

МАТАЛИН Андрей Владимирович

**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE)
ЗАПАДНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ**

03.02.08 – экология (биология) (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Москва, 2011

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии
биолого-химического факультета
Московского педагогического государственного университета

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Шарова Инесса Христиановна

Официальные оппоненты: член-корреспондент РАН,
доктор биологических наук, профессор
Стриганова Белла Рафаиловна

доктор биологических наук, профессор
Чернышёв Владимир Борисович

доктор биологических наук, профессор
Гильденков Михаил Юрьевич

Ведущая организация: Государственное научное учреждение Все-
российский научно-исследовательский ин-
ститут защиты растений Российской акаде-
мии сельскохозяйственных наук (ГНУ ВИЗР
Россельхозакадемии)

Защита состоится 20 февраля 2012 г. в 15 часов на заседании диссертационного Совета Д 212.154.20 при федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Московский педагогический государственный университет» (МПГУ) по адресу: 129164, г. Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Московского педагогического государственного университета по адресу: 119991, Москва, ул. М. Пироговская, д.1, стр. 1.

Автореферат разослан

« ____ » _____ 20__ года

Учёный секретарь
диссертационного Совета

Шаталова С.П.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Жужелицы (Carabidae) представляют одно из крупнейших семейств колеоптероидных насекомых, объединяющее, по последним оценкам, около 32,5 тысяч видов (Lorenz, 2005), более 15 тысяч из которых распространены в Палеарктике (Löbl, Smetana eds., 2003).

Обладая высокой численностью и большим видовым разнообразием, жужелицы играют важную роль в сложении и функционировании сообществ почвенных беспозвоночных большинства наземных экосистем (Thiele, 1977; Крыжановский, 2002). Как имаго, так и личинки большинства из них являются многоядными хищниками, регулирующими численность различных беспозвоночных животных. Часть видов со смешанным типом питания, а также немногочисленные в семействе фитофаги способны серьёзно вредить на посевах сельскохозяйственных культур (Арабаджиев и др., 1953; Крыжева, 1984). Являясь обычным компонентом почвенной биоты, жужелицы чутко реагируют на изменение условий среды, что позволяет использовать их в качестве модельно-индикационной группы (Lövei, 2008; Koivula, 2011). Всё это предполагает знание особенностей экологии и биологии Carabidae и, в первую очередь, их жизненных циклов.

Изучение жизненных циклов важно с общебиологической точки зрения, поскольку затрагивает множество аспектов: морфологический, отражающий повторяемость морфогенеза вида; морфо-экологический, иллюстрирующий смену в онтогенезе жизненных форм; физиологический, характеризующий цикличность и синхронность физиологических и биохимических процессов; экологический, отражающий пространственно-временные особенности реализации жизненных циклов; эволюционный, характеризующий возможные исторические направления в формировании циклов развития (Шарова, 1981; Свешников, 1982).

Анализ вариантов реализации жизненных циклов в конкретных условиях среды важен для понимания как структуры и динамики популяций отдельных видов, так и особенностей функционирования сообщества в целом. Особенности географической и биотопической изменчивости развития особей и репродуктивного потенциала популяций могут быть использованы в биоиндикации состояния почвенной биоты (Стриганова, Порядина, 2005; Покаржевский и др., 2007), при оценке перспектив колонизации пионерных сообществ (den Boer, 1977) и реколонизации нарушенных территорий (Будилов, 2002; Schwerk, Szyszko, 2011), для прогнозирования динамики численности массовых, в том числе хозяйственно значимых, видов.

Наконец, всесторонний анализ жизненных циклов позволяет выявить варианты их параллельного развития и использовать в качестве одного из критериев при обсуждении возможных путей эволюции таксономических групп разного ранга (Brandmayr, 1977; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1979; Paarmann, 1979; Шарова, 1981; Hürka, 1986; Маталин, 1998 б, 2007 б; Макаров, 1989; Sota, Ishikawa, 2004; Matalin, 2007, 2008).

Подавляющее большинство исследований базируется на классификации типов развития Carabidae (Larsson, 1939). Однако её крайняя формализованность и однозначность, когда вид характеризуется только одним типом жизненного цикла, не позволяет адекватно оценить его изменчивость. Несмотря на то, что вариабельность как онтогенеза, так и жизненных циклов в целом отмечалась у Carabidae довольно часто, это не нашло отражения ни в одной из последующих классификаций (Шарова, Душенков, 1979; Hürka, 1986; Drioli, 1987; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986; Purvis, Fagl, 1996). Акценты на характер распространения отдельных видов и их численность, оцениваемую через показатели динамической плотности, а также предпочитаемые видом местообитания (Hanski, 1982; den Boer, den Boer-Daanje, 1990) не решают проблемы. Установлено, что биотопы, в которых тот или иной вид достигает высокой численности, далеко не всегда являются для него жилыми. Без разделения осёдлого населения и мигрантов невозможно говорить ни о биотопических предпочтениях отдельных видов, ни о структуре сообщества в целом (Макаров, Маталин, 2009; Matalin, Makarov, 2011).

Основанием для постановки настоящего исследования послужила очевидная необходимость всестороннего обобщения по теории жизненных циклов Carabidae с учётом сведений, накопленных за последние 70 лет. Данная работа является результатом 30-летних полевых стационарных, маршрутно-экспедиционных и лабораторных исследований, а также анализа многочисленных литературных источников, касающихся особенностей реализации жизненных циклов жужелиц в различных природно-климатических зонах Западной Палеарктики.

Цель исследования. Типология и эволюция жизненных циклов Carabidae Западной Палеарктики.

Задачи исследования.

1. Выработать комплекс критериев, отражающих основные параметры развития вида, для создания новой типологии жизненных циклов Carabidae, позволяющей проводить их реконструкцию на уровне локальных популяций.
2. Оценить пределы варьирования жизненных циклов жужелиц в условиях сезонного климата.
3. Конкретизировать понятие 'поливариантность' жизненного цикла и оценить зональные тренды, отражающие изменения вариативности жизненных циклов у Carabidae.
4. Выявить механизмы синхронизации, обеспечивающие стабильность жизненных циклов Carabidae, и оценить их адаптивную роль.
5. Изучить варианты пролонгированного развития у жужелиц Западной Палеарктики, выявить репродуктивные ритмы, лежащие в их основе и обсудить возможные пути возникновения многолетних жизненных циклов в условиях умеренной зоны.
6. Разработать и апробировать алгоритм анализа структуры сообществ Carabidae, основанный на данных о демографическом составе локальных популяций.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Оригинальная типология жизненных циклов Carabidae Западной Палеарктики, основанная на сочетании 5 критериев, отражающих длительность, вольтинность, стабильность воспроизведения, сезонность и повторяемость репродукции.
2. Реализация жизненных циклов Carabidae в сложном пространственно-временном континууме определяет сходный характер их трансформаций при изменении зональных, стациальных и сезонных условий, что в значительной степени нивелирует масштабность выявляемых трендов и позволяет оценить их направленность на уровне локальных популяций.
3. Ритмологическая поливариантность отражает сосуществование в популяции особей с различными сезонными ритмами: базового и формирующегося 'de novo' в результате диапаузирования на нехарактерной фенофазе или развития второй генерации в сезоне.
4. Синхронизация жизненных циклов Carabidae в сезонном климате обеспечивается пролонгацией развития как преимагинальных, так и имагинальной фаз при нивелирующей роли диапаузы.
5. В условиях Западной Палеарктики многолетнее (двухгодичное) развитие у Carabidae многократно и независимо возникало в различных филетических линиях у видов, относящихся к разным фенологическим группам.
6. Концепция 'стабильного и лабильного компонентов' в сообществах Carabidae, основанная на возможности / невозможности воспроизводства в масштабах локальных популяций, а не на показателях численного обилия и характере распространения отдельных видов.

