. и *Brachinus* Web. — эктопаразиты с еще более упрощенной червеобразной формой тела. С успехом могут быть использованы в таксономии личинок жуужелиц адаптивные признаки в строении мандибул, ног, антенн, глазков. Немаловажное диагностическое значение имеют степень склеротизации покровов и окраска. Например, личинки триб *Carabini*, *Nebriini*, *Notiophilini*, *Loricerini*, *Elaphrini*, *Panagaeini*, *Licinini*, *Chlaeniini*, *Oodini* — гемикриптобионты с интенсивно черной окраской тела, чем резко отличаются от множества других триб. Еще большее таксономическое значение имеют морфоэкологические особенности жизненных циклов жуужелиц со сменой жизненных форм в онтогенезе, чем адаптивные признаки только имаго или личинок. Это связано с тем, что возможность параллельного развития адаптаций у различных таксонов выше на отдельных фазах онтогенеза, чем в онтогенезе в целом. Поэтому во многих случаях соотношение жизненных форм имаго и личинок в составе жизненных циклов жуужелиц уникально для многих таксонов и может иметь диагностическое значение.

Оценивая положительную роль морфоэкологических признаков для диагностики таксонов, можно высказать критическое замечание в адрес систематиков, пытающихся резко сократить число признаков при классификации видов. Например, в энтомологии немало классификаций, построенных только на признаках строения гениталий. Однако доказано, что не существует универсальных при-

знаков. Виды — это уровень организации биологических систем с определенным комплексом коррелятивных особенностей. Поэтому более оправданным в систематике следует считать использование комплекса морфологических признаков разного биологического значения: как организационно-структурных универсального характера, так и морфоэкологических с конкретным адаптивным значением. По степени специализации жизненных форм и их эволюционных взаимоотношений можно оценить степень филогенетической продвинутости таксонов жуужелиц. Например, если сопоставить все восемь подсемейств жуужелиц по степени специализации их жизненных форм на фазе имаго и личинок, то наиболее продвинутыми среди них в организации оказываются *Paussinae*, *Cicindelinae*, *Omorhroninae* и *Pseudomorphinae*. Эти таксоны, несомненно, разного исторического возраста, но по своей организации настолько уклонились, что их нередко выделяют в самостоятельные семейства. Среди подсемейств с чертами архаичной организации (*Trachypachinae*, *Metriinae*, *Paussinae*) морфоэкологически наиболее примитивно *Trachypachinae*, у которого в составе жизненного цикла — наименее специализированные жизненные формы имаго и личинок.

В составе подсемейства *Paussinae* морфоэкологически более примитивна триба *Ozaenini* по сравнению с *Paussini*, что совпадает с мнением систематиков [Darlington, 1950]. В подсемействе *Cicindelinae* ближе к предковым формам по своим морфоэкологическим особенностям *Megacerphalini*, среди которых имеются эпигеобионты — летающие и ходящие без высокой степени специализации, свойственной другим трибам. Остальные трибы морфоэкологически более продвинуты. *Collurini*, *Pogonostomini* специализировались к жизни на деревьях; *Cicindelini* — к активному полету, хищничанию на поверхности почвы в дневное время, а *Mantichorini* — к пещим миграциям на поверхности почвы в ночное время. Однако С. М. Яблоков-Хнзорян [1976] считает наиболее примитивными среди *Cicindelinae* древесных жуужелиц. При этом он ориентируется на отдельные признаки, а не на весь комплекс морфоадаптаций. Все остальные трибы, включающие обитателей почвы, он выводит от древесных форм, что не соответствует эволюционным взаимоотношениям жизненных форм этого подсемейства. Подсемейство *Carabinae* достигло широкой морфоэкологической радиации. Несмотря на параллелизмы в образовании жизненных форм, сопряженность морфоэколо-

гических адаптаций личинок и имаго в разных таксонах проливает свет и на филогенетические связи таксонов. По закону гомологичных рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова [1933] параллелизмы чаще наблюдаются в близкородственных таксонах. Оценивая морфоэкологические особенности надтриб [по Крыжановскому, 1976] в подсемействе Carabinae, можно отметить следующие основные связи надтриб по сходству в экологической специализации. Так, надтрибы Carabidae, Nebriidae, Elaphritae, Loriceridae специализировались в освоении поверхности почвы как основной среды их обитания с частичным использованием верхнего слоя почвы. В их адаптациях много примеров параллелизма, что свидетельствует о их родстве. В таксономической системе эти надтрибы были выделены Жаннелем [Jeannel, 1941] в естественный таксон *Simplicia*. Надтрибы Siagonitae, Scaritidae, Hiletitae, Broscitae характеризуются освоением почвы как среды обитания на всех фазах своего развития. На родство этих надтриб указывают многие авторы. К ним обычно еще присоединяют громадную надтрибу Trechitae и объединяют их в одну группу надтриб — *Limbata Scrobifera* [Jeannel, 1941—1942], но морфоэкологически Trechitae несколько обособлена от предыдущих надтриб. Наиболее характерной тенденцией для них явилось освоение скважин, трещин почвы, а также пещер, что привело к уменьшению размеров тела и другим специализациям. Надтрибы Callistitae, Panagaeitae проявляют глубокий параллелизм в образовании жизненных форм с надтрибами, объединяемыми Жаннелем в *Simplicia*, а также с надтрибой Pterostichitae из *Limbata Conchifera* (по Жаннелю). Это путь специализации к жизни на поверхности и в скважинах верхнего слоя почвы. Учитывая морфоэкологическую специализацию Callistitae, Panagaeitae, следует определить их место в филогенетической системе перед Pterostichitae, а не после этой надтрибы, как это сделал О. Л. Крыжановский [1976], так как их жизненные формы обнаруживают сходство с более древними надтрибами Carabinae (как Carabidae, Nebriidae, Elaphritae, Loriceridae) и практически не обнаруживают сходства с надтрибами, часто объединяемыми в Carabinae *Truncatipennes* [Jedlička, 1963], которые в системе следуют после Pterostichitae. Этот порядок расположения Callistitae, Panagaeitae совпадает с таковым в системе Жаннеля [Jeannel, 1941—1942] и Линдрота [Lindroth, 1969].

Гигантские трибы Pterostichitae и Harpalitae с позиции морфоэкологического метода генетически близки, так как только в этих таксонах произошел экологический феномен — переход от хищничества к фитофагии. В трибах Harpalini и Amarini (= Zabryni) наблюдается полный параллелизм в образовании жизненных форм миксофитофагов. Комплексы надтриб Odacanthitae, Masoreitae и Lebiitae сходны по морфоэкологической специализации. Наиболее характерные направления их специализации связаны с освоением растительного яруса биоценозов во влажных местообитаниях, а также с обитанием в трещинах почвы в аридных условиях. Подсемейство Brachininae наряду с рядом резких отклонений в организации обнаруживает сходство с жизненными формами вышеуказанных надтриб. Это еще раз подтверждает аргументацию положения в системе подсемейства Brachininae после высших надтриб подсемейства Carabinae.

Несомненно, что морфоэкологическим методом нужно пользоваться с осторожностью при выяснении родства таксонов и оценки их филогенетической продвинутости. Но факты широкого параллелизма адаптаций в крупных таксонах со сходным морфологическим решением на базе гомологичных структур обычно свидетельствуют о родстве таксонов. Степень специализации жизненных форм характеризует эволюционную продвинутость таксонов.

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУЖЕЛИЦ В ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (БЕЗ ГОРНЫХ ОБЛАСТЕЙ)

Проникновение сравнительного морфоэкологического метода в биоценологию и биогеографию перспективно. Изучение жизненных форм в различных природных условиях дает возможность характеризовать морфоэкологическую структуру растительного покрова и животного населения, выявлять закономерности ландшафтно-зональных или сукцессионных изменений. Сопоставление данных по распределению жизненных форм насекомых в ландшафтах и ярусах биоценозов с оценкой степени специализации жизненных форм может пролить свет на историческую последовательность их экологического распространения. Жизненные формы и их спектры могут служить надежными индикаторами почвенно-растительных условий и использоваться в биодиагностике почв. Метод спектров жизненных форм имеет существенные достоинства при характеристике экологической структуры животного населения в разных ландшафтно-зональных условиях, так как жизненные формы отражают комплекс специфических условий обитания, а также потому, что метод жизненных форм универсален и лишен региональной ограниченности по сравнению с составом видов.

Понятие биологического спектра, или спектра жизненных форм, было введено ботаником Раункиером [Raunkiaer, 1934]. В зоологии составление спектров жизненных форм началось позднее [Акимов, 1954а, 1955]. На основе относительно разработанных систем жизненных форм для некоторых таксономических групп насекомых и других членистоногих приняты первые попытки составления спектров жизненных форм для ландшафтно-зональных группировок животного населения [Кривошукский, 1965; Стебаев, Стебаева, 1969; Стебаев, 1971; Мордкович, Волковинцер, 1973; Шарова, 1974, 1977; Мордкович, 1977].

В настоящей работе сопоставлена иерархическая эволюционно-экологическая система жизненных форм жуужелиц с ландшафтно-зональными условиями европейской части СССР для выявления основных закономерностей пространственного распределения жизненных форм жуужелиц и раскрытия эволюционной последовательности в освоении ими ландшафтов и ярусов в биоценозах. Для этого были составлены спектры жизненных форм для населения жуужелиц различных ландшафтов природных зон.

Распространение жизненных форм жуужелиц изучено в зависимости от факторов географической зональности. При этом особое внимание обращалось на состав и соотношение жизненных форм жуужелиц на плакорах, где наиболее выражены зональные условия.

В работах, посвященных географической зональности [Берг, 1938; Алехин, 1936; Беклемишев 1956, 1970; Успенский, 1964; Добровольский, 1968; Чернов, 1968, 1974, 1975 и др.], отмечается, что наиболее четко зональные изменения растительности и животного населения прослеживаются в зональных формациях — на плакоре — и более сглаженно — в интразонально-зональных формациях. Этот важнейший принцип географической зональности был учтен при изучении пространственного распределения жизненных форм жуужелиц.

Проведено сопоставление спектров жизненных форм жуужелиц в рядах ландшафтов каждой зоны — от зональных к интразонально-зональным и азональным, а также однотипных ландшафтов в зональном аспекте. Типология растительных формаций принята по Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы [1956].

Исследования проведены на избранном профиле Русской равнины в направлении с северо-запада на юго-восток. Профиль включал подзону хвойно-широколиственных лесов, а также лесостепную, степную и полупустынную ландшафтные зоны.

В девяти модельных районах перечисленных зон изучались видовой состав, численность, биотопическое распределение и сезонная динамика активности жуужелиц [Гусева, Шарова, 1962; Гиляров, Шарова, 1964б; Шарова, 1967б, 1969, 1970а, 1971б; Шарова, Лапшин, 1971; Арнольди и др., 1971, 1972; Шарова, Грюнталь, 1973; Шарова, Матвеева, 1974]. Полученные данные были дополнены опубликованными материалами других исследователей, работавших в тех же районах или близких к ним

по природным условиям. Данные по населению жужелиц в тундровой и пустынной зонах использованы для общей сравнительной характеристики зональных закономерностей распределения жизненных форм и заимствованы главным образом из литературы. Фаунистические списки видов жужелиц для модельных районов разных зон были перегруппированы по категориям жизненных форм в соответствии с иерархической системой. Данные по численности видов были использованы для количественного выражения соотношения жизненных форм в составе населения жужелиц каждого ландшафта.

Для характеристики ландшафтных и зональных спектров жизненных форм жужелиц использованы следующие критерии:

- 1) специфика наборов жизненных форм;
- 2) соотношение жизненных форм по числу и относительному обилию составляющих их видов и особей, т. е. сопоставление спектров жизненных форм по видовому и численному обилию;
- 3) состав доминантных жизненных форм;
- 4) состав жизненных форм — индикаторов.

Для экологической характеристики населения жужелиц ландшафтных зон европейской части СССР (тундровой, хвойно-широколиственных лесов, лесостепной, степной, полупустынной), а также и для пустынной зоны Средней Азии выявлены наборы жизненных форм имаго и личинок и составлены 6 зональных и 33 ландшафтных спектра жизненных форм имаго жужелиц. В их основу положены данные по видовому составу, численности и биотопическому распределению, полученные в модельных районах, а также сведения из литературы (табл. 6—17).

Зональный спектр включает набор и соотношение жизненных форм жужелиц по числу составляющих их видов для всех ландшафтов каждого модельного района, а ландшафтный спектр — для одного ландшафта. Для 25 основных ландшафтов лесной, лесостепной, степной и полупустынных зон составлены спектры доминантных жизненных форм жужелиц по плотности в почве. Причем к доминантным жизненным формам были условно отнесены такие, которые в отдельности составляют не менее 7% от общей плотности жужелиц, а в сумме — более 60%.

Наборы жизненных форм для населения жужелиц каждой зоны (рис. 56, 57) не отражают численных соотношений жизненных форм, а лишь указывают на встре-

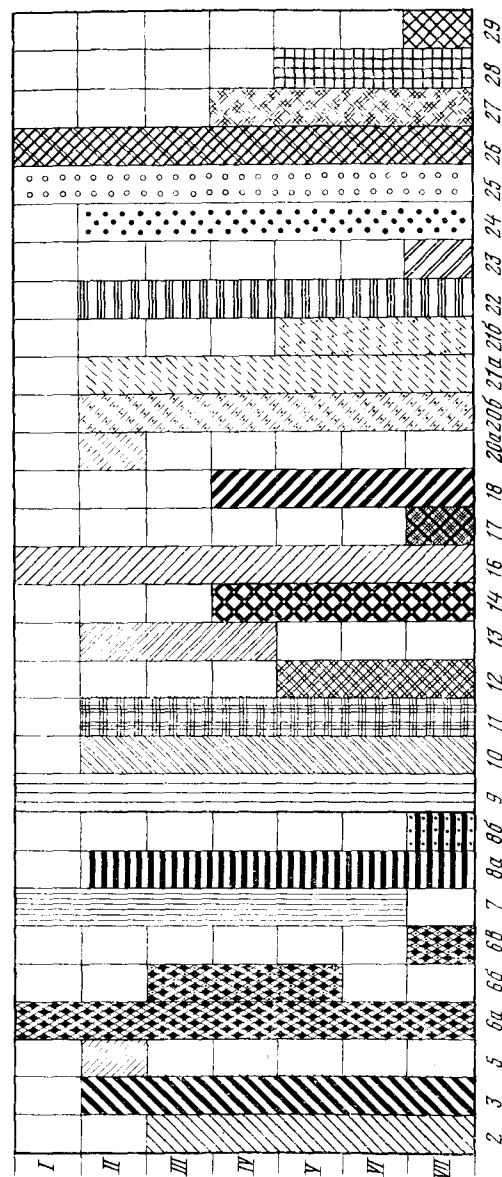


Рис. 56. Набор жизненных форм имаго жужелиц в ландшафтных зонах Европейской части СССР (грома горных областей) и в сопредельных пустынях Средней Азии

I — тундра; II — тайга; III — хвойно-широколиственные леса; IV — лесостепь; V — степь; VI — полупустыня; VII — пустыня
Остальные обозначения см. рис. 53

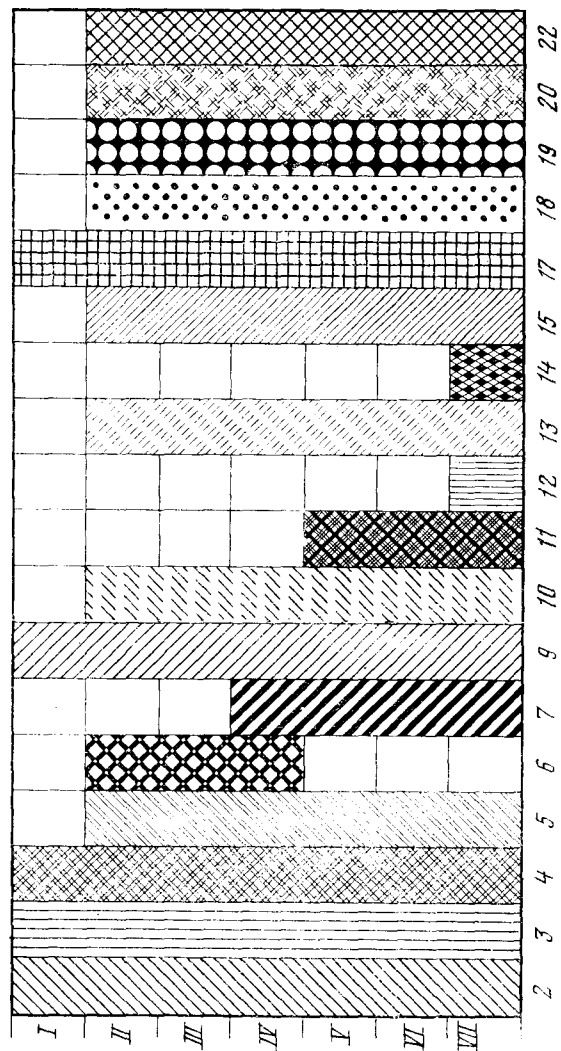


Рис. 57. Набор жизненных форм личинок жуков в ландшафтных зонах Европейской части СССР и в сопредельных пустынях Средней Азии. Обозначения см. рис. 53 и 56

чаемость каждой категории жизненных форм в различных зонах. Материалом для спектров с наборами жизненных форм послужили фаунистические списки жуков из обширной литературы и сопоставление этих фаунистических данных с системами жизненных форм имаго и личинок. На табл. 7, 9, 11, 12, 15, 17 и рис. 58—61 приведены для каждой зоны зональный спектр и ландшафтные спектры жизненных форм имаго жуков по числу видов на основе фаунистических материалов из модельных районов. Ширина полосок, обозначающих категории жизненных форм, соответствует числу видов, выраженному в масштабе, указанном на рисунках. Ниже следует обзор спектров жизненных форм имаго жуков по ландшафтным зонам.

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУКОВ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ

Характеристика жизненных форм жуков тундровой зоны составлена на основе литературных данных. Сведения по фауне жуков тундровой зоны европейской части СССР заимствованы из каталога жуков Г. Якобсона [1905—1917] и определителя жуков О. Л. Крыжановского [1965]. В тундре встречаются некоторые виды родов *Carabus* L., *Elaphrus* F., *Diacheila* Motsch., *Nebria* Latr., *Notiophilus* Dum., *Bembidion* Latr., *Agonum* Bon., *Pterostichus* Bon. (*Cryobius* Chaud.), *Amara* Bon. Указанные роды относятся к шести группам жизненных форм. Эти группы входят в зональный набор жизненных форм тундровой зоны (см. рис. 56). Сведения по биотопическому распределению численности жуков в тундровой зоне содержатся в немногих работах [Чернов, 1961, 1964, 1965, 1966; Шарова, Матвеева, 1974]. Зональный спектр жизненных форм жуков по числу видов для тундровой зоны составлен на основе материалов Ю. И. Чернова (см. рис. 58).

В тундровой зоне видовой состав и набор жизненных форм жуков беден. Зональный спектр состоит из шести групп жизненных форм. Класс зоофагов представлен четырьмя группами и составляет 93%, а класс миксофитофагов — двумя группами, составляющими 7% от общего числа видов жуков. Среди зоофагов преобладают жизненные формы жуков из напочвенного яруса: эпигеобионты ходящие, стратобионты поверхностно-подсти-

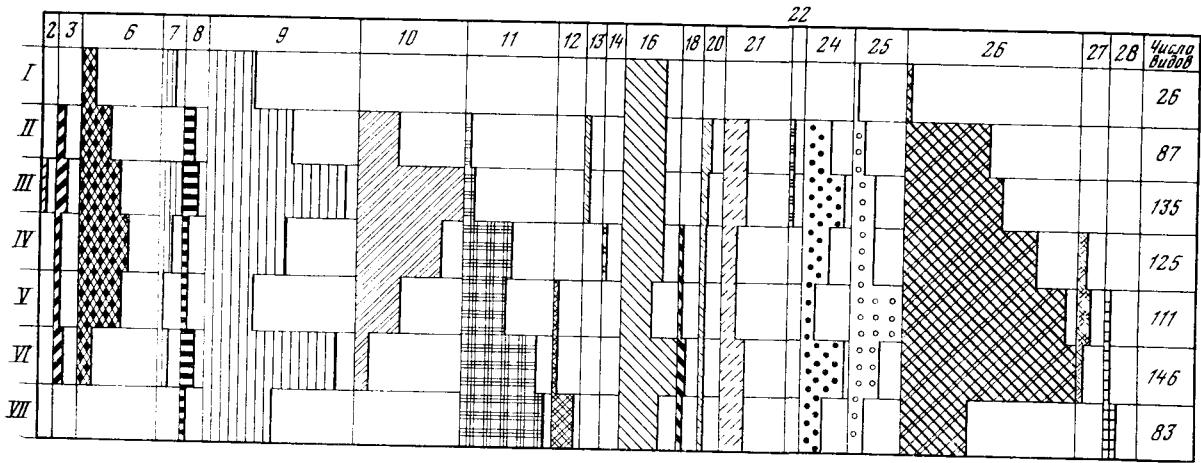


Рис. 58. Зональные спектры жизненных форм имаго жукелиц по числу видов (в модельных районах)
 Обозначения см. рис. 53 и 56

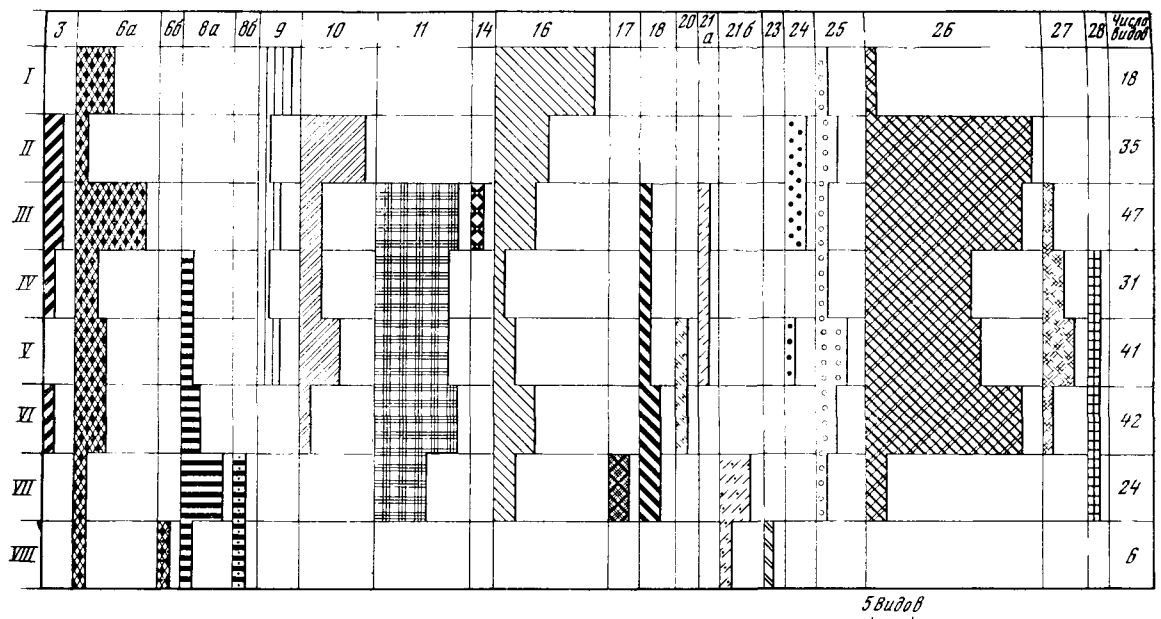


Рис. 59. Спектры жизненных форм имаго жукелиц по числу видов в открытых зональных ландшафтах плакоров
 I — мохово-лишайниковая тундра; II — суходольный луг; III — луговая степь; IV — ковыльная степь; V — полынная степь; VI — глинистая полупустыня; VII — глинистая пустыня; VIII — песчаная пустыня

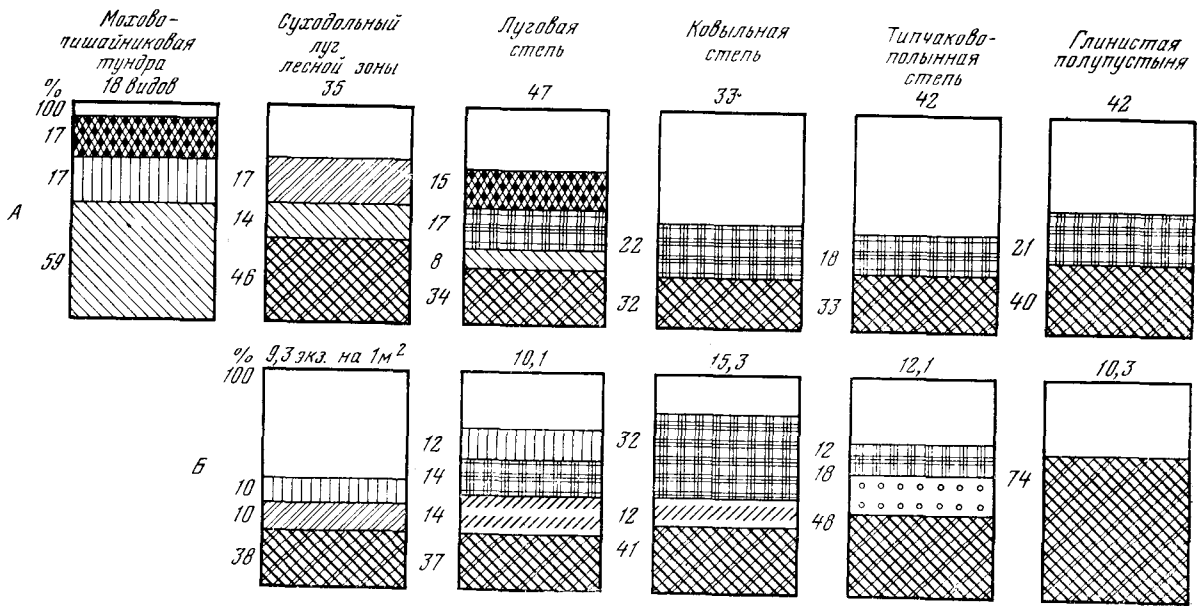


Рис. 60. Обилие доминантных жизненных форм жукелиц в открытых зональных ландшафтах плакоров А — по видовому сбилию, Б — по численному обилию в почвенных пробах

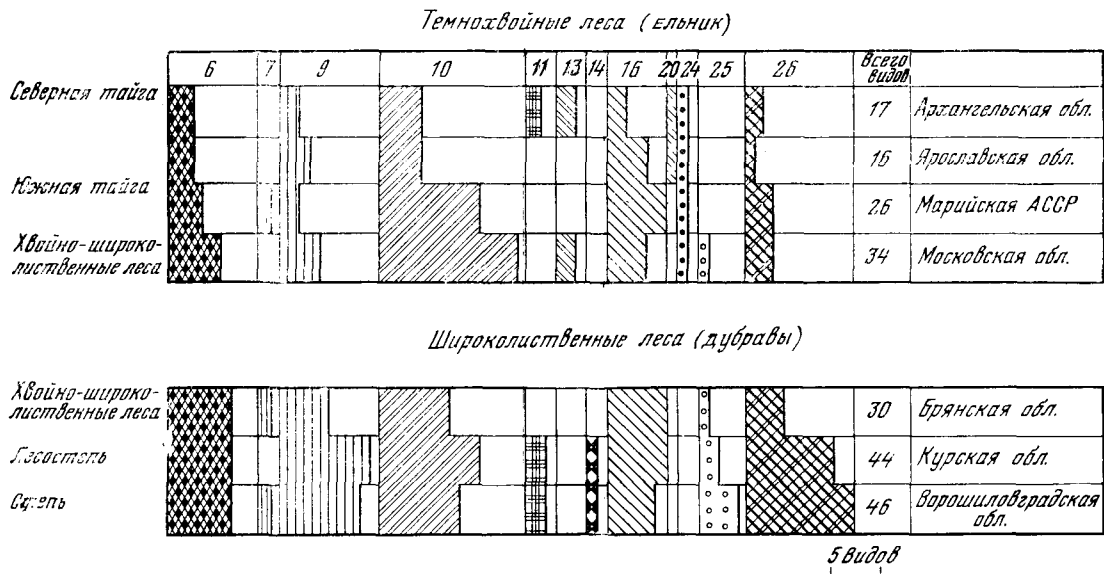


Рис. 61. Спектры жизненных форм жукелиц в лесных ландшафтах (по числу видов)

лочные, имеющие стройное, умеренно выпуклое тело, бегательные или ходильные ноги, развитые органы зрения.

Распределение жужелиц в зоне тундры неравномерное. В зональных тундрах жужелиц мало, а на луговых склонах и берегах рек их больше и морфоэкологическое разнообразие шире. Выяснилось, что в тундровой зоне не встречаются зональные жизненные формы, ограниченные своим распространением в этой зоне, хотя тундровые эндемики среди видов жужелиц имеются. Это связано, по-видимому, с тем, что жужелицы не освоили специфические экологические ниши тундровых условий. Как отмечал Ю. И. Чернов [1975], в зонах с пессимальными условиями резко сокращается число видов, приспособленных к обитанию в зональных условиях, на плакорах. По данным Ю. И. Чернова, большинство видов жужелиц в тундровой зоне, в том числе и эндемиков, приурочены к интразональным ландшафтам, в основном к склоновым фазитравьям, кустарничковым ассоциациям и крайне редко жужелицы встречаются в водораздельных тундрах.

Вместе с тем зональный спектр жизненных форм жужелиц тундровой зоны специфичен: в его состав входят поверхностно-обитающие жуки, находящие укрытие в подстилке. Из-за вечной мерзлоты и насыщенности почвы водой почвенный ярус оказался почти неосвоенным жужелицами. Даже личинки указанных для тундры родов — гемикриптобионты с полускрытым образом жизни, охотящиеся на поверхности почвы. В спектрах жизненных форм имаго и личинок жужелиц резко преобладают зоофаги, а миксофитофаги, к которым относится в тундровой зоне *Curtonotus alpina*, встречаются лишь на пятнах разнотравья.

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУЖЕЛИЦ ПОДЗОНЫ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

Эколого-фаунистических исследований жужелиц лесной зоны европейской части СССР до последнего времени было немного [Пилецкис, 1958; Перель, 1962; Стриганова, 1968; Утробина, 1964; Иняева, 1965; Алейникова, 1968; Дубровская, 1970; Арнольди, Матвеев, 1973], и они проводились с разной методикой сбора.

Разнообразные сведения об экологическом распределении и численности жужелиц лесной зоны Европы

содержатся в ряде работ зарубежных авторов [Palmen, 1946; Lelláková-Dučková, 1954; Skuhravy, 1958; Drift, 1959; Hürka, 1960; Kirchner, 1960; Krogerus, 1960; Kabcak, 1962; Thiele, Kolbe, 1962; Bado, 1965; Górný, 1968; Svatopluk, Pavliček, 1970].

Планомерное изучение биоценологических комплексов жужелиц в разных районах подзоны хвойно-широколиственных лесов с использованием стандартной методики сборов (почвенные пробы и ловушки) мы начали с 1959 г. Основным модельным районом, где стационарные исследования велись более 10 лет, была Московская область (окр. Павловской Слободы), расположенная в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Изучение структуры населения жужелиц проведено в 11 естественных ландшафтах и агроценозах: в шести вариантах хвойных и лиственных лесов, в двух вариантах лугов, по берегам рек, болот и на полях [Гусева, Шарова, 1962; Гиляров, Шарова, 1964; Шарова, 1963, 1967, 1969, 1970, 1971; Матвеева, 1970; Шарова, Катанова, 1971; Шарова, Матвеева, 1974]. Набор жизненных форм имаго жужелиц и их видовой состав в различных ландшафтах этого района приведены в табл. 6. Дополнительными районами исследований в этой зоне были Литовская ССР, где более полно обследовались ландшафты берегов водоемов [Шарова, Грюнталь, 1973], и Брянская область, в которой особенно детально изучены жужелицы широколиственных лесов [Васильева, 1971, 1973]. Набор жизненных форм жужелиц и их видовой состав по берегам водоемов в Литовской ССР приведены также в табл. 6. Наборы жизненных форм жужелиц, характерные для зоны тайги и зоны хвойно-широколиственных лесов, отражены на рис. 56, 57.

