

УДК 595.762

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ *Pterostichus montanus* (Motschulsky, 1844) И *Carabus loschnikovi* (Fischer-Waldheim, 1822) (Coleoptera, Carabidae) В УСЛОВИЯХ ГОРНО-ТАЕЖНОГО ПОЯСА ВОСТОЧНОГО САЯНА

© 2005 г. И. Х. Шарова*, Л. Ц. Хобракова**

*Московский педагогический государственный университет,
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5

**Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, 670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: khobrakova@pochta.ru

Поступила в редакцию 12.08.2003 г.

Изучена сезонная динамика активности и демографическая структура популяций массовых видов жуков жужелиц горно-таежного пояса в Восточном Саяне. Получены данные по динамике половозрастной структуры популяций и репродуктивного потенциала самок в биотопах на склонах с различной экспозицией и высотой. Для жужелиц характерных для горно-таежного пояса выявлены жизненные циклы с одногодичным и двухгодичным развитием. В статье впервые приводятся, в качестве примеров, данные о жизненных циклах *Pterostichus montanus* (Motschulsky, 1844) – с одногодичным весенним развитием и *Carabus loschnikovi* (Fischer-Waldheim, 1822) с двухгодичным поливариантным мультисезонным развитием. Выявлено два типа стратегии жизненных циклов жужелиц в горных условиях: ускорения популяционного развития у весенних одногодичных видов и длительное двухгодичное развитие с проявлением поливариантности у двух внутривидовых групп особей жужелиц рода *Carabus*. Отмечена изменчивость сезонной динамики активности и сроков размножения у этих видов на склонах гор по градиенту высотной поясности.

Начиная с работ С. Г. Ларссона (Larsson, 1939) активно развивается изучение жизненных циклов жужелиц. Этой теме посвящено большое число работ. Новый этап в развитии этой проблемы начался с работ Х. Валлина (Wallin, 1989, 1989a), который предложил применить метод изучения сезонной динамики половозрастной структуры популяций имаго жужелиц по степени развития гонад. Под влиянием использования этого метода существенно изменились представления о проблеме жизненных циклов жужелиц. Отечественные карабидологи внесли в теорию жизненных циклов развития внутривидовых группировок видов (Макаров, 1990; Makarov, 1994) и синхронизации развития преимагинальных стадий (Маталин, 1993). Кроме того, для расшифровки жизненных циклов жужелиц были использованы сведения по сезонной встречаемости всех фаз онтогенеза особей. Это привело к обобщению представлений о жизненном цикле жужелиц как совокупности развития внутривидовых группировок, связанных с гетерогенностью структуры вида.

Исследования последних лет показывают, что сезонная активность и сроки развития жужелиц меняются в разных частях ареала и в различных ландшафтно-зональных условиях (Lindroth, 1945; Paarmann, 1979; Шарова, 1990; Шарова, Филиппов, 2003).

Жизненные циклы сибирских жужелиц мало изучены, а в горных условиях практически не исследованы. Впервые сведения по биологии размножения у широко распространенных сибирских видов жужелиц в условиях Южного Прибайкалья были приведены В. Г. Шиленковым (1978). Имеются данные о разведении и развитии отдельных видов сибирских жужелиц (Берлов, Берлов, 1984, 1989, и др.). Нами впервые проведено изучение сезонной динамики активности и структуры популяций массовых видов жужелиц горно-таежного пояса Восточного Саяна. В этой статье приведены данные по развитию двух видов жужелиц: *P. montanus* (Motschulsky, 1844) и *C. loschnikovi* (Fischer-Waldheim, 1822), наиболее приспособленных к высокогорным условиям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для этой статьи послужил материал, собранный стационарно с мая по октябрь 2000–2001 гг. в горно-таежном лиственничном поясе Окинского нагорья Восточного Саяна на поперечном профиле долины р. Ехэ-Хэрэгтэ, в лиственничных лесах на склонах северной и южной экспозиций на высотах от 1500 до 2000 м над ур. м.

Сбор материала в горно-таежном поясе проводился методом почвенных ловушек в 21 биотопе. В качестве ловушек использованы пластиковые

стаканчики объемом 200 мл и диаметром отверстия 75 мм, заполненные на 1/2 объема 4%-ным раствором формалина. В каждом биотопе было установлено по 10 ловушек. Выборку жуков проводили один раз в декаду. Всего отработано 60 тыс. ловушко-суток. Графики сезонной активности строили по материалам сборов 2001 г.

Для характеристики демографической структуры популяций жужелиц у всех отловленных жуков – самок и самцов – определяли генеративное состояние и возраст имаго по методике Валлина (Wallin, 1989, 1989a). По степени развития гонад Валлин выделил 4 возраста имаго (I): ювенильные (j), имматурные (im), генеративные (g), постгенеративные (pg).

При расшифровке жизненного цикла в первую очередь мы обращали внимание на общий ход сезонной динамики и ее продолжительность, сроки размножения, пики активности и количественные характеристики яйцепродукции самок, что позволило выявить сезонность размножения видов. По составу перезимовавших стадий развития выявляли состав разновозрастных группировок в популяции. Кроме того, учитывалась последовательность встречаемости всех фаз развития в течение сезона.

При изучении жизненного цикла жужелиц мы использовали следующие понятия о развитии (Маталин, 1998; Шарова, Филиппов, 2003). Под онтогенезом особей понимали развитие особи от яйца до ее естественного отмирания. Среди жужелиц встречаются виды с разной продолжительностью онтогенеза, живущие один – два и более лет, которые в свою очередь подразделяются на моноцикликов, живущих один год и размножающихся один раз и рецикликов, размножающихся повторно каждый год, реже дважды в одном сезоне. Под жизненным циклом популяций вида подразумевали циклически повторяющееся развитие особей в популяции. Жизненные циклы жужелиц могут быть одногодичными, двухгодичными, одно-двухгодичными по срокам развития особей от отрождения до первого размножения. Под сезонным циклом популяций понимали развитие особей в течение вегетационного сезона после зимовки до начала следующей зимней диапаузы. В процессе сезонного цикла наблюдается фенологическая смена фаз онтогенетического развития особей, которая различается у видов с разным жизненным циклом.

Жизненные циклы жужелиц с синхронным развитием особей определяли как моновариантные, а циклы с асинхронным развитием внутрипопуляционных группировок особей как поливариантные. При моновариантном цикле вида – сезонная последовательность фаз развития в популяции соответствует их онтогенетической последовательности (от яйца до половозрелых особей). У видов с поливариантным жизненным циклом в течение сезона одновременно встречаются как ранние, так и поздние фазы онтогенеза. Это объясняется тем, что у таких видов имеются

внутрипопуляционные группировки с разными сроками развития и размножения.

Моновариантные жизненные циклы мы подразделяли по критериям Ларссона (Larsson, 1939) на весенних и осенних. Весенние виды характеризуются весенним размножением, летним развитием преимагинальных фаз, отрождением молодых имаго осенью и их последующей зимовкой. Осенние виды отличаются летне-осенним размножением, зимовкой личинок, завершением преимагинального развития в следующем сезоне в середине лета.