Научная новизна. Разработана оригинальная типология жизненных циклов Carabidae Западной Палеарктики, основанная на понимании жизненного цикла как закономерного сочетания сезонного и репродуктивного ритмов, регулярно воспроизводящихся в конкретных ландшафтно-биотопических и сезонно-климатических условиях. Такой подход отражает дискретность и целостность вида, позволяя проводить реконструкцию жизненного цикла на уровне локальных популяций, что крайне важно для корректной интерпретации данных экологических, геоэкологических и зоогеографических исследований, в которых Carabidae часто выступают в качестве модельной группы.

Установлено, что при изменении зональных, стациальных и сезонных условий характер трансформаций жизненных циклов разных видов Carabidae во многом совпадает, что позволяет оценить их направленность на уровне локальных популяций.

Доказано, что наличие субпопуляционных группировок не может рассматриваться как свидетельство поливариантного характера жизненного цикла Carabidae, поскольку ритмологическая поливариантность отражает сосуществование в популяции особей с различными сезонными ритмами. Предложено различать *вариабельность* и *вариативность* жизненного цикла, первая из которых характеризует изменение параметров жизненного цикла в пределах определённого сезонного ритма, тогда как вторая отражает изменение самого сезонного ритма.

Установлено значение пролонгации развития преимагинальных и имагинальной фаз при нивелирующей роли диапаузы в синхронизации жизненных циклов жужелиц.

Доказано, что в условиях Западной Палеарктики двухгодичное развитие у Carabidae многократно и независимо возникало в различных филетических линиях у видов, относящихся к разным фенологическим группам. Установлено, что доля видов с пролонгированным развитием среди доминантов в различных сообществах умеренной зоны может достигать 1/4.

Предложена (совместно с К.В. Макаровым) концепция '*стабильного и лабильного компонентов*', согласно которой, критерием успешного существования вида в конкретном биотопе должна рассматриваться не численность, а закономерная смена репродуктивных состояний, позволяющая оценить возможность реализации жизненного цикла в масштабе локальной популяции.

Теоретическое значение и практическое использование результатов. Разработанная типология жизненных циклов Carabidae Западной Палеарктики представляет собой фундаментальное обобщение — крупнейшее за последние 70 лет. Выявленные закономерности *вариабельности* и *вариативности* жизненных циклов могут быть использованы для решения задач биоиндикации; при оценке устойчивости таксоценозов Carabidae природных и антропогенно трансформированных экосистем; при моделировании путей колонизации и реколонизации жужелицами нарушенных территорий; при прогнозировании флуктуаций динамики численности массовых, в том числе и хозяйственно значимых видов. Анализ особенностей реализации жизненных циклов в различных зонально-климатических и сезонно-стациальных условиях позволяет выявить варианты их параллельного развития и обсуждать возможные пути эволюции, как отдельных групп Carabidae, так и всего семейства в целом. Разработанная совместно с К.В. Макаровым '*концепция стабильного и лабильного компонентов*' коренным образом меняет сложившиеся представления об особенностях организации и функционирования сообществ Carabidae.

Связь работы с научно-исследовательскими темами и программами. Различные этапы настоящего исследования выполнялись в рамках 11 проектов РФФИ (№№ 96-04-48444, 96-15-98079, 97-04-48327, 99-15-960169, 00-04-49330, 00-15-97885, 03-04-49251, 06-04-49456, 07-04-08381, 09-04-01311, 09-04-08112), а также Совета по грантам Президента Российской Федерации по поддержке ведущих научных школ (НШ-2154.2003.4). В каждой из перечисленных тем автор выполнял собственный объём исследований, являясь исполнителем или руководителем проекта.

Апробация результатов. Результаты исследований докладывались на Всесоюзных, Всероссийских и Международных совещаниях, в том числе на Всесоюзном совещании "Биологические ресурсы высокогорий" (Махачкала, 1988); 8 конференции молодых учёных-биологов (Рига, 1989); научно-методическом совещании зоологов педвузов (Махачкала, 1990); III Всесоюзном карабидологическом совещании (Кишинёв, 1990); X (Санкт-Петербург, 1990), XI (Санкт-Петербург, 1998) и XIII (Краснодар, 2007) съездах РЭО; Международном совещании по агроэкосистемам и агроландшафтам (Хале-Зале, Германия, 1991); X Всесоюзном (Новосибирск, 1991), I(XI) (Ростов-на-Дону, 1996), II(XII) (Москва, 1999), III(XIII) (Йошкар-Ола, 2002), IV(XIV) (Тюмень, 2005), V(XV) (Москва, 2008) и VI(XVI) (Ростов-на-Дону, 2011) Всероссийских совещаниях по проблемам почвенной зоологии; VIII (Брюссель, Бельгия, 1992), XIII (Благовещенск, Россия, 2007), XIV (Вестерборк, Нидерланды, 2009) и XV (Даугавпилс, Латвия, 2011) Европейских карабидологических митингах; 1 Международном совещании "Проблемы энтомологии европейской части России и сопредельных территорий" (Бахилова Поляна, 1993); VI Европейском энтомологическом конгрессе (Чешские Будеёвицы, Чехия, 1998); 2 Международном семинаре "Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков" (Москва, 2004); IV Международной конференции "Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий" (Оренбург, 2008); Международной научной конференции "Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке" (Санкт-Петербург, 2011), этологическом семинаре ИПЭЭ (Москва, 2009) и ежегодных научных чтениях МПГУ (Москва, 2007, 2009).

Публикации. По теме диссертационного исследования опубликовано 62 работы, в том числе: 2 коллективные монографии, 1 патент на изобретение, 24 статьи в отечественных и зарубежных периодических научных изданиях (в том числе 18 — в журналах, рекомендованных ВАК РФ), 5 статей в рецензируемых и 4 — в региональных сборниках, 24 тезиса докладов конференций и совещаний, а также 2 интернет-публикации.

Структура и объём работы. Работа состоит из введения, 7 глав, выводов и 9 приложений; изложена на 549 страницах, из которых 463 приходится на основную часть, содержащую 100 рисунков и 27 таблиц. Список цитируемой литературы включает 1207 источников, в том числе 785 на иностранных языках.

Благодарности. Считаю своим долгом выразить искреннюю признательность моему первому учителю и другу, столь безвременно покинувшему нас, — доценту кафедры зоологии и экологии МПГУ, к.б.н. В.Е. Карповой; научному руководителю — почётному профессору МПГУ, д.б.н. И.Х. Шаровой, а также коллеге и другу — профессору кафедры зоологии и экологии МПГУ, д.б.н. К.В. Макарову за постоянную помощь и поддержку в проводимых исследованиях, плодотворные дискуссии и конструктивные замечания по структуре и содержанию данной работы. Слова искренней благодарности я адресую всем коллегам и друзьям, принимавшим участие в организации и проведении полевых и лабораторных исследований, сборе материала и его обработке: директору ОПХ Рошу НПО "Орошение" В.С. Котунэ (г. Кишинёв, Республика Молдавия), директорам ГУ "Природный парк Эльтонский" Ю.А. Некруткиной (г. Волгоград) и В.Д. Гердту (пос. Эльтон), сопредседателям НПО "Дикая природа" С.В. Баскаковой и В.Ф. Шакуле (с. Джабаглы, Республика Казахстан), д.б.н. Д.Н. Федоренко, к.б.н. А.А. Зайцеву (оба г. Москва), к.б.н. А.В. Алёхину (г. Ороно, Мэн, США), А.Е. Бринёву, Е.А. Володиной, М.В. Глуховскому, А.А. Гроздову, А.А. Драбкину, Н.И. Калининой, С.В. Макаренко, Е.В. Макаровой, Е.А. Михайловой, В.А. Патрикееву и Е.В. Разорёновой (все г. Москва). Отдельно хочу поблагодарить коллективы кафедры зоологии и экологии, а также Учебно-научного биологического центра МПГУ за тёплую, дружескую обстановку, немало способствовавшую проведению данного исследования. Несомненно, что без искренней заботы и внимания со стороны моей семьи эта работа была бы просто невозможна.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ CARABIDAE

В зоологии жизненные циклы чаще всего рассматриваются либо как проявление морфогенеза — чередование стадий онтогенеза, поколений, жизненных форм и т.д., либо с точки зрения физиологии развития. Оба подхода в разное время применялись к насекомым, в том числе и к жужелицам.