Общий зональный спектр и ландшафтные спектры жизненных форм имаго жужелиц, характерные для хвойно-широколиственных лесов, составлены по материалам модельных районов (табл. 7).

В зоне хвойно-широколиственных лесов видовой состав и набор жизненных форм жужелиц разнообразны. Зональный спектр состоит из 16 групп жизненных форм и включает в модельных районах 135 видов жужелиц (табл. 6, 7). Класс хищных жужелиц — зоофагов — представлен в спектре 13 группами, составляющими 73% видового обилия. Класс миксофитофагов представлен тремя группами жизненных форм (27% видового обилия). В зональном спектре по числу видов преобладают зоофаги

из напочвенного и подстилочного ярусов биоценозов: стратобионты поверхностно-подстилочные (32 вида) и подстилочные (25 видов) с умеренно выпуклым или со слабо уплощенным телом, бегательными ногами, с нормально развитыми глазами. Среди миксофитофагов обычны формы, обитающие в подстилке и в верхнем слое почвы без резкой специализации к рытью в гочве и фитофагии, что характерно для ряда степных видов жужелиц. Преимущественно это геохортобионты гарпалоидные со слабо расширенным и выпуклым телом, с ногами бегательно-лазательного или лазательно-копательного типа. Преобладание форм с открытым или полускрытым образом жизни связано с мезофитностью условий зоны.

Зональный спектр жизненных форм жужелиц свидетельствует о широком освоении ими экологических ниш в условиях зоны. Среди хищных жужелиц-зоофагов имеются формы, добывающие пищу в травостое (хортобионты); обитатели поверхности почвы — эпигеобионты с разным типом движения (летающие, бегающие, ходящие); обитатели подстилки и верхнего слоя почвы — стратобионты (скважники и зарывающиеся); почвообитающие формы — геобионты; передвигающиеся в песке — псаммоколимбеты. В составе жужелиц миксофитофагов имеются формы, обитающие в подстилке (стратобионты), и формы, освоившие два яруса — подстилку и травостой (геохортобионты).

Ландшафтные спектры различаются по наборам жизненных форм, по их видовому и численному обилию (табл. 6, 7).

В основных зональных ландшафтах — лесах — зарегистрировано 7—9 групп жизненных форм, включающих до 50 видов. Доминирующая группа жизненных форм — зоофаги стратобионты-скважники подстилочные. Они составляют 20—38% по числу видов и 40—78% — по плотности от всех лесных жужелиц. В мелколиственных лесах по сравнению с ельниками увеличивается обилие миксофитофагов. По числу видов эта группа в лиственных лесах возрастает в 3 раза, а ее обилие по плотности достигает более 17%, в то время как в ельниках ее обилие ничтожно мало. Это объясняется тем, что в лиственных лесах развито злаковое разнотравье, с которым трофически связаны многие миксофитофаги. По динамической плотности, т. е. по уловистости в почвенные ловушки, в лесах первое место занимают стратобионты за-

рывающиеся подстильно-почвенные — до 70% обилия. Заметное значение приобретают и эпигеобионты ходящие. Эти группы жизненных форм обильнее представлены в хвойных лесах, где они придерживаются слабо задерненных участков. В хвойных лесах встречаются жизненные формы — подкорные стратобионты-скважники, являющиеся качественными индикаторами.

На суходольных лугах — ландшафтах плакоров лесной зоны — зарегистрировано 8 групп жизненных форм жужелиц, включающих 34 вида. Среди них преобладают миксофитофаги, которые составляют 57% по числу видов и 38% — по плотности. На заливных лугах преобладают зоофаги стратобионты подстилочные и подстильно-почвенные (более 60% по числу видов и плотности). Насыщенность почвы водой препятствует развитию почвообитающих жужелиц, в том числе и миксофитофагов. Качественные индикаторы суходольного луга — хортобионты листовые, а заливного — хортобионты стеблевые.

На полях зарегистрировано наибольшее разнообразие жизненных форм жужелиц (11 групп), включающих 70 видов. Вместе с тем число доминантных жизненных форм, создающих ландшафтный облик населения, невелико. Как и на суходольных лугах, на полях преобладают миксофитофаги (43% по числу видов и плотности и до 70% по динамической плотности). Их личинки — в основном сапрофаги, а имаго питаются семенами преимущественно диких растений, а также животной пищей. Основу составляют виды *Pseudophonus rufipes* Müll., *Harpalus affinis* Schrnk., *Amara communis* Pz.

Среди жужелиц-зоофагов на полях наиболее многочисленны стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные и подстилочные (33% по числу видов, свыше 45% — по плотности, 15% — по динамической плотности).

Берега водоемов характеризуются высоким разнообразием жизненных форм (11 групп), включающих 68 видов. Спектры жизненных форм жужелиц по берегам водоемов изменчивы в связи с высокой мозаичностью береговых биоценозов. В работе даны два спектра жизненных форм жужелиц для различных береговых ландшафтов — заболоченных берегов оз. Жувинтас и песчаных берегов Куршского залива в устье р. Неман, где обследованы речные выбросы. Несмотря на различие видового состава жужелиц в этих ландшафтах, обнаружилось большое

сходство в их спектрах жизненных форм. По видовому обилию и плотности преобладают поверхностные обитатели: зоофаги стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные (35—41% — по числу видов и 45—53% — по плотности). По плотности обильны такие группы, как эпигеобионты бегающие (до 17%), типичные для берегов, и роющие геобионты (до 23%). Специфичны для песчаных берегов псаммоколимбеты, для дюн — летающие эпигеобионты, для заболоченных участков — хортобионты стеблевые.

Обзор ландшафтных спектров жизненных форм жу-желиц зоны показывает, что в каждом типе ландшафта имеются ведущие жизненные формы, преобладающие по числу видов и особей. Они отражают характерные особенности местообитания, оптимально освоенные жу-желицами ярусы биоценоза. Так, по берегам водоемов и на заливных лугах, где почва насыщена водой или заливается на длительное время, обитают преимущественно поверхностно-обитающие формы из числа зоофагов; на суходольных лугах господствуют растительноядные жу-желицы — миксофитофаги, освоившие два яруса — травостой и дерновый слой почвы; в лесах преобладают зоофаги подстилочные и подстильно-почвенные.

По смене жизненных форм в сукцессионных рядах ландшафтов можно судить об изменениях почвенно-растительных условий. Например, в лесах с разреженным древостоем в составе жизненных форм жу-желиц сокращается обилие подстилочных форм и возрастает обилие миксофитофагов, свидетельствующих о процессе залужения почв. В рядах болот и низких лугов с разной степенью осушения в составе населения жу-желиц резко сокращается обилие поверхностно-обитающих форм и нарастает обилие подстилочных форм и миксофитофагов. Спектр жизненных форм жу-желиц на полях позволяет судить о трофическом составе населения жу-желиц и о наиболее населенных ярусах почвы, что имеет большое практическое значение для хозяйственной оценки природных комплексов жу-желиц. На полях лесной зоны господствуют полезные хищные виды-зоофаги, охотящиеся на поверхности почвы (эпигеобионты ходящие), в подстилке и скважинах верхнего слоя почвы (стратобионты), на пропашных культурах и супесчаных почвах — в толще почвы (геобионты). Среди миксофитофагов полей лесной зоны, которые по обилию видов немного уступают зоофагам, а по

численности нередко превышают их, отсутствуют специализированные вредители сельскохозяйственных культур. Большинство видов питаются семенами сорняков и хищничают, не нанося заметного вреда культурным растениям. Это позволяет в целом положительно оценить полевых жу-желиц лесной зоны как полезных энтомофагов. При проведении природоохранных мероприятий и разработке мер борьбы необходимо учитывать возможности поддержания оптимальной численности жу-желиц на полях с учетом рационального соотношения разных жизненных форм, хищничающих в разных ярусах и специализированных на разных размерных группах жертв.

Многолетние работы в условиях Павловской слободы показывают, что некоторые жизненные формы жу-желиц под влиянием химических обработок на полях резко сократили свою численность. Это эпигеобионты ходящие — наиболее крупные активные энтомофаги. Поверхностное существование делает их более уязвимыми к химическим обработкам. Необходимо учитывать особенности их жизненного цикла, с тем чтобы проводить обработки в период развития личинок, ведущих более скрытый образ жизни, чем имаго. В дальнейшем при разработке биологического метода борьбы необходимо учитывать использование энтомофагов, относящихся к разным жизненным формам, что обеспечит их наибольший хозяйственный эффект. Наиболее эффективными энтомофагами среди жу-желиц на полях следует считать: поверхностно-обитающих эпигеобионтов ходящих (типа *Carabus* L.), стратобионтов поверхностно-подстилочных (типа *Agonum* Bon.), подстилочных (типа *Calathus* Bon.), подстильно-почвенных (типа *Pterostichus* Bon.) и геобионтов (типа *Broscus* Panz.).

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ

Изучение жу-желиц в естественных и культурных ландшафтах лесостепной зоны европейской части СССР проводилось рядом авторов [Скуфьин, 1949, 1970; Гиляров, 1960; Arnoldi, Ghilarov, 1963; Арнольди, 1965; Чернов, 1967; Стриганова, 1968; Затымина, 1970; Касандрова, 1970; Кудряшова, 1970; Петрусенко, 1971; Соболева-Докучаева, 1972].

Наши эколого-фаунистические исследования жу-желиц в разнообразных ландшафтах лесостепной зоны про-

водились в двух модельных районах: в Центральном-Черноземном государственном заповеднике Курской области (1971 г.) и в Болотовске Оренбургской области (1969—1970 гг.). В Курской лесостепи обследованы участки заповедной луговой степи, дубравы, лесные поляны и поля [Арнольди и др., 1972]. По этому району использованы и другие опубликованные материалы по видовому составу и численности жуужелиц [Гиляров, 1960; Arnoldi, Ghilarov, 1963; Арнольди, 1965]. Набор жизненных форм жуужелиц и их видовой состав в различных ландшафтах этого района исследования приведены в табл. 10. В восточной лесостепи под Болотовском население жуужелиц изучено в березовых, сосновых колках, в степи, на луговых солончаках и полях [Шарова, Лапшин, 1974; Лапшин, 1972]. Жуужелицы садов лесостепной зоны детально изучены Л. И. Касандровой [1970, 1972].

Общий зональный и ландшафтные спектры жизненных форм жуужелиц лесостепной зоны составлены в основном модельном районе под Курском с привлечением материалов, собранных в других районах (табл. 8, 9).

В лесостепной зоне население жуужелиц разнообразно по составу видов и жизненных форм. Зональный спектр состоит из 16 групп жизненных форм и включает 125 видов (рис. 56). Класс зоофагов представлен в спектре 12 группами жизненных форм, составляющими 65% от всего видового состава жуужелиц. Класс миксофитофагов включает 4 группы, составляющие 35%. Из зоофагов наибольшим числом видов представлены жизненные формы как из напочвенного и подстилочного ярусов, так и почвенного. Среди последних характерны стратобионты подстильно-трещинные и ботробионты. У многих из них тело уплощенное, покровы слабо склеротизованы, бурой окраски, надкрылья часто укорочены, в некоторых случаях слабо развиты глаза. Среди миксофитофагов увеличивается число видов, относящихся к геохортобионтам, с выраженными адаптациями к рытью в почве и лазанию по растениям.

Общий зональный спектр жизненных форм жуужелиц лесостепной зоны по сравнению с таковым зоны хвойно-широколиственных лесов богаче (см. рис. 56), что соответствует взглядам о том, что в умеренном поясе лесостепь характеризуется максимальными количественными показателями и наибольшим фаунистическим разнообразием животного населения [Чернов, 1975]. В лесостепи,

находящейся на границе двух систем зон — лесных и травянистых, наблюдается большое многообразие экологических условий и сочетание лесных и лугостепных типов растительности. Указанные особенности лесостепи сказались на своеобразии зонального спектра жизненных форм жуужелиц. В его состав входят жизненные формы, характерные для степных ландшафтов: из зоофагов — стратобионты-скважники подстильно-трещинные (типа *Cymindis* Latr.), ботробионты (типа *Tarphoxenus* Bon.), а из миксофитофагов — геохортобионты забродные с наиболее выраженными адаптациями к фитофагии и зарыванию в почву. В зональном спектре жизненных форм жуужелиц лесостепной зоны по сравнению с подзоной хвойно-широколиственных лесов возрастает видовое обилие миксофитофагов (до 35% против 27%), что связано с расширением травянистых ландшафтов, и заметно падает видовое обилие поверхностно-подстилочных и подстилочных стратобионтов в связи с сокращением лесных площадей и приводных ландшафтов.

Ландшафтное распределение жизненных форм жуужелиц в лесостепной зоне относительно равномерное, и ландшафтные спектры мало отличаются по наборам жизненных форм, по их видовому и численному обилию. Это связано с тем, что в лесостепной зоне слабо выражена диспропорция между элементами гидротермического режима [Чернов, 1975].

В дубравах на плакорах под Курском зарегистрировано 8 групп жизненных форм жуужелиц, включающих 44 вида. Доминируют по видовому обилию и плотности жизненные формы, обитающие в подстилке и в верхнем слое почвы: из зоофагов — стратобионты поверхностно-подстилочные, подстилочные, подстильно-почвенные, а из миксофитофагов — геохортобионты гарпалоидные (табл. 8, 9). Спектр жизненных форм жуужелиц в дубравах лесостепной зоны сходен с таковым в подзоне хвойно-широколиственных лесов (см. рис. 61), но отличается присутствием жизненных форм степных ландшафтов: стратобионтов подстильно-трещинных и ботробионтов. По динамической плотности (уловистости в почвенные ловушки) в дубравах лесостепи, как и в лесной зоне, доминируют стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные (типа *Pterostichus* Bon.), обилие которых составляет более 76% [Арнольди и др., 1972]. Специфичная жизненная форма для дубрав лесостепной зоны — это

подгруппа дендропигеобионтов (типа *Calosoma inquisitor* L.).

В пределах дубрав выделяются особые микроландшафты — лесные поляны, приближающиеся по типу растительности и гидротермического режима к луговой степи. Для них отмечено 39 видов жуужелиц, относящихся к 11 жизненным формам. В спектре жизненных форм жуужелиц полян наибольшего видового обилия (23%) и численного преобладания (20% по плотности) достигают миксофитофаги (табл. 8, 9). По уловистости они составляют более 42% обилия [Арнольди и др., 1972]. Из зоофагов в спектре полян преобладают стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные (общие доминанты с дубравой) и стратобионты-скважники подстильно-трещинные (общие доминанты со степью). На полянах резко сокращается по сравнению с дубравами обилие поверхностно-подстильных и подстильных форм и увеличивается численное обилие эпигеобионтов ходящих.

В луговой степи на плакорах выявлено 47 видов жуужелиц 11 жизненных форм. Здесь еще в большей степени, чем на полянах, возрастает роль миксофитофагов. Их видовое обилие в спектре составляет 43%, а обилие по плотности достигает более 37% (табл. 9). Из зоофагов доминирует по всем показателям жизненная форма степных ландшафтов — стратобионты подстильно-трещинные (типа *Cymindis* Latr.; табл. 9). Кроме того, для луговой степи характерны такие степные жизненные формы, как ботробиионты-скважники и зарывающиеся. Это свидетельствует о том, что по морфоэкологической структуре населения жуужелиц луговая степь под Курском — это степной, а не луговой ландшафт. Это еще один аргумент в защиту мнения о том, что луговая степь — это не остепненный луг, а вариант степей, имеющих свою самобытность [Арнольди, 1965; Чернов, 1975]. На своеобразии луговой степи указывает значительное видовое обилие и высокая динамическая плотность эпигеобионтов ходящих (типа *Carabus* L.) (от 54 до 69% обилия по уловистости). Это поверхностно-обитающие хищники — мезофилы, они никогда не достигают такого разнообразия и численного преобладания ни в южных степях с более ксерофитными условиями, ни на лугах лесной зоны с более низким термическим режимом. Своеобразно также наличие мелких роющих форм — зоофагов геобионтов, указывающих на мезофитность почвенных условий.

В агроценозах лесостепной зоны состав видов жуужелиц и набор жизненных форм многообразны. Так, в различных вариантах плодовых садов в окрестностях Мичуринска Л. И. Касандровой [1972] отмечено 70 видов жуужелиц, которые относятся к 11 жизненным формам. Спектр жизненных форм жуужелиц в агроценозах сильно варьирует в зависимости от характера почвенных, микроклиматических условий, от произрастаемой культуры растений, от проводимых агротехнических мероприятий. Но обычно преобладают жуужелицы — миксофитофаги. В садах Мичуринска они составляют 50% видового обилия и 86% численного обилия (табл. 9). Среди них наиболее многочисленны: *Pseudophonus rufipes* Müll., *Harpalus distinguendus* Duft., *Anisodactylus signatus* Pz., *Amara ingenua* Duft. и *A. communis* Pz. Из жуужелиц-зоофагов численно доминируют стратобионты подстильные (типа *Calathus* Bon.), а на некоторых полях — подстильно-трещинные (типа *Metabletus* Schm.-Goeb.), что отражает черты зональности в составе населения жуужелиц агроценозов.

Берега водоемов отличаются разнообразием видов и жизненных форм жуужелиц. Но население жуужелиц приводных ландшафтов лесостепной зоны изучено еще не достаточно. В табл. 9 приведен спектр жизненных форм жуужелиц только для одного варианта приводной почвенно-растительной ассоциации — лугового солончака, которые характерны для восточных пределов лесостепи. Для этого спектра характерно господство жуужелиц миксофитофагов (40% видового обилия), среди которых численно преобладают более поверхностные формы стратобиионты, а по числу видов более обильны геохортобиионты. По берегам водоемов из зоофагов наиболее многочисленны, как обычно, поверхностно-подстильные стратобиионты. В приводных ландшафтах лесостепной зоны характерно присутствие зональной жизненной формы — стратобиионтов подстильно-трещинных.

Обзор ландшафтных спектров жизненных форм жуужелиц лесостепной зоны дает возможность утверждать, что спектры каждого типа ландшафта имеют свою зональную специфику. Наиболее специфичен в зональном отношении спектр жизненных форм луговой степи. Большая засушливость условий этого зонального ландшафта определила появление в нем степных жизненных форм — зоофагов стратобиионтов подстильно-трещинных, способных

более глубоко проникать в почву по трещинам, ботриобионтов — обитателей нор степных грызунов. Богатство растительного покрова луговой степи и значительная роль в нем злаковых компонентов определили большое разнообразие жуужелиц миксофитофагов, и в том числе форм, более специализированных к фитофагии. Указанные жизненные формы проникают в незначительной степени и в другие ландшафты зоны и придают им зональный колорит.

Оценивая спектр жизненных форм жуужелиц в агроценозах лесостепной зоны с практической точки зрения, можно отметить следующее. Среди жуужелиц миксофитофагов, составляющих примерно 50% видового обилия, появляются вредные для сельскохозяйственных культур виды, как *Zabrus spinipes* F., значительно возрастает численность по сравнению с лесной зоной у таких вредных видов, как *Pseudophonus calceatus* Duft., *Anisodactylus signatus* Pz. Но в связи с общей мезофитностью условий, богатством растительного покрова и животного населения миксофитофаги находят себе обширную кормовую базу, не нанося существенный вред сельскохозяйственным культурам. Среди жуужелиц-зоофагов в агроценозах лесостепной зоны немало эффективных энтомофагов, относящихся к различным жизненным формам: эпигеобионты ходящие (виды родов *Carabus* L., *Calosoma* Web.), стратобионты поверхностно-подстилочные (виды рода *Bembidion* Latr.), подстильно-почвенные (виды рода *Pterostichus* Bon.), подстильно-трещинные (виды родов *Metabletus* Schm.-Goeb. и *Cymindis* Latr.), геобионты (*Brosicus* Panz.).

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУУЖЕЛИЦ СТЕПНОЙ ЗОНЫ

Почвенная фауна степной зоны, в том числе и жуужелицы, изучена сравнительно лучше, чем в других зонах. Это связано с насущными задачами изучения вредных и полезных животных в основных сельскохозяйственных районах, сосредоточенных главным образом в степной зоне.

Сведения о биотопическом распределении жуужелиц и их численности в степной зоне имеются во многих энтомологических и почвенно-зоологических работах [Арнольди, 1952, 1956; Гиляров, 1953, 1955, 1956, 1965; Федосимов, 1962; Юрлова, 1962; Мордкович, 1964, 1970, 1977; Титова, Жаворонкова, 1965; Петрусенко, 1967,

1969; Стебаев, Волковинцер, 1968; Фомичев, Миноранский, 1969; Григорьева, Жаворонкова, 1973 и др.]

Модельными районами степной зоны, в которых собран материал по комплексам жуужелиц в различных ландшафтах, были заповедник Аскания-Нова в Херсонской области и окрестности Деркула в Ворошиловградской. В Аскании-Нова Г. Н. Павловой [1974] детально изучено население жуужелиц в заповедной ковыльно-типчаковой степи и агроценозах. В окрестностях Деркула проведены классические почвенно-зоологические исследования под руководством М. С. Гилярова [1956] и К. В. Арнольди [1956]. При этом были получены данные по видовому составу и плотности жуужелиц в ковыльной степи, степных кустарниковых балках, байрачных лесах, искусственных лесонасаждениях, в пойме реки.

Набор жизненных форм жуужелиц и их видовой состав в различных ландшафтах степной зоны составлены по материалам из Ворошиловградской области.

Общий зональный и ландшафтные спектры жизненных форм жуужелиц степной зоны составлены в основном для этого района с привлечением материалов из Ростовской области по жуужелицам берегов водоемов и из Аскании-Нова — по жуужелицам заповедной степи и агроценозов (рис. 58, табл. 10—13). В степной зоне население жуужелиц разнообразно по составу видов и жизненных форм. В зональный спектр входят 16 групп жизненных форм, которые включают 111 видов. Зоофаги представлены 12 группами жизненных форм, а миксофитофаги — пятью группами. По видовому обилию в спектре класс зоофаги и класс миксофитофаги составляют по 50%, в то время как в лесной и лесостепной зонах зоофагов значительно больше, чем миксофитофагов. Преобладают по видовому обилию те же жизненные формы, что и в лесостепной зоне. Но при этом заметно уменьшается относительное обилие зоофагов стратобионтов-скважников поверхностно-подстилочных и подстилочных. Как и для лесостепной зоны, характерна группа жизненных форм стратобионтов подстильно-трещинных, связанных со степным ландшафтом. В состав зоофагов степной зоны дополнительно к набору жизненных форм, общих с лесостепью, появляются еще две группы. Это эндогеобионты — мелкие жуужелицы, обитающие в глубоких трещинах почвы. Они характеризуются плоским телом, слабой склеротизацией и депигментацией покровов. Вторая группа представлена

специализированными крупными зоофагами геобионтами роющими (головачами) с резко выраженными адаптациями к рытью (типа *Scarites* F.).

Видовое обилие класса миксофитофагов больше, чем в зоне хвойно-широколиственных лесов и в лесостепной зоне, в связи с увеличением площадей открытых ландшафтов, занятых степной растительностью или полевыми культурами. Среди миксофитофагов увеличивается число видов, относящихся к жизненным формам, специализированным к фитофагии и роющей деятельности (геохортобионты забродные, дитомоидные).

Ландшафтное распределение жизненных форм жуужелиц в степной зоне почти равномерное. Разнообразие жизненных форм жуужелиц несколько выше только по берегам водоемов. Ландшафтные спектры степной зоны по набору жизненных форм жуужелиц и их относительному обилию по числу видов обнаруживают большое сходство с таковыми в лесостепной зоне. Их отличительные особенности в большей мере касаются обилия жизненных форм по плотности.

В дубравах степной зоны, размещающихся в байраках и поймах рек, условия более мезофитные, чем в дубравах на плакорах лесостепной зоны. В связи с этим в них возрастает общая плотность и плотность стратобионтов-скважников поверхностно-подстилочных, убывает плотность стратобионтов зарывающихся.

В степи по сравнению с луговой степью возрастает плотность миксофитофагов, а из зоофагов увеличивается плотность стратобионтов-скважников подстильно-трещинных.

В степных кустарниковых балках самая обильная по плотности жизненная форма — стратобионты подстильно-трещинные. Плотность миксофитофагов здесь меньше, чем в степи на плакоре, и они более обильно представлены подстилочными формами — стратохортобионтами.

На полях степной зоны плотность миксофитофагов, особенно зарывающихся, достигает более 50%. Из зоофагов здесь преобладают по плотности стратобионты подстильно-почвенные и стратобионты зарывающиеся, в то время как на полях в лесной и лесостепной зонах чаще наибольшую плотность имеют стратобионты подстилочные или поверхностно-подстилочные.

Поймы рек степной зоны характеризуются большим ландшафтным разнообразием и богатым набором жизнен-

ных форм жуужелиц, имеющих как полизональное, так и зональное распространение.

В степной зоне наиболее эффективные энтомофаги относятся к поверхностно-обитающим эпигеобионтам ходящим (виды родов *Carabus* L., *Calosoma* Web.) и к стратобионтам-скважникам подстильно-трещинным (виды родов *Cymindis* Latr., *Brachinus* Web.). Миксофитофаги степной зоны более обильны и многообразны, чем лесостепной зоны, и среди них больше видов с выраженной специализацией к фитофагии. Многие из них питаются на диких растениях и сорняках, но ряд видов наносит вред сельскохозяйственным культурам: *Zabrus spinipes* F., *Pseudophonus calceatus* Duft.

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУУЖЕЛИЦ ПОЛУПУСТЫННОЙ ЗОНЫ

Изучение жуужелиц в составе почвенной фауны на крайнем юго-востоке европейской части СССР началось сравнительно недавно. В полупустынной зоне модельным районом исследования были окрестности Джаныбека в Северо-Западном Казахстане. Изучение населения жуужелиц проведено в глинистой полупустыне, в степной балке, на солончаках р. Хары, по берегам пресных водоемов, в лесонасаждениях и полях [Шарова, 1970а; Арнольди и др., 1971; Потапова, 1972]. обстоятельное изучение экологии жуужелиц в этом районе было проведено Н. А. Потаповой в 1970—1971 гг.

Набор жизненных форм жуужелиц и их видовой состав в различных ландшафтах этого района приведены. Общий зональный и ландшафтные спектры жизненных форм жуужелиц полупустынной зоны составлены также по материалам этого района (табл. 14, 15, рис. 58).

В зональный спектр полупустынной зоны входят 17 групп жизненных форм, относящихся к 146 видам. Большинство из них — зоофаги, представленные 13 группами. Видовое обилие зоофагов — 58%. Миксофитофаги представлены пятью группами, их видовое обилие — 42%. В спектре жизненных форм жуужелиц этой зоны по сравнению со степной увеличивается роль обитателей почвенного яруса и уменьшается обилие жизненных форм из подстилочного яруса, связанных с лесными ландшафтами. Основные отличия касаются относительного обилия групп жизненных форм по числу видов. В зональном спект-

ре полупустынной зоны по сравнению со степной практически исчезает группа подстилочных стратобионтов-скважников, характерных главным образом для лесной подстилки; резко сокращается группа ходящих эпигеобионтов, тяготеющих к мезофитным условиям. И, наоборот, увеличивается число видов, относящихся к жизненным формам, приспособленным к обитанию в аридных условиях. Это летающие эпигеобионты — активные дневные хищники, длинноногие, с сильно развитыми крыльями, органами чувств, с металлической окраской тела и густыми волосками, выполняющими роль терморегуляции. Особенно заметно возрастает число видов подстильно-трещинных стратобионтов-скважников, живущих в глубоких трещинах почвы, в сухой подстилке. У них очень плоское тело и укороченные надкрылья. Большим видовым обилием обладают полизональные жизненные формы: поверхностно-подстилочные стратобионты, обитающие в основном по берегам пресных и соленых водоемов, а также стратобионты зарывающиеся, наиболее часто встречающиеся на обрабатываемых землях. Миксофитофаги представлены, как и в степной зоне, геохортобионтами гарпаловидными, забродидными, дитомовидными. Но среди них возрастает роль видов с более выраженными адаптациями к рытью и лазанию по растениям (*Microderes* Fald.) и роющих видов с более скрытым образом жизни и способностью к сапрофагии (*Amara* s.g. *Amathitis* Zimm., *Harpalodema* Rtt., *Daptus* Fisch.-W.). Жизненные формы, преобладающие по видовому обилию в зональном спектре, отражают ландшафтные особенности природной зоны. Высокое обилие миксофитофагов, питание и развитие которых связано с травянистой растительностью, указывает на господство травянистого покрова как в зональных, так и интразональных ландшафтах. Стратобионты поверхностно-подстилочные из зоофагов — господствующая жизненная форма жуужелиц берегов водоемов. Стратобионты подстильно-трещинные — наиболее характерная жизненная форма степных и полупустынных ландшафтов. Стратобионты подстильно-почвенные характерны для ландшафтов с рыхлой почвой, на солончаках и в агроценозах.

Ландшафтное распределение жизненных форм жуужелиц в полупустынной зоне неравномерное. Разнообразие и плотность жуужелиц в зональных ландшафтах плакоров (глинистая полупустыня) значительно ниже, чем

в понижениях рельефа — падинах, обычно занятых полями, лесонасаждениями, а также по берегам водоемов. Ландшафтные спектры жизненных форм степных балок, полей сходны с таковыми в степной зоне, но отличаются более высокой относительной плотностью миксофитофагов (до 74%).

Спектры жизненных форм жуужелиц в аналогичных ландшафтах полупустынной и степной зон сходны по наборам и видовому обилию групп, но заметно отличаются по их плотности. В глинистой полупустыне, как и в степи степной зоны, доминируют миксофитофаги. По плотности они составляют 74% (против 41% в степи) и являются монодоминантами. В степных балках полупустынной зоны по сравнению с таковыми в степной зоне также возрастает плотность миксофитофагов до 59% (против 14% в степной зоне). В отличие от плакорной полупустыни в балках преимущественно обитают подстилочные миксофитофаги (стратохортобионты) и меньше роющих почвенных (геохортобионтов). Из хищников в степных балках по плотности преобладают стратобионты подстильно-трещинные (37%). В агроценозах по плотности доминируют миксофитофаги (геохортобионты — 36%) и зоофаги (стратобионты подстильно-трещинные — 18%).

Среди естественных ландшафтов наивысшим разнообразием жизненных форм и их полидоминантностью отличается население жуужелиц солончаков по берегам соленых рек и озер. Из зоофагов наиболее обильны по видовому составу и плотности стратобионты поверхностно-подстилочные, подстильно-трещинные. Высокой плотностью обладают некоторые стратобионты зарывающиеся.

В лесонасаждениях наблюдается высокая концентрация жуужелиц. Для насаждений Джаныбекского стационара отмечено 94 вида жуужелиц, относящихся к 13 жизненным формам. В лесонасаждениях полупустынной зоны создаются мезофитные условия, благоприятные для существования многих видов жуужелиц. Распределение жуужелиц в лесополосах неравномерное, что отражается на показателях численности: средняя плотность на 1 м² ниже, чем в полупустыне, а динамическая плотность значительно выше. В лесополосах с пропахиваемыми междурядьями значительно больше отлавливается хищных жуужелиц, чем в полупустыне. Все это свидетельствует о том, что в условиях полупустыни лесополосы могут служить мощным резервуаром для накопления полезных энтомофа-

гов-жуужелиц. В ксерофитных условиях полупустыни без поливного земледелия почти не встречаются специализированные фитофаги, столь характерные для полей степной зоны, а также орошаемых земель пустынной зоны.