В настоящее время известно, что у многих весенних и осенних видов, живущих два и более лет, часть жуков, завершивших первое размножение, зимуют в постгенеративном состоянии. В следующем сезоне они переходят в генеративное состояние и размножаются совместно с молодым поколением жуков. В этом случае в размножении участвуют разновозрастные группировки имаго. Они порождают новое поколение жуков, развивающихся синхронно. Поэтому виды, особи которых живут один год (моноциклики) и виды с многолетней жизнью и ежегодным повторным размножением (рециклики), вступающие в размножение совместно с молодым поколением жуков, мы относили к моновариантным.

Виды с одногодичным поливариантным жизненным циклом отличаются от видов с одногодичным моновариантным циклом наличием разных внутрипопуляционных группировок, размножающихся в течение одного сезона в разные сроки.

Двухгодичные жизненные циклы также поливариантные. Их популяции состоят из двух группировок особей. Первая из них в течение первого сезона размножается на фазе имаго и отрождает личинок, уходящих на зимовку, а вторая в этот же сезон проходит преимагинальное развитие личинок и уходит на зимовку на фазе имматурных имаго. Во втором сезоне первая группировка завершает преимагинальное развитие личинок, а вторая на фазе имаго приступает к размножению. При двухгодичном цикле две внутрипопуляционные группировки особей развиваются асинхронно, размножаясь через год, и обеспечивают ежегодное размножение вида (Шарова, Филиппов, 2003). Все особи в популяции проходят одну зимовку на фазе личинки, а другую на фазе имматурных имаго. Особенностью двухгодичных циклов является наличие одного периода размножения и одного периода выхода ювенильных имаго в течение сезона. Причем встречаемость генеративных и ювенильных особей частично совпадает. Вышеописанные критерии жизненного цикла мы использовали при выяснении типа развития у исследованных видов жужелиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе изложенных выше характеристик сезонного развития жужелиц определены типы

жизненных циклов для двух горно-таежных видов жужелиц Восточного Саяна.

P. montanus (Motschulsky, 1844) – сибирский горно-таежный вид (Шиленков, 1972, 2000). В условиях Южного Прибайкалья этот вид размножается в июне; выход молодых имаго наблюдается в июле–августе, зимуют имаго (Шиленков, 1978). Но детальных исследований по развитию этого вида не проводили.

Для выявления особенностей жизненного цикла *P. montanus* (Motschulsky, 1844) было проведено изучение сезонной динамики демографической структуры его популяций в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ на склонах гор северной и южной экспозиции на разной высоте от вершины до подножья. Всего обследовано восемь лиственничных лесов. В этих биотопах за сезон 2001 г. отловлено 699 экземпляров жуков *P. montanus* (Motschulsky, 1844).

Общий график сезонной динамики активности имаго разных возрастов (по материалам из всех биотопов) представлен на рис. 1. Ход сезонной динамики активности имаго *P. montanus* (Motschulsky, 1844) свидетельствует об одногодичном весеннем типе развития этого вида. Его максимальная активность в период размножения проявляется в первой половине сезона (со второй декады мая до второй декады июля). Во второй половине сезона проявляется незначительная активность молодого поколения имаго в ювенильном и иммаурном состоянии в третьей декаде июля. Встречаемость личинок отмечалась в ловушках в конце июня. Первый основной подъем активности имаго связан с выходом иммаурных и постгенеративных имаго из зимней диапаузы, их переходом в генеративное состояние с последующим размножением. Степень участия в размножении повторно размножающихся жуков не уступает впервые размножающимся особям. На зимовку уходит молодое поколение имаго и постгенеративные жуки после участия в весеннем размножении. Молодое поколение малоактивно и в большинстве остаётся в куколочных колыбельках на зимовку, что является приспособлением к суровым климатическим условиям в таежном поясе гор с ранними заморозками в августе–сентябре. Развитие особей в популяции происходит синхронно. В течение сезона происходит смена фаз развития от имаго до имаго в онтогенетической последовательности, что свидетельствует о моновариантности этого жизненного цикла. Формулу сезонного цикла с последовательностью фаз развития можно обозначить латинскими буквами:

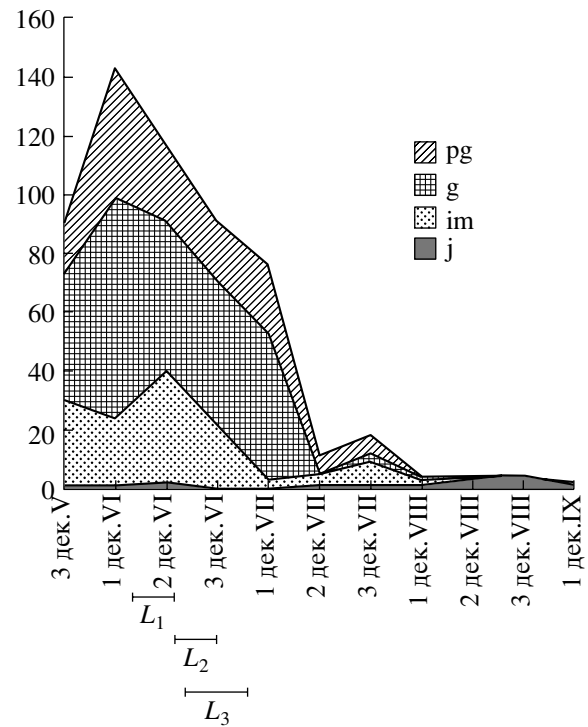
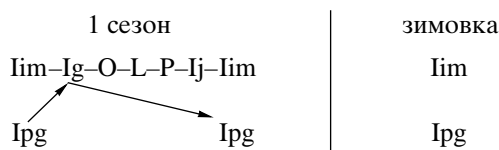
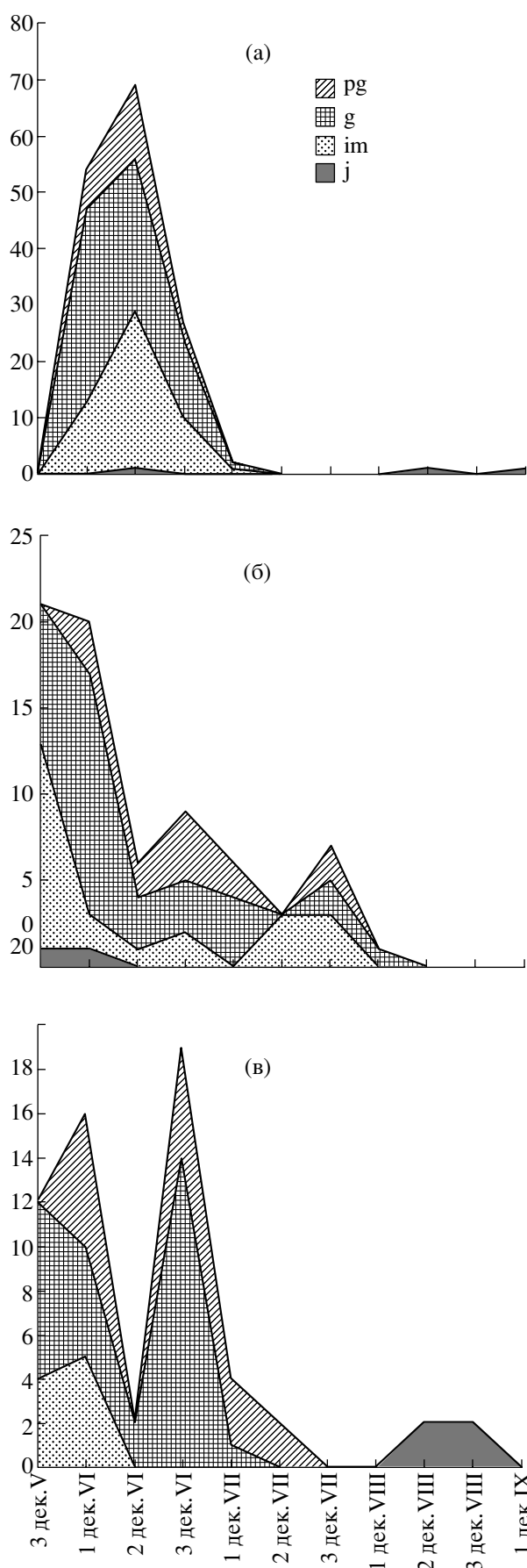