В первом разделе главы даётся подробный обзор особенностей онтогенеза в семействе Carabidae, включая случаи партеногенеза, живорождения личинок, эфемерности преимагинальных фаз, а также сокращения и увеличения количества личиночных возрастов.

Второй раздел, посвящённый истории изучения жизненных циклов жужелиц, содержит анализ данных, полученных в течение последних 150 лет, в том числе, обзор важнейших классификаций типов развития Carabidae (Larsson, 1939; Hürka, 1973, 1986; Thiele, 1977; Paarmann, 1979; Шарова, Душенков, 1979; den Boer, van Dijk, 1996).

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы, послужившие основой настоящей работы, были получены в результате проведения стационарных и маршрутно-полевых исследований, лабораторных экспериментов, а также анализа литературных данных по биологии отдельных видов Carabidae, в той или иной степени характеризующие их жизненные циклы.

2.1. Районы стационарных исследований

За время исследований были организованы один круглогодичный и три сезонных стационара в трёх природно-климатических зонах:

- Хвойно-широколиственных лесов — с июня по октябрь 1989 г. на базе АБС МПГУ “Павловская Слобода” (Истринский р-н Московской области, 55°47'N 37°04'E), а также с мая по ноябрь 2003 г. и с июня по октябрь 2005 г. на базе АОЗТ агропредприятие “Менжинец” (Мытищинский р-н Московской области, 56°06'N 37°51'E).

На данном стационаре было собрано 8475 экз. 114 видов жужелиц: у 24 видов подробно изучена поло-возрастная структура локальных популяций, для 16 получены данные, касающиеся отдельных аспектов их демографии, у 14 изучено преимагинальное развитие, что позволило реконструировать жизненные циклы 43 видов жужелиц.

- Степной — с мая по октябрь 1990-1991 гг. на базе ОПХ Рошу НПО “Орошение” (Республика Молдавия, 5 км севернее г. Кахул, 45°18'N 28°12'E).

На данном стационаре было собрано 38199 экз. 238 видов жужелиц: для 58 видов получены данные, позволяющие подробно описать поло-возрастную структуру локальных популяций, для 24 уточнены отдельные аспекты демографии, у 15 изучено преимагинальное развитие; в результате были реконструированы жизненные циклы 61 вида.

- Полупустынной — с мая 2006 г. по май 2007 г. на базе ГУ “Природный парк Эльтонский” (Палласовский р-н Волгоградской области, 49°12'N 46°39'E).

На данном стационаре было собрано 54988 экз. 223 видов жужелиц: для 46 видов получены исчерпывающие данные о поло-возрастной структуре локальных популяций, для 54 выяснены отдельные аспекты их демографии, у 24 изучено преимагинальное развитие, что стало основой для реконструкции жизненных циклов 65 видов.

Общий объём материала, собранного в ходе стационарных исследований, приведён в Таблице 1.

Таблица 1. Объём материала стационарных исследований.

| Зоны | Годы | Методы учёта | | | | | | | | | Всего видов | Всего экземпляров (без учёта ручных сборов) | |
|----------------|--------------|-----------------------|--------------|------------|-----------------------|--------------|------------|-----------------------|-------------|-----------|-------------|--|------------------|
| | | Почвенные ловушки | | | Световые ловушки | | | Оконные ловушки | | | | | Ручной сбор |
| | | Экспозиция (л-сут) | Количество | | Экспозиция (л-час) | Количество | | Экспозиция (л-час) | Количество | | | | Количество видов |
| | | | экземпляров | видов | | экземпляров | видов | | экземпляров | видов | | | |
| Лесная | 1989 | 1080 | 328 | 29 | 393 | 510 | 19 | | | | 77 | 114 | 8475 |
| | 2003 | 10560 | 3093 | 64 | | | | | | | | | |
| | 2005 | 9360 | 4544 | 64 | | | | | | | | | |
| | Всего | 21000 | 7965 | 92 | 393 | 510 | 19 | | | | | | |
| Степная | 1990 | 9040 | 10506 | 115 | 1215 | 11309 | 158 | | | | 140 | 238 | 38199 |
| | 1991 | 4080 | 1627 | 50 | 886 | 14637 | 96 | 2590 | 120 | 28 | | | |
| | Всего | 13120 | 12133 | 121 | 2101 | 25946 | 180 | 2590 | 120 | 28 | | | |
| Полу-пустынная | 2006 | 23600 | 47933 | 174 | 1197 | 3905 | 110 | | | | 109 | 223 | 54988 |
| | 2007 | 12900 | 3150 | 83 | | | | | | | | | |
| | Всего | 36500 | 51083 | 175 | 1197 | 3905 | 110 | | | | | | |
| Всего | | 70620 | 71181 | 260 | 3691 | 30361 | 199 | 2590 | 120 | 28 | 248 | 392 | 101662 |

2.2. Районы маршрутно-полевых исследований

Данные о фенологии и встречаемости отдельных фаз развития в природе были получены в течение 30-летних полевых исследований (1982 – 2011 гг.) в 18 регионах России и бывшего СССР. При маршрутно-полевых исследованиях отмечались сроки спаривания и яйцекладки в природных условиях, а также периоды активности преимагинальных фаз и появления имаго нового поколения. Дополнительно проводились выборочные вскрытия особей наиболее массовых видов для выяснения их репродуктивного статуса. Эти материалы позволили уточнить сведения о жизненных циклах 182 видов жуужелиц, реализующихся в различных природно-климатических условиях.

2.3. Литературные данные

Помимо стационарных и маршрутно-полевых исследований был проведён критический анализ многочисленных литературных источников, касающихся сезонной динамики активности, демографической структуры локальных популяций, особенностей преимагинального развития и жизненных циклов 915 видов жуужелиц Западной Палеарктики. Это позволило получить сравнительные данные для 157 видов, встречающихся в различных стациальных условиях и разных природно-климатических зонах. Помимо этого, были получены сведения об особенностях реализации жизненных циклов 543 видов, не представленных в наших стационарных или маршрутно-полевых исследованиях

Таким образом, основой для дальнейшего обсуждения стали более или менее полные сведения об особенностях онтогенеза и жизненных циклов 1050 палеарктических видов жуужелиц из 141 рода.

2.4. Методология исследований

2.4.1. Методы учёта Carabidae

Для сбора жуужелиц использовался широкий спектр методов учёта: почвенные (Barber, 1931; Scherney, 1959; Кудрин, 1965; Skuhřavý, 1970), световые (Мазохин-Поршняков, 1956; Терсков, Коломиец, 1966; Маталин, 1992 а-б) и оконные (den Boer, 1977; van Huizen, 1980; Самков, 1986; Чернышѐв, 1996) ловушки, почвенные пробы (Гиляров, 1941), а также кошение энтомологическим сачком (Чернов, Руденская, 1970), флотация (Desender, Segers, 1985) и ручной сбор. Это позволило получить обширные данные, отражающие различные аспекты экологии и биологии массовых видов Carabidae, как в разнообразных природных стациях, так и в агроценозах.

При исследованиях на стационарах во всех модельных биотопах бралось по 2 почвенные пробы (25×25×10 см) с периодичностью два раза в месяц. В качестве почвенных ловушек использовались пластиковые стаканы объѐмом 0,5 л на 1/3 заполненные 4% раствором формалина. В каждом модельном биотопе функционировала линия из 10 ловушек, установленных через каждые 10 м; выборка проводилась раз в 10 дней. На протяжении всех лет исследований использовалась оригинальная модификация световой ловушки (Маталин, 1992 а-б). Двусторонние оконные ловушки применялись только в юго-западной Молдавии, где они экспонировались с мая по сентябрь 1991 г.