Многоядные миксофитофаги полупустынной зоны не отмечены как вредители полевых культур. В целом комплексы жуужелиц в условиях полупустыни могут быть оценены как полезные энтомофаги. В агроценозах наиболее эффективны жуужелицы-зоофаги стратобионты подстилочно-трещинные (типа *Cymindis* Latr.) и подстилочно-почвенные (типа *Pterostichus* Bon.) с полускрытым образом жизни и тесно связанные с почвенным ярусом.

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУУЖЕЛИЦ ПУСТЫННОЙ ЗОНЫ

Пустынная зона СССР располагается в основном за пределами европейской части СССР, но отдельные пятна пустынных ландшафтов встречаются в ее юго-восточных пределах. Для выявления зонально-ландшафтных закономерностей распределения жизненных форм жуужелиц в европейской части СССР было необходимо сравнение населения жуужелиц полупустынной зоны этого региона с таковым пустынной зоны в сопредельных районах Казахстана и Средней Азии.

Литература по фауне жуужелиц пустынной зоны СССР обширна. В монографии О. Л. Крыжановского [1965] дано широкое обобщение всех накопленных в отечественной энтомологии сведений по фауне, ландшафтному распределению и экологии жуужелиц в пустынях Средней Азии на фоне характеристики состава и анализа путей происхождения наземной фауны Средней Азии. Данные из монографии О. Л. Крыжановского были использованы для выявления общего набора жизненных форм жуужелиц пустынной зоны Средней Азии (без горных областей) (см. рис. 56, 57). Кроме того, на основании сведений О. Л. Крыжановского по ландшафтному распределению жуужелиц в пустынях были составлены ориентировочные спектры жизненных форм жуужелиц по числу видов для ландшафтов глинистой и песчаной пустынь (см. табл. 14, 15, рис. 59, 60).

Сведения о структуре населения жуужелиц в пустынной зоне нами получены в Южном Казахстане (Кзыл-Ординская обл.) во время экспедиции 1971 г. Исследования

проведены в песчаной пустыне на плакоре и в долине высохшего русла среди зарослей тамариксов, по берегам пресных и соленых водоемов и на орошаемых полях. Набор жизненных форм жуужелиц и их видовой состав в нескольких ландшафтах этого модельного района исследования приведены на табл. 14. Общий зональный и ландшафтные спектры жизненных форм жуужелиц составлены по материалам этого района (см. табл. 15). В пустынной зоне обнаружилось наибольшее богатство жизненных форм жуужелиц, которые обитают в разнообразных ландшафтах и особенно обильно представлены в оазисах. Об этом свидетельствует набор жизненных форм жуужелиц (см. рис. 56). В состав зонального спектра входят жизненные формы жуужелиц — индикаторы пустынь: эпигеобионты летающие с сумеречной активностью, эпигеобионты ходящие (пустынные ксерофилы), стратобионты зарывающиеся почвенно-трещинные, псаммоколимбеты барханские.

В общий зональный спектр, составленный по материалам модельного района, входят 13 групп жизненных форм, включающих 83 вида. В спектре преобладают зоофаги (68%), а на долю миксофитофагов приходится 32% видового обилия, что связано с сокращением растительного покрова в пустынной зоне. Среди зоофагов преобладают скрытоживущие формы (стратобионты-скважинники подстилочно-трещинные, эндогеобионты, стратобионты зарывающиеся почвенно-трещинные), обитатели скважин почвы, а также роющие геобионты. Высокое обилие в спектре стратобионтов-скважников поверхностно-подстилочных связано с тем, что они представлены большим видовым разнообразием по берегам водоемов. Среди миксофитофагов в общем спектре преобладают геохортобионты гарпалоидные с хорошо выраженными адаптациями к рытью.

Ландшафтные спектры пустынной зоны резко отличаются от таковых в других, ранее рассмотренных зонах по числу и наборам жизненных форм и их видовому обилию. На плакорах, в пустынных формациях население жуужелиц характеризуется бедностью видового состава, низкой численностью, крайней неравномерностью и разреженностью распределения. В песчаной пустыне было нами зарегистрировано три вида жуужелиц, относящихся исключительно к зоофагам из разных групп жизненных форм, общих по встречаемости со степью: эпигеобионтам летающим, ботробионтам и геобионтам роющим (головачам).

В песчаной пустыне вне плакоров, например по склонам и в долинах высохших рек с зарослями тамарикса и участками травянистой растительности, жуужелицы встречаются чаще. Из зоофагов здесь обнаружены стратобионты подстильно-трещинные и несколько представителей класса миксофитофагов. Большинство жуужелиц в пустынной зоне сосредоточены в мезофитных и гигрофитных условиях — по берегам водоемов на орошаемых землях. Спектры жизненных форм жуужелиц, обитающих по берегам водоемов, сходны с таковыми в полупустынной и степной зонах. На орошаемых полях пустынной зоны практически исчезают поверхностные обитатели почвы (эпигеобионты, стратобионты поверхностно-подстилочные) и встречаются только скрытоживущие и роющие формы (стратобионты подстильно-трещинные, геобионты). Среди миксофитофагов больше всего геохортобионтов.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУУЖЕЛИЦ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

После обзора зональных и ландшафтных спектров жизненных форм жуужелиц каждой природной зоны перейдем к их сравнительной характеристике для выяснения общих закономерностей ландшафтно-зонального распределения жизненных форм.

С этой целью в работе проведено:

- 1) сравнение зональных наборов жизненных форм отдельно для имаго и личинок жуужелиц (см. рис. 56, 57);
- 2) сопоставление зональных спектров жизненных форм имаго жуужелиц по числу видов в модельных районах (см. рис. 58);
- 3) сопоставление ландшафтных спектров жизненных форм имаго жуужелиц в открытых зональных ландшафтах плакоров по числу видов в модельных районах (рис. 59);
- 4) сопоставление ландшафтных спектров доминантных жизненных форм имаго жуужелиц в открытых зональных ландшафтах плакоров по числу видов и по плотности особей в почве на 1 м² в модельных районах (см. рис. 60);
- 5) сопоставление ландшафтных спектров жизненных форм имаго жуужелиц в однотипных ландшафтах разных зон по числу видов (см. рис. 61).

Сравнение наборов жизненных форм имаго жуужелиц в различных ландшафтных зонах европейской части СССР и пустынной зоне Средней Азии показало, что разнообразие жизненных форм нарастает с севера на юг (см. рис. 56, 57). В тундровой зоне отмечено наименьшее число групп жизненных форм, а в пустынной — наибольшее. Многообразие жизненных форм жуужелиц в пустынной зоне объясняется широким освоением жуужелицами разнообразных ландшафтов этой зоны с контрастными почвенно-растительными и микроклиматическими условиями: песчаных, глинистых, каменистых, солончаковых пустынь, эфемеровых ландшафтов, тугаев и околородных формаций. Это связано также с потеплением климата к югу и увеличением сезона активности жуужелиц.

Нарастание многообразия жизненных форм жуужелиц к югу подтверждает идею Жаннеля [Jeannel, 1941, 1942] о происхождении жуужелиц в условиях тропического, а не умеренного климата.

При сравнении зональных наборов жизненных форм имаго обращает на себя внимание и другая закономерность распределения жизненных форм. Жизненные формы жуужелиц имеют разные типы зонального распределения. Многие жизненные формы встречаются во всех зонах или почти во всех зонах. Это жизненные формы с полизональным распространением: хортобионты стеблевые, листовые, эпигеобионты ходящие (крупные), летающие, бегающие, стратобионты поверхностно-подстилочные, подстилочные, и т. д. (см. рис. 56). Другие жизненные формы встречаются в одной или в двух-трех смежных зонах. Это жизненные формы с зональным распространением. Так, только в зоне тайги встречаются эпигеобионты бегающие (мелкие), стратобионты подкорневые, геобионты бегающие — роющие (узкоголовые) (см. рис. 56). В пустынной зоне встречаются такие специфичные для условий этой зоны жизненные формы, как эпигеобионты летающие с сумеречной активностью, эпигеобионты ходящие (крупные) — ксерофилы, стратобионты почвенно-трещинные, псаммоколимбеты барханные.

Сходные закономерности прослеживаются при сравнении зональных наборов жизненных форм личинок жуужелиц (см. рис. 57). Разнообразие жизненных форм личинок жуужелиц нарастает по зонам с севера на юг. Жизненные формы личинок также могут иметь полизональное или зональное распространение. Полизональное распро-

странение жизненных форм у личинок более выражено, чем у имаго. Более скрытый образ жизни личинок определяет их меньшую зависимость от смены климата в разных зонах, чем у имаго. В зональной смене наборов жизненных форм у личинок наблюдается еще одна существенная особенность. В тундровой зоне встречаются жизненные формы личинок жужелиц только с полускрытым образом жизни в верхнем слое почвы (гемикриптобионты). Вечная мерзлота и насыщенность почвы влагой создают неблагоприятные условия для существования беспозвоночных в более глубоких слоях почвы, что уже отмечалось Ю. И. Черновым [1968]. В пустынной зоне набор жизненных форм личинок жужелиц отличается большим разнообразием и наличием самого большого числа жизненных форм со скрытым образом жизни (криптобионтов). Аридность климата способствует широкому распространению скрытоживущих форм.

Зональные спектры жизненных форм имаго жужелиц по числу видов в модельных районах закономерно меняются от зоны к зоне (см. рис. 58).

Соотношение жизненных форм по числу видов изменяется по зонам следующим образом. Жизненные формы класса зоофагов господствуют в тундровой зоне (93%), преобладают в подзоне хвойно-широколиственных лесов (75%), лесостепной (65%) и пустынной (68%), а в степной и полупустынной зонах они составляют около 50%.

Видовое обилие класса миксофитофагов, связанных с луговыми и степными ландшафтами, бедное в тундровой зоне (7%), постепенно нарастает к степной и полупустынной зонам (около 50%), а затем падает в зоне пустынь (32%).

Среди класса зоофагов в направлении от тундровой зоны к пустынной увеличивается обилие жизненных форм почвенного яруса, ведущих более скрытый образ жизни, и уменьшается обилие форм напочвенного и подстилочного ярусов. Это определяется прежде всего нарастанием континентальности и засушливости климата к югу. Среди миксофитофагов к югу увеличивается обилие форм с выраженными адаптациями к рытью в почве, лазанию по растениям и к фитофагии.

Каждая зона имеет одну или несколько доминантных по числу видов жизненных форм. Наблюдается зональная смена доминантных жизненных форм с наибольшим видовым многообразием. В тундровой зоне преобладают зоофаги

из напочвенного яруса, в лесных — зоофаги из напочвенного и подстилочного ярусов, в лесостепной, степной и полупустынной — миксофитофаги, а также зоофаги почвенного яруса, а в пустынной — зоофаги почвенного яруса. Составом доминантных жизненных форм определяется адаптационный облик населения жужелиц в каждой зоне.

Ландшафтные спектры жизненных форм жужелиц в однотипных формациях разных природных зон обнаруживают относительную стабильность. Видовой состав населения жужелиц при этом может изменяться достаточно резко, а морфоадаптивный облик населения сохраняет постоянство.

Спектры жизненных форм жужелиц лесных ландшафтов лесных, лесостепной и степной зон сходны и характеризуются преобладанием по числу видов и плотности зоофагов стратобионтов-скважников подстилочных. На рис. 59 приведены спектры жизненных форм жужелиц по числу видов для ельников лесных зон и дубрав подзоны хвойно-широколиственных лесов, лесостепной и степной зон. Для составления указанных спектров были использованы опубликованные материалы по видовому составу жужелиц в разных районах [Арнольди, 1952; Перель, 1962; Васильева, 1971; Шарова, 1971; Арнольди и др., 1972; Арнольди, Матвеев, 1973]. При относительной стабильности спектров жизненных форм жужелиц в лесных ландшафтах в них проявляются некоторые черты зональности.

В темнохвойных лесах (ельниках) наблюдается увеличение общего числа видов в составе населения жужелиц в направлении от северной тайги к подзоне хвойно-широколиственных лесов. При этом увеличивается видовое обилие жужелиц, относящихся к зоофагам стратобионтам-скважникам подстилочным и эпигеобионтам. Вместе с тем в подзоне хвойно-широколиственных лесов наблюдается исчезновение жизненных форм, свойственных таежным лесам (геохортобионты бегающе-роющие типа *Miscodera*).

В дубравах население жужелиц к югу становится богаче по видовому составу. Увеличивается видовое обилие жизненных форм миксофитофагов. В дубравах лесостепной и степной зон в отличие от таковых в лесной зоне встречаются жизненные формы, свойственные этим зонам (зоофаги стратобионты-скважники подстильно-трещинные и ботриобионты).

Спектры жизненных форм жужелиц степных ландшафтов в лесостепной, степной и полупустынной зонах сходны и характеризуются преобладанием миксофитофагов по числу видов и плотности особей. Различия в спектрах сводятся главным образом к увеличению в южных степях обилия миксофитофагов и к сокращению эпигеобионтов бегающих (см. рис. 59). Эти спектры составлены по материалам из модельных районов ландшафтных зон.

В ландшафтных спектрах жизненных форм жужелиц зональных ландшафтов плакоров прослеживается их смена по зонам. На плакорах наиболее четко выражены собственно зональные климатические и почвенно-растительные условия, что существенно отражается и на жизненных формах жужелиц (см. рис. 59).

В мохово-лишайниковой тундре зарегистрировано 5 групп жизненных форм жужелиц, среди которых преобладают по числу видов зоофаги эпигеобионты ходящие и стратобионты поверхностно-подстилочные и подстильно-почвенные (см. рис. 59, I).

В темнохвойных лесах на плакорах зоны хвойно-широколиственных лесов — 11 групп жизненных форм жужелиц (см. рис. 61). Доминируют по обилию видов и плотности стратобионты подстилочные из класса зоофагов. На суходольных лугах плакоров преобладают миксофитофаги (см. рис. 60).

В дубравах лесостепной зоны спектры жизненных форм жужелиц близки по набору к таковым в подзоне хвойно-широколиственных лесов, но отличаются полидоминантностью жизненных форм. Здесь преобладают по видовому обилию и плотности разнообразные группы стратобионтов из зоофагов и заметна роль миксофитофагов (см. рис. 61).

В степных ландшафтах лесостепной, степной и полупустынной зон спектры жизненных форм жужелиц близки (см. рис. 59). В спектрах 13—15 групп жизненных форм. Доминируют по числу видов и плотности миксофитофаги, а среди зоофагов преобладают стратобионты подстильно-трещинные. С нарастанием ксерофитности климата в южных степях увеличивается обилие некоторых жизненных форм, адаптивных к таким условиям (эпигеобионты летающие, ботробионты).

В глинистых и песчаных пустынях на плакорах пустынной зоны спектры жизненных форм жужелиц менее разнообразны (см. рис. 59). В песчаных пустынях отмечено шесть групп жизненных форм из класса зоофагов с ярко

выраженными адаптациями к ксерофитности обитания.

Таким образом, выяснилось, что спектры жизненных форм специфичны для ландшафтов одного типа в разных зонах и для каждой зоны в целом и потому могут служить индикаторами населения жужелиц в ландшафтах и зонах.

ХАРАКТЕР ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ИНДИКАЦИОННАЯ РОЛЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУЖЕЛИЦ

Для жизненных форм жужелиц выявлены два типа зонального распределения. Зональный тип распространения характерен для жизненных форм, связанных с плакорными, собственно зональными ландшафтами. За пределы зон они проникают за счет экстразональности. Это стенобионтные жизненные формы, специализированные к обитанию в условиях данного ландшафта. Такие жизненные формы — индикаторы населения жужелиц зональных ландшафтов. Например, дендрозепигеобионты характерны для дубрав лесостепной зоны, ботробионты — для степных ландшафтов степной зоны, псаммоколимбеты барханные — для песчаных пустынь. Полизональный тип распространения более обычен для жизненных форм жужелиц. Одни из них — эврибионты — встречаются как в зональных ландшафтах плакоров, так и в интразональных ландшафтах. Такие жизненные формы обладают широкой экологической пластичностью. Например, геохортобионты гарпалоидные из класса миксофитофагов обитают в степных и луговых ландшафтах нескольких зон. Из класса зоофагов к полизональным эврибионтам относятся стратобионты поверхностно-подстилочные и геобионты роющие. Многие из эврибионтных жизненных форм доминируют по числу видов и плотности только в определенных ландшафтах, для населения которых они могут служить количественными индикаторами. Другие жизненные формы с полизональным распространением — стенобионты — приурочены к интразональным ландшафтам или к условиям аazonального характера. Например, эпигеобионты бегающие, хортобионты стеблевые, псаммоколимбеты прибрежные из зоофагов обитают по берегам рек или на болотах во всех зонах. Такие жизненные формы могут быть индикаторами населения жужелиц определенных ландшафтов.

Для жизненных форм жужелиц с полизональным распространением и широкой экологической пластичностью

можно применить принцип зональной смены местообитаний [Бей-Биенко, 1930]. Биологический принцип смены местообитаний Г. Я. Бей-Биенко [1930, 1966] применительно к зонально-ландшафтному распределению жизненных форм насекомых еще не освещался в литературе. На первый взгляд кажется неправомерной постановка этого вопроса. Ведь широко известно и принято определение Д. Н. Кашкарова [1938], что в «жизненной форме, как в зеркале, отражаются главнейшие черты местообитания видов...». Однако, как это рассмотрено в настоящей работе, у жуков-жужелиц жизненные формы могут обладать достаточно широкой экологической пластичностью и встречаться в ряде ландшафтов и зон. В их морфоадаптивном облике отражается приспособленность к обитанию в определенном ярусе биоценозов, способу питания, движения. Эти черты жизненных форм постоянны в разных ландшафтно-зональных условиях, хотя видовой состав каждой жизненной формы меняется по зонам. Смена местообитания у жизненных форм жужелиц носит постепенный, количественный характер, как это отмечал для видов саранчовых И. В. Стебаев [1974]. Смена местообитаний выражается в расширении или сужении набора использованных ландшафтов, захвате новых ландшафтов и оставлении занимаемых в предыдущей зоне. Так, например, жизненная форма зоофагов эпигеобионтов ходящих в тундровой зоне встречается в мохово-лишайниковой тундре, и ее видовое обилие бедное. В лесных и лесостепной зонах эта жизненная форма встречается во всех ландшафтах и характеризуется богатством видов. Далее, в степной, полупустынной и пустынной зонах они занимают преимущественно мезофитные условия, последовательно сокращаются обилие видов этой жизненной формы и число занимаемых ею ландшафтов. Сходная закономерность наблюдается у зоофагов стратобионтов-скважников поверхностно-подстилочных, подстилочных. Тенденция жизненных форм к расширению занимаемых ландшафтов и увеличению видового многообразия к югу до пустынной зоны обнаруживается у зоофагов стратобионтов-скважников подстильно-трещинных, эндогеобионтов и у миксофитофагов геохортобионтов гарпалоидных. Жизненные формы, которым свойственна зональная смена местообитаний, обладают значительным обилием только в определенных ландшафтах и как доминанты характеризуют морфоэкологический облик населения жужелиц.

ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУЖЕЛИЦ КАК ОТРАЖЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ СЕМЕЙСТВА

Роль зональности в процессе эволюции насекомых велика. Современное зональное распределение видов проливает свет на их эволюцию. Полученные данные о ландшафтно-зональном распределении жизненных форм жужелиц позволяют высказать некоторые предположения о возможной последовательности освоения жужелицами ландшафтов в процессе эволюции. Более обстоятельно эта проблема может быть освещена при условии изученности ландшафтно-зонального распределения жизненных форм жужелиц на значительных территориях земного шара с охватом тропических областей.

Сопоставление особенностей ландшафтного распределения жизненных форм жужелиц со степенью их эволюционной продвинутости позволило выявить некоторые исторические связи жизненных форм с ландшафтами и высказать предположение о последовательности заселения ландшафтов жужелицами в процессе эволюции.

Наиболее примитивные жизненные формы встречаются исключительно по берегам рек. Это зоофаги эпигеобионты ходящие (мелкие), к ним относятся жужелицы гримитивного подсем. (*Trachypachinae*). Население жужелиц берегов водоемов во всех зонах характеризуется наибольшим разнообразием жизненных форм, особенно в южных широтах. Это подтверждает идею о том, что берега водоемов были, по-видимому, исходным ландшафтом в эволюции жужелиц.

Из континентальных ландшафтов жужелицы, вероятно, в первую очередь освоили леса, где жизненные формы разнообразны и среди них много близких к примитивным. Это скорее всего были тропические леса, где видовой состав и морфоэкологическое разнообразие жужелиц значительно богаче, чем в лесах умеренного климата. Это согласуется с гипотезой Жаннеля о тропических областях как центре происхождения и эволюции жужелиц. Вероятно, в более позднее историческое время жужелицы освоили степные и пустынные ландшафты, характеризующиеся более специализированными жизненными формами. Таким образом, в освоении ландшафтов жужелицы, по-видимому, переходили от гигрофитных условий обитания к мезофитным, а затем к ксерофитным.

Используя метод спектров жизненных форм, удалось установить следующие закономерности ландшафтно-зонального распределения жизненных форм жуужелиц в европейской части СССР:

1) спектры жизненных форм — хорошие индикаторы населения жуужелиц в каждой природной зоне и в каждом типе ландшафта как зонального, так и интразонального распространения;

2) состав доминантных жизненных форм в спектре определяет адаптационный облик населения в каждом типе ландшафта и зоны;

3) зональный тип распространения свойствен жизненным формам жуужелиц, обитающих только на плакорах, а полизональный — формам, обитающим в интразональных ландшафтах;

4) разнообразие жизненных форм жуужелиц в зонах европейской части СССР нарастает с севера на юг, а в зональных ландшафтах плакоров нарастает от зоны тундры к степной зоне, а затем убывает к пустынной зоне;

5) разнообразие жизненных форм жуужелиц в ландшафтах каждой зоны — наивысшее во влажных местобитаниях и наименьшее в засушливых условиях;

6) в составе жизненных форм жуужелиц природных зон к югу увеличивается разнообразие миксофитофагов, трофически связанных со злаковой растительностью, а среди зоофагов нарастает число форм, роющих и скрытоживущих в почве. В ландшафтах с разреженным растительным покровом господствуют зоофаги.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Т а б л и ц а 6

Жизненные формы имаго жуужелиц и их видовой состав в ландшафтах зоны хвойно-широколиственных лесов Московской обл., Литовская ССР)

Жизненные формы	Вид	Леса		Луга		Поля		Берега водоемов	
		1	2	3	4	5	6	7	
Класс Зоофаги	<i>Odocoileus melanura</i> L. <i>Lebia crux-minor</i> L. <i>L. chlorocephala</i> Hoffm.			+					
Подкласс Фитобиос					++				
Группа хортобионты стеблевые									
Группа хортобионты листовые	<i>Cicindela silvatica</i> L. <i>C. campestris</i> L. <i>C. hybrida</i> L. <i>Calosoma auroripunctatum</i> Hb. <i>Carabus arcensis</i> Hbst. <i>C. cancellatus</i> Hl. <i>C. granulatus</i> L. <i>C. n. moralis</i> Müll. <i>C. nortensis</i> L. <i>C. clathratus</i> L.								
Подкласс Эпигеобиос									
Группа эпигеобионты логтающие									
Группа эпигеобионты ходящие									

278 Таблица 6 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Леса		Луга		Поля	Берега водоемов	
		1	2	3	4	5	6	7
Группа эпигеобионты бегающие	<i>C. nitens</i> L.		+					
	<i>C. convexus</i> F.		+		+	+		
	<i>Asaphidion flavipes</i> L.					+		
	<i>Elaphrus cupreus</i> Duft.						+	+
	<i>E. riparius</i> L.						+	+
	<i>Bembidion argenteolum</i> Ahr.						+	
	<i>B. azurens</i> Torre.						+	
Подкласс Стратобиос	<i>B. liturale</i> Ol.						+	
Серия Стратобионты-скважники								
Группа поверхностно-подстилочные	<i>Notiophilus aquaticus</i> L.		+			+		
	<i>N. palustris</i> Duft.	+	+					
	<i>N. biguttatus</i> F.	+	+			+		
	<i>Loricera pilicornis</i> F.	+	+	+		+		+
	<i>Bembidion ustulatum</i> L.					+	+	
	<i>B. biguttatum</i> F.		+			+	+	+
	<i>B. lampros</i> Hbst.	+	+	+	+	+		
	<i>B. properans</i> Steph.	+				+	+	+
	<i>B. quadrimaculatum</i> L.		+			+	+	
	<i>Bembidion f-moratum</i> Sturm.						+	
	<i>B. schueppeli</i> Dej.						+	+
	<i>B. pallidipenne</i> Hl.						+	+
	<i>B. doris</i> Gyll.					+	+	

Таблица 6 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Леса		Луга		Поля	Берега водоемов	
		1	2	3	4	5	6	7
Группа поверхностно-подстилочные	<i>B. semipunctatum</i> Den.						+	+
	<i>B. obliquum</i> Stm.						+	+
	<i>B. assimile</i> Gyll.						+	+
	<i>B. gilvipes</i> Steph.						+	+
	<i>B. neresheimer</i> Müll.						+	
	<i>B. guttula</i> Fh.						+	
	<i>B. octomaculatum</i> Goeze.						+	+
	<i>B. dentellum</i> Th.						+	+
	<i>Badister bipustulatus</i> F.	+	+				+	+
	<i>B. unipustulatus</i> Bon.						+	+
	<i>Chlaenius tristis</i> Schall.						+	+
	<i>Ch. nigricornis</i> F.						+	+
	<i>Oodes helopioides</i> F.			+			+	+
	<i>Panagaeus crux-major</i> L.						+	+
	<i>Agonum sexpunctatum</i> L.					+		+
	<i>A. viduum</i> Duft.						+	
	<i>A. impressum</i> Pz.						+	
<i>A. mülleri</i> Hbst.			+		+			
<i>A. dorsale</i> Pont.					+			
Группа подстилочные	<i>Trechus secalis</i> Payk.	+	+	+	+	+		
	<i>T. quadristriatus</i> Schrnk.	+				+		
	<i>T. rubens</i> F.						+	
	<i>Badister lacertosus</i> Sturm.	+					+	
	<i>B. peltatus</i> Pz.						+	+

280 Таблица 6 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Леса		Луга		Поля	Берега водоемов	
		1	2	3	4	5	6	7
Группа подстилочные	<i>B. sodalis</i> Duft.						+	
	<i>Leistus rufescens</i> F.	+	+				+	
	<i>Patrobus excavatus</i> Payk.	+	+			+		
	<i>Stomis pumicatus</i> Pz.		+				+	
	<i>Pterostichus vernalis</i> Panz.			+	+	+	+	+
	<i>P. strenuus</i> Panz.	+	+	+			+	+
	<i>P. diligens</i> Sturm.		+	+			+	+
	<i>P. minor</i> Gyll.						+	+
	<i>Agonum assimile</i> Payk.	+	+	+		+		
	<i>A. obscurum</i> Hbst.	+	+				+	
	<i>A. juliginosum</i> Pz.						+	+
	<i>A. micans</i> Nic.						+	+
	<i>A. piceum</i> L.						+	+
	<i>Synuchus nivalis</i> Payk.	+		+	+	+		
	<i>Calathus halensis</i> Schall.					+		
	<i>C. fuscipes</i> Panz.				+	+		
<i>C. ambiguus</i> Payk.	+				+	+		
<i>C. erratus</i> C. Sahlb.	+				+			
<i>C. micropterus</i> Duft.	+	+	+	+	+	+		
<i>C. melanocephalus</i> Duft.	+	+	+	+	+	+		
Группа подстилично-трещинные	<i>Metabletus foveatus</i> Fourk.					+		
Группа подстилично-подкорные	<i>Dromius agilis</i> F.	+						
	<i>D. quadraticollis</i> A. Moog.	+						

Таблица 6 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Леса		Луга		Поля	Берега водоемов	
		1	2	3	4	5	6	7
Серия Стратобионты зарывающиеся Группа подстилично-почвенные	<i>Pterostichus lepidus</i> Leske.		+	+	+	+		
	<i>P. punctulatus</i> Schall.		+			+		
	<i>P. cupreus</i> L.		+	+	+	+		
	<i>P. versicolor</i> Sturm.		+	+	+	+	+	
	<i>P. niger</i> Schall.	+	+	+	+	+		
	<i>P. nigrita</i> F.					+	+	+
	<i>P. anthracinus</i> Hl.						+	+
	<i>P. aterrimus</i> Hbst.							+
	<i>P. oblongopunctatus</i> F.	+	+	+	+	+		
	<i>P. melanarius</i> Hl.	+	+	+	+	+		
Подкласс Геобиос								
Группа бегающе-роющие (головачи)	<i>Broscus cephalotes</i> L.						+	
Группа геобионты роющие (узкоголовые)	<i>Clivina fossor</i> L.					+	+	+
	<i>Dyschirius aeneus</i> Dej.						+	+
	<i>D. globosus</i> Hbst.						+	+
	<i>D. arenosus</i> Steph.						+	+
<i>D. nitidus</i> Dej.						+	+	
Подкласс Псаммоколимабеты								
Группа прибрежные	<i>Omopron limbatum</i> F.						+	

Таблица 6 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Леса		Луга		Поля	Берега водоемов	
		1	2	3	4	5	6	7
Класс Миксофитофаги								
Подкласс Стратобиос								
Группа стратобионты-скважники	<i>Amara familiaris</i> Duft. <i>A. tibialis</i> Payk. <i>A. brunnea</i> Gyll. <i>A. lunicollis</i> Schdt. <i>Stenolophus mixtus</i> Hbst. <i>Acupalpus meridianus</i> L. <i>A. dorsalis</i> F. <i>A. exiguus</i> Dej. <i>Anthracus consputus</i> Duft.	+	+	+	+	+	+	+
Подкласс Стратохортобиос								
Группа стратохортобионты	<i>Amara plebeja</i> Gyll. <i>Ophonus puncticollis</i> Pk. <i>Pseudophonus rufipes</i> Deg. <i>P. griseus</i> Panz. <i>Diachromus germanus</i> L.	+	+		+	+		
Подкласс Геохортобиос								
Группа геохортобионты гарпалоидные	<i>Amara eurynota</i> Panz. <i>A. similata</i> Gyll. <i>A. ovata</i> F.		+		+	+		

Таблица 6 (окончание)

Жизненные формы	Вид	Леса		Луга		Поля	Берега водоемов	
		1	2	3	4	5	6	7
Группа геохортобионты гарпалоидные	<i>A. nitida</i> Sturm. <i>A. aenea</i> Deg. <i>A. communis</i> Panz. <i>A. bifrons</i> Gyll. <i>A. ingenua</i> Duft. <i>A. fulva</i> Deg. <i>A. consularis</i> Duft. <i>A. apicaria</i> Payk. <i>A. majuscula</i> Chd. <i>A. equestris</i> Duft. <i>A. (cyrtotus) aulica</i> Chd. <i>Harpalus affinis</i> Schrnk. <i>H. distinguendus</i> Duft. <i>H. smaragdinus</i> Duft. <i>H. rubripes</i> Duft. <i>H. luteicornis</i> Duft. <i>H. latus</i> L. <i>H. quadripunctatus</i> Dej. <i>H. tardus</i> Panz. <i>Anisodactylus binotatus</i> F.		+	+	+	+	+	+
Итого видов		34	49	24	34	70	59	41

Условные обозначения: 1 — ельник; 2 — мелколиственные леса; 3 — заливной луг; 4 — суходольный луг; 5 — поле; 6 — берег Немана и Куршского залива; 7 — низовое болото Жувинтас.