Рис. 1. Общий график сезонной активности *P. montanus* (Motschulsky, 1844) в лиственничных лесах на склонах гор северной и южной экспозиции в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ. Обозначения возрастов имаго (I): j – ювенильный, im – иммаурный, g – генеративный, pg – постгенеративный и личинок (L): L1 – первый, L2 – второй, L3 – третий. По оси ординат абсолютная численность имаго, по оси абсцисс встречаемость личинок (для рис. 1, 2, 4, 5).

На основе описания сезонного развития популяций *P. montanus* его жизненный цикл одногодичный моновариантный с весенним размножением.

В районе исследования сезонная динамика активности и возрастной структуры популяций у *P. montanus* (Motschulsky, 1844) варьирует в биотопах, расположенных на склонах гор с разной экспозицией и высотой (рис. 2). Всего обследовано 8 биотопов на двух склонах северной и южной экспозиции. Из них выбрали для примера 3 биотопа на северном и южном склоне на одной и той же высоте (рис. 2а, в), и на северном склоне на разной высоте (рис. 2а, б), чтобы выявить в отдельности влияние на популяции *P. montanus* двух факторов: высоты и экспозиции склона.

Так, в лиственничном лесу кустарниковом (рис. 2а) на склоне северной экспозиции на высоте 1850 м в сезонной активности вида выражена только весенняя активность, связанная с размножением в течение только четырех декад с пиком во 2-й декаде июня. Активность молодого поколения не отмечена. В этом биотопе наблюдалась самая высокая численность жуков этого вида, что обеспечивало успех его размножения в высокогорье.



На этом же склоне, на высоте 1500 м, в лиственничном лесу бруснично-зеленомошно-лишайниковом (рис. 2б) сроки сезонной активности жуков этого вида более длительные (8 декад), а их размножение длилось не 4, а 5 декад. На склоне южной экспозиции, на высоте 1850 м, в лиственничном лесу лишайниково-бруснично-зеленомошном (рис. 2в) с более теплым микроклиматом ход сезонной динамики этого вида изменялся сходным образом, как и в биотопе в нижней части склона северной экспозиции. Первый пик активности жуков этого вида в двух биотопах двувёршинный, растянутый до 6 декад с максимумами активности в два срока (в 1-й декаде июня и в 3-й декаде июля). Второй пик активности молодого поколения проявляется позже – в течение августа и представлен ювенильными особями. По-видимому, созревание жуков до имматурного состояния проходит уже в почве при подготовке к зимовке.

Показатели репродуктивного потенциала самок (рис. 3) вида на разных склонах и высотах различались. Максимальный пик яйцепродукции отмечен на склоне северной экспозиции на высоте 1850 м (рис. 3а) в течение трех декад июня. В более “теплых” биотопах на склоне южной экспозиции и в нижней части склона северной экспозиции (рис. 3б и 3в) размножение происходит также в июне. Генеративные самки встречаются здесь более продолжительное время (6–7 декад), а не 3 декады, как на вершине северного склона, а размножение в этих биотопах начинается раньше: в мае, а не в июне.

Оптимальный индекс соотношения полов (ИСП) равный -0.01 наблюдался в популяции вида в верхней части склона северной экспозиции. В “теплых” биотопах в соотношении полов преобладали самцы. По экологической валентности вида можно утверждать, что для существования *P. montanus* (Motschulsky, 1844) наиболее благоприятны высокогорные таежные условия на склонах северной экспозиции. Здесь значительно выше его численность и наиболее оптимальна демографическая структура популяций.

Его адаптации к развитию в “холодных” горно-таежных условиях по сравнению с “теплыми” биотопами выражаются в ускорении популяционного развития и сроков весеннего размножения, что приводит к полному завершению сезонного цикла в более короткие сроки. Характерно отсут-

Рис. 2. Сезонная динамика возрастной структуры в популяциях *P. montanus* (Motschulsky, 1844) на склонах северной и южной экспозиций в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ: а – лиственничный лес кустарниковый, склон северной экспозиции ($h = 1850$ м); б – лиственничный лес бруснично-зеленомошно-лишайниковый, склон северной экспозиции ($h = 1500$ м); в – лиственничный лес лишайниково-бруснично-зеленомошный, склон южной экспозиции ($h = 1850$ м) (для рис. 2, 3).

ствии активности молодого поколения в конце сезона в связи с ранними заморозками. Завершение развития молодого имаго в кукольных колыбельках, еще одна адаптация к существованию в высокогорье.

C. loschnikovi (Fischer–Waldheim, 1822) – сибирский горно-лесной вид, населяющий леса, альпийские луга и горную тундру. Встречается в лесотундре на северо-востоке европейской части России, в Предуралье, Урале, горах Южной Сибири и севера Монголии (Шиленков, 1996; Хобракова, 2000; Чернов и др., 2000, 2001). Сведений о развитии этого вида до настоящего исследования в литературе не было.

Изучение жизненного цикла *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) проведено в тех же биотопах и теми же методами, что и *P. montanus* (Motschulsky, 1844). В 8 обследованных биотопах горно-таежного пояса Восточного Саяна за сезон 2001 г. отловлено почвенными ловушками 250 жуков *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) и несколько десятков личинок.