2.4.2. Методы оценки физиологического состояния имаго Carabidae

При изучении фенологии отдельных видов жуужелиц и особенностей демографической структуры их локальных популяций определение степени физиологического развития имаго проводится по состоянию гонад. В качестве базовой была принята методика Валлина (Wallin, 1987) с некоторыми дополнениями. Особи всех видов Carabidae, собранные в ходе стационарных исследований, вскрывались для определения их репродуктивного статуса, который оценивался по состоянию гонад, мандибул, коготков, наружных покровов и жирового тела. У всех половозрелых самок подсчитывалось количество зрелых яиц, а также фиксировалось наличие или отсутствие жѐлтых тел. На

основании полученных данных было выделено шесть “возрастных” групп у имаго обоих полов: ювенильные, имматурные, генеративные первого и второго годов жизни, постгенеративные первого и второго годов жизни.

2.4.3. Методика содержания и разведения Carabidae

При построении схем жизненных циклов Carabidae учитывали сроки встречаемости и развития преимагинальных стадий, полученные как в результате собственных полевых и лабораторных исследований (Маталин, 1996 б, 1997 б-в, 1998 а, 2006; Маталин, Макаров, 2005, 2006), так и из многочисленных литературных источников. В течение всего периода исследований в лабораторных условиях и полевых садках содержались имаго и личинки различных, чаще всего, наиболее массовых видов жуужелиц. Сравнение данных лабораторных наблюдений за сроками яйцекладки, продолжительностью развития отдельных фаз онтогенеза, а также периодами отрождения имаго с результатами учётов различными методами позволило уточнить типы жизненных циклов многих видов Carabidae. В некоторых случаях только данные лабораторного содержания позволили установить характерные особенности развития отдельных видов и, на этой основе, интерпретировать их жизненный цикл. Применяя описанные методики, в течение нескольких лет удалось не только вывести личинок 115 видов, но и получать дочернее, а в некоторых случаях, и внучатое поколение у 30 видов Carabidae.

2.4.4. Методы обработки и представления данных

Статистическая обработка данных проведена с использованием программ “Statistica 8.0” и “Biodiv 5.1”.

Поскольку количественные характеристики (численность видов, продолжительность развития отдельных онтогенетических фаз, среднее количество яиц у самок, линейные размеры, вес живых особей), а также значения всех рассчитанных индексов характеризовались ненормальным распределением, различия между выборками оценивались на основе непараметрического аналога Т-критерия Стьюдента — критерия Манна-Уитни (U-критерий) для независимых переменных с 95% доверительным интервалом (Боровиков, 2001).

При обсуждении роли мигрантов в сложении карабидокомплексов рассчитывались количественные показатели α - и β -разнообразия: меры видового богатства (индекс Маргалефа) и разнообразия (индексы Шеннона-Винера и Бергера-Паркера), а также сходства фаун (индекс Жаккара) и населения (индекс Чекановского-Сьеренсена) для отдельных биотопов (Мэгарран, 1992; Baev, Penev, 1993).

При построении графиков, иллюстрирующих сезонную динамику активности особей, находящихся на различных стадиях физиологического развития, результирующие кривые методом взвешенных наименьших квадратов рассчитывались только для самок, что позволило более чётко выделить периоды размножения.

Система Carabidae дана по Каталогу жуужелиц России и сопредельных стран (Kryzhanovskij et al., 1995), номенклатура Carabidae и границы Палеарктического доминиона — по Каталогу жесткокрылых Палеарктики (Löbl, Smetana eds., 2003) с учётом последующих исправлений и дополнений (Макаров и др., 2011).

Глава 3. Типология жизненных циклов жуужелиц Западной Палеарктики

Вариабельность как онтогенеза, так и жизненного цикла в целом неоднократно отмечалась у различных видов жуужелиц (Lindroth, 1945, 1949, 1992; Luff, 1973; Paarmann, 1976 b, 1979 b; Jørum, 1980, 1985; Refseth, 1980, 1986, 1988; Loreau, 1985; Sota, 1985, 1994, 1996; Butterfield, 1986, 1996; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986; Шарова, Денисова, 1996, 1997 а-б). Однако, это не нашло отражения ни в одной из предшествующих классификаций, основным недостатком которых является формальная однозначность — каждый вид характеризуется одним и только одним типом жизненного

цикла, что не позволяет адекватно оценить его изменчивость при смене стадий, природно-климатических зон и/или высотных поясов.

3.1. Основные понятия и термины

В разное время под жизненным циклом у жужелиц понимали особенности индивидуального развития (Thiele, 1977; Paarmann, 1979), различные аспекты динамики популяций (Burmeister, 1939; Larsson, 1939; Lindroth, 1992; Шарова, Душенков, 1979; Drioli, 1987; den Boer, van Dijk, 1996; Fadl, Purvis, 1998) и даже таксономической принадлежности (Hürka, 1986; Sota, Ishikawa, 2004). В настоящей работе при описании жизненных циклов Carabidae и их типологии используется следующий комплекс понятий.

Онтогенез — развитие особи от оплодотворённого яйца до момента её естественной гибели, которая может произойти как до, так и после репродуктивного периода. Таким образом, мы принимаем деление онтогенеза на две фазы: морфогенез, в результате которого формируется особь (не обязательно половозрелая и даже имаго), и репродукцию, результатом которой является увеличение количества особей (Расницын, 1965; Шарова, 1981 б; Афонин, 2004).

Сезонный (или годовой) ритм — смена периодов активности или покоя и изменения численности онтогенетических стадий в течение вегетационного сезона (года).

Диapaуза (в широком смысле) — фаза сезонного ритма, представляющая собой облигатный (парапауза = *parapause*) или факультативный (собственно диapaуза = *eu-diapause*, а также состояние оцепенения = *quiescence*) период покоя одной или нескольких стадий онтогенеза.

Репродуктивный ритм (или гонадный цикл) — периодические изменения темпов развития гонад в ответ на сигнальные факторы внешней среды, обеспечивающие размножение особей.

Исходя из этого, мы понимаем жизненный цикл как *закономерное сочетание сезонного и репродуктивного ритмов, регулярно воспроизводящееся в конкретных ландшафтно-биотопических (= стациональных) и сезонно-климатических (= зональных) условиях.*

При характеристике жизненных циклов используется понятие “генерация” или “поколение”, под которым понимается *группа особей в популяции, с одинаковой степенью родства по отношению к общему предку, появившаяся в течение одного периода размножения.* В связи с этим, мы выделяем следующие поколения (Рис. 1):

- Материнское — объединяет особей, впервые приступивших к размножению в текущем сезоне после зимней диapaузы или летнего периода покоя (= эстивации).
- Дочернее — объединяет непосредственных потомков особей материнского поколения, отродившихся в текущем сезоне.
- Внучатое — объединяет непосредственных потомков особей дочернего поколения, отродившихся в текущем сезоне.
- Пращурные — объединяют всех особей, живущих более одного года и/или размножавшихся, по меньшей мере, дважды в течение жизни.

3.2. Критерии классификации жизненных циклов Carabidae

Предлагаемая в настоящей работе классификация жизненных циклов жужелиц основана на сочетании пяти критериев:

- длительности, или годичности;
- количестве генераций в сезоне, или вольтинности;
- стабильности воспроизведения цикла, или константности;
- фенологии размножения, или сезонности;
- повторяемости репродукции.