Спектры жизненных форм жукелиц зоны хвойно-широколиственных лесов по числу видов *

Группа	Ландшафтные спектры							Зональ- ный спектр
	ельник	березняк	заливной луг	суходоль- ный луг	поле	берег реки	болото	
Зоофаги	3 $\frac{88}{-}$	32 $\frac{65}{-}$	21 $\frac{87}{-}$	15 $\frac{44}{-}$	4 $\frac{57}{-}$	51 $\frac{86}{-}$	37 $\frac{90}{-}$	98 $\frac{72}{-}$
1. Хортобионты стеблевые			1			1	1	1
2. Хортобионты листовые				2				2
3. Эпигеобионты летающие	1		1			1		3
4. Эпигеобионты ходящие	5 $\frac{15}{-}$	7 $\frac{14}{9}$	1	1 $\frac{10}{-}$	6		2	9
5. Эпигеобионты бегающие					1	5 $\frac{8}{17}$	2 $\frac{11}{-}$	6
6. Стратобионты-скважинки поверхност- но-подстилочные	6 $\frac{18}{-}$	8 $\frac{16}{-}$	4 $\frac{27}{-}$	1	11 $\frac{46}{45}$	21 $\frac{36}{45}$	17 $\frac{41}{53}$	32 $\frac{24}{-}$
7. Стратобионты-скважинки подстилоч- ные	13 $\frac{38}{78}$	1 $\frac{20}{40}$	8 $\frac{33}{32}$	6 $\frac{17}{10}$	12 $\frac{17}{-}$	14 $\frac{24}{-}$	7 $\frac{17}{-}$	25 $\frac{19}{-}$
8. Стратобионты-скважинки подстилоч- но-гребенные					1			1
9. Стратобионты-скважинки подстилоч- но-подкорные	2							2

Таблица 7 (окончание)

Группа	Ландшафтные спектры							Зональ- ный спектр
	ельник	березняк	заливной луг	сухо- дольный луг	поле	берег реки	болото	
10. Стратобионты зарывающиеся подсти- лочно-почвенные	3 $\frac{7}{-}$	7 $\frac{14}{-}$	6 $\frac{25}{13}$	5 $\frac{17}{8}$	7	3	3	10 $\frac{7}{-}$
11. Геобионты бегающе-роющие					1			1
12. Геобионты роющие					1	5 $\frac{6}{23}$	5 $\frac{12}{17}$	5
13. Псаммоколимбеты прибрежные						1		1
Миксофитофаги	4 $\frac{12}{-}$	17 $\frac{35}{-}$	3 $\frac{13}{-}$	19 $\frac{56}{-}$	3 $\frac{43}{-}$	8 $\frac{14}{-}$	4 $\frac{10}{-}$	37 $\frac{28}{-}$
14. Стратобионты	1	4 $\frac{10}{-}$	1 $\frac{14}{-}$	2	4	6 $\frac{10}{-}$	3	9
15. Стратохортобионты	1	2		2	4			5
16. Геохортобионты гарпалоидные	2	11 $\frac{24}{7}$	2 $\frac{7}{-}$	15 $\frac{46}{38}$	22 $\frac{32}{43}$	2	1	23 $\frac{17}{-}$
Итого видов	24	49	24	34	70	59	41	135
Итого форм	9	7	8	8	11	10	9	16
Плотность на 1 м ²	6.6	12.7	5.9	9.3	32.5	7.1	59.8	

* Обилие в % указано для доминантных форм: в числителе — по числу видов, в знаменателе — по плотности (для табл. 7, 9, 11, 12, 15, 17).

Жизненные формы имаго жужелиц и их видовой состав в ландшафтах лесостепной зоны (Курск, ЦЧЗ)

Жизненные формы	Вид	Дубра- ва	Лесные поляны	Степь	Поле
Класс Зоофаги					
Подкласс Фитобиос	<i>Lebia chlorocephala</i> Hoffm.		+		
Группа хортобионты листовые					
Подкласс Эпигеобиос					
Группа эпигеобионты ходящие (крупные)	<i>Calosoma investigator</i> Ill.				+
	<i>Carabus stscheglovi</i> Mnnh.			+	
	<i>C. excellens</i> F.			+	
	<i>C. fossulatus</i> F.-W.	+		+	+
	<i>C. marginalis</i> F.	+	+	+	+
	<i>C. convexus</i> F.	+	+		
	<i>C. violaceus</i> L.	+	+	+	+
	<i>C. scabriusculus</i> Ol.		+	+	
	<i>C. estreicheri</i> F.-W.			+	
	<i>Calosoma inquisitor</i> L.	+			
Подгруппа дендрозепигеобионты					
Подкласс Стратобиос					
Серия стратобионты-скважники					
группа поверхностно-подстилочные	<i>Notiophilus palustris</i> Dft.	+		+	
	<i>N. laticollis</i> Chd.				
	<i>Loricera pilicornis</i> F.	+			

Таблица 8 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Дубра- ва	Лесные поляны	Степь	Поле
	<i>Bembidion biguttatum</i> L.	+			
	<i>B. quadrimaculatum</i> L.		+		+
	<i>Panagaeus bipustulatus</i> F.	+	+		
	<i>Badister unipustulatus</i> Bon.	+			
	<i>B. bipustulatus</i> F.	+			
	<i>Licinus cassideus</i> F.			+	
	<i>L. depressus</i> Pk.	+			
	<i>Chlaenius nigricornis</i> F.	+			
	<i>Ch. tristis</i> Schall.	+			
	<i>Agonum sexpunctatum</i> L.		+		+
Группа подстилочные	<i>Trechus secalis</i> Pk.	+			
	<i>Bembidion lampros</i> Hbst.		+		+
	<i>B. properans</i> Steph.		+		+
	<i>Badister lacertosus</i> Sturm.	+			
	<i>Stomis pumicatus</i> Pz.	+	+		
	<i>Pterostichus minor</i> Gyll.	+			
	<i>P. strenuus</i> Pz.	+			+
	<i>P. diligens</i> Sturm.	+			
	<i>Agonum assimile</i> Pk.	+			
	<i>A. obscurum</i> Hbst.	+			
	<i>A. gracilipes</i> Duft.	+			+

Таблица 8 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Дубра- ва	Лесные поляны	Степь	Поле
Группа подстильно-трепцинные	<i>Synuchus nivalis</i> Pk.	+	+		
	<i>Platyderus rufus</i> Duft.		+	+	
	<i>Calathus ambiguus</i> Pk.				+
	<i>C. melanocephalus</i> L.		+	+	
	<i>C. (Dolichus) halensis</i> Schall.				+
	<i>Odontonyx sturmi</i> Duft.		+	+	
	<i>Masoreus wetterhali</i> Gyll.			+	
	<i>Cymindis humeralis</i> Fourk.		+	+	
	<i>C. angularis</i> Gyll.	+	+	+	
	<i>Metabletus truncatellus</i> L.	+	+	+	
	<i>M. pallipes</i> Dej.			+	
Группа ботриобионты	<i>Microlestes minutulus</i> Goeze.		+	+	+
	<i>Philorhizus sigma</i> Rossi.			+	
	<i>Ph. melanocephalus</i> Dej.		+	+	
Серия стратобионты зарывающиеся	<i>Pristonychus terricola</i> Hbst.	+	+	+	
	<i>Pterostichus cupreus</i> L.	+	+	+	
Группа подстильно-почвенные	<i>P. versicolor</i> Sturm.	+	+	+	+
	<i>P. sericeus</i> F.-W.			+	+
	<i>P. lepidus</i> Leske.			+	+
	<i>P. niger</i> Schall.	+	+		

Таблица 8 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Дубра- ва	Лесные поляны	Степь	Поле
Группа ботриобионты	<i>P. oblongopunctatus</i> F.	+	+		
	<i>P. nigrita</i> F.		+		
	<i>P. anthracinus</i> Ill.	+			+
	<i>P. melanarius</i> Ill.	+	+		+
	<i>Trophozenus gigas</i> F.-W.			+	+
Подкласс Геобиос	<i>Brosicus cephalotes</i> L.				+
	<i>Dyschirius aeneus</i> Dej.		+	+	
Класс Миксофитофаги	<i>Amara tibialis</i> Payk.			+	
	<i>A. familiaris</i> Duft.			+	
Группа стратобионты-скважники	<i>Acupalpus meridianus</i> L.			+	
	<i>Bradycellus collaris</i> Payk.		+	+	
	<i>Ophonus punctatulus</i> Duft.	+			
	<i>O. seladon</i> Schaud.	+	+		
	<i>Pseudophonus rufipes</i> Deg.				+
	<i>P. griseus</i> Pz.				+
Группа геохортобионты гарпалоидные	<i>Amara eurynota</i> Pz.	+	+	+	+
	<i>A. aenea</i> Deg.			+	
	<i>A. communis</i> Pz.	+	+	+	
	<i>A. convexior</i> Steph.			+	

290 Таблица 8 (окончание)

Жизненные формы	Вид	Дубра-	Лесные	Степь	Поле
		ва	поляны		
Группа геохортобионты забродные	<i>A. bifrons</i> Gyll.	+	+	+	+
	<i>A. ingenua</i> Duft.				+
	<i>A. consularis</i> Duft.				+
	<i>A. apricaria</i> Pk.			+	+
	<i>A. majuscula</i> Chd.				+
	<i>A. aulica</i> Pz.	+	+		
	<i>A. equestris</i> Duft.	+		+	
	<i>A. similata</i> Gyll.		+	+	
	<i>A. municipalis</i> Duft.		+	+	
	<i>Pseudophonus calceatus</i> Duft.				+
	<i>Harpalus affinis</i> Schrnk.	+			+
	<i>H. distinguendus</i> Duft.			+	+
	<i>H. smaragdinus</i> Duft.			+	+
	<i>H. caspius</i> Stev.		+	+	
	<i>H. latus</i> L.	+	+	+	
	<i>H. calathoides</i> Motsch.	+			
	<i>H. anxius</i> Duft.			+	
	<i>H. froelichi</i> Sturm.				+
	<i>H. vernalis</i> Duft.			+	
	<i>H. winkleri</i> Schaub.			+	
<i>H. quadripunctatus</i> Dej.	+	+			
<i>Anisodactylus signatus</i> Pz.				+	
<i>Zabrus spinipes</i> F.			+		
<i>Harpalus zabroides</i> Dej.				+	
Итого видов		44	39	47	34

Таблица 9

Спектры жизненных форм жуужелиц лесостепной зоны по числу видов

Группа	Ландшафтные спектры						Зональный спектр
	дубрава	лесная поляна	степь	поле	сад (Мичуринск)	луговой солончак (Болотовск)	
	Курс						
Зоофаги	33 ⁷⁵	28 ⁷²	27 ⁵⁷	19 ⁵⁶	19 ⁵⁰	33 ⁶⁰	81 ⁶⁵
1. Хортобионты листовые		1					1
2. Эпигеобионты летающие						1	1
3. Эпигеобионты ходящие	5	4 ⁷	7 ¹⁵	4	1	1	11 ⁹
4. Эпигеобионты бегающие						3	3
5. Стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные	9 ²⁰ ₁₄	3	2 ¹²	2	4	18 ³³	18 ¹⁴
6. Стратобионты-скважники подстилочные	1 ²³ ₈	7 ¹⁸	3	6 ¹⁷ ₃₈	5 ¹³		20 ¹⁶
7. Стратобионты-скважники ботробионты	1	1	1				1
8. Стратобионты-скважники подстилично-трещинные	2	5 ¹³ ₁₄	8 ¹⁷ ₁₄	1 ¹⁵	1	2	11 ⁹
9. Стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные	6 ¹⁴ ₂₁	6 ¹⁵ ₁₃	4	4	5 ¹³	5 ⁹	10 ⁸

292 Таблица 9 (окончание)

Группа	Ландшафтные спектры						Зональный спектр
	дубрава	лесная поляна	степь	поле	сад (Мичуринск)	луговой солончак (Болотовск)	
	Курск						
10. Стратобионты зарывающиеся ботробионты			1	1			1
11. Геобионты бегающе-роющие				1 $\frac{18}{18}$	1		1
12. Геобионты роющие		1	1 $\frac{14}{14}$		2	3	3
Миксофитофаги	11 $\frac{25}{17}$	11 $\frac{28}{20}$	20 $\frac{43}{37}$	15 $\frac{44}{7}$	19 $\frac{50}{26}$	22 $\frac{40}{21}$	44 $\frac{35}{25}$
13. Стратобионты		1	4		2	2	6
14. Стратохортобионты	2	1		2 $\frac{7}{7}$	2 $\frac{60}{49}$	2 $\frac{49}{49}$	5
15. Геохортобионты гарпалоидные	5 $\frac{20}{17}$	9 $\frac{23}{20}$	15 $\frac{32}{37}$	12 $\frac{35}{7}$	14 $\frac{37}{26}$	18 $\frac{33}{21}$	31 $\frac{25}{25}$
16. Геохортобионты забродные			1	1	1		2
Итого видов	44	39	47	34	38	55	125
Итого форм	8	11	11	10	11	10	16
Плотность на 1 м ²	4,8	6,9	10,1				

Таблица 10

Жизненные формы имаго жуужелиц и их видовой состав в ландшафтах степной зоны (Деркул, Ворошиловградская обл.)

Жизненные формы	Вид	Бай-рачные леса	Лесные насаждения	Степь	Степные балки	Пойма
Класс Зоофаги						
Подкласс Фитобиос						
Группа хортобионты листовые	<i>Lebia</i> sp.			+	+	
Подкласс Эпигеобиос						
Группа эпигеобионты летающие	<i>Cicindela campestris pontica</i> Motsch.			+		
Группа эпигеобионты ходящие (крупные)	<i>Carabus hungaricus scythus</i> Motsch. <i>C. errans</i> F.-W. <i>C. estreicheri</i> F.-W. <i>C. marginalis</i> F. <i>C. stscheglovi</i> Mnh. <i>C. convexus</i> F. <i>C. bessarabicus</i> F.-W. <i>Calosoma denticolle</i> Gebl.	+	+	+	+	+
Подгруппа дендрозипигеобионты	<i>C. sycophanta</i> L. <i>C. inquisitor</i> L.	+	+		+	+
Группа эпигеобионты бегающие	<i>Asaphidion flavipes</i> L.	+	+			+
Подкласс Стратобиос						
Серия стратобионты-скважники	<i>Notiophilus aquaticus</i> L. <i>N. palustris</i> Duft.	+	+			

Таблица 10 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Бай- рачные леса	Лесные насажде- ния	Степь	Степ- ные балки	Пойма
Группа поверхностно-подстилочные	<i>N. biguttatus</i> F.	+				
	<i>N. laticollis</i> Chaud.		+	+	+	
	<i>Badister bipustulatus</i> F.	+			+	
	<i>B. unipustulatus</i> Bon.	+				
	<i>Panagaeus crux-major</i> L.	+				
	<i>P. bipustulatus</i> F.	+	+			
	<i>Licinus depressus</i> Payk.	+	+			
Группа подстилочные	<i>Bembidion</i> sp. (5 видов)					+(5)
	<i>Chlaenius</i> sp.					+
	<i>Agonum dorsale</i> Pont.				+	
	<i>A.</i> sp.					+
	<i>Leistus ferrugineus</i> L.				+	
	<i>Bembidion lampros</i> Hbst.	+				
	<i>Calathus melanocephalus</i> L.		+	+	+	
	<i>C. ambiguus</i> Payk.	+	+			
	<i>Calathus</i> sp.	+				
	<i>Odontonyx rotundatus</i> Payk.	+	+	+	+	
Группа эндогеи	<i>Agonum obscurum</i> Hbst.	+				
	<i>A. gracilipes</i> Duft.	+				
	<i>Pterostichus minor</i> Gyll.	+				
	<i>P. strenuus</i> Panz.	+				
Группа подстильно-трещинные	<i>Tachys</i> sp.					+
	<i>Cymindis angularis</i> Gyll.	+	+		+	
	<i>C. variolosa</i> F.			+		

Таблица 10 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Бай- рачные леса	Лесные насажде- ния	Степь	Степ- ные балки	Пойма	
Группа подстильно-трещинные	<i>C. scapularis</i> Schaum.			+			
	<i>C. picta</i> Pall.			+			
	<i>Philorhizus sigma</i> Rossi.				+		
	<i>Metabletus</i> sp.	+	+	+	+		
	<i>Microlestes</i> sp.	+	+	+	+		
	<i>Brachinus crepitans</i> L.			+	+		
Серия стратобионты зарывающиеся	<i>B. explodens</i> Duft.			+	+		
	Группа подстильно-почвенные	<i>Pterostichus versicolor</i> Sturm.	+	+		+	
		<i>P. sericeus</i> F.-W.		+	+	+	
		<i>P. cupreus</i> L.	+	+			
		<i>P. oblongopunctatus</i> F.	+	+			
		<i>P. anthracinus</i> Ill.					+
		<i>P. lissoderus</i> Chaud.					+
<i>P. crenuliger</i> Chaud.					+		
Подкласс Геобиос	Группа геобионты бегающе-роющие	<i>Brosicus cephalotes semistriatus</i> F.-W.			+	+	
		Группа геобионты роющие	<i>Clivina ypsilon</i> Dej.			+	+
			<i>Dyschirius</i> sp. sp.			+	+
Класс Миксофитофаги	Подкласс Стратобиос	Группа стратобионты-скважники	<i>Bradycellus harpalinus</i> Serv.		+	+	
			<i>Dichirotrichus obsoletus</i> Dej.			+	
			<i>Acupalpus meridianus</i> L.		+	+	

296 Таблица 10 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Бай- рачные леса	Лесные насажде- ния	Степь	Степ- ные балки	Пойма
Подкласс Стратохортобиос Группа стратохортобионты	<i>Ophonus azureus</i> F.	+	+	+	+	
	<i>O. obscurus</i> F.				+	
	<i>O. minimus</i> Motsch.			+	+	
	<i>O. convexicollis</i> Men.				+	
	<i>O. punctatulus</i> Duft.	+	+			+
	<i>O. subpunctatus</i> Steph.	+				+
	<i>O. signaticornis</i> Duft.		+			
	<i>O. cephalotes</i> Fairm.					+
	<i>O. steveni</i> Dej.					+
	<i>O. cordatus</i> Duft.			+		
	<i>Pseudophonus rufipes</i> Deg.	+	+		+	+
	<i>Diachromus germanus</i> L.					+
	Подкласс Геохортобиос Группа геохортобионты гарпалоид- ные	<i>Amara eurynota</i> Panz.	+	+		+
<i>A. similata</i> Gyll.		+	+			
<i>A. ovata</i> F.		+				
<i>A. communis</i> Panz.		+	+		+	
<i>A. municipalis</i> Duft.		+	+		+	
<i>A. tescicola</i> Zimm.			+	+	+	
<i>A. bifrons</i> Gyll.		+	+		+	+
<i>A. ingenua</i> Duft.			+			
<i>A. scytha</i> K. Arnoldi in lit.			+			
<i>A. crenata</i> Dej.				+		
<i>A. rufipes</i> Dej.				+		+
<i>A. pastica</i> Dej.						
<i>A. aulica</i> Panz.		+	+		+	+

Таблица 10 (окончание)

Жизненные формы	Вид	Бай- рачные леса	Лесные насажде- ния	Степь	Степ- ные балки	Пойма
Группа геохортобионты гарпалоид- ные	<i>A. convexiuscula</i> Marsch.					+
	<i>A. deserta</i> Krym.			+		
	<i>A. equestris</i> Duft.			+		
	<i>Anisodactylus pseudoaeneus</i> Dej.					+
	<i>Microderes brachypus</i> Stev.			+		
	<i>Harpalus affinis</i> Schrnk.					+
	<i>H. caspius</i> Stev.		+	+		
	<i>H. distinguendus</i> Duft.				+	
	<i>H. smaragdinus</i> Duft.					
	<i>H. quadripunctatus</i> Dej.	+				
	<i>H. rubripes</i> Duft.	+		+	+	
	<i>H. latus</i> L.	+	+		+	+
	<i>H. luteicornis</i> Duft.	+				
	<i>H. politus</i> Dej.			+		
	<i>H. optabilis</i> Dej.				+	
	<i>H. tardus</i> Panz.		+			
	<i>H. calathoides</i> Motsch.		+			
	<i>H. anxius</i> Duft.			+	+	
	<i>H. amator</i> Reitt.			+		
	<i>H. serripes</i> Quens.			+		
<i>H. fuscipalpis</i> Sturm.			+			
<i>H. hirtipes</i> Pz.			+			
<i>H. vernalis</i> Duft.			+	+		
Группа геохортобионты заброидные	<i>Zabrus spinipes</i> F.			+		
	<i>Amara derculensis</i> Arnoldi				+	
	<i>Harpalus zabroides</i> Dej.		+		+	
Группа геохортобионты дитомоидные	<i>Carterus tricuspidatus</i> F.				+	
	Итого видов	44	41	33	41	33

Т а б л и ц а 11

Спектры жизненных форм жукелиц степной зоны по числу видов для Ворошиловградской области

Группа	Ландшафтные спектры					Зональный спектр
	дубрава	лесопосадки	степь	степная балка	пойма Р. Деркул	
Зоофаги	28 ⁶⁴ / ₂₈	18 ⁴⁴ / ₁₈	16 ⁴⁹ / ₁₆	21 ⁵¹ / ₂₁	17 ⁵¹ / ₁₇	55 ⁵⁰ / ₅₅
1. Хортобионты листовые			1	1		1
2. Эпигеобионты летающие			1			1
3. Эпигеобионты ходящие	6	5	2	5	2	10 ⁹ / ₁₀
4. Эпигеобионты бегающие					1	1
5. Стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные	8 ¹⁸ / ₂₈	3	1	3	7 ²¹ / ₇	11 ¹⁰ / ₁₁
6. Стратобионты-скважники подстилочные	8 ¹⁸ / ₁₅	3	2	3		10 ⁹ / ₁₀
7. Стратобионты-скважники подстилично-трещинные	3 ¹⁰ / ₁₀	3 ²⁵ / ₂₅	7 ²¹ / ₃₂	6 ¹⁴ / ₄₃		9 ⁸ / ₉
8. Стратобионты-скважники-эндогеобионты					1	1
9. Стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные	3	4	1	2	3	7
10. Геобионты бегающе-роющие					1	1
11. Геобионты роющие			1	1	2	3
Миксофитофаги	16 ³⁶ / ₁₆	23 ⁵⁶ / ₂₃	17 ⁵⁰ / ₁₇	20 ⁴⁹ / ₂₀	16 ⁴⁹ / ₁₆	56 ⁵⁰ / ₅₆
12. Стратобионты		2		1	2	3
13. Стратохортобионты	4 ¹⁵ / ₁₅	4 ²¹ / ₂₁	3	5 ¹⁴ / ₁₄	6 ¹⁸ / ₆	12
14. Геохортобионты гарпалоидные	12 ²⁷ / ₁₆	16 ³⁹ / ₃₄	13 ³² / ₄₁	11 ²⁷ / ₁₁	8 ²⁴ / ₅₆	37
15. Геохортобионты забродные		1	1	2		3
16. Геохортобионты дитомоидные				1		1
Итого видов	44	41	33	41	33	111
Итого форм	7	9	11	12	10	16
Плотность на 1 м²	11,5	11,8	15,3	21,5	5,8	

Т а б л и ц а 12

Спектры жизненных форм имаго жукелиц степной зоны по числу видов для Херсонской и Ростовской областей

Группа	Ландшафтные спектры			
	Херсонская обл.		Ростовская обл.	
	степь	поле	пойма реки	берег озера
Зоофаги	23 ⁵⁵ / ₂₃	16 ⁵⁴ / ₁₆	75 ⁹⁵ / ₇₅	26 ⁸¹ / ₂₆
1. Хортобионты стеблевые			1	
2. Хортобионты листовые			1	
3. Эпигеобионты летающие	1	1	2	3
4. Эпигеобионты ходящие	3	2	13 ¹⁷ / ₁₃	3
5. Эпигеобионты бегающие			1	
6. Стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные	3	2	14 ¹⁸ / ₁₄	6 ¹⁶ / ₆
7. Стратобионты-скважники подстилочные	4	2	19 ²⁴ / ₁₉	1
8. Стратобионты-скважники подстилично-трещинные	8 ¹⁹ / ₈	3 ¹³ / ₁₃	7	4
9. Стратобионты-скважники ботриобионты			1	
10. Стратобионты-скважники эндогеобионты				1
11. Стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные	2	5 ¹⁷ / ₁₃	16 ²⁰ / ₁₆	2
12. Стратобионты зарывающиеся ботриобионты	1			
13. Геобионты бегающе-роющие		1		1
14. Геобионты роющие	1			4
15. Псаммоколимбеты				1
Миксофитофаги	19 ⁴⁵ / ₁₉	14 ⁴⁶ / ₁₄	4 ⁵ / ₄	12 ¹⁹ / ₁₂
16. Стратобионты	1	1		3
17. Стратохортобионты	3	4	2	4
18. Геохортобионты гарпалоидные	12 ²⁹ / ₁₂	8 ¹⁹ / ₅₆	2	5 ¹³ / ₅
19. Геохортобионты забродные	2	1		
20. Геохортобионты дитомоидные	1			
Итого видов	42	30	79	38
Итого форм	13	11	12	13
Плотность на 1 м²		5,8		

Т а б л и ц а 13

Жизненные формы имаго жувелиц в типчаково-ковыльной степи и на полях степной зоны (Аскания-Нова)

Жизненные формы	Вид	Степь	Поле
Класс Зоофаги			
Подкласс Эпигеобиос			
Группа эпигеобионты летающие	<i>Cicindela atrata</i> Pall. <i>C. germanica</i> L.	+	+
Группа эпигеобионты ходящие (крупные)	<i>Carabus bessarabicus</i> F.-W. <i>C. hungaricus gastridulus</i> F.-W. <i>Calosoma auropunctatum</i> Hbst.	+	+
Подкласс Стратобиос			
Серия стратобионты-скважники			
Группа поверхностно-подстилочные	<i>Notiophilus laticollis</i> Chaud. <i>Pogonus litoralis</i> Duft. <i>Chlaenius cruralis</i> F.-W. <i>Ch. nitidulus</i> Schrnk. <i>Bembidion lampros</i> Hbst.	+	+
Группа подстилочные	<i>Trechus quadristriatus</i> Schrnk. <i>Calathus fuscipes</i> Pz. <i>C. ambiguus</i> Payk. <i>C. melanocephalus</i> L. <i>Pterostichus strenuus</i> Panz.	+	+
Группа подстилично-трещинные	<i>Cymindis axillaris</i> F. <i>C. humeralis</i> Fourk. <i>C. variolosa</i> F. <i>C. lineata</i> Quens. <i>C. scapularis</i> Schaum. <i>Cymindis</i> sp. <i>Microlestes minutulus</i> Goeze. <i>Metabletus pallipes</i> Dej. <i>Masoreus wetterhali</i> Gyll. <i>Brachinus explodens</i> Duft.	+	+
Серия стратобионты зарывающиеся			
Группа подстилично-почвенные	<i>Pterostichus sericeus</i> F.-W. <i>P. crenuliger</i> Chaud. <i>P. macer</i> March. <i>P. puncticollis</i> Schalb.	+	+

Т а б л и ц а 13 (окончание)

Жизненные формы	Вид	Степь	Поле
Группа ботробионты	<i>Taphoxenus gigas</i> F.-W.	+	+
Подкласс Геобиос			
Группа геобионты бегающе-роющие	<i>Broscus cephalotes semistriatus</i> F.-W.		+
Группа геобионты роющие	<i>Dyschirius rufipes</i> Deg.	+	
Класс Миксофитофаги			
Группа стратобионты-скважники	<i>Acupalpus interstitialis</i> Rtt.	+	+
Группа стратохортобионты	<i>Ophonus steveni</i> Dej. <i>O. sabulicola</i> Pz. <i>O. puncticollis</i> Pk. <i>O. azureus</i> F. <i>O. subquadratus</i> Dej. <i>Parophonus suturalis</i>	+	+
Группа геохортобионты гарпалоидные	<i>Amara aenea</i> Deg. <i>A. similata</i> Gyll. <i>A. lucida</i> Duft. <i>A. crenata</i> Dej. <i>A. apricaria</i> Payk. <i>A. ingenua</i> Duft. <i>Pseudophonus calceatus</i> Duft. <i>Harpalus distinguendus</i> Duft. <i>H. smaragdinus</i> Duft. <i>H. oblitus</i> Dej. <i>H. pygmaeus</i> Dej. <i>H. rubripes</i> Duft. <i>H. flavicornis</i> Dej. <i>H. tardus</i> Panz. <i>H. akinini</i> Tsch. <i>H. anxius</i> Duft. <i>H. serrripes</i> Quens. <i>H. fuscipalpis</i> Sturm. <i>H. froelichi</i> Sturm. <i>H. vernalis</i> Duft.	+	+
Группа геохортобионты забродные	<i>Zabrus spinipes</i> F. <i>Amara derculensis</i> K. Arnoldi <i>Harpalus zabroides</i> Duft.	+	+
	Итого видов	42	30

Жизненные формы имаго жувелиц и их видовой состав в ландшафтах полупустынной зоны (Джаныбек, Северо-Западный Казахстан)

Жизненные формы	Вид	1	2	3	4	5	6
Класс Зоофаги							
Подкласс Фитобиос							
Группа хортобионты листовые	<i>Lebia trimaculata</i> Vill. <i>L. gebleri</i> Dej.	+		+			
Подкласс Эпигеобиос							
Группа эпигеобионты летающие	<i>Cicindela atrata</i> Pall. <i>C. germanica</i> L. <i>C. elegans</i> F.-W. <i>C. campestris</i> L.	+				+	+
Группа эпигеобионты ходящие (крупные)	<i>Calosoma auropunctatum</i> Hbst. <i>C. denticolle</i> Gebh. <i>Carabus bessarabicus</i> F.-W. <i>C. clathratus</i> L.	+		+	+		+
Группа эпигеобионты бегающие	<i>Blethisa eschscholtzi</i> Zubk. <i>Elaphrus riparius</i> L.			+		+	
Подкласс Стратобиос							
Серия стратобионты-скважники							
Группа поверхностно-подстилочные	<i>Loricera pilicornis</i> F. <i>Bembidion striatum</i> F.			+			+

Таблица 14 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	1	2	3	4	5	6
Группа поверхностно-подстилочные	<i>B. varium</i> Ol. <i>B. semipunctatum</i> Don. <i>B. femoratum</i> Sturm. <i>B. gilvipes</i> Sturm. <i>B. azurescens</i> D.-Torre. <i>B. quadrimaculatum</i> Motsch. <i>B. doris</i> Panz. <i>B. octomaculatum</i> Gz. <i>B. biguttatum</i> F. <i>B. quadriplagiatum</i> Motsch. <i>B. aspericolle</i> Germ. <i>Bembidion</i> sp. <i>Pogonus iridipennis</i> Nic. <i>P. transfuga</i> Chaud. <i>P. punctulatus</i> Dej. <i>Panagaeus crux-major</i> L. <i>Badister unipustulatus</i> Bon. <i>B. bipustulatus</i> F. <i>Callistus lunatus</i> Rossi. <i>Chlaenius spoliatus</i> Rossi. <i>Ch. nigricornis</i> F. <i>Ch. nitidulus</i> Schrnk. <i>Ch. tristis</i> Schall. <i>Agonum viridicupreum</i> Ciz. <i>A. mülleri</i> Hbst.				+	+	