Общий график сезонной активности имаго этого вида разных возрастов (по материалам из 8 биотопов) представлен на рис. 4. На этом же рисунке отмечены сроки встречаемости личинок в течение сезона. Ход сезонной динамики активности имаго *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) свидетельствует о мультисезонности развития. Отмечены два пика сезонной активности. Первый – длительный (с конца мая до августа – 8 декад), связанный с размножением имаго, зимовавших в иммаатурном и постгенеративном состоянии; второй пик – в конце сезона (с конца июля по сентябрь – 5 декад) определяется выходом молодого поколения жуков, зимовавших в личиночном состоянии. Эти пики имеют зону налегания в течение трех декад. Анализ динамики возрастной структуры популяций позволяет сделать вывод, что *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) имеет поливариантный двухгодичный жизненный цикл. О сложной структуре популяций и о поливариантности развития внутривидовых группировок вида свидетельствуют факты одновременной встречаемости в сезоне личинок и имаго разных возрастов. Судя по возрастному спектру популяции в начале сезона, одна группа особей, зимовавшая на фазе имаго, сразу приступает к размножению, а другая – зимовавшая на фазе личинок, продолжает свое преимагинальное развитие. Во второй половине сезона первая группировка завершает размножение, отродив новое по-

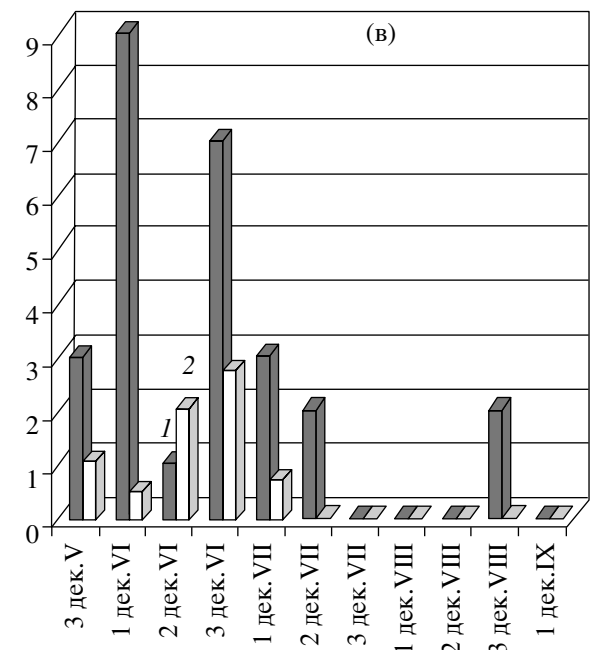
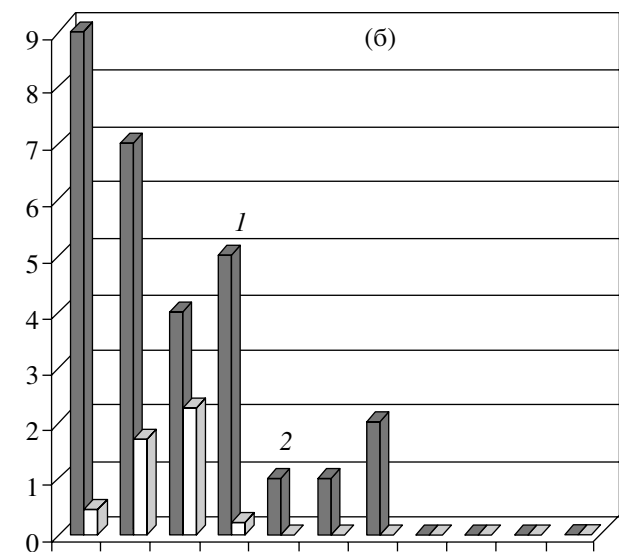
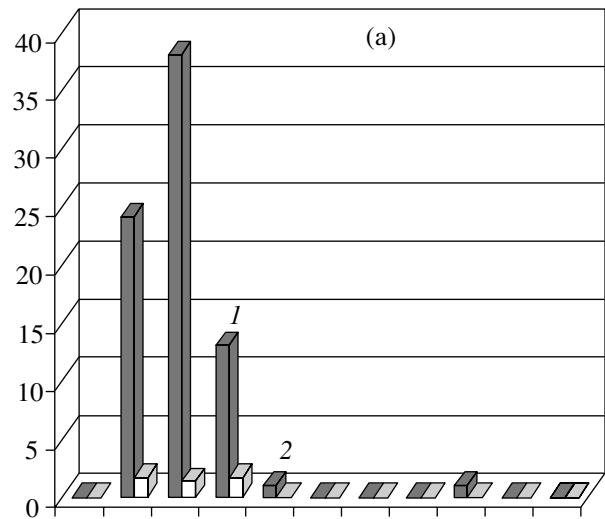


Рис. 3. Динамика репродуктивного потенциала самок *P. montanus* (Motschulsky, 1844) (соотношение количества самок (1) к среднему количеству яиц (2) на одну самку): а – ИСП = –0.01; б – ИСП = –0.20; в – ИСП = –0.08.

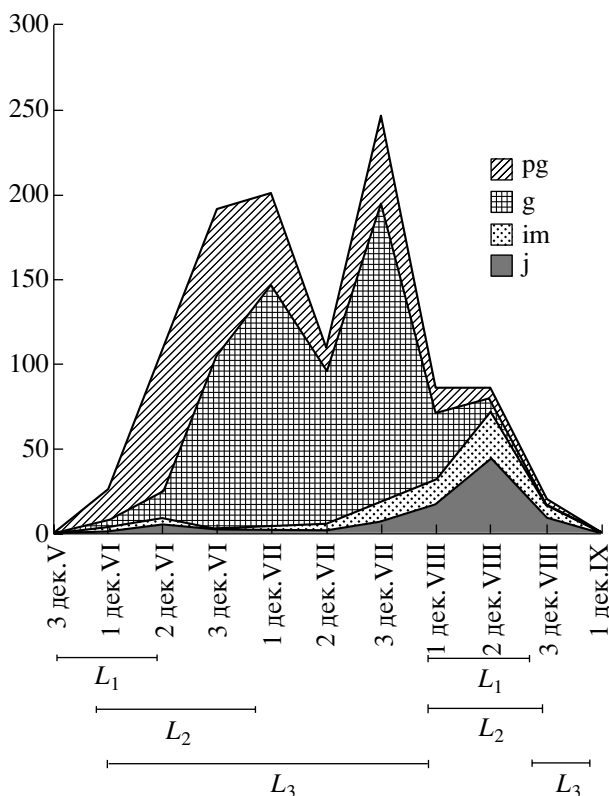


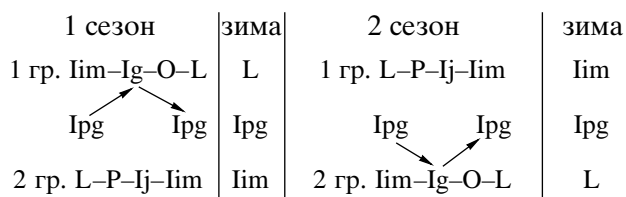
Рис. 4. Общий график сезонной активности *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) в лиственных лесах на склонах гор северной и южной экспозиции в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ.

коление молодых личинок, уходящих на зимовку. В это же время вторая группировка особей завершает преимагинальное развитие выходом из куколок ювенильных имаго, переходящих в имматурное состояние.

Таким образом, на зимовку уходят из первой группировки – постгенеративные имаго и отродившиеся личинки, а из второй – имматурные имаго.

Внутрипопуляционные группировки развиваются асинхронно, размножаясь поочередно через год. Логически можно составить схему жизненного цикла этого вида как поливариантного, двухгодичного (латинскими буквами обозначены фазы развития в сезонной последовательности).