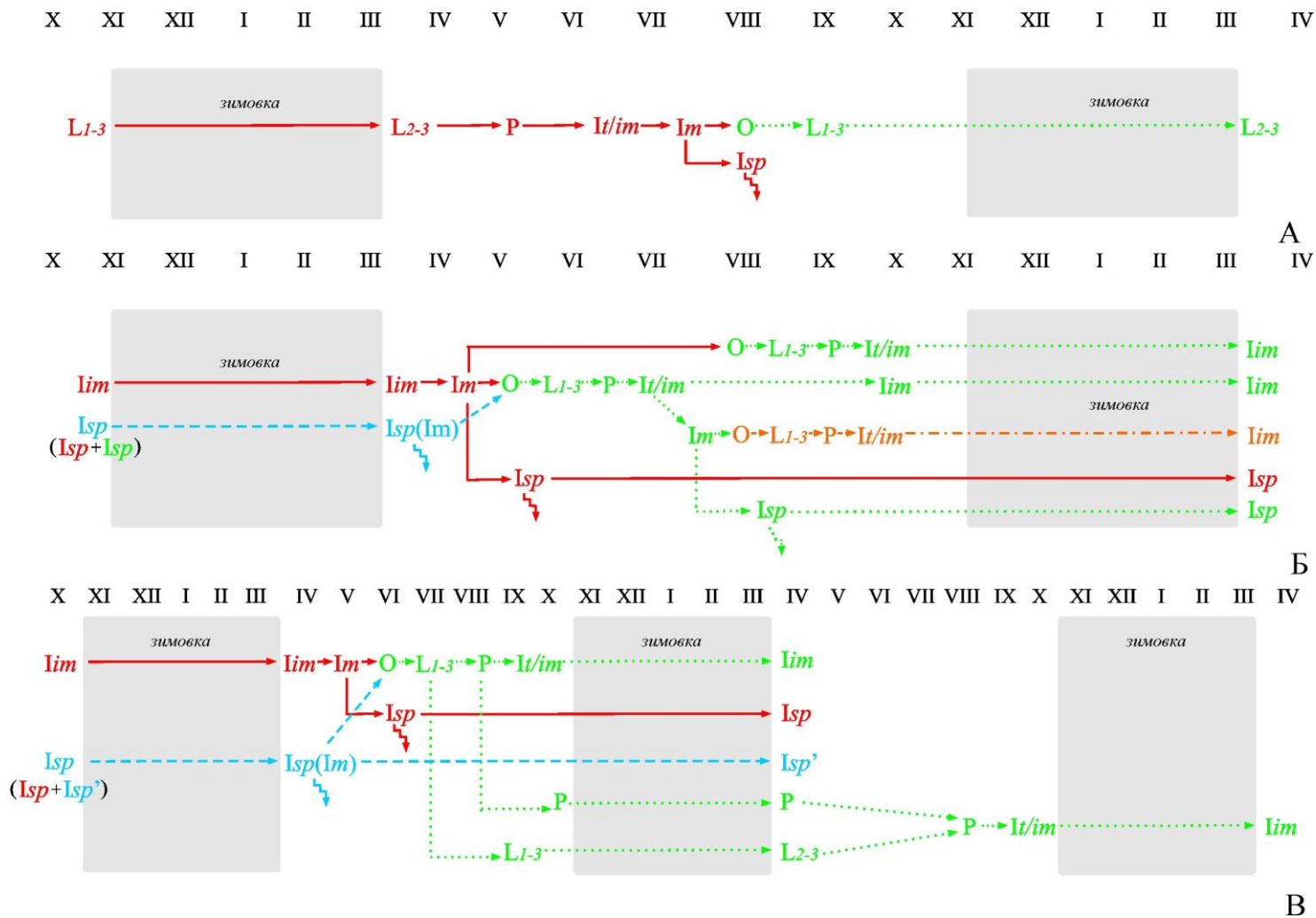


Рис. 1. Соотношение поколений в различных вариантах жизненных циклов Carabidae (типологию жизненных циклов см. в Таблице 2): А — одногодичный моновольтинный, Б — одногодичный бивольтинный, В — факультативно-двухгодичный (О — яйца, L₁₋₃ — личинки первого, второго и третьего возрастов, P — куколки, It, Iim, Im, Isp — ювенильные, иммаатурные, генеративные и постгенеративные имаго, красный цвет и сплошные линии — материнское поколение, зелёный цвет и точечные линии — дочернее поколение, оранжевый цвет и штрих-пунктирные линии — внучатое поколение, синий цвет и пунктирные линии — пращурные поколения).

3.2.1. Длительность, или годичность

По длительности жизненные циклы Carabidae разделяются на одно- и двухгодичные, различающиеся, прежде всего, периодичностью появления молодого поколения. Однолетние жизненные циклы характеризуются ежегодным отрождением новой генерации, благодаря тому, что выходящие с зимовки особи размножаются в текущем сезоне, а диапауза у дочернего поколения наблюдается на той же стадии онтогенеза, что и у материнского (Рис. 1 А-Б). В случае двухгодичного развития особи новой генерации появляются раз в два года, размножаясь не в текущем, а в следующем сезоне. При этом одна из двух зимовок особей дочернего или материнского поколения, или тех и других происходит на нехарактерной фазе онтогенеза (Рис. 1 В).

3.2.2. Количество генераций в сезоне, или вольтинность

Исходя из количества генераций, однолетние жизненные циклы могут реализоваться как моно- и бивольтинные. При моновольтинном цикле в течение сезона развивается только одно поколение (Рис. 1 А), тогда как при бивольтинном — два (Рис. 1 Б). В последнем случае размножение дочернего поколения нередко происходит одновременно с продолжающимся или повторным размножением материнского. Двухгодичные жизненные циклы всегда реализуются как моновольтинные (Рис. 1 В).

3.2.3. Стабильность воспроизведения цикла, или константность

Под константностью понимается сохранение или изменение характеристик жизненного цикла в зависимости от особенностей конкретного биотопа, а также погодноклиматических условий отдельных сезонов как в пределах одной, так и нескольких природных зон.

Так, двухгодичные жизненные циклы могут быть как облигатными, когда при любых условиях развитие всех особей в популяции занимает более одного года, так и факультативными, когда, в зависимости от условий, по многолетнему варианту развивается только часть особей. Несмотря на то, что различия в сроках размножения между вариантами факультативно-двухгодичных жизненных циклов нередко бывают нечёткими, их константность поддерживается дискретностью зимующих стадий и синхронизацией развития как личинок, так и имаго.

Облигатными и факультативными могут быть и бивольтинные жизненные циклы. В первом случае в популяции при любых условиях развиваются две генерации, тогда как во втором развитие второй генерации наблюдается лишь в наиболее благоприятные сезоны или только на части ареала.

3.2.4. Фенология размножения, или сезонность

Сезонность определяется периодом размножения и, как следствие, зимующей фазой онтогенеза. Следуя установившимся традициям (Larsson, 1939; Lindroth, 1945, 1992; Thiele, 1977; Paarmann, 1979 и др.), а также на основании собственных данных (Маталин, 2007) мы выделяем виды с зимне-весенним, ранне-весенним, весенним, весенне-летним, ранне-летним, летним, поздне-летним, летне-осенним, осенним, поздне-осенним, осенне-зимним и зимним размножением, а также асезонные (апериодичные). Таким образом, в условиях сезонного климата Западной Палеарктики размножение Carabidae может наблюдаться в любое время года, с учётом чего они могут быть разделены на три условные группы.

У видов первой группы при одногодичном развитии зимующей фазой онтогенеза является имаго ("*spring breeders*" - Larsson, 1939; "*adult hibernators*" - Lindroth, 1949).

Виды, размножающиеся в начале вегетационного периода — с середины — конца марта до середины — конца мая — рассматриваются как весенние. Некоторые из них

при благоприятных условиях приступают к откладке яиц уже с конца зимы, полностью завершая размножение к середине весны, что позволяет считать их зимне-весенними. В аридных и семиаридных областях для некоторых видов жужелиц характерен очень краткий (2 – 3 недели) период размножения, приходящийся на первые 1,5 весенних месяца. Такие виды мы относим к ранне-весенним эфемерам. Виды, размножающиеся с середины – конца весны до середины лета рассматриваются как весенне-летние. С увеличением широты или абсолютной высоты над уровнем моря, в годы с аномальными погодными условиями, а, нередко, и при смене стадий репродуктивный период у части видов с весенним и весенне-летним размножением может не только сокращаться, но и смещаться на более поздние сроки, сменяясь ранне-летним, а иногда и летним. Виды, в популяциях которых часть особей развивается в течение двух лет, зимуют как на стадии имаго, так и на стадии личинок старших возрастов и даже куколки (Рис. 1 В).