304 Таблица 14 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	1	2	3	4	5	6
Группы поверхностно-подстилочные	<i>A. atratum</i> Duft.			+			
	<i>A. dorsale</i> Pont.			+	+		
Группа подстилочные	<i>A. gracilipes</i> Duft.			+			
	<i>Calathus ambiguus</i> Payk.	+		+		+	+
	<i>Pterostichus vernalis</i> Pz.			+			
Группа эндогеобионты	<i>Tachys scutellaris</i> Steph.				+	+	
Группа подстилично-трещинные	<i>Masoreus wetterhali</i> Gyll.			+			
	<i>Metabletus truncatellus</i> L.			+			
	<i>Microlestes minutulus</i> Goeze.	+	+	+		+	+
	<i>M. plagiatus</i> Duft.			+		+	
	<i>Cymindis picta</i> Pall.	+	+	+		+	
	<i>C. decora</i> F.-W.	+	+	+		+	
	<i>C. angularis</i> Gyll.			+			
	<i>C. lateralis</i> F.-W.	+		+		+	
	<i>C. variolosa</i> F.	+		+			
	<i>C. violacea</i> Chaud.	+		+			
	<i>Cymindis</i> sp.					+	
	<i>C. sp.</i>			+			
	<i>Polystichus connexus</i> Fourcr.			+			
	<i>Brachinus elegans</i> Chaud.			+			+
	<i>B. nigricornis</i> Gebl.			+			
<i>B. costatulus</i> Motsch.	+		+		+	+	
<i>B. hamatus</i> F.-W.	+		+			+	

Таблица 14 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	1	2	3	4	5	6
Серия стратобионты зарывающиеся							
Группа подстилично-почвенные	<i>Pogonistes angustatus</i> Gebl.					+	
	<i>P. rufoaeneus</i> Dej.					+	
	<i>Pterostichus cupreus</i> L.			+			+
	<i>P. punctulatus</i> Schalb.	+		+			+
	<i>P. sericeus</i> F.-W.	+		+			+
	<i>P. crenuliger</i> Chaud.	+		+			+
	<i>P. lissoderus</i> Chaud.			+			+
	<i>P. nitens</i> Chaud.						+
	<i>P. nitidulus</i>						+
	<i>P. advena</i> Quendel.	+		+			+
	<i>P. macer</i> Marsch.			+			+
	<i>P. niger</i> Schall.			+	+		+
	<i>P. nigrita</i> F.			+			
	<i>P. taksonyis</i> Csiki			+			
Группа ботробионты	<i>Taphoxenus gigas</i> F.-W.	+		+	+		+
	<i>T. rufitarsis</i> F.-W.	+		+			+
Подкласс Геобиос							
Группа геобионты бегающе-роющие	<i>Brosicus cephalotes semistriatus</i> Dej.	+		+		+	+
Группа геобионты роющие	<i>Clivina epsilon</i> Dej.					+	
	<i>Dyschirius globosus</i> Hbst.					+	

308 Таблица 14 (окончание)

Жизненные формы	Вид	1	2	3	4	5	6
Группа геохортобионты гарпалоидные	<i>A. brevicollis</i> Chaud.			+			
	<i>Pseudophonus calceatus</i> Duft.			++			+
	<i>Microderes brachypus</i> Stev.	+		+		+	+
	<i>Harpalus distinguendus</i> Duft.	+		+			+
	<i>H. smaragdinus</i> Duft.	+		+			+
	<i>H. oblitus</i> Dej.			+			
	<i>H. politus</i> Dej.	+		+			
	<i>H. amplicollis</i> Men.			+			
	<i>H. tardus</i> Panz.	+		+			
	<i>H. calathoides</i> Motsch.	+	+	+		+	+
	<i>H. anxius</i> Duft.	+		+			+
	<i>Harpalus</i> sp.			+			
	<i>H. serripes</i> Quens.			+		+	
	<i>H. autumnalis</i> Duft.	+					
	<i>H. fuscipalpis</i> Sturm.			+			
	<i>H. froelichi</i> Sturm.			+			
	<i>H. vernalis</i> Duft.	+	+	+			
<i>H. optabilis</i> Dej.			+				
<i>H. merus</i> Tschit.			+				
<i>Anisodactylus signatus</i> Pz.						+	+
<i>A. pseudoaeneus</i> Dej.						++	
<i>Daptus vittatus</i> F.-W.						+	
Группа геохортобионты заброидные	<i>Harpalus zabroides</i> Duft.			+			+
Группа геохортобионты дитомоидные	<i>Carterus calydonius</i> Rossi.	+					
Итого видов		41	15	94	21	51	38

Условные обозначения: 1 — глинистая полупустыня; 2 — степная балка у р. Хары; 3 — лесные насаждения; 4 — берег пресного водоема; 5 — солончак; 6 — поля

Таблица 15

Спектры жизненных форм жуужелиц полупустынной зоны по числу видов

Группа	Ландшафтные спектры						Зональный спектр
	полу- пустыня	балка степная	лесные насажде- ния	поля	солончак	берег пресного водоема	
Зоофаги	22 ⁵⁴	5 ⁵³	48 ⁵¹	22 ⁵⁸	31 ⁶¹	16 ⁷⁶	85 ⁵⁸
1. Хортобионты листовые	1		2				2
2. Эпигеобионты летающие	2			2	2		3
3. Эпигеобионты ходящие	3		2	3		1	4
4. Эпигеобионты бегающие			1		1		2
5. Стратобионты-скважники [поверхностно-подстилочные		2	14 ¹⁵		10 ¹⁹ ₁₁	10 ⁵⁰ ₆₆	30 ²⁰
6. Стратобионты-скважники подстилочные	1		3	1	1	1	3
7. Стратобионты-скважники эндогеобионты					1	1	1
8. Стратобионты-скважники подстилично-трещинные	8 ¹⁹	3 ³⁷	14 ¹⁵ ₂₆	4	7 ¹⁴ ₁₃		17 ¹²
9. Стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные	4		9 ¹⁰	9 ²⁴ ₁₈	2 ¹⁴	1	14 ¹¹

310 Таблица 15 (окончание)

Группа	Ландшафтные спектры						Зональный спектр
	полу-пустыня	балка степная	лесные насаждения	поля	солончак	берег пресного водоема	
10. Стратобионты зарывающиеся ботриобионты	2		2	2			2
11. Геобионты бегающе-роющие	1		1	1	1		1
12. Геобионты роющие					6 ¹²	2 ¹¹	6
Миксофитофаги	19 ⁴⁶	10 ⁶⁷	46 ⁴⁹	16 ⁴²	20 ³⁹	5 ²⁴	61 ⁴²
13. Стратобионты			4	1	6 ¹²	5	11
14. Стратохортобионты	3	2 ²⁵	6	2	2 ¹⁷		7
15. Геохортобионты гарпалоидные	15 ³⁷ ₇₄	8 ¹⁹ ₃₄	35 ³⁷ ₅₄	12 ³¹ ₃₆	12 ²⁴ ₁₁		41 ²⁸
16. Геохортобионты забродные			1	1			1
17. Геохортобионты дитомоидные	1						1
Итого видов	41	15	94	38	51	21	146
Итого форм	11	4	13	11	12	7	17
Плотность на 1 м ²	10,3	15,6	6,7	6,0	Прикопки		

Таблица 16

Жизненные формы имаго жуужелиц и их видовой состав в ландшафтах зоны пустыни (Южный Казахстан, Кызыл-Ординская обл.)

Жизненные формы	Вид	Пустыня		Поле	Берег водоема	
		плакор	склон		пресного	соленого
Класс Зоофаги						
Подкласс Эпигеобиос						
Группа эпигеобионты летающие	<i>Cicindela lacteola</i> Pall. <i>C. lunulata</i> F.	+			+	+
Подкласс Стратобиос						
Серия стратобионты-скважники						
Группа поверхностно-подстилочные	<i>Bembidion quadricolle</i> Motsch. <i>B. quadripustulatum</i> Serv. <i>B. octomaculatum</i> Gz. <i>B. niloticum</i> Dej. <i>B. varium</i> Ol. <i>B. tenellum pseudoplaga</i> Net. <i>B. azurescens</i> D.-Torre. <i>B. (Emphanes)</i> sp. <i>B. (Emphanes)</i> sp. <i>B. ustum</i> Quens. <i>Callistus lunatus</i> F. <i>Chlaenius steveni</i> Quens. <i>Ch. spoliatus</i> Rossi. <i>Ch. inderiensis</i> Motsch.				+	+

312 Таблица 16 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Пустыня		Поле	Берег водоема	
		плакор	склон		пресного	соленого
Группа поверхностно-подстилочные	<i>Chlaeniomimus gracilicollis</i> B. Jak.				+	
Группа подстилично-трещинные	<i>Metabletus fuscomaculatus</i> Motsch.				+	
	<i>M. obliquesignatus</i> Sols.				+	
	<i>M. paracanthensis</i> Motsch.				+	
	<i>M. sp.</i>				+	
	<i>Microlestes plagiatus</i> Duft.		+		+	
	<i>Agatus flavipes</i> Sols.		+		+	
	<i>Cymindis antonovi</i> Sem.			+		
	<i>C. equestris</i> Gebl.			+		
	<i>C. fedschenkoi</i> Tischk.			+		
	<i>C. rufipes</i> Gebl.			+		
	<i>C. sp.</i>			+		
	<i>C. sp.</i>			+		
	<i>Polystichus connexus</i> Fourcr.			+		
	<i>Brachinus hamatus</i> F.-W.			+		
	<i>B. cruciatus</i> Quens.			+		
	<i>Mastax thermarum</i> Stev.		+			
	<i>Mnuphorus albomaculatus</i> Ball.		+		+	
	<i>M. sellatus</i> Gebl.				+	
Группа эндогеобионты	<i>Tachys centriustatus</i> Rtt.				+	
	<i>T. sp.</i>				+	
	<i>T. turcestanicus</i> Csiki.				+	

Таблица 16 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Пустыня		Поле	Берег водоема	
		плакор	склон		пресного	соленого
Группа эндогеобионты	<i>T. vittatus</i> Motsch.				+	
	<i>Tachyura decolorata</i> Chd.				+	
Серия стратобионты зарывающиеся						
Группа подстильно-почвенные	<i>Pogonistes rufoaeneus</i> Dej.					+
	<i>P. angustatus</i> Gebl.					+
	<i>Pterostichus cupreus</i> L.			+		
	<i>P. subcoeruleus</i> Quens.			+		
	<i>P. nitens</i> Chd.				+	
	<i>P. nigrita</i> F.				+	
	<i>P. cordaticolle</i> Heyd.				+	
	<i>P. jazatrix</i> Tschit.				+	
	<i>P. peregrinus</i> Tschit.			+		
Группа ботробионты	<i>Taphozenus</i> sp.	+				
Подкласс Геобиос						
Группа геобионты бегающе-роющие	<i>Brosicus cephalotes</i> ssp. <i>semistriatus</i> F.-W.			+	+	+
Группа геобионты роющие	<i>Clivina ypsilon</i> Dej.				+	+
	<i>Dyschirius</i> sp.				+	+
	<i>Scarites bucida</i> Pall.	+				
	<i>S. salinus</i> Dej.			+		
	<i>S. terricola</i> Bon.			+	+	

214 Таблица 16 (продолжение)

Жизненные формы	Вид	Пустыня		Поле	Берег водоема	
		платкор	склон		пресного	соленого
Класс Миксофитофаги						
Подкласс Стратобиос						
Группа стратобионты-сважники	<i>Anoplogenius procerus</i> Schaum. <i>Aeupalpus dorsalis</i> F. <i>A. exiguus</i> <i>Trichocellus</i> sp. <i>Dichirotrichus</i> sp.			+	+	
Подкласс Стратохортобиос						
Группа стратохортобионты	<i>Ophonus chlorizans</i> Sols. <i>Pseudophonus rufipes</i> Deg. <i>Anisodactylus pseudoaeneus</i> Dej.		+	+	+	+
Подкласс Геохортобиос						
Группа геохортобионты гарпалонд-идные	<i>Harpalus famelicus</i> Tisch. <i>H. anisodactyliiformis</i> Sols. <i>H. pseudoserripes</i> <i>H. rhomboides</i> Sols. <i>H. oblitus</i> Dej. <i>Microderes undulatus</i> Gebl. <i>M. scaritides</i> Sturm.		+	+	+	

Таблица 16 (окончание)

Жизненные формы	Вид	Пустыня		Поле	Берег водоема	
		платкор	склон		пресного	соленого
Группа геохортобионты гарпалонд-ные	<i>Anisodactylus signatus</i> Panz. <i>Amara apricaria</i> Pk. <i>A. (Bradytus)</i> sp. <i>A. proxima</i> Putz. <i>A. kinitzi</i> Tschitsch. <i>A. convexiuscula</i> Marsch. <i>A. (Curtonotus)</i> sp. <i>A. (Amathitis) jakovlevi</i> Lutschn.			+	+	
Группа геохортобионты дитомондные	<i>Daptus pictus</i> F.-W. <i>Ditonus semicylindricus</i> Pioch.-Labr. <i>Liochirus cycloderus</i> Sols.		+	+		
	Итого видов	3	8	32	42	7

Спектры жизненных форм жуужелиц пустынной зоны по числу видов

Группа	Ландшафтные спектры						Зональ- ный спектр
	песчаная пустыня		поле орошаемое	берега пресных водоемов	берег соле- ного озера	Зональ- ный спектр	
	платкор	склон					
Зоофаги	3 ¹⁰⁰	4 ⁵⁰	16 ⁵⁰	35 ⁸³	6 ⁸⁵	57 ⁶⁹	
	1		1	14	1	2	
		4	9	7		15 ⁴⁸	
			3	5	2	18 ²²	
	1		1	4		5	
	1		2	1	1	11 ⁹	
		4 ⁵⁰	16 ⁵⁰	7 ¹⁷	4 ¹⁵	1	
						6	
		1				26 ³¹	
			2	4		5	
			1	1	1	3	
			2	11	2	15 ¹⁸	
Итого видов	3	8	32	42	7	83	
Итого форм	3	4	9	10	5	12	

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере крупной группы насекомых — жуков-жужелиц — разработаны иерархические системы жизненных форм имаго и личинок жужелиц. Изучение жизненных форм жужелиц в сравнительно-морфологическом, онтогенетическом и эколого-фаунистическом аспектах с учетом филогенетических отношений в семействе позволило выявить основные направления морфоэкологической эволюции жужелиц в овладении современной ареной их жизни. Метод спектров жизненных форм был использован для характеристики жизненных циклов, филогенеза жужелиц, а также для выяснения закономерностей ландшафтно-зонального распределения жизненных форм жужелиц в европейской части СССР.

Система жизненных форм построена на принципах морфоэкологического сходства, возникающего часто параллельно и конвергентно. Предложенная система эволюционно-экологического типа включает соподчиненные категории (классы, подклассы, серии, группы), которые различаются по степени эволюционного значения суммы адаптивных признаков. Онтогенетический подход к изучению жизненных форм позволил построить системы жизненных форм отдельно для имаго и личинок жужелиц.

Для имаго жужелиц выделены три класса жизненных форм по типу питания: зоофаги, миксофитофаги и симфила-мирмекофилы. Первые два класса обширны и подразделены на подклассы по характеру ярусного распределения и типу движения. Зоофаги включают пять подклассов, а миксофитофаги — три. Всего для имаго жужелиц выделено 29 групп жизненных форм.

Для личинок жужелиц выделены пять классов жизненных форм по типу питания: зоофаги, миксофитофаги, мицетофаги, мирмекофилы и термитофилы, эктопаразиты. Первые два класса подразделены на подклассы и серии по

типу движения и характеру активности в почве и на ее поверхности. Всего для личинок жуужелиц выделено 23 группы жизненных форм.

На основе сравнительного изучения онтогенетических спектров жизненных форм, т. е. смены жизненных форм в онтогенезе, разработана морфоэкологическая система жизненных циклов жуужелиц иерархического типа. Выделено восемь типов жизненных циклов по трофической специализации имаго и личинок. Первые три типа распадаются на ряд серий и вариантов жизненных циклов по специализации к обитанию в различных ярусах биоценозов и типу движения. Всего выявлено 55 вариантов жизненных циклов по сочетанию различных жизненных форм имаго и личинок. Разработка иерархической системы жизненных форм для имаго и личинок жуужелиц, а также системы их жизненных циклов позволила охарактеризовать морфоэкологическое многообразие семейства в целом и его отдельных таксонов, что расширило представления об экологии этого семейства жуков и их роли в биоценозах. В работе приведены определители жизненных форм имаго и личинок жуужелиц, позволяющие по морфологическим особенностям фаз развития судить об их экологии.

Признаки жизненных форм использованы в систематике семейства для расширения диагноза таксонов за счет морфоадаптивных особенностей.

Важнейшие тенденции морфоэкологической эволюции семейства выявлены на основе сопоставления системы жизненных форм с филогенетической системой и в результате оценки степени специализации жизненных форм по комплексу адаптивных признаков. Модельные ряды жизненных форм от форм с примитивными адаптациями к специализированным формам иллюстрируют эволюционную направленность в развитии адаптаций у жуужелиц. Этот метод позволил выявить основные пути морфоэкологической специализации имаго и личинок жуужелиц.

У имаго жуужелиц выявлены пути трофической специализации от зоофагов к миксофитофагам и симфилам. От наиболее примитивных жизненных форм имаго — зоофагов, обитающих на поверхности почвы по берегам водоемов, прослеживается происхождение жизненных форм, перешедших к обитанию в биотопах, удаленных от водоемов, где они освоили различные ярусы почвы и растительности. Миксофитофаги перешли от зоофагии

к питанию растениями и освоили почвенный ярус в сочетании с травянистым. Мирмекофилы от зоофагии перешли к симбиозу с муравьями, в значительной мере утратили активный способ питания.

У личинок жуужелиц выявилась более широкая трофическая радиация по сравнению с имаго: от зоофагов к миксофитофагам, симфилам, мицетофагам и эктопаразитам. Ярусное распределение личинок более ограничено, чем у имаго, и тесно связано лишь с почвой. Оценка степени экологической специализации жизненных форм личинок и имаго в составе жизненных циклов, с учетом филогенетических отношений в семействе, дали возможность выяснить основные пути эволюции жизненных циклов жуужелиц. Наиболее распространен и близок к исходному состоянию такой тип жизненного цикла, в котором и имаго, и личинки относятся к зоофагам с полускрытым образом жизни на поверхности почвы и в подстилке. От такого примитивного жизненного цикла прослеживаются пути или к жизненным циклам с резким экологическим расхождением имаго и личинок, или к жизненным циклам с сопряженной специализацией обеих стадий развития.

Эволюция жизненных циклов шла как по пути алломорфозов при захвате различных, но биологически равноценных ниш (зоофагия, миксофитофагия, фитофагия у имаго и личинок), так и по пути катаморфоза, или дегенерации, личинок и имаго (симфилия). Некоторые направления специализации жизненных циклов шли по пути теломорфоза, или узкой специализации. Это циклы троглобионтов с редукцией личиночной фазы, а также мицетофагов с эфемерной фазой имаго, и жуужелиц, развивающихся с гиперметаморфозом в связи с эктопаразитизмом личинок.

В эволюции онтогенезов жуужелиц наблюдается относительная независимость преобразования личиночной и имагинальной фаз развития или дивергенция онтогенеза. Филэмбриогенезы личинок проявляются в форме анаболии (преобразование формы перек у личинок разных возрастов и др.), девиации (гиперметаморфоз — с двумя типами личинок в онтогенезе), архаллакиса (регрессивные личинки мирмекофилов). Имагинальные фазы жуужелиц развиваются по особому пути скачкообразных преобразований — трансформации. Темп онтогенеза и соотношения фаз развития по длительности зависит от конкретных экологических причин: функций вида, выполняемых разными фазами развития.

Жизненные формы использованы для характеристики экологической направленности филогенеза на основе сопоставления филогенетической системы со спектрами жизненных форм, характерными для основных таксонов семейства жуужелиц. Каждый таксон характеризуется ведущей жизненной формой личинок и имаго и спецификой набора жизненных форм. Чем ближе по родству таксоны, тем чаще у них встречаются сходные жизненные формы. Разнообразие спектров и специализация жизненных форм, а также степень экологического расхождения форм личинок и имаго в жизненных циклах нарастают от примитивного подсемейства *Trachurachinae* к высшим подсемействам.

Наиболее примитивное из современных подсемейств *Trachurachinae* представлено самыми примитивными жизненными формами имаго и личинок. Это зоофаги с полуоткрытым образом жизни на поверхности почвы и в подстилке по берегам рек. Их жизненный цикл примитивного типа с экологической сопряженностью и слабой специализацией личиночной и имагинальной фаз развития.

Комплекс относительно примитивных подсемейств *Metriinae*, *Cicindelinae*, *Omorhoniinae* характеризуется уже более специализированными жизненными формами и одновременно слабым морфоэкологическим разнообразием. Каждое из подсемейств представлено всего одной — тремя группами жизненных форм. Имаго — зоофаги, освоившие в основном ярус поверхности почвы в разнообразных ландшафтах. Личинки — зоофаги, освоившие почвенный ярус. Жизненные циклы характеризуются амфигенезом экологической специализации личиночных и имагинальных фаз развития.

Высшее подсемейство *Sarabinae* имеет широкую экологическую специализацию и представлено обширным набором жизненных форм, многие из которых сильно специализированы. Среди имаго господствуют зоофаги подстилочного и почвенного ярусов, а также миксофитофаги, освоившие почвенный и растительный ярусы. Среди личинок преобладают зоофаги скважники, обитающие в подстилке и почве, а также миксофитофаги роющие из почвенного яруса. Их жизненные циклы разнообразны. Эволюционно продвинутое из них характеризуются экологическим амфигенезом, или сопряженной специализацией личиночной и имагинальных фаз развития. Это подсемейство наиболее широко освоило разнообразные ландшафты и ярусы в биоценозах.

Таким образом, основные тенденции в экологической эволюции жуужелиц заключаются в переходе от обитания по берегам водоемов на поверхности почвы к обитанию в разнообразных ярусах и ландшафтах, а также в переходе от первичной зоофагии к фитофагии и другим трофическим связям. Экологическая эволюция сопровождалась образованием разнообразных жизненных форм и амфигенезом или сопряженной экологической специализацией фаз развития в жизненном цикле. Причем имаго осваивали как открытые, так и закрытые среды обитания, а личинки — закрытые среды.

Метод жизненных форм использован для решения филогенетических отношений таксонов семейства жуужелиц. Степень специализации жизненных форм позволяет судить об эволюционной продвинутости таксонов. Это дало возможность определить эволюционную продвинутость и филогенетические отношения в ряде подсемейств и надтриб семейства жуужелиц.

Общие закономерности ландшафтно-зонального распределения жизненных форм в европейской части СССР выявлены на основе сравнительного изучения спектров жизненных форм для фауны жуужелиц модельных районов. Выяснилось, что разнообразие жизненных форм в зонах нарастает с севера на юг, а в зональных ландшафтах плакоров — от зоны тундры к степной зоне, а затем убывает к пустынной зоне. К югу увеличивается разнообразие и численность миксофитофагов, связанных с луговыми степными ландшафтами, нарастает число роющих и скрытоживущих форм в связи с аридностью условий. Зональный тип распространения имеют жизненные формы, связанные только с плакорами. Полизональный тип распространения характерен для жизненных форм, обитающих в интразональных ландшафтах.

Наивысшее многообразие жизненных форм — во влажных местообитаниях и наименьшее — в засушливых условиях. Выяснилось индикаторное значение спектров жизненных форм жуужелиц для природных условий зоны и каждого типа ландшафта. Состав доминантных жизненных форм определяет адаптационный облик населения жуужелиц в различных ландшафтно-зональных условиях. Жизненные формы с зональным типом распространения — качественные индикаторы зональных условий.

Полученные данные о закономерностях пространственного распределения жизненных форм жуужелиц позво-

лили выдвинуть гипотезу о возможной последовательности освоения ими ландшафтов в процессе эволюции. Учитывая степень разнообразия жизненных форм жуужелиц в ландшафтах и встречаемость примитивных и специализированных форм, предполагается, что исходной средой обитания для жуужелиц были берега водоемов. Именно по берегам водоемов наблюдается наивысшее разнообразие жизненных форм жуужелиц, в том числе самых примитивных, относящихся к самым древним подсемействам. Для ксерофитных условий полупустыни и пустыни характерны обедненность состава жизненных форм и наличие эволюционно продвинутых жизненных форм, что свидетельствует о вторичности этих сред обитания для жуужелиц. Осваивая ландшафты плакоров, жуужелицы, по-видимому, переходили от гигрофитных условий к мезофитным, а затем к ксерофитным.

Опыт использования метода жизненных форм на примере изучения жуужелиц в области эволюционной морфологии, экологии, систематики, филогенетики и биоценологии может быть использован при изучении других систематических групп животных.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ

Для удобства пользования новой терминологией для жизненных форм жуужелиц, приведенной в данной книге, здесь дается объяснение ряда терминов. Кроме того, объясняются некоторые понятия, применяемые разными авторами в разном значении или редко употребляемые.

Апоморфный — вторичный.

Ботриобионты — специализированные обитатели нор грызунов.

Гемикриптобионты — полускрытоживущие.

Геобиос, геобионты — обитатели почвы с адаптациями к активному прокладыванию ходов в ней. В отличие от определения этого термина у В. А. Догеля [1924], подразумевается, что геобионты могут быть не только скрытоживущими, но и с полускрытым образом жизни в почве.

Геохортобиос, геохортобионты — специализированные обитатели почвенного и травянистого ярусов.

Дендробионты — специализированные обитатели древесного яруса.

Зоофаги — специализированные к хищничеству.

Конвергенция — развитие сходных структур в разных систематических группах, независимо от степени их филогенетического родства, на базе аналогичных органов, а также и гомологичных. Но в последнем случае сходная функция у разных видов получает разное морфологическое решение.

Криптобионты — скрытоживущие.

Миксофитофаги — питающиеся смешанной пищей, но имеющие выраженные адаптации к растительности.

Мирмекофилы — специализированные симбионты муравьев, обитающие в муравьиных гнездах.

Мицетофаги — специализированные к питанию грибами и развивающиеся в грибах.

Морфогагенез — изменение морфологии вида во времени.

Норники — формы личинок, специализированные к обитанию в вертикальных норках, проложенных ими в почве или древесине.

Онторморфогагенез — морфологические изменения в индивидуальном развитии организмов.

Параллелизм — развитие сходных структур в разных систематических группах, часто близких по родству, на базе гомологичных органов. При этом сходная функция у разных видов получает сходное морфологическое решение.

Плезиоморфный — исходный, первичный.

Продвинутый — вторичный, измененный в сравнении с исходным состоянием.

Псаммоколимбеты — специализированные к движению в песке, напоминающему плавание.

Симплезиоморфные — сходные по комплексу плезиоморфных (первичных) признаков.

Симфили — симбионты и сожители общественных насекомых.

Стратобиос, стратобионты — специализированные обитатели подстилки и скважин почвы.

Термитофили — специализированные симбионты и сожители термитов.

Троглобионты — специализированные обитатели пещер.

Фитобиос, фитобионты — специализированные обитатели растительного яруса.

Фитофили — обитатели растительного яруса.

Хортобионты — специализированные обитатели травянистого яруса.

Эволюция экологическая — экологический аспект эволюции видов.

Эволюция жизненных форм — морфоэкологический аспект эволюции видов.

Эндогоеобионты — скрытоживущие обитатели скважин почвы.

Эпигеобиос, эпигеобионты — специализированные обитатели поверхности почвы.

SUMMARY

The proposed system of Carabid imago life forms is based on morpho-ecological principles. Higher life form categories, i. e. classes, are distinguished on the basis of trophic morpho-adaptations. Lower categories, i. e. subclasses, series, groups, are based on specialization to different modes of locomotion and distribution in different strata.

The system of Carabid imagines life forms includes three classes as follows: zoophages (most Carabids), myxophytophages (tribes Harpalini, Amarini), symphiles (subfamily Paussinae). The classes are distinguished in respect to habitus as well as to mouth parts. The class of zoophages is divided in five subclasses with respect to stratal distribution: phytobios (like *Odacantha* Pk.), epigeobios (like *Carabus* L.), stratobios (similar to *Calathus* Bon.), geobios (like *Brosicus* Pz.), psammocolymbetes (like *Omopron* Latr.). The class of myxophytophages comprises three subclasses as follows: stratobios (like *Stenolophus* Latr.), stratorthobios (like *Ophonus* Steph.), geothortobios (like *Harpalus* Latr.). 29 groups of Carabid imago life forms have been distinguished. The major life form subclass and group features are considered to be as follows: type of leg structure, level of eyes and antennae development, body proportions, coloration and sclerotization of the integument.

Comparison of imagines life forms with reference to specialization gives reason to believe that Carabid imago evolution proceeds from zoophagy to myxophytophagy and myrmecophily. In the course of evolution, zoophages left the soil surface to dwell in the litter, with in the soil, rodent burrows, caves, as well as in treeholes and on grasses and also under the bark. Among myxophytophages there is a trend to specialization for phytophagy and digging.

The system of Carabid larval life forms comprises five classes as follows: zoophages (most Carabids), myxophyto-

phages (Amarini, Harpalini), symphiles (subfamily Paussinae, tribe Orthogoniini of the subfamily Carabinae), mycetophages (Mormolycini), ectoparasites (genera *Lebia*, *Brachinus*). The classes of larval life forms are distinguished by the structure of the mouth parts and body shape. The classes are divided into subclasses, series and groups of life forms according to modes of locomotion adaptations and distribution in various strata. The subclasses: hole-dwellers, diggers, burrowers are distinguished by the structure of legs and cerci and also by the body shape. The series of life forms belonging to hemicyptobionts comprises dark-coloured larvae which appear on the soil surface in the period of activity. The cryptobiont series includes lightcoloured larvae characterized by a concealed mode of life in the soil. 23 larval life forms have been distinguished. The groups of larval life forms are characterized by morphological adaptations connected with dwelling in different layers of biogeocoenoses.

A comparative morphological study of larval life forms shows that an ecological radiation of Carabid larvae proceeded from zoophages to myxophytophages, symphiles, mycetophages and ectoparasites. Zoophages and mycetophages show a tendency throughout their evolution in the course of transition from dwelling in the litter (*Trachypachus* type) to dwelling on the soil surface (*Nebria* Latr.) or in soil holes, burrows, caves. Transition to life in the compact soil was accompanied by augmentation of digging activity (*Scarites* F.).

A morpho-ecological system of Carabid life cycles based on the changes of imaginal and larval life forms in ontogenesis is proposed. 8 types and 55 variants of life cycles have been distinguished. The major life cycle types are as follows:

Imago — zoophages	Imago — myxophytophages	Imago — zoophages
Larva — zoophages	Larva — myxophytophages	Larva — symphiles

There are transitional life cycle types as well as those with a peculiar trophic specialization of imago and larvae.

Evolutionary tendencies of Carabid life cycles lie in a connected specialization of imago and larvae transiting from zoophagy to myxophytophagy, or to symphily. In addition, there are divergences in the trophic specialization of imago and larvae (e. g. in Ozaenini, Mormolycini, *Lebia*). Zoophage life cycle type is divided in a great number of variants with a different specialization of imago and

larvae to dwelling in different layers. From most primitive life cycle variants with imago and larvae adapted to the existence on the boundary of the two media (soil—air), the evolution proceeded via both a correlated specialization of imago and larvae, the latter inhabiting the vegetation cover and soil layers (Scaritini, Dryptini) and divergences of the ecological specialization of developmental stages (Carabini, Cicindelini).

The life form spectra of the Carabidae taxa demonstrate some regularities of the family's ecological evolution. The life forms of the primitive subfamilies Trachypachinae, Paussinae are less diversified compared with the higher subfamilies (especially Carabinae). Every higher taxon of the family Carabidae has a specific spectrum of life forms. The life form including higher number of species number reflects the major trend of the ecological specialization. Many taxa include similar life forms. Parallel formation of life forms is most frequently observed in related tribes (Lebiini, Masoreini, Zuphiini or Harpalini and Amarini).