Формулу развития *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) можно представить так:



Формула отражает критерии двухгодичного развития.

1) Из двух внутрипопуляционных группировок особей в каждом сезоне размножается только одна из них.

2) Размножение одной из группировок частично совпадает по срокам выхода из куколок ювенильных имаго у другой группировки.

3) Каждая группировка особей в своем развитии зимует дважды: в начале на фазе личинки, потом в состоянии имматурных имаго.

4) Участие постгенеративных имаго одной группировки с впервые размножающимися жуками другой обеспечивает генетическое единство вида и не приводит к изоляции группировок.

Таким образом, *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) имеет двухгодичный жизненный цикл с поливариантным развитием. В составе этого вида существуют две основные группировки особей, поочередно размножающиеся через год и зимующие то на фазе имаго, то на фазе личинки. У этого вида имаго живут несколько лет и в размножении повторно участвуют постгенеративные особи. Поливариантность жизненного цикла и способность к рециклике обеспечивает *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) его ежегодное, мультисезонное размножение.

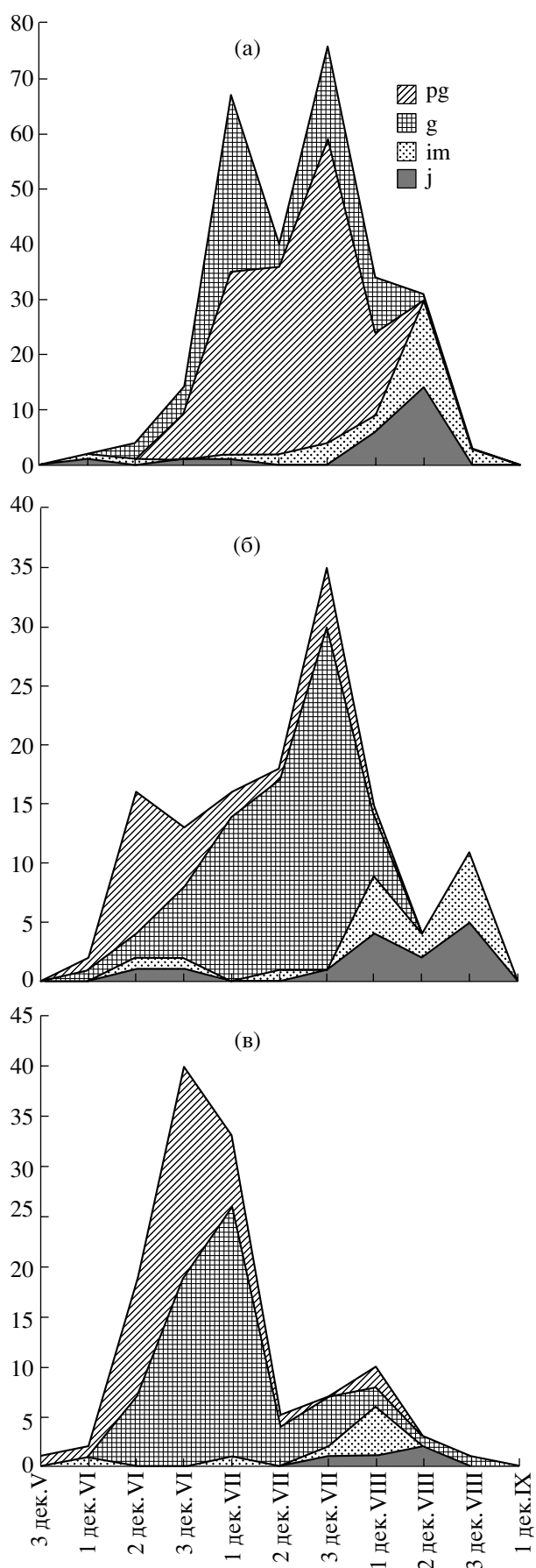
Сезонная динамика активности *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) изменяется на склонах гор с разной экспозицией и высотой (рис. 5). В верхней части склона гор северной экспозиции на высоте 2000 м в лиственном лесу овсяницево-лишайниковом численность этого вида самая высокая. Несмотря на суровые климатические условия, сезонная активность вида в этом биотопе продолжается 10 декад, а встречаемость размножающихся жуков (Ig) наблюдали 6 декад (со 2-й декады июня по 1-ю декаду августа). Максимум размножения отмечен в 3-й декаде июля. Молодое поколение жуков появляется с начала июля и активно до конца сезона. Максимум активности молодого поколения проявляется во второй декаде августа (рис. 5а). В лиственном лесу овсяницево-мохово-злаковом на том же склоне, но на высоте 1650 м активность жуков изменяется несущественно. Высокая весенняя активность жуков здесь начинается на декаду раньше, чем в первом биотопе (рис. 5б), а продолжительность размножения на одну декаду больше (7 декад) и активность молодого поколения более продолжительна (рис. 5б). На склоне южной экспозиции, в лиственном лесу кедрово-лишайниково-моховом (рис. 5в), численность вида в два раза ниже, чем на вершине северной экспозиции (рис. 5а) и график активности отличается. Так, в лиственном лесу кедрово-лишайниково-моховом на высоте 2000 м весной активность вида начинается раньше на одну декаду (рис. 5в), чем на северном скло-

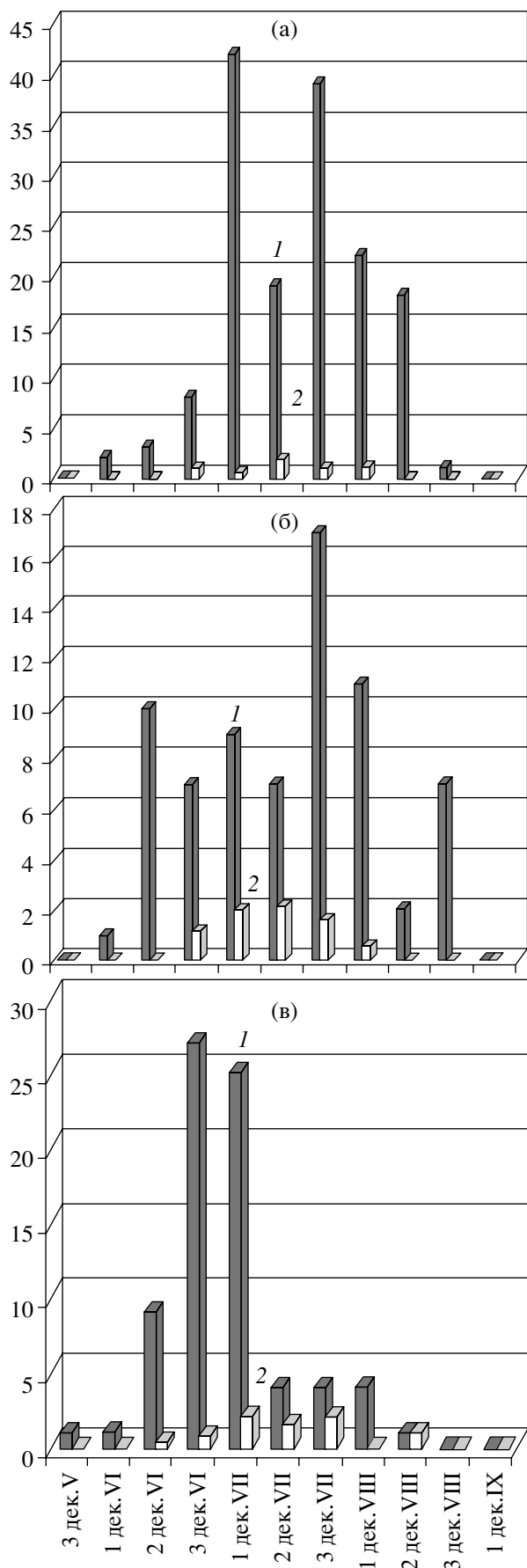
не на той же высоте (рис. 5а). Пик размножения на южном склоне наблюдается раньше на две декады, чем на северном склоне и активность молодого поколения здесь ниже по сравнению с северным склоном. Это подтверждает положительный преферендум вида к более холодным условиям склона северной экспозиции. Данные по яйцепродукции (рис. 6) в популяциях *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) более оптимальны на склоне северной экспозиции. Самки с яйцами здесь встречаются 6–7 декад, начиная со второй декады июня, с пиком яйцепродукции 11 июля (рис. 6а, б). На южном склоне (рис. 6в) наибольшая встречаемость самок с яйцами наблюдалась только в трех декадах июня. Соотношение полов более оптимально на северном склоне, чем на южном.