У видов второй группы при одногодичном развитии зимующей фазой онтогенеза являются личинки, преимущественно старших возрастов (“*autumn breeders*” - Larsson, 1939; “*larval hibernators*” - Lindroth, 1949).

В районах с мягкой безморозной зимой, где средняя температура воздуха часто не опускается ниже +5°C, некоторые Carabidae размножаются с конца осени до начала весны и могут быть охарактеризованы как зимние. Развитие личинок, в этом случае, завершается при низких положительных температурах, нередко без диапаузы. Однако из-за выраженной на большей части Западной Палеарктики холодной зимы, развитие личинок у этих видов неизбежно прерывается диапаузой. В этом случае имаго отрождаются с конца весны до начала лета, после чего впадают в летнюю (эстивационную) парапаузу. Размножение наблюдается только после её окончания — с конца лета до середины – конца осени у осенних или с середины осени до начала – середины зимы у осенне-зимних видов. В условиях резко континентального климата у некоторых видов репродуктивный период смещается на конец октября – середину ноября и длится не более 2-3 декад. Появившиеся в это время личинки зимуют, а молодое поколение отрождается только в конце лета – начале осени. Такой вариант сезонного развития мы рассматриваем как поздне-осенний эфемерный.

У летне-осенних видов, размножающихся с начала-середины лета до начала-середины осени, на зимовку также уходят личинки старших возрастов. Однако у многих из них зимует часть жуков материнской генерации, уже размножавшихся в текущем сезоне, а также часть неполовозрелых особей дочернего поколения. В последнем случае продолжительность развития увеличивается до двух лет. При изменении условий среды, наблюдающихся в широтном или высотном градиенте, а также при смене стадий у некоторых видов с летне-осенним и осенним размножением и одногодичным развитием репродуктивный период смещается на более ранние сроки, сменяясь поздне-летним и даже летним. Нередко, для завершения развития, по меньшей мере, части особей, требуется не менее двух лет, благодаря чему, жизненный цикл становится факультативно-двухгодичным. В высоких широтах и высокогорьях многие из этих видов переходят к облигатно-двухгодичному развитию. Одни из них размножаются в первой половине лета (ранне-летние), другие — во второй (поздне-летние), а третьи — в течение всего краткого периода вегетации (летние), что отражает их физиологические особенности, и, прежде всего, характер имагинальной диапаузы и созревания гонад.

Размножение асезонных (= апериодичных) не приурочено к конкретному временному периоду и происходит круглогодично, в связи с чем, диапаузирующей стадии у них нет. Традиционно в эту группу включали некоторых троглобионтов — постоянных обитателей пещер (Deleurance-Glaçon, 1963, 1967; Deleurance-Glaçon, Deleurance, 1964; Drioli, 1987; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1988; Brandmayr et al., 2005). Однако согласно полученным в последние годы данным, апериодичность развития наблюдается у некоторых не связанных с пещерами эндогеичных видов, причём в достаточно экстремальных условиях Субантарктики (Davies et al., 2007).

3.2.5. Повторяемость репродукции

Повторяемость репродукции отражает способность особей к неоднократному размножению в течение как одного, так и нескольких сезонов. Исходя из этого, и по аналогии с разделением цветковых растений на моно- и поликарпиков (Серебряков, 1962, 1964), виды жуужелиц, живущие только один сезон и имеющие непрерывный репродуктивный период, мы рассматриваем как моноциклические (= *semelparous*), а виды, способные размножаться в течение двух и более лет или имеющие несколько чётко выраженных периодов размножения в течение одного сезона, — как рециклические (= *iteroparous*). Примечательно, что популяции этих видов отличаются по составу слагающих их генераций. Так, в случае моновольтинного жизненного цикла популяции моноциклических видов представлены особями материнской и дочерней генераций (Рис. 1 А). При бивольтинном цикле к ним добавляются особи внучатой генерации. В популяциях рециклических видов наряду с перечисленными всегда присутствуют особи прашурных генераций, размножающиеся одновременно с особями материнского поколения (Рис. 1 Б – В), или раньше их.

Преобладание среди жуужелиц рецикликов, возможно, объясняется тем, что многие виды способны зимовать на имагинальной фазе, имея, таким образом, преадаптацию к повторному размножению. Следует отметить, что повторное размножение в течение нескольких лет может рассматриваться только как увеличение общей продолжительности жизни имаго, но не как проявление многолетнего развития (вопреки Саулич, 2010).

3.3. Типология жизненных циклов жуужелиц Западной Палеарктики

Свободная комбинаторика предложенных критериев дает значительное количество возможных сочетаний: $2 \times 2 \times 2 \times 13 \times 2 = 208$. Однако большинство из них не реализуется в силу очевидных запретов. Известно, что на продолжительность развития каждой стадии онтогенеза у Carabidae оказывают влияние множество факторов (температурный режим, влажность, длина светового дня, количество и качество пищи, её доступность и т.д.). Как правило, быстрее всего развиваются яйца, личинки первого возраста и куколки, тогда как для развития личинок старших возрастов требуется значительно больше времени. Однако даже при самых благоприятных условиях существует минимальный временной порог преимагинального развития, который у подавляющего большинства жуужелиц умеренной зоны составляет от 1 до 1,5 мес. Кроме того, развитие гонад у многих видов контролируется фотопериодом, вследствие чего репродуктивный период довольно чётко обозначен во времени. Исходя из этого, запрещёнными комбинациями являются бивольтинные зимне-весенний, весенний, летне-осенний, осенний, осенне-зимний и зимний циклы. Кроме того, в принципе невозможны любые сочетания бивольтинности и многолетнего развития.

К настоящему времени описано 39 вариантов жизненных циклов Carabidae, реализующихся в условиях Западной Палеарктики (Таблица 2). Для их сокращённой записи предлагается следующая аббревиатура: период размножения указывается прописными, а периодичность — строчными буквами — **Вм** (весенний моноцикл) или **Лор** (летне-осенний рецикл); длительность определяется коэффициентом перед периодом размножения — **Ом** (одногодичный осенний моноцикл) или **2нЛр** (двухгодичный поздне-летний рецикл), а количество генераций — степенным индексом — **ВЛ²р** (бивольтинный весенне-летний рецикл), которые не указываются при обозначении одногодичных и моновольтинных циклов; круглые скобки свидетельствуют о факультативном характере цикла — **(2ВЛ)р** (факультативно-двухгодичный весенне-летний рецикл), а их отсутствие — об облигатном — **2рЛр** (облигатно-двухгодичный ранне-летний рецикл).