Landscape spectra of Carabid life forms reflect the features of their spatial distribution. Carabid population was studied in the following zones: mixed forests, forest-steppe, steppe, semi-desert and desert. The Carabid species composition is arranged with reference to life forms which made it possible to have developed life form spectra in accordance with species numbers and individual abundance. Every landscape spectrum is distinguished by a certain composition and ratio of life forms with reference to abundance and dominant life forms. E.g. in forest litter stratobionts are predominating (like *Calathus* Bon., *Pterostichus* Bon.), on grasslands and in steppes myxophytophages (like *Ophonus* Steph., *Harpalus* Latr.). The variety of Carabid life forms increases southward. It is southward that number of life forms adapted to a concealed mode of life in the soil and to digging increases. Life forms may be distributed intrazonally and polyzonally. For instance, bothrobionts, endogeobionts and stratobionts of the litter-slit type are characteristic of the steppe and semi-desert zones whereas epigeobionts are common to all the zones since they mostly dwell on waterbody banks. The ratio of zoophages and myxophytophages varies in different zones. Myxophytophages are most abundant with respect to the number of species in steppe and semi-desert zones (50%). Their abundance

decreases northward and southward. Vice versa, the abundance of zoophages increases from the steppe zone northward and southward. Life form spectra may serve good landscape indicators, some stenobiont life forms being indicators of particular soilvegetative conditions.

The keys to carabid imaginal and larval life forms presented in the present paper enable taxonomists ecologists to use life form method when characterizing Carabid taxa and in studies of numerous evolutionary and biocoenological problems.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверин В. Г. О жуках-хищниках, врагах китайского дубового шелкопряда. — Зап. Харьк. с-х. ин-та, 1939, т. 2, вып. 1/2.
- Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1954а, т. 59, № 3.
- Акимов М. П. Понятие жизненной формы и его использование в экологических исследованиях. — В кн.: III экол. конф.: Тез. докл. Киев, 1954б, т. 1.
- Акимов М. П. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм — биоморф. — Науч. зап. Днепропетров. ун-та, 1955, т. 51.
- Алейникова М. М. Почвообитающие беспозвоночные разных типов леса в Среднем Поволжье. — В кн.: Материалы по фауне и экологии почвообитающих беспозвоночных. Казань, 1968.
- Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. — В кн.: Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М.; Л.: Биомедгиз, 1936.
- Андреев Н. И. Биология жуков рода *Bembidion* Latr. и их биоценотическая связь с клубеньковыми долгоносиками: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д: Ростов. ун-т, 1972.
- Арабаджиев Д., Балевски А., Дренски П., Загариева Б., Радев Р. Вредные житни бегачи от рода *Zabrus* в България и борбата с тях. — В кн.: Тр. на Ин-та по зоол. София, 1953, кн. 2.
- Арнольди Л. В. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урала, их экологическое распределение и хозяйственное значение. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952, т. 11.
- Арнольди К. В. Очерк энтомофауны и характеристика энтомокомплексов лесной подстилки в районе Деркула. — Тр. Ин-та леса АН СССР, 1956, т. 30.
- Арнольди К. В. Лесостепь Русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых. — Тр. ЦГЧЗ, 1965, т. 8.
- Арнольди К. В., Матвеев В. А. Население жуков еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение его на вырубках. — В кн.: Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973.
- Арнольди К. В., Перель Т. С., Шарова И. Х. Влияние искусственных лесных насаждений на почвенных беспозвоночных глинистой полупустыни. — В кн.: Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне. М.: Наука, 1971.
- Арнольди К. В., Шарова И. Х., Ключанова Г. Н., Бутрина Н. Н. Жуки (Coleoptera) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности. — В кн.: Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1972.
- Бакасова Н. Ф. Биологические особенности хищных жуков и их потенциальное значение в динамике численности серой зерновой совки (*Hadena sordida* Beh.), обитавших на пшеничных полях Куставанской области. — Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИЭР, 1968а.
- Бакасова Н. Ф. Пищевая специализация некоторых видов жуков (Coleoptera, Carabidae), обитающих на пшеничных полях Куставанской области. — Тр. Всесоюз. НИИ защиты раст., 1968б, вып. 31.
- Банников А. Г. О биологических группах копытных. — Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1955, т. 38, вып. 3.
- Бей-Биенко Г. Я. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях. — Тр. по защите раст., 1930, т. 1.
- Бей-Биенко Г. Я. Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera) пустынь Средней Азии и задачи ее изучения. — В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т. 1.
- Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип. — Журн. общ. биол., 1966, т. 37, № 1.
- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1.
- Беклемишев В. Н. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих. — Медицинская паразитология, 1942, т. 11, вып. 3.
- Беклемишев В. Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова земли. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1956, вып. 6.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. М.: Наука, 1964. Т. 1, 2.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970.
- Берг Л. С. Природа СССР. М.: Учпедгиз, 1938.
- Берг Л. С. Географические зоны Советского Союза. М.: Географгиз, 1952. Т. II.
- Бодренко Г. Е. Жизненные формы и ярусное распределение полужесткокрылых насекомых в стеблестое (травостое) сельскохозяйственных и диких растений в Воронежской области. — В кн.: Тез. докл. II науч. конф. зоол. пед. ин-тов РСФСР. Краснодар, 1964.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933.
- Васильева Р. М. Видовой состав и распределение жуков по биотомам в Новозыбковском районе Брянской области. — Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1971, № 465.
- Васильева Р. М. Экологическая характеристика биоценологических комплексов жуков на юге смешанных лесов в Брянской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1973.
- Воронцов А. И. Биология зеленого большого красотела и его использование для борьбы с вредителями леса. — В кн.: Сборник работ по защите леса. М.: МЛТИ, 1957, вып. 1.
- Герасимов А. М. Насекомые чешуекрылые. — В кн.: Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952, т. 1, вып. 2. Гусеницы, ч. 1.
- Гиляров М. С. О причинах дивергентной эволюции обитающих в

- почве личинок шелкунов (Elateridae).— ДАН СССР, 1942, т. 36, № 8.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Гиляров М. С. Использование насекомыми почвенного яруса в сухих частях ареала.— Усп. соврем. биол., 1951, р. 31, № 2.
- Гиляров М. С. Почвенная фауна байрачных лесов и ее значение для диагностики почв.— Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 3.
- Гиляров М. С. Закономерности формирования фауны вредных насекомых при освоении целинных земель.— Журн. общ. биол., 1955, т. 16, № 6.
- Гиляров М. С. Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул.— Тр. Ин-та леса АН СССР, 1956, т. 30.
- Гиляров М. С. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых.— Зоол. журн., 1957, т. 35, вып. 11.
- Гиляров М. С. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи.— Тр. ЦГЧЗ, 1960, т. 6.
- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965.
- Гиляров М. С. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии.— Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 1.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970.
- Гиляров М. С., Шарова И. Х. Личинки жуков-скакунов (Cicindelidae).— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3.
- Гиляров М. С., Шарова И. Х. Семейство Cicindelidae — скакуны.— В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964.
- Гиляров М. С., Шарова И. Х. Почвенная фауна ельников района Павловской Слободы как показатель почвенно-растительных условий.— В кн.: Материалы по фауне и экологии животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1964б.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968.
- Голубев В. Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесо-луговой зоны.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1957, т. 62, вып. 6.
- Григорьева Т. Г. Пути использования агромероприятий в борьбе с проволочниками.— В кн.: Тез. II. экол. конф. Киев, 1950, ч. 1.
- Григорьева Т. Г., Жаворонкова Т. И. Роль антропогенных и природных факторов в формировании трофической структуры пшеничного агробиоценоза.— Энтомол. обзор., 1973, т. 52, № 3.
- Гумбольдт А. Идеи о физиономичности растений.— В кн.: Гумбольдт А. География растений. М.; Л.: ОГИЗ, 1936.
- Гусева В. С., Шарова И. Х. Видовой состав и распределение жуужелиц в различных типах леса в окрестностях Москвы.— В кн.: Вопросы экологии: (По материалам IV экол. конф.). Киев, 1962, т. 7.
- Дизер Ю. Б. Зависимость морфо-физиологических особенностей жуков-чернотелок от условий обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМЖ, 1954.
- Добровольский Б. В. Вредные жуки. Ростов н/Д, 1951.
- Добровольский Г. В. Почвы речных пойм центра Русской равнины. М.: Изд-во МГУ, 1968.
- Догель В. А. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе.— Рус. зоол. журн., 1924, т. 4, вып. 12.
- Долин В. Г. Жуки-щелкуны (Elateridae, Coleoptera) (морфология, экология, систематика, филогения, хозяйственное значение, меры борьбы): Автореф. дис. ... д-ра /биол. наук. Киев: Ин-т зоол. УССР, 1973.
- Дорохина Л. Н. Некоторые пути эволюции жизненных форм в роде *Artemisia* L.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969, т. 74, вып. 2.
- Дубровская Н. А. О полевых жужелицах Белоруссии.— Энтомол. обзор., 1970, т. 49, № 4.
- Жаворонкова Т. И. Некоторые особенности строения жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в связи с характером их питания.— Энтомол. обзор., 1969, т. 48, 4.
- Жаворонкова Т. И. Кормовые адаптации жуков Carabidae пшеничных агробиоценозов в Кустанайской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград — Пушкин: ВИЗР, 1971.
- Жантеев Р. Д. Таксономический и экологический анализ семейства Dermestidae (Coleoptera): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1965.
- Заварзин Г. А. Фенетическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей М.: Наука, 1974.
- Затямина В. В. Агробиоценологическая характеристика энтомофауны гороха в условиях Воронежской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. Воронеж. с.-х. ин-т, 1970.
- Зенкевич Л. А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных.— Журн. общ. биол., 1944, т. 5, № 3.
- Знойко Д. В. Личинки большой хлебной (*Zabrus blapoides* Creutz.) и просяной (*Harpalus calceatus* Duft.) жужелиц.— Энтомол. обзор., 1935, т. 25, № 3/4.
- Иаотова А. Н. Структурно-морфологические особенности двух представителей секции Ellipticae Boiss. рода *Trigonella* L.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968, т. 73, № 6.
- Иняева З. И. Жужелицы на посевах полевых культур: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1965.
- Иогансен Б. Г. Основы экологии. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959.
- Исаичев В. В. Видовой состав и сезонная динамика хищных жужелиц в земляничных насаждениях.— Докл. Тимиряз. с.-х. акад., 1969, вып. 148.
- Калабухов Н. И. Эколого-фаунистические особенности жизненных форм грызунов лесостепи и степей левобережья Украины и Европейской части РСФСР.— Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 4.
- Касандрова Л. И. Распределение и динамика численности жужелиц в плодовых садах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1970.
- Касандрова Л. И. Фауна жужелиц плодовых садов.— В кн.: Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1972.
- Касандрова Л. И., Шарова И. Х. Развитие полевых жужелиц *Amara ingenua*, *Anisodactylus signatus*, *Harpalus distinguendus* (Coleoptera, Carabidae).— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 2.
- Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество. М.: Медгиз, 1933.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.; Л.: Медгиз, 1938.
- Келейникова С. И. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera,

- Tenebrionidae) Палеарктики.— Энтомол. обзор., 1963, т. 13, № 3.
- Келейникова С. И. Почвенные личинки жуков-чернотелок (Tenebrionidae) фауны СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН, 1969.
- Козо-Полянский Б. М. Значение различных методов в систематике растений.— В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т. 1.
- Коршунов Ю. П. О роли хищных жужелиц в уничтожении жуков-щелкунов.— В кн.: Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства М.: Наука, 1965, вып. 2.
- Кривошуккий Д. А. Морфоэкологические типы панцирных клещей.— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 8.
- Кривошуккий Д. А. Понятие «жизненная форма» в экологии животных.— Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 2.
- Кривошуккий Д. А. Современные представления о жизненных формах животных.— Экология, 1971, № 3.
- Кривошеина Н. П. О некоторых морфо-экологических типах личинок двукрылых (Diptera).— Журн. общ. биол., 1959, т. 20, № 5.
- Кривошеина Н. П. Эволюция двукрылых насекомых (Diptera) в свете изучения личиночных форм: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИМЖ, 1968.
- Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. М.: Наука, 1969.
- Крицкая И. Г. Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация усатого конька *Chorthippus macgocerus* (Orthoptera, Acrididae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974.
- Крыжановский О. Л. Жуки-жужелицы рода *Carabus* Средней Азии: Определители по фауне СССР. М.; Л.: ЗИН, 1953, т. 52.
- Крыжановский О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.; Л.: Наука, 1965.
- Крыжановский О. Л. Пути эволюции жуков семейства Histeridae.— Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 6.
- Крыжановский О. Л. Опыт ревизии системы семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae).— Энтомол. обзор., 1976, т. 55 вып. 1.
- Кряжева Л. П. Хлебная жужелица. М.; Л.: Сельхозиздат, 1962.
- Кряжева Л. П. Видовой состав жужелиц на посевах озимой пшеницы в зоне Предкавказья.— Тр. ВИЗР, 1963, вып. 18.
- Кряжева Л. П. Хлебная жужелица.— Тр. ВИЗР, 1964, вып. 22.
- Кряжева Л. П. Эколого-физиологические основы прогноза численности хлебной жужелицы и сигнализация срока борьбы с ней в Предкавказье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИЗР, 1965.
- Кудряшова И. В. Изменение почвенной фауны в процессе развития ясене-осоково-снытьевой дубравы и в связи с рубкой.— В кн.: Взаимоотношение компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970.
- Куперштейн М. Л. Использование реакции преципитации для количественной оценки влияния *Pterostichus crenuliger* (Coleoptera, Carabidae) на динамику популяции вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Hemiptera, Scutelleridae).— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 4.
- Куперштейн М. Л. Оценка трофической связи жужелиц (Coleoptera, Carabidae) с вредной черепашкой (*Eurygaster integriceps* Put., Hemiptera, Scutelleridae) на основе серологического анализа их природных популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИЗР, 1975.
- Лавренко Е. М., Сочава В. Б. Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 1, II.
- Лапшин Л. В. Закономерности экологического распределения и сезонная динамика активности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесостепных условиях Оренбургского Зауралья; Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1972.
- Левушкин С. И. Об экологических фаунистических комплексах (на примере подземных фаун).— Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 6.
- Литвинова Н. Ф. Закономерности географической изменчивости в роде *Euchortippus* Tarb. (Orthoptera, Acrididae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1972.
- Лущик В. Н. Заметка о жуках рода *Calosoma* Web.— В кн.: Луговой мотылек в 1929—1930 гг. Киев, 1931, кн. I.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Массовые вредители степного лесоразведения из отряда чешуекрылых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМЖ, 1952.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera).— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 4.
- Мамаев Б. М. Конвергенция признаков личинок насекомых в связи со способом передвижения в разлагающейся древесине.— В кн.: Тез. докл. Молодеж. конф., посвящ. 40-летию ВЛКСМ. М., 1959.
- Мамаев Б. М. Явления конвергенции у насекомых как результат одинакового использования среды обитания (на примере ксилофагов).— Журн. общ. биол., 1966, т. 27, № 4.
- Мамаев Б. М. Эволюция галлообразующих насекомых — галлиц. Л.: Наука, 1968.
- Матвеева В. Г. Почвенная мезофауна лугов и полей Подмосквья.— В кн.: Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1970, № 394.
- Медведев Г. С. Типы ротовых аппаратов чернотелок (Tenebrionidae) Туркмении.— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 8.
- Медведев Г. С. Типы эколого-морфологических приспособлений чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Туркмении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН, 1961.
- Медведев Г. С. Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae).— Энтомол. обзор., 1965, т. 44, 4.
- Медведев Г. С. Эколого-морфологические типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии.— В кн.: Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: ИРФОН, 1970.
- Мерклин Р. Л. Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа.— В кн.: Проблемы палеонтологии (23-я сессия Междунар. геол. конгр. докл. сов. геол.). М.: Наука, 1968.
- Мордкович В. Г. Население герпетобийных жуков (Coleoptera, Carabidae, Silphidae, Tenebrionidae) в микроландшафтах Барабинской лесостепи и его изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека.— Зоол. журн. 1964, т. 43, вып. 5.
- Мордкович В. Г. Герпетобий котловинных степей юга Сибири (преимущественно на примере жуков-жужелиц и чернотелок): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1970.

- Мордкович В. Г.* Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука, 1977.
- Мордкович В. Г., Волковинцер В. В.* Приспособительные типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) в природном градиенте условий. — В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск, 1973, вып. 2.
- Найденев Г. П.* О видовом составе растительноядных жужелиц юга Украины. — Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 4.
- Найденев Г. П.* Особенности биологии хлебной жужелицы на юге Украины и обоснование мероприятий по борьбе с ней: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса 1967.
- Нарзикулов М. Н.* О жизненных формах насекомых, их становлении и эволюции. — В кн.: Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе, 1970.
- Науом Н. П.* Экология животных. М.: Сов. наука, 1955.
- Огнев С. И.* Экология млекопитающих. М.: МОИП, 1951.
- Павлова Г. Н.* Изменение комплекса жужелиц южной типчаково-ковыльной степи при ее искусственном восстановлении. — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7.
- Парамонов А. А.* Курс дарвинизма. М.: Сов. наука, 1945.
- Петрусенко О. А.* Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) у радони заподняка «Стрілецький степ». — Вісн. Київського ун-та, 1967, № 9.
- Петрусенко О. А.* До вивчення фауни жужелиць (Carabidae) Нижнього Придніпров'я. — В кн.: Збірник праць зоологічного музею, № 35, Киев: Наукова думка, 1969.
- Петрусенко А. А.* Эколого-зоогеографический анализ жужелиц (Carabidae) лесостепной и степной зон. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоол. УССР, 1971.
- Перель Т. С.* Комплексы почвенных беспозвоночных в сложных сосняках различных типов. — Pedobiologia, 1962, № 1.
- Пилецкис С. А.* Фауна вредных жесткокрылых (Coleoptera) в лесах Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс: Ин-т зоол. ЛССР, 1958.
- Пономаренко А. Г.* Историческое развитие жесткокрылых — архостемат. М.: Наука, 1969.
- Пономаренко А. Г.* О делении отряда жесткокрылых на подотряды. — В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1971. Л.: Наука, 1973.
- Попов Г. А.* О смене состава жизненных форм прямокрылых при освоении целинных степей. — Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1965, т. 50.
- Попов М. Г.* Род *Erigeron* в горах Средней Азии: Флора и систематика. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 1, 1948, вып. 7.
- Потапова Н. А.* Биотопическое распределение жужелиц (Carabidae, Coleoptera) в полупустыне северо-западного Казахстана. — Зоол. журн., 1972, т. 51 вып. 10.
- Потоцкая В. А.* Некоторые морфо-экологические типы личинок Staphylinidae. — В кн.: Тез. докл. IV молодеж. науч. конф. АН СССР. М.: ИМЖ 1960.
- Правдин Ф. Н.* Жизненные формы у животных и принципы их классификации. — В кн.: Доклады МОИП. Зоология и ботаника, 1967 и 1968 гг. М.: МГУ, 1971.
- Притыкина Л. Н.* Материалы к морфо-экологической классификации личинок стрекоз. — Энтомол. обзор., 1965, т. 37, 2.
- Работнов Т. А.* Опыт определения возраста у травянистых растений. — Бот. журн., 1946, т. 31, № 5.
- Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника, 1950, вып. 6.
- Рафес П. М.* О жизненных формах насекомых, обитающих на Нарынских песках полупустынного Заволжья. — Энтомол. обзор., 1959, т. 38, 1.
- Рустамов А. К.* К вопросу о понятии «жизненная форма» в экологии животных. — Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 4.
- Самедов Н. Г.* Экологическая характеристика хлебных жужелиц, их распределение и вредная деятельность. — В кн.: Тез. 2-й экол. конф. Киев, 1950, ч. 1.
- Самедов Н. Г.* Фауна и биология жуков, вредящих сельскохозяйственным культурам в Азербайджане. Баку: Изд-во АН АзССР, 1963.
- Светлов П. Г.* К анализу понятий параллелизма и дивергенции. — В кн.: Вопросы общей зоологии и паразитологии. М.: Медицина, 1962.
- Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Северцов С. А.* Динамика населения и приспособительная эволюция животных М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941.
- Северцов С. А.* Проблемы экологии животных М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Семенов А. Н.* О строении и значении шейки среднегруди (pediculus mesothorax) у некоторых жесткокрылых. — Рус. энтомол. обзор., 1903, т. 3. 2.
- Семенов-Тянь-Шанский А. Н.* Несколько замечаний по вопросам классификации по поводу «Краткого обзора классификации жесткокрылых Г. Якобсона». — Рус. энтомол. обзор., 1905, т. 5, 1/2.
- Серебряков И. Г.* Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1955, т. 60, № 3.
- Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962.
- Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971.
- Серебрякова Т. И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972, ч. 1.
- Скрипчинский В. В.* Эволюция онтогенеза растений. — В кн.: Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1977, т. 36.
- Скуфьян К. В.* К изучению жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в полевых агробиоценозах Воронежской области. — Тр. Воронеж. станции защиты раст., 1949, № 17.
- Скуфьян К. В.* К изучению жужелиц (Carabidae, Coleoptera) в лесных и луговых биоценозах окрестностей г. Воронежа. — Тр. Воронеж. ун-та, 1970, т. 79.
- Соболева-Докучаева И. И.* О роли массовых видов жужелиц в агробиоценозах нечерноземной полосы. — В кн.: Материалы IV Всесоюз. совещ. по пробл. почв. зоол. Баку, 1972.
- Список вредных насекомых СССР и сопредельных стран Ч. I. Вредители сельского хозяйства. — В кн.: Труды по защите растений/Под ред. А. А. Штакельберга. Л., 1932, вып. 5. (I серия. Энтомология).
- Стебаев И. В.* Жизненные формы и половой диморфизм сарапчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая. — Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 3.

- Стебаев И. В.* Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каптановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1971.
- Стебаев И. В.* Биологический принцип смены местообитаний и общие особенности ландшафтного распределения саранчовых (Orthoptera, Acrididae) на примере горно-аридных районов Южной Сибири.— Энтомол. обзор., 1974, т. 53, 1.
- Стебаев И. В., Волковинцер В. В.* Животное население каптановых и сопутствующих им почв Тувы и южной части Хакасии.— В кн.: Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск, 1968.
- Стебаев И. В., Стебаева С. К.* Зональные спектры жизненных форм ногохвосток и эволюция почв.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Казань, 1969.
- Стебаева С. К.* Жизненные формы ногохвосток (Collembola).— Зоол. ж., 1970, т. 49, вып. 10.
- Стинрайс М. А.* Новые данные к фауне жукелиц Латвийской ССР.— Тр. Ин-та биол. АН ЛатвССР, 1958.
- Стриганова Б. Р.* Морфофункциональные типы ротового аппарата личинок жесткокрылых в связи с характером питания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМЖ, 1964.
- Стриганова Б. Р.* Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. М.: Наука, 1966.
- Стриганова Б. Р.* Комплексы почвообитающих беспозвоночных в пойме среднего течения Днестра.— Зоол. ж., 1968, т. 47, вып. 3.
- Тазтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966.
- Тимова Э. В., Жаворонкова Т. Н.* Влияние распахки целинной степи на состав и численность в популяциях жукелиц.— Тр. Всесоюз. энт. о-ва, 1965, № 50.
- Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.
- Тихомирова А. Л.* Морфо-экологические особенности стафилинид в связи с филогенией семейства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1969.
- Тулашвили Н. Д.* Хлебная жукелица *Zabrus tenebrioides* (subsp. *elongatus* Men) в условиях восточной Грузии и система мероприятий по борьбе с ней.— Тр. Груз. опыт. ст. защиты раст., 2, 1941.
- Успенский С. М.* Ландшафтно-зональные категории жизненных форм восточной Палеарктики.— В кн.: Жизнь земли. М.: Изд-во МГУ, 1964, № 2.
- Утробина Н. М.* Обзор жукелиц Среднего Поволжья.— В кн.: Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука, 1964.
- Федосимов О. Ф.* О жукелицах юго-востока целинного края.— Тр. Всесоюз. НИИ защиты раст., 1962, т. 7.
- Фомичев А. И., Миноранский В. А.* К фауне и распространению жукелиц по биотопам в Ростовской области.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии: Материалы 3-го Всесоюз. совещ. Казань, 1969.
- Формозов А. Н.* Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции 1926 г. М.: Изд-во АН СССР, 1929.
- Формозов А. Н.* Вопросы географии.— В кн.: Сборник статей для 18-го Междунар. геогр. конгр., 1956.
- Формозов А. Н.* Конвергенция у наземных позвоночных животных и географическая среда.— В кн.: Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964.
- Фридерикс К.* Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.; Л.: ОГИЗ, 1932.
- Ходашова К. С.* Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и основные закономерности их географического распространения.— Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1953.
- Хохряков А. П.* Филогения и систематика лилейных по данным биоморфического анализа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974.
- Хохряков А. П.* Жизненные формы плаунов и некоторые общие вопросы эволюции и системы жизненных форм растений.— Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 6.
- Чернов Ю. И.* К изучению животного населения почв арктических тундр Якутии.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 3.
- Чернов Ю. И.* Зависимость состава животного населения почвы и дернины от характера растительности в некоторых типах тундр.— Проблемы Севера, 1964, № 8.
- Чернов Ю. И.* Некоторые особенности животного населения пятнистых тундр.— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 4.
- Чернов Ю. И.* Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.; Л.: Наука, 1966.
- Чернов Ю. И.* Некоторые особенности животного населения Европейской лесостепи на примере беспозвоночных.— В кн.: Структура и функциональная биогеоценологическая роль животного населения суши. М.: МОИП, 1967.
- Чернов Ю. И.* Географическая зональность и животный мир суши.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 7/8.
- Чернов Ю. И.* Некоторые закономерности приспособления наземных животных к ландшафтно-зональным условиям.— Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 6.
- Чернов Ю. И.* Природная зональность и животный мир суши.— М.: Мысль, 1975.
- Чернова О. А.* Поденки (Ephemeroptera) бассейна Амура и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб.— Тр. Амур. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., 1952, т. 3.
- Черняховский М. Е.* Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1970, т. 394.
- Черняховский М. Е.* Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых.— В кн.: Докл. МОИП. Зоология и ботаника, 1967 и 1968 гг. М.: МГУ, 1971.
- Шапиро В. А.* Использование жуков-красотелов против листогрызущих гусениц в условиях полезащитных лесополос.— Лесное хоз-во, 1950, № 12.
- Шарова И. Х.* Личинки жуков-красотелов (*Calosoma*, Carabidae).— Зоол. журн., 1957а, т. 36, вып. 6.
- Шарова И. Х.* Морфологические типы личинок жукелиц (Carabidae).— Тез. докл. III совещ. Всесоюз. энт. о-ва, 1957б, т. 1.
- Шарова И. Х.* Личинки жуков-жукелиц, полезных и вредных

- в сельском хозяйстве.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1958, т. 124, вып. 7.
- Шарова И. Х.* Морфо-экологические типы личинок жуужелиц (Carabidae).— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 5.
- Шарова И. Х.* Морфо-экологическая характеристика личинок жуужелиц, встречающихся на обрабатываемых полях.— В кн.: Тез. докл. II межвузов. науч.-отчет. конф. «Университеты — сельскому хозяйству». Л.: Изд-во ЛГУ, 1963.
- Шарова И. Х.* Семейство Carabidae — жуужелицы.— В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых/Под ред. М. С. Гилярова. М.: Наука, 1964.
- Шарова И. Х.* Личинки родов *Acinopus* Latr. и *Osimus* Motsch. (Carabidae, Coleoptera) и их систематическое положение.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 6.
- Шарова И. Х.* Почвенная фауна лиственных лесов района Павловской Слободы как показатель почвенно-растительных условий.— В кн.: Материалы 3-й науч. конф. зоол. пед. ин-тов РСФСР. Волгоград, 1967б.
- Шарова И. Х.* Характеристика основных комплексов жуужелиц Московской области.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Казань: Наука, 1969.
- Шарова И. Х.* Особенности формирования комплексов жуужелиц лесонасаждений в условиях полупустыни.— В кн.: Материалы 4-й науч. конф. зоол. пед. ин-тов. Горький, 1970а.
- Шарова И. Х.* Почвенная мезофауна лиственных лесов в Подмоскowie.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1970б, т. 394.
- Шарова И. Х.* Смена жизненных форм в онтогенезе жуужелиц (Carabidae, Coleoptera).— Тр. XIII Межд. энтомол. конгр. М., 1971а.
- Шарова И. Х.* Особенности биотопического распределения жуужелиц в зоне смешанных лесов Подмоскowie.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1971б, т. 465.
- Шарова И. Х.* Жизненные формы и значения конвергенций и параллелизмов и их классификации.— Журн. общ. биол., 1973а, т. 34, № 4.
- Шарова И. Х.* Соотношение классификаций жизненных форм имаго и личинок жуужелиц.— В кн.: Материалы науч. совещ. зоол. пед. ин-тов. Владимир, 1973б.
- Шарова И. Х.* Жизненные формы имаго жуужелиц (Coleoptera, Carabidae).— Зоол. журн., 1974а, т. 53, вып. 5.
- Шарова И. Х.* Жизненные формы жуужелиц: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974б.
- Шарова И. Х.* Эволюция жизненных форм имаго жуужелиц (Coleoptera, Carabidae).— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 1.
- Шарова И. Х.* Жизненные формы личинок жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) и их эволюционные взаимоотношения.— В кн.: Эволюционная морфология личинок/Под ред. Б. М. Мамаева. М.: Наука, 1976.
- Шарова И. Х., Грюнталь С. Ю.* К изучению жуужелиц (Carabidae, Coleoptera) заповедника «Жувинтас» и косы Куршювария.— Acta entomol. Lituanica, 1973, N 2.
- Шарова И. Х., Катюкова Л. Н.* Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) в кротовых норах.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1971, т. 465.
- Шарова И. Х., Лапшин Л. В.* Биотопическое распределение и численность жуужелиц (Carabidae) в восточной Оренбургской лесостепи.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1971, т. 465.
- Шарова И. Х., Матвеева В. Г.* Комплексы жуужелиц пойменных лугов в ландшафтных зонах европейской части СССР.— В кн.: Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974.
- Шарова И. Х., Потоцкая В. А.* Параллелизм и конвергенция у личинок Carabidae и Staphylinidae (Coleoptera).— Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 2.
- Шарова И. Х., Седов А. М.* Географическая изменчивость *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae).— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 9.
- Шафранова Л. М.* Морфогенез и жизненная форма лапчатки мелколистной (*Potentilla parvifolia* Fisch.) в связи с переходом от кустарников к травам у лапчаток (*Potentilla* L. s. l.).— В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяции цветковых растений. М.: Наука, 1967.
- Шенников А. П.* Экология растений. М.: Советская наука, 1950.
- Шмальгаузен И. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Шуровенков Б. Г.* Полевые хищники энтомофаги (Coleoptera, Carabidae, Diptera, Asilidae) и факторы, определяющие их эффективность.— Энтомол. обозр., 1962, т. 41, 4.
- Щеголев В. Н., Значенский А. В., Бей-Биенко Г. Я.* Насекомые, вредящие полевым культурам. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937.
- Юрлова М. Н.* Изменение почвенной фауны беспозвоночных в зависимости от разных методов и длительности обработки почвы целинной степи.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1962, т. 186.
- Яблоков-Хизорян С. М.* Жуужелицы Армянской ССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1963.
- Яблоков-Хизорян С. М.* Жуужелицы (Carabidae). Ч. 1. Фауна Армянской ССР: Насекомые жесткокрылые. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976.
- Якобсон Г. Г.* Жуужки России, Западной Европы и сопредельных стран. СПб., 1905—1916.
- Яхонтов В. В.* Экология насекомых. М.: Высшая школа, 1964.
- Andrewes H. E.* The fauna of British India, including Ceylon and Birma. Coleoptera, Carabidae, I. London. 1929.
- Antoine M.* Coléoptères Carabiques du Maroc, I.— V. — Mem. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc, n.s. zool., 1955, N 1; 1957, N 3; 1959, N 6; 1959, N 8; 1962, N 3.
- Arnett R. H.* The beetles of the United States: A manual for identification. Washington, D. C., 1960—1963.
- Arnoldi K. V., Ghilarov M. S.* Die Wirbellosen im Boden in der Streu, als Indikatoren der Besonderheiten, der Boden und Pflanzendecke der Waldsteppenzone.— Pedobiologia, 1963, Bd. 2.
- Bado V. B.* Vergleichende Untersuchungen über die Laufkäferbesiedlung (Col., Car.) einiger norddeutscher Waldbestände und angrenzender Kahl-schlächen.— Dtsch. Entomol. Z. N. F., 1965, Bd. 12, 1/11.
- Ball G. E.* Carabidae.— In: Arnett R. H. The beetles of the United States. Washington, 1960, Bd. 4.
- Basilevsky P.* Carabidae.— In: Exploration de Parc National de l'Upemba, Mission G. F. de Witte, fasc. 10. Bruxelles, 1953.