Жизненный цикл *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) в горно-таежных условиях Восточного Саяна двухгодичный поливариантный с мультисезонным размножением и рецикликой повторно размножающихся жуков. Анализ данных по сезонной динамике активности вида и динамике репродуктивного потенциала самок на склонах с разной экспозицией показал, что оптимальные экологические условия обитания *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) проходят на границе верхнего предела распространения горной тайги и тундры на склонах северной экспозиции. Доказательством того, что *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) – горно-лесотундровый вид являются следующие популяционные характеристики этого вида в горно-таежных условиях: максимальная численность, динамическая плотность, оптимальная половозрастная структура на склонах северной экспозиции на высоте около 2000 м.

Адаптациями к прохождению жизненного цикла в пессимальных высокогорных условиях являются продолжительность развития вида в течение двух лет, как и у других видов рода *Carabus* в бореальных и альпийских условиях Европы. Кроме того, в высокогорных условиях пик максимума в размножении смещен на более теплую часть сезона – июль по сравнению с более ранним пиком размножения на склонах южной экспозиции. Двухгодичность развития *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) как наиболее массового вида горно-таежных лесов Восточного Саяна является одним из направлений адаптивной эволюции высокогорной карабидофауны.

Рис. 5. Сезонная динамика возрастной структуры в популяциях *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) на склонах северной и южной экспозиций в долине р. Ехэ-Хэрэгтэ: а – лиственный лес овсяничево-лишайниковый, склон северной экспозиции ($h = 2000$ м); б – лиственный лес овсяничево-мохово-злаковый, склон северной экспозиции ($h = 1600$ м); в – лиственный лес кедровый лишайниковый-моховый, склон южной экспозиции ($h = 2000$ м) (для рис. 5, б).





ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате исследования структуры и динамики популяции наиболее типичных массовых видов жувелиц горно-таёжного пояса Восточного Саяна выяснено, что жизненный цикл *P. montanus* (Motschulsky, 1844) – одногодичный моновариантный с весенним размножением, а *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) – двухгодичный поливариантный с мультисезонным размножением.

При изучении жизненных циклов этих видов мы использовали комплекс критериев, часть из которых нами предложены впервые.

Так, для выявления поливариантности или моновариантности развития популяций жувелиц мы впервые учитывали фенологическую последовательность встречаемости их фаз развития. В случае проявления онтогенетической последовательности фаз развития жуков в сезоне мы выявляли моновариантность развития вида, как, например, у *P. montanus* (Motschulsky, 1844). При одновременной встречаемости ранних и поздних фаз онтогенеза в течение всего сезона определяли поливариантный тип развития популяции вида, состоящей из разных внутривидовых группировок, как у *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822).

Для отличия одногодичного моновариантного вида (*P. montanus* (Motschulsky, 1844)) от двухгодичного поливариантного (*C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822)) учитывали одновременно два критерия: число внутривидовых группировок, сроки периодов размножения и выхода молодых (ювенильных) имаго. При одногодичном моновариантном цикле, как *P. montanus* (Motschulsky, 1844), развитие одной группировки особей сопровождается одним (весенним) периодом размножения, за которым следует период выхода молодых имаго после завершения преимагинального развития личинок. Зимуют у этого вида только имаго. При двухгодичном поливариантном развитии, как у *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822), из двух внутривидовых группировок размножается только одна. Период размножения этой группировки мультисезонный и частично налагает по срокам на период выхода ювенильных имаго второй группировки особей, зимовавшей на фазе личинки. У этого вида онтогенез особей каждой группировки завершается за два сезона. Ассинхронное поочередное размножение группировок определяет ежегодное размножение вида.

Для характеристики типов жизненных циклов жувелиц нами впервые предложены формулы их

Рис. 6. Динамика репродуктивного потенциала самок *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) (соотношение количества самок (1) к среднему количеству яиц (2) на одну самку): а – ИСП = 0.14; б – ИСП = 0.17; в – ИСП = 0.27.

сезонного развития с буквенным обозначением фенологической последовательности фаз онтогенеза для одной или двух внутривидовых группировок.

Нами впервые получены сведения об изменении фенологии двух модельных видов (*P. montanus* (Motschulsky, 1844) и *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822)) в горных условиях в зависимости от высотной поясности и экспозиции склонов.

P. montanus (Motschulsky, 1844) в биотопах, расположенных на склонах гор с разной экспозицией и высотой, изменяет сроки активности и размножения. Сезонная активность вида и сроки его размножения более продолжительные на склоне южной экспозиции и в нижних частях склонов с более теплым микроклиматом, чем в биотопах с северной экспозицией на вершине склона. Численность популяций этого вида значительно выше в высокогорной части пояса. Его адаптация к успешному размножению и развитию в высокогорье проявляется в ускорении и синхронизации популяционного развития, что позволяет завершить сезонный цикл за короткий вегетационный период. Подобная адаптация к ускорению сезонного развития у весенних видов жуелиц отмечена для условий северной тайги европейской части России по сравнению с более южными районами лесной зоны (Шарова, Филиппов, 2000).

Сезонная активность *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) в районе исследования заметно отличается на склонах северной и южной экспозиции. Пик размножения этого вида на южном склоне начинается на две декады раньше, чем на северном склоне. На склоне северной экспозиции *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) имеет лучшие показатели демографической структуры популяций и здесь отмечена высокая активность молодого поколения. Это свидетельствует о приспособленности вида к условиям высокогорья. Важнейшей адаптацией этого вида к горно-таежным условиям является его двухгодичность развития, поливариантность структуры популяций и способность к рециклике. Одна из его внутривидовых группировок активно размножается весь сезон, совместно с повторно размножающимися жуками; другая группировка в это время проходит преимагинальное развитие. Их поочередное размножение через год дает ежегодное размножение вида.