Таблица 2. Типология жизненных циклов Carabidae Западной Палеарктики.

| № | Тип жизненного цикла | Виды | Литературные источники |
|-----------------------------------|--|---|--|
| Однолетние моновольгинные: | | | |
| 1 | асезонный | А <i>Aphoenops (Cerbaphaenops) cerberus</i> (Dieck) | Deleurance-Glaçon, 1963, 1967; Deleurance-Glaçon, Deleurance, 1964 a-b |
| 2 | зимне-весенний рециклический | ЗВр <i>Agonum</i> (s. str.) <i>numidicum</i> (Lucas) | Santos et al., 1985 |
| 3 | ранне-весенний эфемерный рециклический | рВЭр <i>Amara (Xenocelia) ambulans</i> C. Zimm. | |
| 4 | весенний моноциклический | Вм <i>Bembidion (Talanus) aspericolle</i> (Germ.) | |
| 5 | весенний рециклический | Вр <i>Dyschiriodes</i> (s.str.) <i>luticola luticola</i> (Chaud.) | Burmeister, 1939 |
| 6 | весеннее-летний моноциклический | ВЛм [<i>Pterosticus (Phonias) strenuus</i> (Panz.)] | Lindroth, 1945, 1992; Dawson, 1965; Greenslade, 1965; Murdoch, 1967; Шишова, 1994; Трушицына, 2010 |
| 7 | весеннее-летний рециклический | ВЛр [<i>Anisodactylus (Pseudanisodactylus) signatus</i> (Panz.)] | Касандрова, Шарова, 1971; Петрусенко, Петрусенко, 1971; Пучков, Пластун, 1989; Эйдельберг, 1989; Fazekas et al., 1997; Lövei, 2008 |
| 8 | ранне-летний моноциклический | рЛм [<i>Bembidion (Notaphus) varium</i> Ol.] | Ortuño, Marcos, 1997 |
| 9 | ранне-летний рециклический | рЛр [<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>latus</i> (L.)] | Schjøtz-Christensen, 1966 a; Трушицына, 2010 |
| 10 | летний моноциклический | Лм [<i>Bembidion (Semicampa) gilvipes</i> Sturm] | Трушицына, 2010 |
| 11 | летний рециклический | Лр [<i>Broscus cephalotes</i> (L.)] | Geiler, 1956-57; Górný, 1971; Будилов, 1998; Маталин, Будилов, 2003 |
| 12 | поздне-летний моноциклический | пЛм [<i>Amara (Celia) bifrons</i> (Gyll.)] | Larsson, 1939; Lindroth, 1945, 1992; Geiler, 1956-57; Kabacik-Wasylik, 1970; Иняева, 1983; Будилов, 1990 a; Neculiseanu, 1994; Desender, 2000; Turin, 2000 |
| 12 | поздне-летний рециклический | пЛр <i>Pogonus (Pogonoidius) cumanus</i> Lutsh. | Matalin, Makarov, 2007, 2008 |
| 14 | летне-осенний моноциклический | ЛЮм [<i>Olisthopus rotundatus rotundatus</i> (Payk.)] | Burmeister, 1939; Larsson, 1939; den Boer, 1977, 1985; den Boer, van Dijk, 1996, 1998 |
| 15 | летнее-осенний рециклический | ЛЮр [<i>Carabus (Oreocarabus) glabratus</i> Payk.] | Henseler, 1938; Larsson, 1939; Lindroth, 1945, 1992; Sturani, 1962; Greenslade, 1965; Luff, 1969; Стипрайс, 1961, 1970; Hürka, 1973; Grüm, 1975 a-c; Jørum, 1976; Шарова, Душенков, 1979; Casale et al., 1982; Феоктистов, Душенков, 1982; Lindroth, 1985; Козырев, 1989; Dülge, 1994; Forel, Leplat, 1995; Günther, Assmann, 2000; Turin et al., 2003 |
| 16 | осенний моноциклический | Ом [<i>Nebria</i> (s. str.) <i>brevicollis</i> (F.)] | Burmeister, 1939; Gilbert, 1958; Williams, 1959; Heydemann, 1963; Ganagarajah, 1965; Greenslade, 1964 b, 1965; Penney, 1966, 1969; Murdoch, 1967; Thiele, 1969, 1971, 1977 a; Luff, 1972; Manga, 1972; Critchley, 1973; Jørum, 1976; den Boer, 1977, 1979, 1985; Jones, 1979; Andersen, 1984; Kålås, 1985; Zaballos, 1986; Loreau, 1985, 1986, 1987 a; Müller, 1985, 1987; Alderweireldt, 1987; Nelemans, 1987; Nelemans et al., 1989; Dülge, 1994; den Boer, van Dijk, 1996, 1998; Fadl, Purvis, 1998; Desender, 2000; Noordhuis et al., 2001; Reitze, 2001; Purvis, Fadl, 2002 |
| 17 | осенний рециклический | Ор <i>Myas</i> (s. str.) <i>chalybaeus</i> (Pall.) | Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986; Zetto Brandmayr, Marano, 1996 |

| | | | | |
|------------------------------------|--|--------------------------|--|--|
| 18 | поздне-осенний эфемерный рециклический | пОЭр | <i>Curtonotus</i> (s. str.) <i>desertus</i> Kryn. | |
| 19 | осенне-зимний моноциклический | ОЗм | [<i>Leistus</i> (<i>Pogonophorus</i>) <i>rufomarginatus</i> (Duft.)] | Luff, 1972; Loreau, 1985, 1986, 1987a |
| 20 | осенне-зимний рециклический | ОЗр | [<i>Carabus</i> (<i>Mesocarabus</i>) <i>dufourii</i> Dej.] | Cárdenas, Hidalgo, 2000 |
| 21 | зимний моноциклический | Зм | [<i>Bradycellus</i> (s. str.) <i>harpalinus</i> (Serv.)] | den Boer, 1977, 1979; van Huizen, 1979; Desender et al., 1987 |
| 22 | зимний рециклический | Зр | [<i>Pterostichus</i> (<i>Sterocorax</i>) <i>globosus ebenus</i> (Quens.)] | Cárdenas, Hidalgo, 1995 |
| Факультативно бивольтинные: | | | | |
| 23 | весенне-летний моноциклический | (ВЛ)²м | [<i>Cardiaderus chloroticus</i> F.-W.] | Matalin, Makarov, 2007, 2008 |
| 24 | весенне-летний рециклический | (ВЛ)²р | [<i>Loricera</i> (s. str.) <i>pilicornis pilicornis</i> (F.)] | Heydemann, 1963; Kabacik-Wasylik, 1970; Andersen, 1985; Loreau, 1985, 1986; Душенков, Черняховская, 1989, 1990; Макаров, Черняховская, 1990; Makarov, 1994; Fadl, Purvis, 1998; Purvis, Fadl, 2002 |
| Облигатно бивольтинные: | | | | |
| 25 | весенне-летний рециклический | ВЛ²р | [<i>Pogonus</i> (s. str.) <i>chalceus alticola</i> Antoine] | Paarmann, 1975, 1976 a |
| Факультативно двухгодичные: | | | | |
| 26 | весенне-летний рециклический | (2ВЛ)р | [<i>Harpalus</i> (s. str.) <i>affinis</i> (Schrank)] | Burmeister, 1939; Larsson, 1939; Иняева, 1963, 1965; Briggs, 1965; Greenslade, 1965; Jones, 1979; Душенков, 1984; Будилов, 1990 б, 1998; Дорофеев, 1995; Маталин, 1998 а-б; Шарова, Киселёв, 1999; Будилов, Будилов, 2007; Matalin, 2007, 2008 |
| 27 | ранне-летний моноциклический | (2рЛ)м | [<i>Asaphidion pallipes</i> Duft.] | Lindroth, 1945, 1992; Andersen, 1969 |
| 28 | ранне-летний рециклический | (2рЛ)р | [<i>Chlaenius</i> (<i>Chlaeniellus</i>) <i>vestitus</i> Payk.] | |
| 29 | летний рециклический | (2Л)р | [<i>Pterostichus</i> (<i>Platysma</i>) <i>niger niger</i> (Schall.)] | Wallin, 1987, 1989; Шишова, 1994; Дорофеев, 1995; Денисова, 1996; Шарова, Денисова, 1996 а-б; Будилов, 2002 |
| 30 | поздне-летний рециклический | (2пЛ)р | [<i>Harpalus</i> (<i>Pseudophonus</i>) <i>rufipes</i> (DeGeer)] | Дорофеев, 1995; Александрович и др., 2003; Автаева, 2006; Huruk, 2007; Трушицына, 2010 |
| 31 | летне-осенний моноциклический | (2ЛО)м | [<i>Bembidion</i> (<i>Asioperypus</i>) <i>lunatum</i> (Duft.)] | Andersen, 1969, 1983 |
| 32 | летне-осенний рециклический | (2ЛО)р | [<i>Carabus</i> (<i>Megodontus</i>) <i>caelatus schreiberi</i> Kraatz] | Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986; Turin et al., 2003 |
| 33 | осенний рециклический | (2О)р | [<i>Carabus</i> (<i>Mesocarabus</i>) <i>problematicus</i> Herbst] | Jørum, 1985; Butterfield, 1986, 1996; Sparks et al., 1995 |
| Облигатно двухгодичные: | | | | |
| 34 | ранне-летний рециклический | 2рЛр | [<i>Cymindis</i> (<i>Tarsostinus</i>) <i>macularis</i> F.-W.] | Филиппов, 2007 б |
| 35 | летний рециклический | 2Лр | <i>Amara</i> (<i>Leirides</i>) <i>alpestris</i> A. Villa et G.B. Villa | Zetto Brandmayr et al., 1995 |
| 36 | поздне-летний моноциклический | 2пЛм | <i>Bembidion</i> (<i>Blepharoplastaphus</i>) <i>hastii</i> C.R. Sahlb. | Lindroth, 1945, 1992; Andersen, 1969, 1983 |
| 37 | поздне-летний рециклический | 2пЛр | <i>Cychrus cordicollis</i> Chaud. | Busato, 2009 |
| 38 | летне-осенний рециклический | 2ЛОр | [<i>Carabus</i> (<i>Procerus</i>) <i>gigas</i> Creutz.] | Sturani, 1962; Turin et al., 2003 |
| 39 | осенний рециклический | 2Ор | [<i>Carabus</i> (<i>Procrustes</i>) <i>coriaceus</i> L.] | Стипрайс, 1958; Hürka, 1973; Arndt, 1989; Dülge, 1994; Turin et al., 2003 |