- Basilewsky P.* Coleoptera, Carabidae. LXXX.— Ann. Mus. Roy. Afr. centr., Tervuren, série in — 8°, Sci. Zool., 1956, vol. 51.
- Basilewsky P.* Coleoptera, Carabidae.— South African Animal Life, vol. V. 1958.
- Basilewsky P.* Etude des Dryptinae d'Afrique (Coleoptera, Carabidae).— Bull. et Ann. Soc. Entomol. Belg., 1960, vol. 94.
- Basilewsky P.* LX. Coleoptera, Carabidae.— Ann. Mus. Roy. Afr. centr. série in — 8°, Sci. Zool., 1962, vol. 107.
- Basilewsky P.* Revision des Galeritiniinae d'Afrique et de Madagascar (Coleoptera, Carabidae).— Ann. Mus. Roy. Afr. centr., Tervuren, série in — 8°, Sci. Zool., 1963, vol. 120.
- Basilewsky P.* III. Les Calosomes des îles Galapagos (Coleoptera, Carabidae).— Mission zoologique belge aux îles Galapagos et en Ecuador. Bruxelles, 1968a, vol. 1.
- Basilewsky P.* IV. Coleoptera, Carabidae.— Ann. Mus. Roy. Afr. centr., Tervuren, série in — 8°, Sci. Zool., 1968b, vol. 165.
- Basilewsky P.* Contribution à l'étude des Coléoptères Carabiques de la Région Malgache. V. Les Bembidiinae de Madagascar et des îles voisines.— Ann. Soc. entomol. Fr. (N.S.), 1968c, vol. 4.
- Bell R. T.* Coxal cavities and the classification of the Adephaga (Coleoptera).— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1967, vol. 60, N 1.
- Bengtsson S.* Die Larven der nordischen Arten von Carabus Lin.— Lunds. Univ. Årsskr., 1927, Bd. 24, Heft. 2.
- Blunk H.* Carabiden. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Aufl. Berlin, 1932, Bd. 84.
- Bøving A. G.* Om Passiderne og Larven til Paussus Kannegieteri Wasm. — Vid. medd. naturhistor. foren, København, 1907.
- Briggs I. B.* Biology of some ground beetles (Coleoptera, Carabidae) injurious to strawberries.— Bull. Entomol. Res., 1965, vol. 56, p. 1.
- Brown W. V.* Leaf anatomy in grass Systematics.— Bot. Gaz., 1958, vol. 119, N 3.
- Burgess A. F.* *Calosoma sycophanta*: its life history, behaviour and successful colonisation in New England.— Dept. Agr. Wash. Bull., 1911, vol. 101.
- Burgess A. F., Collins C. W.* The Calosoma beetle (*Calosoma sycophanta* L.) in New England.— U.S. Dept. Agr. Wash. Bull., 1915, vol. 251.
- Burmeister F.* Biologie, Oekologie und Verbreitung der europäischen Käfer, 1. Adephaga. Krefeld, 1939.
- Chaboussou F.* Contribution à l'étude biologique de *Lebia grandis* Hentz., prédateur américain du Doryphore.— Ann. epiphyt. et phytogén., 1939, vol. 5.
- Chaudoir M.* Essai monographique sur les Orthogoniens. Bruxelles.— Ann. Soc. entomol. Belg., 1872, vol. 14.
- Crowson R. A.* The natural classification of the families of Coleoptera.— In: E. W. Classey. Hampton (Middlesex), 1967.
- Csiki E.* Carabidae. I—III.— In: Junk et Schenklng. Coleopterorum Catalogus. Berlin, 1927—1933, p. 91, 92, 97, 98, 104, 112, 115, 121, 124, 126.
- Csiki E.* Die Käferfauna des Karpaten-Beckens. I. Allgemeiner Teil und Caraboidea. Budapest, 1946.
- Darlington P. J., Jr.* Variation and atrophy of flying wings of some Carabid beetles.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1936, vol. 29.
- Darlington P. J., Jr.* Carabidae of mountains and Islands, Data on the evolution of isolated faunas and on atrophy of wings.— Ecol. Monogr., 1943, vol. 13.
- Darlington P. J., Jr.* Beetles and continents. (A review of «La genèse des faunes terrestres»).— Quart. J., 1949, vol. 24.
- Darlington P. J., Jr.* Paussid beetles.— Trans. Amer. Entomol. Soc., 1950, vol. 76.
- Darlington P. J., Jr.* The Carabid beetles of new Guinea. 2. The Agonini.— Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 1952, vol. 107, N 3.
- Darlington P. J., Jr.* Australian Carabid beetles. 13. Further notes on Agonini, and a genus of Licinini new to Australia. (Cambridge, Mass.).— Brev. Mus. Comp. Zool., 1963, vol. 183.
- Darlington P.* The Carabid beetles of New Guinea. Part. 3. Harpalinae (continued) Perigonini to Pseudomorphini.— Bull. Mus. Compl. Zool., 1968, vol. 137, N 1.
- Davies M. I.* The contents of the crops of some British Carabid beetles.— Entomol. Month. Mag., 1953, vol. 89.
- Dimmock G., Knab F.* Early stages of Carabidae.— Bull. Springfield Mus. Nat. Hist., 1904, vol. 1.
- Dinther J. B. M., van.* Laboratory experiments on the consumption capacities of some Carabidae.— Med. Rijksfac. landbouwwetensch. Gent., 1966, vol. 31, N 3.
- Dinther J. B. M., van, Mensink E. T.* Egg consumption by *Bembidion ustulatum* and *Bembidion lampros* (fam. Carabidae) in laboratory prey density experiments with house fly eggs.— Med. Landbouwwetensch. opzoekings-stat. Gent, 1965, vol. 30, N 3.
- Drift I.* Field studies on the surface fauna of forests.— ITBON Med., 1959, vol. 41.
- Elton C.* Animal ecology. New York, 1927.
- Emden F.* Die Larven der Cicindelinae. Einleitendes und aloco sternale Phyle.— Tijdschr. Entomol., Deel., 1935, vol. 78.
- Emden F.* A key to the genera of larval Carabidae.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1942, vol. 92.
- Erwin T.* A reclassification of bombardier beetles and a taxonomic revision of the North and Middle America species (Carabidae, Brachinida).— Quest. Entomol., 1970, vol. 6, N 1.
- Ert W.* Erdbeerschädling.— Nachrbl. dtsh. Pflanzenschutzdienst, 1923, Bd. 3, N 6.
- Forbes S. A.* The food relation of Carabidae and Coccinellidae.— Bull. Illinois St. Lab. Natur. Hist., 1883, vol. 1.
- Franz E.* Ueber die Mundwerkzeuge des Sand-Laufkäfers und seiner Larve.— Natur und Volk, 1943, Bd. 73.
- Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie.— Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 1918, Bd. 2.
- Ganagarajan M.* Seasonal changes in food reserves of *Nebria brevicollis* (Carabidae, Coleoptera).— Entomol. exp. et appl., 1966, vol. 9, N 3.
- Ganglbauer L.* Die Käfer von Mitteleuropa. I. Wien, 1892.
- Ganglbauer L.* Systematisch-Koleopterologische Studien.— Münch. Koleoptera. Z., 1903, Bd. 1.
- Gilbert O.* The natural histories of four species of *Calathus* (Coleoptera Carab.) living on Sand Dunes in Anglesey.— Oikos, 1956, vol. 7.
- Gisin H.* Collembolenfauna Europes.— Mus. hist. natur. Genève, 1960.

- Glason-Deleurance S.* La contraction du cycle évolutif des Coléoptères Bathysciinae et Trechinae en milieu souterrain.— *Compt. rend. Acad. sci. Paris.*, 1958, vol. 247.
- Glason-Deleurance S.* Sur l'Aphaenops cerberus Dieck. (Insecte Coléoptère) et sa larve.— *Compt. rend. Acad. sci. Paris*, 1959, vol. 249.
- Glason-Deleurance S.* Sur la biologie de l'Hydraphaenops chlersi Ab. (Coléoptère Trechinae): Description de la larve du premier stade.— *Compt. rend. Acad. sci. Paris*, 1960, vol. 251.
- Górny M.* Dynamics of the soil insects communities in two biotopes of an agricultural landscape.— *Ecol. pol. A*, 1968, vol. 16, N 36.
- Habu A.* Odacanthini of Japan (Coleoptera, Carab.).— Reprinted from *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (Japan)*, Ser. C, 1961, vol. 13.
- Habu A.* Fauna Japonica. Carabidae. Truncatipennes group (Insecta: Coleoptera).— *Biogeogr. Soc. Jap.*, 1967.
- Habu A.* Descriptions of some Larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddyfields.— *Kontyû*, 1971, vol. 39, N 2.
- Hennig W.* Kritische Bemerkungen zum phylogenetische System der Insekten.— *Beitr. Entomol.*, 1953, Bd. 3, Sonderheft.
- Heydemann B.* Der Einfluß der Deichbaues an der Nordsee auf Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden.— *Wandervers. Dtsch. Entomol.*, 1962, Bd. 9.
- Heydemann B.* Die Carabiden der Kulturbiotope von Binneland und Nordsee-Küste — ein ökologischer Vergleich. (Coleoptera, Carabidae).— *Zool. Anz.*, 1964, Bd. 172, Hf. 1.
- Horn W.* Carabidae: Cicindelinae.— In: *Junk et Schenkling, Coleopterorum Catalogus*, vol. 86, Berlin, 1926.
- Hürka K.* Die Carabidenfauna des sooser Moores in Westböhmen (Coleoptera, Carabidae).— *Acta Univ. Carol.— Biol.— suppl.*, 1960.
- Hürka K.* Die Larven der mitteleuropäischen *Carabus* und *Procerus* — Arten.— Morphologisch-taxonomische Studie «*Rozpr. MPV*», 1971, Ročn., 80, Sešit 8.
- Isely F. B.* Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers.— *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1944, vol. 37.
- Jeannel R.* Monographie des Trechinae.— *L'Abeille*.— *J. Entomol.*, 1926, vol. 32.
- Jeannel R.*— *Ibid.*, 1927, vol. 33.
- Jeannel R.*— *Ibid.*, 1928, vol. 35.
- Jeannel R.*— *Ibid.*, 1930, vol. 34.
- Jeannel R.* Faune de France. Coléoptères Carabiques. Paris, 1941, vol. 39.
- Jeannel R.*— *Ibid.*, 1942, vol. 40.
- Jeannel R.* Faune de l'Empire Français. VI. Coléoptères Carabiques de la Région Malgache. Paris, 1946. Vol. 1.
- Jeannel R.* Les insectes. Classification et phylogénie, les insectes fossiles. Evolution et géonémie, ordre des coléoptères.— Dans: *Traité de Zoologie*. Paris: Masson, 1949. Vol. IX.
- Jedlička A.* Monographie der Truncatipennes aus Ostasien. Lebiinae, Odacanthinae, Brachininae (Coleoptera, Carabidae).— *Entomol. Abh. und Ber. Staatl. Mus. Tierk. Dresden*, 1963. Bd. 28, N 7.
- Kabacik D.* Beobachtungen über die Quantitätsveränderungen der Laufkäfer (Carabidae) auf verschiedenen Feldkulturen.— *Ekol. pol. Ser. A*, 1962, Bd. 10, N 12.
- Kabacik-Wasylik D.* Studies on the diet of three field species of Carabidae.— *Ekol. pol.*, Ser A, 1971, vol. 19, N 33.
- Kirchner H. A.* Laufkäferschaden an Erdbeeren.— *Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz*, 1939, Bd. 49, N 4.
- Kirchner H.* Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnenden Carabidae. Köln, 1960.
- Kolbe H.* Zur Systematik des Coleopteren.— *Allg. Z. Entomol.*, 1903.
- Krausse A.* Zur Terminologie der edaphischen Biozönosen.— *Intern. Entomol. Z.*, 1928, Bd. 22.
- Krogerus R.* Ökologische Studien über nordische Moorarthropoden.— *Soc. Sci. Fenn., Comment. Biol.*, 1960, Bd. 21, N 3.
- Krumbiegel I.* Untersuchungen über physiologische Rassenbildung: Ein Beitrag zur Problem der Artbildung und der geographischen Variation.— *Zool. Jahrb. Syst. Ökol. Geogr.*, 1932, Bd. 63.
- Krumbiegel I.* Neue physiologische Untersuchungen über geographische Rassen.— *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 1933.
- Krumbiegel I.* Morphologische Untersuchungen über Rassenbildung, ein Beitrag zum Problemen der Artbildung und der geographischen Variation.— *Zool. Jahrb. Syst.*, 1936, Bd. 68.
- Kühnelt W.* Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere.— *Biol. Gen.*, 1943, Bd. 17.
- Kühnelt W.* Ein Beitrag zur Kenntnis tierischen Lebensformen.— *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 1953, Bd. 94.
- Kühnelt W.* Grundriß der Ökologie. 2. Aufl. Jena: VEB Gustav Fischer Verl., 1970.
- Kuntze K.* Biostatische Studium über die geographische Variabilität des *Carabus arvensis* Herbst. (Col.), in Polen.— *Kosmos*, 1927, Bd. 2.
- Larsen O.* Welche Bedeutung ein Verlust des Flugvermögens für die lokale Verbreitung der Wasserhemipteren.— *Z. wiss. Insektenbiol.*, 1930, Bd. 25.
- Larsson S. G.* Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der Dänischen Carabiden.— *Entomol. Medd.*, 1939, Bd. 20.
- Larsson S. G.* Larver.— In: V. Hansen. *Biller XI, Sandspringere og Løbebiller (Cicindelidae og Carabidae)*.— *Danmarks fauna*, 1941, Bd. 47.
- Lelláková-Dušková F.* Prispévek k poznání makroedafonu smrkového lesa.— *Zool. listy*, 1954, p. 8 (23), N 4.
- Lieftinck M. A., Wiebes G. T.* Notes on the genera *Mormolyce* Hagendbach (Coleoptera, Carabidae).— *Bijdr. Dierk.*, 1968, vol. 38.
- Lindroth C. H.* Die fennoskandischen Carabidae, I—III (B). 4.— *K. Vet. et Vitt. Samh. Handl. Göteborg*, 1945, Bd. I; 1945, Bd. II; 1949a, Bd. III.
- Lindroth C.* Die Larve von *Lebia chlorocephala* Hoffm.— *Opusc. Entomol.*, 1954, Bd. 19, N 1.
- Lindroth C.* A revision of *Diachila* Motsch. and *Blethisa* Bon. with remarks on *Elaphrus* larvae.— *Lunds Univ. Arsskrift*, N. F., Avd. 2. *Kngl. Fysiogr. Sällskapet*, 1954b, vol. 65, N 2.
- Lindroth C. H.* The Carabid beetles of Newtaundland including the French islands St. Pierre and Miquelon.— *Opusc. Entomol.*, *Suppl.*, 1955, 12.
- Lindroth C. H.* The larvae of *Trachypachus* Mtsch., *Gehringia* Darl., and *Opisthius* Kby. (Col., Carabidae).— *Opusc. Entomol.*, 1960, Bd. 25.
- Lindroth C. H.* The Ground-beetles (Carabidae, excl. Cicindelinae)

- of Canada and Alaska.— Opusc. Entomol. Suppl., 1969, part 1; 1961, part 2; 1963, part 3; 1966, part 4; 1968, part 5; 1969, part 6.
- Luft M. L.* The larvae of the British Carabidae (Coleoptera). 1 Carabini and Cychrini.— Entomologist, 1969, vol. 102.
- Luft M. L.* The larvae of the British Carabidae (Coleoptera). II Nebriini.— Entomologist, 1972, vol. 105.
- Mandl K.* Wiederstellung der Familien-status der Cicindelidae (Coleoptera).— Beitr. Entomol., 1971, Bd. 21, 316.
- Maran J.* The study of the rudiments of wings by the genus *Pterostichus*, *Poecilus*, *Abax* and *Molops* (Coleoptera, Carabidae).— Sb. entomol. Odd. Nar. Mus. France, 1927, vol. 5.
- Meusel H.* Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose.— Nova acta leopold., 1935, Bd. 3, N 12.
- Mitchell R. W.* Food and feeding habits of the troglitic carabid beetle *Rhadine subterranea*.— Intern. J. Speleol., 1971, vol. 3, N 3/4.
- Mühle E.* Zwei Laufkäfer die neue Schädlinge im deutschen Grassamenbau.— Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst, 1940, Bd. 20, N 4.
- Nolte H. W.* Kann der Puppenräuber (*Cal soma sycophanta* L.) eine Schädlingsplage beenden.— Fortwiss. Zbl., 1940, Bd. 62, N 6.
- Oertel R.* Biologische Studien über *Carabus granulatus* L.— Zool. Jahrb. Jena, 1924, Bd. 48, N 5—6.— Z. Morphol. Ökol., 1924, Bd. 1.
- Palmen E.* Materialien zur Kenntnis der Käferfauna im Westlichen Swir-Gebiet (Sonjet—Karelien).— Acta Soc. fauna et flora fenn., 1946, Bd. 65, N 3.
- Pauly M.* Die Mundwerkzeuge der Caraboidea.— Arch. Naturgesch., 1915, Bd. 81, N 2.
- Prat H.* Vers une classification naturelle des graminees.— Bull. Soc. bot. France, 1960, vol. 107, N 1/2.
- Raunkiaer C.* Planterigest livsformer og deres betydning for geographien. Kjøbenhavn, 1907.
- Raunkiaer C.* The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934.
- Reichenbach-Klinke H. H.* Der histologische Aufbau des Proventrikels der Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für Taxonomie und Phylogenie.— Mitt. München. entomol. Ges., 1953a, Bd. 43.
- Reichenbach-Klinke H. H.* Die Entwicklung des Proventrikels der Coleopteren mit besonderer Berücksichtigung der carnivoren Arten der Unterordnung Polyphaga (Coleoptera).— Entomol. Bl., Krefeld, 1953b, Bd. 49.
- Reitter E.* Bestimmungs-Tabelle der europäischen Coleopteren: Carabidae, Carabini.— Verh. Naturf. Ver., Brünn., 1896, Bd. 34.
- Remane A.* Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie.— Biol. Gen., 1943, Bd. 17.
- Remane A.* Die Grundlage des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest und Portig, 1952.
- Scherney F.* Untersuchungen über Vorkommen und wirtschaftliche Bedeutung räuberisch lebender Käfer in Feldkulturen.— Z. Pflanzenbau und Pflanzenschutz., 1955, Bd. 6 (50), N 2.
- Scherney F.* Unsere Laufkäfer, ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung.— Neue Brehm-Bücherei, 1959, N 245.
- Scherney F.* Über die Zu- und Abwanderung von Laufkäfern (Carabidae) in Feldkulturen.— Pflanzenschutz, 1960, Bd. 12, N 11/12.
- Silvestri F.* Metamorphosi e costumi della *Lebia scapularis*.— Redia, 1905, vol. 2, N 1.
- Skuhrový V.* Bionomie der Feldcarabiden.— Rozpr. CSAV, 1958a, 69, N 2.
- Skuhrový V.* Die Nahrung der Laufkäfer in der Feldkulturen.— Trans. 1. Intern. Conf. Insectpathol. and Biol. Control. Praha, 1958b.
- Skuhrový V.* Potrava polních strevlíkovitých.— Casopis ceskosl. spolecn. entomol., Praha, 1959, vol. 56, N 1.
- Sporne K. R.* The phylogenetic classification of the angiosperms.— Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., 1956, vol. 31, N 1.
- Stebbins G. L.* Cytogenetics and evolution of the grass family.— Amer. J. Bot., 1956, vol. 43, N 10.
- Svatopluk B. Pavlicek J.* A comparison of the soil Coleopterous fauna in three types of meadow in Bohemia.— Separatum, 1970, vol. 67, N 5.
- Sweetman H.* The biological control of insects. Ithaca, 1936.
- Thiele H. U.* Carabid beetles in their environments.— Zoophysiol. and Ecol., 1977, vol. 10.
- Thiele H. U., Kolbe W.* Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern.— Pedobiologia, 1962, Bd. 1.
- Tietze F.* Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur (Coleoptera, Carabidae).— Beitr. Entomol., 1963a, Bd. 13, N 1/2.
- Tietze F.* Zur Flügelausbildung und Flugfähigkeit von *Clivina fossor* L. (Carabidae).— Dtsch. Entomol. Z. N. F., 1963b, Bd. 10, N 1/2.
- Tischler W.* Agrarökologie. Jena, 1965.
- Uvarov B. P.* Ecological and biogeographical relations of Eremian Acrididae.— Soc. Biogeogr., 1938, vol. 6.
- Vandel A.* Biospeologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles. Paris: Gauthier—Villars Editeur, 1964, vol. 55.
- Verhoeff K. W.* Über vergleichende Morphologie der Mundwerkzeuge der Coleopteren—Larven und Imagines, zugleich ein Beitrag zur Entwicklung, Biologie und Systematik der Carabus Larven.— Zool. Jahrbuch. Syst., 1921, Bd. 44.
- Warming E.* Über perenne Gewächse.— Bot. Cbl., 1884, Bd. 18, 19.
- Warming E.* Økologiens Grundformer. Udkast til en systematiks ordning.— Kgl. danske vid. selskab. Skr.— Naturvidensk. og math., 1923, Afd. 8, Raekke. 4.2.
- Williams J. W.* The comparative morphology of the order Coleoptera treated from the standpoint of phylogeny.— J. N. Y. Entomol. Soc., 1938, vol. 46, N 3.
- Zarapkin S. R.* Zur Phänoanalyse von geographisches Rassen und Arten.— Arch. Naturgesch. N. F., 1934, Bd. 3.
- Zimmermann W.* Die Methoden der Phylogenetik.— In: Die Evolution der Organismen. Stuttgart, 1959, Bd. 1.2

УКАЗАТЕЛЬ
ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ

- Abax* 66, 91, 122, 139, 158, 197
— *ater* 163
Acupalpus 91
— *dorsalis* 282, 306, 314
— *elegans* 306
— *exiquus* 282, 314
— *interstitialis* 301
— *meridianus* 162, 282, 289, 295, 306
Acinopus 79, 92, 107, 123, 200, 204
Adephaga 31, 32, 96, 116
Agatus flavipes 312
Agonini 37, 101, 121, 129, 188
Agonum 90, 100, 101, 157, 195, 245, 255, 294
— *assimile* 62, 138, 280, 287
— *atratum* 304
— *dorsale* 279, 294, 304
— *gracilipes* 287, 294, 304
— *fuliginosum* 280
— *impressum* 62, 89, 279
— *micans* 280
— *mülleri* 279, 303
— *obscurum* 62, 280, 287, 294
— *piceum* 280
— *seapunctatum* 62, 89, 279, 287
— *viduum* 279
— *viridicupreum* 303
Agrini 51, 53, 113, 114, 121, 193, 235
Agriotes 168
Amara 46, 50, 77, 79, 92, 102, 124, 133, 169, 178, 181, 199, 245, 264, 315
— *aenea* 283, 289, 301, 307
— *ambulans* 307
— *apricaria* 283, 290, 301, 307, 315
— *bifrons* 283, 290, 296, 307
— *brevicollis* 308
— *brunnea* 148, 160, 282
— *chaudoiri* 307
— *communis* 105, 253, 259, 283, 289, 296
— *consularis* 283, 290, 307
— *convexior* 289
— *crenata* 296, 301
— *derculensis* (= *timida*) 297, 301
— *equestris* 283, 290, 297
— *eurynota* 282, 289, 296, 307
— *famelica* 307
— *familiaris* 124, 282, 289
— *fulva* 132, 163, 283
— *ingenua* 259, 283, 290, 296, 301, 307
— *kinitzi* 315
— *littorea* 307
— *lucida* 301
— *lunicollis* 282
— *majuscula* 283, 290, 307
— *municipalis* 290, 296, 307
— *nitida* 283
— *ovata* 282, 296
— *pastica* 296
— *plebeja* 282
— *proxima* 315
— *rufipes* 296
— *scytha* 296, 307
— *similata* 282, 290, 296, 301, 307
— *spreta* 307
— *tescicola* 296, 307
— *tibialis* 282, 289, 306
Amarini 31, 37, 46, 74, 77, 78, 79, 87, 92, 96, 98, 112, 114, 115, 122, 123, 124, 127, 129, 146, 147, 148, 149, 155, 156, 160, 166, 171, 175, 177, 180, 188, 199, 200, 202, 203, 204, 210, 211, 214, 235, 236, 239, 325, 326, 327
Amathitis = s. g. *Amara* 79, 169, 264
— *trathicotis* = *jakovlevi* 315
Amblycheila 56, 120
Amblystomina 37, 75, 148, 160, 199
Amblystomus 91
Amorphomerini 37
Anillina 62, 105
Anisodactylus 79, 92, 123, 199
— *binotatus* 283
— *pseudoaeneus* 297, 308, 314
— *signatus* 259, 260, 290, 308, 315
Anophthalmus 64, 140, 166
Anoplogenius procerus 314
Anthia 25, 56, 134, 143, 168, 169, 194, 215
Anthiini 31, 38, 56, 108, 113, 114, 119, 121, 143, 176, 194, 235
Anthracus 91
— *consputus* 282, 306
Aphaenops 44, 64, 98, 108, 117, 134, 140, 178, 191, 200, 206, 211
— *ehlersi* 96
Aphaonus 67, 105
Apidae 24
Apotomini 70, 111
Apotomus 36, 70
Apristus 62
Arachnoidius 67
Archostemata 30, 116
Asaphidion 57, 89, 105, 122
— *flavipes* 278, 293
Badister 46, 98, 195
— *bipustulatus* 62, 287, 294, 303
— *lacertosus* 279, 287
— *peltatus* 62, 90, 279
— *unipustulatus* 96, 279, 287, 294, 303
— *sodalis* 280
Bembidiini 31, 36, 57, 62, 64, 89, 90, 107, 111, 114, 128, 135, 138, 139, 157, 158, 174, 177, 194, 195, 196, 197
Bembidion 24, 46, 57, 62, 100, 109, 122, 170, 177, 178, 179, 194, 195, 245; 260, 294, 303, 311
— *argenteolum* 278
— *aspericolle* 303
— *assimile* 279
— *azurescens* 278, 303, 311
— *biguttatum* 278, 287, 303
— *dentellum* 279
— *doris* 278, 303
— *femoratum* 278, 302
— *gilvipes* 279, 303
— *guttula* 279
— *lampros* 62, 139, 278, 287, 294, 300
— *litorale* 278
— *neresheimer* 279
— *niloticum* 311
— *obliquum* 279
— *octomaculatum* 279, 303, 311
— *pallidipenne* 278
— *properans* 278, 287
— *quadricolle* 311
— *quadrimaculatum* 278, 287, 303
— *quadriplagiatum* 303
— *quadripustulatum* 311
— *schueppeli* 278
— *semipunctatum* 279, 303
— *striatum* 302
— *tenellum pseudopлага* 311
— *tetracolum* 278
— *ustum* 311
— *varium* 303, 311
Blethisa 35
— *multipunctata* 168
— *eschscholtzi* 302
Brachininae 30, 38, 87, 109, 113, 114, 115, 129, 156, 176, 189, 220, 224, 226, 228, 229, 230, 239
Brachinini 38, 90, 113, 127, 151, 176, 201, 213
Brachinus 62, 129, 151, 156, 166, 170, 189, 201, 207, 212, 213, 236, 263, 326
— *costatulus* 304
— *crepitans* 163, 295
— *cruciatus* 312
— *elegans* 304
— *explodens* 295, 300
— *hamatus* 304, 312
— *nigricornis* 304
Bracteon 57, 89, 122, 194
Bradycellus 91
— *collaris* 289
— *harpalinus* 295
Bradytus 79
Broscini 24, 71, 111, 122, 139, 143, 159, 174, 177, 198
Broscitae 30, 36, 128, 156; 188, 221, 238