По литературным данным, виды рода *Carabus* L. в условиях севера Европы (Larsson, 1939; Шарова, Душенков, 1974; Houston, 1981; Коробейников, 1991; Шарова, Филиппов, 2002) и альпийских условиях (Forsskal, 1972; De Zordo, 1979; Refseth, 1980, 1984; Schatz, 1994) также имеют двухгодичное развитие. В то же время большинство видов этого рода в долине в условиях умеренного климата в большинстве случаев развивается один год. По-видимому, двухгодичное развитие

C. loschnikovi (Fischer–Waldheim, 1822) можно отнести к эволюционно продвинутому варианту жизненного цикла, расширяющему диапазон возможностей к существованию в разнообразных условиях. Этот вид широко распространен в горах Южной Сибири, в том числе и в долинах, где сохраняет двухгодичность развития, присущую этому виду. Возможно, что жизненный цикл *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) представляет собой пример эволюционной завершенности изменения развития вида от однолетнего к двухгодичному, как это наблюдается у других видов рода *Carabus* L. в Европе в форме географической изменчивости цикла развития от однолетнего в теплых широтах к двухгодичному в бореально-альпийских условиях. Можно также допустить другую гипотезу, предполагая, что двухгодичное развитие *C. loschnikovi* (Fischer–Waldheim, 1822) проявилось и у его предков, обитающих в долине, и тогда следует вывод, что эта преадаптация предковых форм позволила освоить этому виду высокогорные местообитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берлов О.Э., Берлов Э.Я. К биологии прибайкальских жуелиц рода *Carabus* L. (Coleoptera Carabidae) // Жесткокрылые Сибири. Иркутск, 1984. С. 67–77.
- Берлов О.Э. Выращивание жуелиц (Coleoptera, Carabidae) из Прибайкалья // Насекомые и паукообразные Сибири. Иркутск, 1989. С. 71–76.
- Коробейников Ю.И. Основные направления приспособлений жуелиц (Coleoptera, Carabidae) к жизни в Субарктике // Успехи энтомологии в СССР: Жесткокрылые насекомые. Матер. X съезда ВЭО, 11–15 сентября 1989. Л.: Наука, 1990. С. 74–75.
- Коробейников Ю.И. О некоторых особенностях сезонной динамики активности и размножения жуелиц в условиях Субарктики // Проблемы почвенной зоологии. Матер. докл. X Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1991. С. 127–128.
- Макаров К.В. Поливариантность жизненного цикла жуелиц (Coleoptera, Carabidae) // Проблемы почвенной зоологии. Матер. докл. X Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1991. С. 132.
- Макаров К.В., Черняховская Т.А. Изменчивость сезонной динамики жуелицы *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) в разных типах леса // Экологические вопросы рационального природопользования: Тез. докл. VIII конф. молод. уч.-биол. Рига, 1989. С. 55–56.
- Макаров К.В., Черняховская Т.А. Фенология развития и структура популяции *Loricera pilicornis* (F.) (Coleoptera, Carabidae) в условиях агроценоза // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МПГУ, 1990. Т. 1. С. 21–32.
- Маталин А.В. Использование полового индекса при определении биотопического преферендума (на примере *Pterostichus tomensis* Gebl.) // Структура и динамика популяций почвенных и наземных бес-

- позвоночных животных. М.: МПГУ, 1990. Т. 2. С. 16–21.
- Маталин А.В. Особенности жизненного цикла *Pseudophonus* (s. str.) *rufipes* Deg. (Coleoptera, Carabidae) в Юго-Западной Молдове // Изв. АН. Сер. биол. 1997. № 4. С. 455–466.
- Маталин А.В. Жизненные циклы жулици трибы Harpalini (Coleoptera, Carabidae) в условиях Европейского субконтинента: возможные пути их становления и трансформации // Проблемы энтомологии в России. Сб. научн. тр. XI съезда РЭО 23–26 сентября 1997. СПб., 1998. Т. 2. С. 25–26.
- Маталин А.В. Поливариантность жизненного цикла *Harpalus* (s. str.) *affinis* Schrank и ее адаптивное значение // Изв. АН. Сер. биол. 1998. № 4. С. 496–505.
- Филиппов Б.Ю. Население и динамика демографической структуры популяций жулици (Coleoptera, Carabidae) в лесах северной тайги: Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МПГУ, 2000. 16 с.
- Хобракова Л.Ц. Жизненный цикл жулици *Carabus loschnikovi* F.-W. в лиственных лесах Окинского нагорья (Восточный Саян) // Проблемы почвенной зоологии. Матер. III (XIII) Всерос. совещ. по почв. зоол. Йошкар-Ола, 2002. С. 187–188.
- Хобракова Л.Ц. Экология жулици (Coleoptera, Carabidae) горных ландшафтов Восточных Саян: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 2003. 16 с.
- Целищева Л.Г. Фенология развития и структура популяции *Carabus schoenherrii* F.-W. (Coleoptera, Carabidae) в лесах подзоны южной тайги Волго-Вятского региона // Вестник Вятского гос. пед. унив. Киров, 2000. № 2. С. 27–30.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К. Семейство жулици (Coleoptera, Carabidae) в арктической фауне. Сообщ. 1 // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 12. С. 1409–1420.
- Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К. Семейство жулици (Coleoptera, Carabidae) в арктической фауне. Сообщ. 2 // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 3. С. 285–293.
- Шарова И.Х., Денисова М.И. Поливариантность сезонного развития двух видов жулици рода *Calathus* Bonelli (Coleoptera, Carabidae) в лесостепи Центральной России // Докл. АН СССР. 1996. Т. 348. № 1. С. 140–142.
- Шарова И.Х., Денисова М.И. Сезонная динамика лесных популяций жулици рода *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 4. С. 418–427.
- Шарова И.Х., Душенков В.М. Типы развития и типы сезонной активности жулици (Coleoptera, Carabidae) // Фауна и экология беспозвоночных. М.: МГПИ, 1979. С. 15–25.
- Шарова И.Х., Филиппов Б.Ю. Особенности жизненных циклов жулици (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоол. журн., 2003. Т. 82. № 2. С. 229–238.
- Шарова И.Х., Хобракова Л.Ц. Сезонная динамика жизненного цикла *Carabus loschnikovi* F.-W. (Coleoptera, Carabidae) в высокогорьях Восточных Саян // Тез. докл. XII съезд РЭО. СПб., 2002. С. 379–380.
- Шилленков В.Г. Особенности биологии массовых видов жулици (Coleoptera Carabidae) фауны южного Прибайкалья // Энт. обозр. 1978. Вып. 2. С. 290–301.
- Andersen J.M. A re-analysis of the relationships between life cycle patterns and the geographical distribution of Fennoscandian carabid beetles // J. Biogeography. 1984. V. 11. № 6. P. 479–489.
- Bauer T. Ethologische, autokologische und okophysiologische Untersuchungen an *Elaphrus cupreus* Duft. und *Elaphrus riparius* L. (Coleoptera, Carabidae) // Oecologia (Berlin). 1974. V. 14. P. 139–196.
- Betz J.O. Studies on winter-active larvae of the ground beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae) // Pedobiologia. 1992. V. 36. № 3. P. 159–167.
- Brandmayr P., Zetto Blandmayr T. Phenology of ground beetles and its ecological significance in some of the main habitat types of Southern Europe // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–New York: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 195–220.
- Brunsting A.M.H., Siepel H., Schaick-Zillesen P.G. van. The role of larvae in the population ecology of Carabidae // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–New York: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 399–411.
- Butterfield J.E.L. Changes in life-cycle strategies of *Carabus problematicus* over a range of altitudes in Northern England // Ecol. Entomol. 1986. V. 11. № 1. P. 17–26.
- Cardenas A.M., Hidalgo J.M. Seasonal activity and reproductive biology beetle of the ground beetle *Carabus dufourii* (Coleoptera, Carabidae) // European J. Entomol. 2000. V. 97. P. 329–338.
- De Zordo J. Okologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol). III. Lebenszyklen und Zonotik von Coleopteren // Veroff. Univ. Innsbruck. Alpin. Biol. Stud. 1979. V. 118. № 11. P. 1–131.
- Dijk Th.S. van. The age-composition of populations of *Calathus melanocephalus* L. Analysed by Studying Marked Individuals kept within fenced sites // Oecologia (Berlin). 1973. V. 12. P. 213–240.
- Dijk Th.S. van. On the relationship between egg production, age and survival in two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* L. and *Pterostichus coerulescens* L. (Coleoptera, Carabidae) // Oecologia (Berlin). 1979. V. 40. № 1. P. 63–80.
- Dulge R. Seasonal activity of carabid beetles in wooded habitats in northwest Germany (Coleoptera, Carabidae) // Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Dordrech: Kluwer Academic Publ. Series Entomologica. 1994. V. 51. P. 125–131.
- Ernsting G., Isaaks J.A., Berg M.P. Life cycle and food availability indices in *Notiophilus biguttatus* (Coleoptera, Carabidae) // Ecol. Entomol. 1992. V. 17. P. 33–42.
- Fazekas J., Kadar F., Sarospataki M., Lovei G. Seasonal activity, age structure and egg production of the ground beetle *Anisodactylus signatus* (Coleoptera: Carabidae) in Hungary // European J. Entomol. 1997. V. 94. P. 473–484.
- Forsskal B. The invertebrate fauna of the Kilpisjaervi area, Finnish Lapland 9. Carabidae. With special notes on ecology and breeding biology // Acta Soc. Fauna Flora Fennica. 1972. V. 80. P. 99–119.