- Broscus* 36, 44, 47, 50, 69, 70, 79, 98, 108, 109, 117, 119, 122, 135, 143, 171, 198, 255, 260, 325
 — *cephalotes* 281, 289, 313
 — *cephalotes semistriatus* 70, 295, 301, 305, 313
Calathus 43, 46, 50, 62, 90, 98, 100, 103, 117, 127, 134, 135, 139, 140, 149, 158, 170, 178, 180, 195, 214, 255, 259, 294, 325, 327
 — *ambiguus* 280, 288, 294, 300, 304
 — *erratus* 280
 — *fuscipes* 280, 300
 — *halensis* 63, 280, 288
 — *melanocephalus* 139, 158, 280, 288, 294, 300
 — *micropterus* 99, 280
Calleida 55, 117, 121
Callistitae 30, 37, 129, 156, 157, 159, 188, 221, 238
Callistus 62, 108
 — *lunatus* 303, 311
Calophaena 31
Calosoma 47, 50, 135, 260, 263
 — *aeropunctatum* 277, 300, 302
 — *denticolle* 293, 302
 — *inquisitor* 56, 258, 286, 293
 — *investigator* 286
 — *sycophanta* 56, 100, 117, 119, 141, 293
Carabidae 6, 7, 25, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 94, 101, 103, 104, 115, 118, 120, 126, 130, 136, 144, 152, 161, 173, 179, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 229, 230, 231, 235, 327
Carabinae 28, 29, 30, 34, 35, 38, 46, 87, 97, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 120, 121, 127, 128, 135, 146, 150, 155, 156, 157, 158, 159, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 188, 189, 205, 210, 212, 213, 220, 221, 224, 225, 227, 228, 229, 230, 233, 236, 237, 238, 239, 320, 326, 327
Carabini 24, 31, 34, 35, 46, 56, 71, 88, 97, 106, 110, 114, 119, 135, 142, 173, 194, 235, 236, 327
Carabitae 30, 128, 156, 159, 188, 221, 224, 225, 227, 229, 232, 238
Caraboidea 219
Carabus 25, 32, 33, 35, 43, 47, 50, 56, 62, 71, 100, 103, 106, 108, 109, 117, 119, 121, 122, 127, 133, 134, 135, 142, 159, 162, 171, 169, 178, 180, 188, 192, 194, 196, 198, 245, 255, 258, 260, 268, 325
 — *arcensis* 277
 — *bessarabicus* 293, 300, 302
 — *cancellatus* 96, 99, 163, 277
 — *clathratus* 168, 277, 302
 — *convexus* 278, 286, 293
 — *errans* 293
 — *estreicheri* 286, 293
 — *excellens* 286
 — *fossulatus* 58, 286
 — *granulatus* 277
 — *hortensis* 277
 — *hungaricus gastridulus* 300
 — *hungaricus scythus* 293
 — *marginalis* 286, 293
 — *memoralis* 141, 277
 — *nitens* 277
 — *scabriusculus* 286
 — *stscheglovi* 286, 293
 — *violaceus* 286
Carterus 79, 92, 104, 146, 204
 — *calydonius* 105, 308
 — *tricuspidatus* 297
Catascopus 53, 121, 138, 157, 213, 214
Cechenus 71, 119, 198
Ceratopterus 105
Chaetodactylini 37
Chilodromus 50, 79, 92, 102, 104, 107, 124, 132, 133, 146, 149, 163, 168, 169, 181, 200, 204
Chlaeniini 37, 62, 89, 111, 129, 138, 142, 174, 195, 217, 236
Chlaeniitae 224, 225, 227, 229, 232
Chlaeniomimus gracilicollis 312
Chlaenius 25, 62, 108, 133? 157, 192, 294
 — *cruralis* 300
 — *inderiensis* 311
 — *nigricornis* 279, 287, 303
 — *nitidulus* 300, 303
 — *spoliatus* 138, 168, 217, 303, 311
 — *steveni* 311
 — *tristis* 142, 159, 279, 287, 303
Cicindela 34, 43, 50, 57, 58, 104, 105, 108, 117, 119, 133, 134, 135, 144, 145, 156, 178, 180, 194
 — *atrata* 300, 302
 — *campestris* 96, 99, 105, 277, 302
 — *campestris pontica* 293
 — *elegans* 302
 — *germanica* 300, 302
 — *hybrida* 277
 — *lacteola* 311
 — *lunulata* 311
 — *lunulata nemoralis* 60
 — *maritima* 165, 168
 — *silvatica* 277
Cicindelidae, 28, 29
Cicindelinae 29, 30, 32, 33, 87, 109, 110, 114, 115, 119, 120, 128, 135, 144, 155, 156, 162, 169, 171, 172, 173, 180, 187, 217, 221, 224, 225, 228, 230, 236, 237, 320
Cicindelini 34, 46, 58, 88, 100, 103, 120, 128, 145, 166, 173, 194, 237, 327
Cicindelitae 30, 33, 187
Cicindini 33, 110
Clivina 36, 50, 72, 101, 117, 134, 136, 143, 159, 169, 171, 180, 198
 — *fossor* 99, 105, 142, 168, 281
 — *ypsilon* 295, 305, 313
Clivinini 91, 198
Cnemacanthini 37
Colfax 143
Collyrini 51, 53, 101, 103, 110, 114? 120, 127, 128, 145, 166, 173, 193, 235, 237
Collyris 32, 43, 50, 52, 54, 104, 105, 109, 117, 120, 132, 133, 134, 135, 145, 178, 180, 193
 — *bonellii* 165
 — *crassicornis* 52, 163
 — *tuberculata* 99, 105
Collyritae 30, 33, 187
Colpodes 55, 121, 193
Corsyra 62, 90
Coptodera 138
Crepidopterini 38
Cryobius 245
Ctenodactyla 54
Ctenostoma unifasciatum 163
Cuneipterini 37
Cupedidae 116
Curtonotus = s. g. *Amara* 50, 79, 92, 96, 124, 134, 147, 149, 160, 315
 — *alpinus* 96, 250, 283, 290, 296
 — *convexiusculus* 297, 307, 315
 — *desertus* 297, 307
Cychnini 35, 56, 88, 97, 106, 110, 114, 135, 142, 173, 194, 235
Cychnus 104
 — *caraboides* 105
Cyclosomus 101
 — *buqueti* 99
Cymbionotini 35, 67
Cymbionotum 35
Cymindis 43, 62, 90, 100, 108, 109, 130, 158, 196, 215, 257, 258, 260, 263, 266, 300, 304, 312
 — *angularis* 168, 288, 294, 304
 — *antonovi* 312
 — *axillaris* 300
 — *decora* 304
 — *equestris* 312
 — *fedtschenkoi* 312
 — *humeralis* 288, 300
 — *lateralis* 304
 — *lineata* 300
 — *picta* 64, 295, 304
 — *rufipes* 312
 — *scapularis* 295, 300
 — *variolosa* 294, 300, 304
 — *violacea* 304
Cymindoidea 139
Dalopius 140
Daptus 79, 92, 102, 264
 — *pictus* 315
 — *vittatus* 308
Deltomerus 36, 62
Demetrius 54, 87, 117, 121, 235
Dercylini 37
Dermestidae 24
Desera sp. 165
Diacheila 35, 245
Diachromus 77, 92, 123, 199
 — *germanus* 282, 296
Dichirotrichus 50, 91, 100, 314
 — *obsoletus* 96, 99, 295, 306
 — *pubescens* 306
 — *rufithorax* 306
 — *ustulatus* 306
Discoptera 44, 50, 74, 102, 117
Ditomina 204
Ditomus 44, 50, 79, 92, 117, 123, 124, 146, 186, 200? 203, 204, 211

| *obscurus* 80
 — *semicylindricus* 315
 — *calydonius* 96
Dolichus 139
Dromina 107, 121, 127, 140, 158
Dromius 43, 62, 63, 117, 134, 140, 158, 166, 178, 196, 215
 — *agilis* 280
 — *quadraticollis* 281
Drypta 50, 54, 87, 101, 132, 137, 170, 178, 180, 215
 — *dentata* 99
Dryptini 38, 51, 54, 101, 113, 114, 121, 138, 176, 193, 235, 327
Dyscherus 143
Dyschirius 36, 72, 73, 101, 134, 136, 142, 159, 168, 198, 258, 295, 313
 — *aeneus* 281, 306
 — *arenosus* 281, 289
 — *globosus* 281, 305
 — *nitidus* 281, 306
 — *rufipes* 301
 — *salinus* 306
Distichus 144

Eccoptoptera 143
Elaphrini 35, 57, 89, 111, 120, 122, 142, 172, 174, 194, 224, 236
Elaphritae 30, 35, 128, 156, 159, 188, 221, 238
Elaphrus 25, 35, 43, 57, 100, 104, 105, 117, 122, 133, 194, 245
 — *cupreus* 96, 168, 278
 — *riparius* 59, 217, 278, 302
Enceladini 35
Eneapausus 96
Epaphius 90
 — *secalis* 62, 279, 287
Emphanes 311
Eudromus 56, 122, 213, 214

Formicidae 24

Galerita 117, 193, 215
Galeritini 51, 63, 101, 113, 114, 121, 138, 176, 193, 235
Gehringia 100, 102, 103, 139, 194
 — *olympica* 99, 127, 128
Gehringiidae 219
Gehringiini 32, 33, 55, 110, 116, 158, 173, 194, 220

Geadephaga 116, 118
Graphipterini 38, 74, 108, 113, 121
Graphipterus 74, 215
 — *serrator* 73
Gynandromorphus 77, 92

Haliplidae 34
Harpalinae 28, 29, 44, 129
Harpalini 31, 37, 74, 75, 77, 78, 79, 87, 91, 92, 96, 98, 107, 114, 115, 122, 123, 124, 127, 146, 148, 149, 155, 156, 160, 166, 171, 175, 177, 180, 199, 200, 202, 203, 204, 210, 211, 235, 236, 239, 325, 326, 327
Harpalitae 30, 37, 123, 188, 221, 224, 225, 227, 228, 229, 239
Harpalodema 79, 102, 264
Harpalus 44, 46, 78, 79, 92, 102, 107, 117, 123, 133, 134, 149, 160, 169, 178, 186, 199, 202, 203, 211, 308, 325, 327
 — *affinis* 163, 253, 283, 290, 297
 — *akinini* 301
 — *amator* 297
 — *ampliocollis* 308
 — *anisodactyliformis* 314
 — *anxius* 290, 297, 301, 308
 — *autumnalis* 308
 — *brevis* 79
 — *calathoides* 290, 297, 308
 — *caspicus* 290, 297
 — *distinguendus* 77, 259, 283, 290, 297, 301, 308
 — *famelicus* 314
 — *flavescens* 79
 — *flavicornis* 301
 — *froelichi* 290, 301, 308
 — *fuscipalpis* 297, 301, 308
 — *hirtipes* 297
 — *latus* 283, 290, 297
 — *luteicornis* 283, 297
 — *merus* 308
 — *oblitus* 301, 308, 314
 — *optabilis* 297, 308
 — *politus* 297, 308
 — *pseudoserripes* 314
 — *pygmaeus* 301
 — *quadripunctatus* 148, 165, 168, 283, 290, 297
 — *rhemboides* 314
 — *rubripes* 283, 297, 301
 — *serripes* 297, 301, 308
 — *smaragdinus* 283, 290, 297, 301, 308

— *tardus* 283, 297, 301, 308
 — *vernalis* 290, 297, 301, 308
 — *winkleri* 290
 — *zabroides* 79, 92, 290, 297, 301, 308
Helluo 56
Helluonini 31, 56, 113, 114, 119, 121, 143, 176, 235
Heterochaeta 115, 120, 219, 220
Hexagonia 54
Hexagoniini 54, 114, 235
Hiletitae 30, 36, 128, 221, 238
Holometabola 126
Hydradephaga 116, 118
Hylotorus 105, 106

Isochaeta 115, 119, 120, 219, 220, 223
Isoptera 24

Lebia 32, 43, 54, 88, 101, 108, 117, 121, 129, 132, 133, 135, 151, 156, 166, 178, 180, 189, 201, 207, 211, 212, 213, 215, 217, 236, 293, 326
 — *chlorocephala* 277, 286
 — *crux-minor* 277
 — *gebleri* 302
 — *menetriesi* 54
 — *scapularis* 150, 165, 168
 — *trimaculata* 302
Lebiini 31, 32, 51, 53, 54, 55, 62, 74, 90, 101, 112, 114, 121, 127, 129, 138, 139, 140, 151, 158, 176, 189, 193, 196, 201, 212, 213, 217, 235, 327
Lebitae 30, 37, 38, 121, 129, 156, 157, 177, 189, 213, 214, 215, 221, 224, 225, 228, 232, 233, 239
Leistus 47, 50, 98, 132, 133
 — *ferrugineus* 294
 — *rufescens* 280
Licinini 37, 62, 89, 90, 111, 129, 138, 142, 154, 175, 195, 236
Licinus 46, 47, 62, 98, 157
 — *cassideus* 287
 — *depressus* 287, 294
Limbata 220
 — *Baltifera* 220
 — *Conchifera* 220, 225, 238
 — *Scrobifera* 220, 224, 238
Limnastis 36, 62, 90, 196
Liochirus cycloderus 315
Loricera 35, 46, 162

— *pilicornis* 35, 105, 163, 278, 286, 302
Loricerini 62, 89, 111, 138, 174, 195, 224, 236
Loriceritae 30, 35, 128, 156, 157, 188, 221, 238

Machozetus 79, 102, 107, 108, 124
 — *lehmanni* 96, 99
Mantichora 56, 120, 194
Mantichorini 34, 56, 106, 110, 114, 120, 128, 145, 173, 194, 235, 237
Masoreini 38, 62, 90, 112, 121, 176, 196, 327
Masoreitae 30, 38, 120, 121, 177, 221, 224, 225, 228, 239
Masoreus 62, 90
 — *wetterhali* 288, 300, 304
Mastax 62
 — *thermarum* 312
Megacephala 34, 104, 120
 — *euphratica* 34, 59
Megacephalini 34, 56, 58, 110, 114, 119, 120, 128, 145, 173, 194, 235, 237
Metabletus 62, 90, 137, 139, 158, 196, 259, 260, 295, 312
 — *fuscocomaculatus* 312
 — *foveatus* 280
 — *obliquecignatus* 312
 — *pallipes* 288, 300
 — *paracanthensis* 312
 — *truncatellus* 288? 304
Metriidae 219
Metriinae 30, 32, 33, 109, 110, 114, 115, 119, 128, 187, 220, 221, 224, 225, 228, 237, 320
Metriini 33, 56, 110, 114
Metrius 25, 33, 103
Merizodini 36
Microcheilini 37
Microderes 139, 264
 — *brachypus* 297, 308
 — *scartiides* 314
 — *undulatus* 314
Microlestes 56, 62, 90, 139, 295
 — *minutulus* 288, 300, 304
 — *plagiatus* 304, 312
Micromalthidae 116
Migadopini 35
Miscodera 36, 70, 271
Miscelus 53
Mnuphorus albomaculatus 312
 — *sellatus* 312

- Molops* 50, 66, 91, 98, 101, 108, 139, 158, 197
 — *piceus* 99
Morion 101, 102, 108
 Morionini 112, 175
Mormolyce 108, 135, 149, 178, 201, 206, 207, 211, 215
 — *phylloides* 150, 163
Mormolycini 127, 129, 149, 150, 164, 176, 180, 186, 189, 191, 201, 206, 209, 212, 326

Nebria 43, 61, 62, 117, 122, 133, 134, 138, 147, 157, 169, 170, 178, 179, 192, 195, 245, 326
 — *brevicollis* 137, 165, 168
 — *limbigera* 61
Nebriini 35, 62, 89, 111, 120, 122, 138, 172, 173, 195, 236
Nebriitae 30, 35, 128, 156, 157, 188, 221, 224, 225, 227, 229, 238
Nomius pygmaeus 36
Notiophilini 35, 62, 89, 111, 122, 138, 172, 174, 195, 236
Notiophilus 105, 245
 — *aquaticus* 278, 293
 — *biguttatus* 278, 294
 — *laticollis* 286, 294, 300
 — *palustris* 278, 286, 293
Notospaeophonus 107
 Nototylini 33

Odacantha 32, 38, 43, 50, 53, 54, 87, 109, 117, 193, 325
 — *melanura* 53, 277
Odacanthini 54, 54, 101, 113, 114, 121, 138, 176, 193
Odacanthitae 30, 38, 121, 129, 156, 157, 177, 189, 221, 224, 225, 228, 232, 233, 239
Odontonyx rotundatus 294
 — *sturmi* 288
Omophroninae 30, 34, 87, 109, 110, 119, 128, 155, 156, 159, 173, 188, 221, 225, 228, 230, 235, 237, 320
Omophronini 74, 91, 96, 110, 142, 173, 199
Omophron 34, 44, 50, 72, 74, 91, 109, 117, 119, 128, 162, 166, 199, 325
 — *limbatum* 34, 96, 163, 165, 281

Omphra 143
Omus 56, 120
Oodes 157, 195
 — *helopioides* 279
Oodini 37, 89, 111, 129, 142, 175, 195, 236
Ophonus 44, 46, 50, 76, 77, 92, 117, 123, 124, 146, 186, 199, 325, 327
 — *azureus* 296, 301, 307
 — *cordatus* 296, 306
 — *chlorizans* 314
 — *cephalotes* 296
 — *circumpunctatus* 307
 — *convexicollis* 296
 — *minus* 296, 307
 — *obscurus* 296
 — *praetermissus* 307
 — *punctatulus* 289, 296, 306
 — *puncticollis* 282, 301, 306
 — *sabulicola* 301
 — *seladon* 289
 — *singnaticornis* 296
 — *steveni* 296, 301
 — *subpunctatus* 296
 — *subquadratus* 301
Opisthiini 35, 57, 111, 122, 138, 172, 173, 194
Opisthius 122, 194
Oreocys 64
Orthogoniini 38, 51, 55, 101, 113, 114, 121, 120, 127, 150, 176, 189, 200, 205, 212, 235
Orthogonius 31, 43, 55, 117, 180, 200, 215
 — *aerogonus* 55
 — *assimuthi* 163
 — *femoratus* 99
Osimus 149, 160, 200
Ozaena 200, 205, 211
 — *castanea* 99, 105,
Ozaeniidae 219
Ozaenini 33, 96, 97, 110, 119, 128, 150, 173, 187, 200, 205, 212, 220, 237, 326

Pachyteles 128
Pamborini 35
Panagaeni 56, 62, 89, 112, 114, 138, 175, 195, 235, 236
Panagaetiae 30, 37, 129, 156, 157, 188, 221, 238
Panagaeus 62, 108
 — *bipustulatus* 168, 287, 294
 — *crux-major* 279, 294, 303
Panthophyrthus 71, 188
Parena 121
Parophonus 77, 92
 — *sutularis* 301
Patrobini 62, 90, 111, 139, 158, 174, 195
Patrobiteae 30, 36, 128, 188, 221
Patrobis 36, 62, 195
 — *excavatus* 280
 Paussidae 28, 29, 219-
Paussinae 29, 30, 32, 33, 44, 79, 97, 109, 110, 114, 115, 127, 150, 151, 172, 173, 189, 205, 212, 217, 220, 221, 225, 227, 228, 230, 235, 236, 237, 325, 326, 327
Paussini 33, 79, 96, 97, 99, 107, 110, 119, 128, 150, 173, 187, 200, 209, 212, 220, 237
Paussus 44, 50, 79, 81, 97, 103, 117, 118, 128, 132, 133, 135, 150, 163, 166, 178, 180, 187, 200, 205, 211
 — *kannegieteri* 150, 163, 165
 — *turcicus* 33, 79, 105
Pentagonicitae 30, 37, 129, 224
Percosia 79, 92, 124
Percus 71, 122, 198, 214
Pericalus 53, 121
Perigonitae 30, 37, 129, 221
Perileptus 140
Peryphus 62
Pheidole pallidula 33, 79
Pheropsophus 129
Philorhizus melanocephalus 228
 — *sigma* 228, 295
Pholeodytes 107
Physea setosa 128, 163
Platyderus 62
 — *rufus* 228
Plecoptera 24
Pogonini 36, 62, 67, 89, 111, 114, 139, 158, 174, 177, 197
Pogonistes 67
 — *angustatus* 305, 313
 — *rufoaeneus* 305, 313
Pogonostomini 51, 53, 101, 110, 114, 120, 128, 145, 166, 173, 195, 235, 237
Pogonus 62, 67, 109, 197
 — *iridipennis* 303
 — *litoralis* 300
 — *punctulatus* 303
 — *transfuga* 303
Polyhirma 56, 143
Polyphaga 31
Polystichus 62, 90
 — *connexus* 304, 312
Pristonychus 43, 63, 90, 105, 117, 121, 140
 — *koenigi* 65
 — *terricola* 288
Promecognathus 71
 Protopaussini 33, 97, 200, 205
Pseudoaphaenops tauricus 66
Pseudolimnaeum 64
Pseudomorphinae 29, 30, 38, 109, 113, 115, 129, 150, 189, 206, 212, 220, 224, 225, 228, 231, 237.
Pseudomorphini 113
Pseudophonus 50, 123, 133, 146, 149, 160, 199, 202
 — *calceatus* 260, 263, 290, 301, 308
 — *griseus* 282, 289
 — *rufipes* 76, 163, 199, 253, 259, 282, 289, 296, 307, 314
Pseudoperkus 71
Psydridae 30, 36, 128, 224
Pterostichini 24, 37, 51, 55, 56, 62, 63, 64, 66, 67, 68, 71, 89, 90, 112, 114, 121, 123, 129, 135, 139, 140, 142, 157, 158, 175, 177, 188, 193, 195, 197, 198, 210, 211, 213
Pterostichitae 30, 36, 37, 123, 129, 156, 157, 159, 188, 213, 214, 221, 224, 225, 227, 229, 232, 238, 239
Pterostichus 25, 44, 46, 47, 65, 66, 91, 98, 100, 117, 122, 133, 134, 135, 138, 139, 158, 170, 178, 180, 192, 196, 197, 214, 245, 255, 257, 260, 266, 327
 — *advena* 305
 — *anthracinus* 186, 281, 289, 295
 — *aterrimus* 281
 — *cordaticolle* 313
 — *crenuliger* 295, 300, 305
 — *cupreus* 168, 281, 288, 295, 305, 313
 — *diligens* 280, 287
 — *jaxartis* 313
 — *lepidus* 197, 281, 288

— *lissoderus* 295, 305
 — *melanarius* 105, 281, 289
 — *melas* 67
 — *macer* 300, 305
 — *minor* 280, 287, 294
 — *niger* 96, 197, 281, 288, 305
 — *nigrita* 281, 289, 305, 313
 — *nitens* 305, 313
 — *nitidulus* 305
 — *oblongopunctatus* 281, 289, 295
 — *peregrinus* 313
 — *puncticollis* 300
 — *punctulatus* 141, 159, 197, 281, 305
 — *sericeus* 288, 295, 300, 305
 — *strenuus* 280, 287, 294, 300
 — *subcoeruleus* 313
 — *taksonyis* 305
 — *vernalis* 280, 304
 — *versicolor* 281, 288, 295

Reicheia 73, 117
 Rhysidae 30, 32

Scarabaeidae 168

Scarites 36, 44, 47, 50, 71, 73, 98, 101, 106, 108, 109, 117, 122, 132, 134, 136, 143, 159, 166, 169, 171, 198, 262, 326
 — *bucida* 71, 96, 134, 144, 163, 165, 170, 198, 313
 — *salinus* 313
 — *terricola* 141, 198, 306, 313
 Scaritini 71, 72, 91, 111, 122, 135, 142, 143, 144, 159, 174, 177, 217, 327
 Scarititae 30, 36, 128, 156, 188, 221, 224, 225, 227, 229, 232, 235, 238
Scaritodes 144
Selatosomus 142
 Siagonitae 30, 35, 128, 221, 224, 225, 238
Siagona 35, 43, 66, 109, 122, 197
 — *europa* 68
 Siagonini 35, 67, 111, 122, 197
 Simplicia 220, 224, 238
 Sphodrina 121
Sphodropsis 122
Sphodrus 63, 68, 90, 122, 140, 158, 196, 214
Spaeodytes 73, 117

Spaeomolops 44, 68, 117, 198, 214
 Stenolophina 74, 75, 148, 160, 199
Stenolophus 44, 50, 75, 91, 100, 117, 122, 123, 134, 146, 148, 160, 178, 199, 325
 — *discophorus* 306
 — *mixtus* 282
 — *persicus* 306
 — *proximus* 75
Stomis 62, 90
 — *pumicatus* 280, 287
Storthodontus 143
Synechostichnus 62
Synuchus 62, 90, 139, 195
 — *nivalis* 280, 288

Tachys 36, 43, 62, 90, 117, 139, 196, 294, 312
 — *centriustatus* 312
 — *scutellaris* 304
 — *turcestanicus* 312
 — *vittatus* 313

Tachyta 36, 62, 117

Tachyura 62
 — *decolorata* 313

Taphoxenus 44, 67, 68, 90, 117, 122, 134, 135, 140, 158, 178, 198, 214, 257, 313
 — *gigas* 69, 289, 301, 305
 — *rufitarsis* 305

Tapinopterus 67

Tefflus 56

Trachypachidae 219

Trachypachinae 29, 30, 32, 33, 110, 115, 119, 127, 155, 157, 158, 172, 173, 187, 220, 221, 224, 225, 227, 228, 230, 237, 275, 320, 327

Trachypachini 32, 56, 96, 110, 116, 138, 173, 193, 320

Trachypachus 43, 46, 56, 100, 102, 103, 104, 105, 109, 116, 117, 118, 119, 120, 127, 128, 132, 133, 134, 138, 157, 177, 178, 179, 192, 193, 211, 326
 — *gibbsi* 163, 165, 168
 — *zetterstedti* 32, 57, 99, 105

Trechini 31, 36, 62, 90, 105, 107, 111, 114, 122, 128, 139, 140, 158, 174, 177, 186, 188, 195, 196, 197, 200, 206

Trechitae 30, 36, 128, 156, 188, 221, 224, 225, 227, 229, 238
Trechus 46, 62, 90, 117, 169, 197
 — *rubens* 62, 139, 279
 — *quadristriatus* 279, 300
Triaeogenius 143
Tribax 119, 196
Trichocellus 91, 314
Troglorites 64, 108, 117
Truncatipennes 121, 228, 229, 238

Zabrina 74

Zabrini 37, 79, 87, 129, 156, 188, 239
Zabrus 32, 44, 50, 79, 102, 107, 117, 123, 124, 133, 134, 146, 149, 178, 204
 — *spinipes* 78, 99, 105, 148, 165, 168, 200, 204, 260, 263, 290, 297, 301
 — *tenebrioides* 200, 204
Zezea 77, 92, 124, 199
 Zuphiini 38, 62, 90, 105, 113, 114, 121, 138, 157, 176, 196, 327
Zuphium 34, 62, 90

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5	Морфология личинок жуужелиц	152
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ	9	Краткий определитель жизненных форм личинок жуужелиц	155
Понятие «жизненная форма» в биологии	11	ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУУЖЕЛИЦ	161
Принципы классификации и типы систем жизненных форм	15	Адаптивная радиация в строении ротового аппарата личинок жуужелиц	162
Изучение жизненных форм в динамике	17	Адаптивная радиация в строении ног личинок жуужелиц	164
Проблема эволюции жизненных форм	19	Адаптивная радиация церок личинок жуужелиц	167
Жизненные формы в условиях ландшафтов и зон	21	Адаптивная радиация органов чувств личинок жуужелиц	169
Иерархическая система и эволюция жизненных форм жуужелиц	22	Адаптивная радиация общего габитуса тела и покровов личинок жуужелиц	170
СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУУЖЕЛИЦ	28	Сопоставление филогенетической системы семейства с системой жизненных форм личинок жуужелиц	172
Современные системы семейства	28	Основные пути эволюции жизненных форм личинок жуужелиц	177
Морфоэкологическая характеристика имаго жуужелиц	30	МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ЖУУЖЕЛИЦ	182
Принципы построения системы жизненных форм имаго жуужелиц	39	Проблема жизненного цикла вида	182
Обзор иерархической системы жизненных форм имаго жуужелиц	42	Морфоэкологический подход к изучению онтогенеза и жизненного цикла вида в энтомологии	184
Краткий определитель жизненных форм имаго жуужелиц	86	Морфоэкологическая характеристика жизненных циклов жуужелиц	186
ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИМАГО ЖУУЖЕЛИЦ	93	Принципы построения морфоэкологической системы жизненных циклов жуужелиц	190
Адаптивная радиация в строении ротового аппарата имаго жуужелиц и пути трофической специализации семейства	94	Обзор морфоэкологической системы жизненных циклов жуужелиц	192
Адаптивная радиация в строении ног имаго жуужелиц	98	Пути эволюции жизненных циклов жуужелиц	210
Адаптивная радиация в строении органов чувств имаго жуужелиц	104	ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ЖУУЖЕЛИЦ	219
Экологические причины возникновения бескрылости у жуужелиц	106	Основные направления в филогенезе семейства жуужелиц	219
Адаптивные особенности размеров, общего габитуса тела и покровов имаго жуужелиц	107	Соотношение филогенеза семейства жуужелиц и эволюции жизненных форм	226
Сопоставление филогенетической системы жуужелиц с системой жизненных форм	109	Значение признаков жизненных форм для систематики и филогении жуужелиц	233
Основные пути эволюции жизненных форм имаго жуужелиц	115	СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЖУУЖЕЛИЦ В ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (БЕЗ ГОРНЫХ ОБЛАСТЕЙ)	240
СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК ЖУУЖЕЛИЦ	126	Спектры жизненных форм жуужелиц тундровой зоны	245
Морфоэкологическая характеристика личинок жуужелиц	127	Спектры жизненных форм жуужелиц подзоны хвойно-широколиственных лесов	250
Принципы построения системы жизненных форм личинок жуужелиц	129	Спектры жизненных форм жуужелиц лесостепной зоны	255
Обзор иерархической системы жизненных форм личинок жуужелиц	130	Спектры жизненных форм жуужелиц степной зоны	260
		Спектры жизненных форм жуужелиц полупустынной зоны	263
		Спектры жизненных форм жуужелиц пустынной зоны	266

Общие закономерности ландшафтно-зонального распределения жизненных форм жуужелиц в европейской части СССР	268
Характер ландшафтно-зонального распределения и индикаторная роль жизненных форм жуужелиц	273
Ландшафтное распределение жизненных форм жуужелиц как отражение экологической эволюции семейства	275
ПРИЛОЖЕНИЕ	277
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	317
ОПРЕДЕЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ	322
SUMMARY	324
ЛИТЕРАТУРА	328
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ	346

CONTENTS

INTRODUCTION	5
THE PRESENT STATE OF THE PROBLEM OF LIFE FORMS	9
The concept «life forms» in biology	11
The principles of classification and types of system of life forms	15
Life forms in dynamics	17
Evolution of life forms	19
Life forms in landscape and zone	21
Hierarchical system and evolution of Carabid life forms	22
THE SYSTEM OF LIFE FORMS OF CARABID IMAGINE	28
Recent systems of the family	28
A general morpho-ecological survey of Carabid imagine	30
Principles of developing a system of life forms of Carabid imagine	39
A survey of an hierarchical system of Carabid imago life forms	42
Brief keys of Carabid imago life forms	86
EVOLUTIONARY RELATIONSHIPS OF CARABID IMAGO LIFE FORMS	93
Adaptive radiation in the structure of mouth parts of Carabid imagines and pathways of the family's trophic specialization	94
Adaptive radiation in the leg structure of Carabid imagine	98

Adaptive radiation of the structure of the sense organs of Carabid imagine	104
Ecological causes of the origin of apterism in Carabids	106
Adaptive features of the size, general body habitus and integuments of Carabid imagine	107
A comparison of the imago phylogenetic system with the life form system in Carabids	109
Major evolutionary pathways of Carabid imago life forms	115
THE SYSTEM OF LIFE FORMS OF CARABID LARVAE	126
A general morpho-ecological characteristics of Carabid larvae	127
Principles of developing a system of life forms of Carabid larvae	129
A survey of an hierarchical system of Carabid larvae life forms	130
Morphology of Carabid larvae	152
Brief keys to Carabid larvae life forms	155
EVOLUTIONARY RELATIONSHIPS OF CARABID LARVAE LIFE FORMS	161
Adaptive radiation in the structure of mouth parts	162
Adaptive radiation in the leg structure of Carabid larvae	164
Adaptive radiation of cerci in Carabid larvae	167
Adaptive radiation of sense organs in Carabid larvae	169
Adaptive radiation of general body habitus and of integuments in Carabid larvae	170
A comparison of a phylogenetic system of the family with that of life forms in Carabid larvae	172
Major evolutionary pathways of Carabid larvae life forms	177
A MORPHO-ECOLOGICAL SYSTEM AND LIFE CYCLE EVOLUTION IN CARABIDAE	182
The problem of the life cycle of a species	182
A morpho-ecological approach to studies of ontogenesis and life cycle of a species in entomology	184
A morpho-ecological characteristics of Carabid life cycles	186
Principles of developing a morpho-ecological system of Carabid life cycles	190
A survey of the morpho-ecological system of Carabid life cycles	192
Evolutionary pathways of Carabid life cycles	210
EVOLUTION OF LIFE FORMS AND CARABID FAMILY PHYLOGENY	219
Major trends in the Carabid family phylogenesis	219
The ratio of phylogenesis of the family and evolution of life forms	226
The significance of the life forms method for systematics and phylogeny of Carabidae	233

CARABID LIFE FORMS SPECTRA IN THE LANDSCAPE-ZONAL CONDITIONS OF THE EUROPEAN USSR (EXCLUSIVE OF mountain regions)	240
Tundra zone life form spectra	245
Forest zone life form spectra	250
Forest-steppe zone life form spectra	255
Steppe zone life form spectra	260
Semidesert zone life form spectra	263
Desert zone life form spectra	266
General regularities of landscape-zonal distribution of Carabid life forms in the European USSR	268
The pattern of landscape zonal distribution of Carabid life form groups and their indicating significance	273
Landscape distribution of Carabid life forms as a reflection of the family's ecological evolution	275
SUPPLEMENT	277
CONCLUSION	317
DEFINITIONS	322
SUMMARY	324
REFERENCES	328
INDEX OF ANIMAL LATIN NAMES	346