- Hemmer J., Klenner M., Niesing H., Weber F. Life history phenomena in a subpopulation of *Carabus auronitens* F. from the Westphalian Lowland // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–New York: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 439–464.
- Houston W.K. The life cycles and age of *Carabus glabratus* Paykull and *C. problematicus* Herbst (Col.: Carabidae) on moorland in northern England // Ecol. Entomol. 1981. V. 6. P. 263–271.
- Jakuczun L. Fenologia rozrodu czterech wysokogorskich gatunkow chrzaszczy biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae) w Tatrach // Pol. Pismo Entomol. (Wroclaw). 1978. T. 48. P. 573–581.
- Jorum P. Life cycle and phenology of *Carabus problematicus* Herbst, 1786 in Denmark (Coleoptera, Carabidae) // Ent. Meddr. (Kobenhavn). 1985. V. 53. P. 27–30.
- Juliano S.A. The effects of body size on mating and reproduction in *Brachinus lateralis* (Coleoptera: Carabidae) // Ecol. Entomol. 1985. V. 10. P. 271–280.
- Kalas J.A. Species composition and seasonal activity patterns of Carabidae (Col.) in a small deciduous forest in western Norway // Fauna Norvegica (Oslo). Ser. B. 1985. V. 32. №. 1. P. 28–32.
- Kurka A. The life cycle of *Agonum ruficorne* (Goeze) (Coleoptera, Carabidae) // Acta ent. Bohemoslov. 1976. V. 73. P. 318–323.
- Larsson S.G. Entwicklungstufen und Entwicklungszeiten der danischen Carabiden // Entomologiske Meddelelser. 1939. Bd. 20. P. 277–560.
- Neudecker Ch., Thiele H.U. Die jahreszeitliche Synchronisation der Gonadenreifung bei *Agonum assimile* Payk. (Coleopt. Carab.) durch Temperatur und Photoperiode // Oecologia (Berlin). 1974. V. 17. P. 141–157.
- Paarmann W. Seasonality and its control by environmental factors in tropical ground beetles (Col., Carabidae) // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–New York: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 157–171.
- Refseth D. The life cycles and growth of *Carabus glabratus* and *C. violaceus* in Budalen, central Norway // Ecol. Entomol. 1984. V. 9. №. 4. P. 449–455.
- Refseth D. Annual patterns of activity, reproduction and development in some Norwegian Carabidae (Col.) // Fauna Norvegica (Oslo). Ser. B. 1988. V. 35. №. 1. P. 21–30.
- Schaick Zillesen P.G. van, Brunsting A.M.H., Siepel H. The role of larvae in the synchronization of the life cycle of *Pterostichus oblongopunctatus* // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–New York: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 181–185.
- Schats I. Life strategy of alpine carabid: *Pterostichus jurinei* (Coleoptera, Carabidae) // Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Dordrech: Kluwer Academic Publ. Series Entomologica. 1994. V. 51. P. 213–217.
- Sharova I.Kh., Denisova M.I. Life cycles and reproduction rhythms of *Calathus erratus* C.R. Sahlberg and *C. micropterus* Duftschmidt (Coleoptera Carabidae) in the forests of Russian forest-steppe zone // Russian Entomol. J. 1995. V. 4. №. 1–4. P. 159–165.
- Sota T. Activity patterns, diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae) // Ecol. Entomol. 1985. V. 10. P. 315–324.
- Sota T. Life history patterns of Carabid beetles belonging to the subtribe Carabina (Coleoptera, Carabidae) in the Kinki district, Western Japan // Kontyu (Tokyo). 1985. V. 53. №. 2. P. 370–378.
- Sota T. Carabid populations along an altitudinal gradient: life history variation of *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae) // Carabids beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart–New York: Gustav Fisher Verl., 1986. P. 429–438.
- Szyszko J. Male-to-female ratio in *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) as one characteristic of a population // Pedobiologia. 1976. V. 16. P. 51–57.
- Tesar Z. Prispvek k poznani brouku Mongolska a Sibire // Casop.slessk. Musea (Opava). 1968. V. 17. №. 2. P. 167–171.
- Thiele H.U. The control of larval hibernation and of adult aestivation in the Carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem // Oecologia (Berlin). 1969. V. 2. P. 347–361.
- Wallin H. Distribution, movement and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields // Plant protection reports and dissertation of the Swedish Univ. for Agric. Sci. Uppsala, 1987. V. 15. P. 3–19.