Примечания: Объём автореферата не позволяет привести информацию о всех видах, поэтому каждый из выделенных типов жизненных циклов охарактеризован только одним примером. Для видов, указанных в квадратных скобках, известно более одного типа жизненного цикла.

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ CARABIDAE ЗАПАДНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

Занимая довольно обширные ареалы, многие виды жуужелиц сталкиваются со значительным градиентом погодно-климатических факторов, накладывающихся на ландшафтно-биотопическую мозаичность, что значительно усложняет анализ вариантов развития. При изменении условий существования вида каждый из параметров его жизненного цикла может варьировать независимо, однако чаще всего наблюдается одновременное и согласованное изменение сразу нескольких из них.

4.1. Изменчивость продолжительности репродуктивного периода, или сезонности

Сроки активности и связанная с ними продолжительность репродуктивного периода — одни из наиболее изменчивых параметров жизненных циклов насекомых (Danks, 2007). Они варьируют как при смене природно-климатических зон или высотных поясов, так и в пределах одной и той же природной зоны. При этом различия нередко обнаруживаются даже в граничащих между собой биотопах.

У многочисленного в лесной зоне Европы *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) продолжительность репродуктивного периода варьирует в широких пределах. В мягком приморском климате Голландии он размножается с начала апреля до середины августа (van Heerdt et al., 1976), в лесах Тамбовской области — с середины апреля до конца июля (Шарова, Денисова, 1997), в Московской области — с середины апреля до конца июня, в южной Норвегии — с начала мая до начала июня (Refseth, 1988), в лесах дельты северной Двины — с начала июня до начала июля (Шарова, Филиппов, 2003). Как следствие, в широтном направлении на фоне общего сокращения продолжительности безморозного периода вдвое уменьшается сумма эффективных температур (с 2400°C до 1200°C), что приводит к изменению репродуктивного периода с весенне-летнего на ранне-летний. В долготном направлении нарастание континентальности и уменьшение влияния Гольфстрима при усилении влияния арктических воздушных масс также обуславливает смещение сроков репродукции с середины – конца весны на начало лета.

У видов, населяющих разнообразные местообитания в пределах единого ландшафта, фенологическая изменчивость может быть выражена не менее чем в различных природно-климатических зонах. Один из наиболее обычных в степной и полупустынной зонах вид — *Calathus ambiguus* (Paук.) — в Приэльтонье населял все зональные и большую часть аazonальных биотопов. При этом, продолжительность эстивационной имагинальной парапаузы и репродуктивного периода закономерно менялись в градиенте аридизации. В полынных и полынно-злаковых опустыненных степях на плакорах крупных рек всплески активности, разделённые длительным (до 2 – 2,5 месяцев) периодом эстивации, наблюдались в наиболее влажное и прохладное время — с начала мая по конец июня и с конца августа по середину октября. Репродуктивный период при этом занимал не более 3 декад, приходясь на середину осени. В понижениях рельефа и увлажнённых береговых стациях благодаря значительно более комфортному режиму увлажнения продолжительность эстивационной парапаузы не превышала 3 – 4 декад, всплески активности были более продолжительны, а репродуктивный период, продолжавшийся с конца лета до начала осени, занимал не менее 5 декад. Причина этого кроется в том, что у видов с короткодневным типом развития продолжительность эстивации коррелирует с длиной дня и температурой наиболее жаркого месяца. При этом активность затягивается до тех пор, пока не минует опасность тепловой смерти как начинающих размножение имаго, так и откладываемых им яиц (Масаки, 1972).

4.2. Изменчивость количества генераций, или вольтинности

Среди жуужелиц встречается очень немного поливольтинных видов, особенно облигатно поливольтинных. При этом даже в самых благоприятных условиях в их по-

пуляциях развивается не более двух поколений, и обычно только часть особей дочерней генерации размножается в текущем сезоне.

В частности, в степной и полупустынной зонах Европы *Stenolophus mixtus* Herbst даёт два поколения. Зимовавшие жуки размножаются с начала мая до середины июня. С конца июня отмечаются первые ювенильные, а затем и иматурные особи новой генерации. Их размножение наблюдается с начала июля до середины августа. К концу периода активности в популяции регистрируются иматурные, генеративные и постгенеративные особи, однако с зимовки в следующем году выходят только иматурные имаго, представляющие дочернее и внучатое поколения.

Таким образом, при длительном безморозном периоде (около 320 дней) и большой сумме эффективных температур (3200°C) жизненный цикл *S. mixtus* реализуется как бивольтинный (Маталин, 1997 в). Данные лабораторного разведения позволяют говорить о размножении, по крайней мере, части особей дочернего поколения в текущем сезоне. Сроки регистрации личинок первого возраста свидетельствуют о том, что репродуктивные периоды у особей материнской и дочерней генераций перекрываются на 30-40%. При сокращении продолжительности безморозного периода (до 110 дней) и снижении суммы эффективных температур (до 2000°C) в подзоне хвойно-широколиственных лесов, жизненный цикл *S. mixtus* реализуется как моновольтинный.

Бивольтинность нередко проявляется лишь в отдельных местообитаниях (Душенков, Черняховская, 1989, 1990) или в наиболее благоприятные по погодным условиям годы (Макаров, Черняховская, 1990). Так, в 1980 г. в пойме р. Оки на полях, занятых многолетними травами, посевами зерновых и щавелем, в популяциях *Loricera pilicornis* (F.) регистрировалось две волны уловистости личинок, тогда как на пропашных культурах и в граничащем с полями овраге — только одна (Душенков, Черняховская, 1989, 1990). Это с большой долей вероятности может свидетельствовать о том, что в трёх первых случаях в течение сезона успевает развиваться две генерации, тогда как в двух последних — всего одна.

Согласно теоретическим оценкам, у насекомых бивольтинный жизненный цикл в исходно моновольтинной популяции может появиться и устойчиво поддерживаться только в том случае, если доля независимого от плотности годового прироста численности за счёт второй генерации превышает выживаемость диапаузирующих особей, развивающихся в одной генерации (Murdoch, 1966; Taylor, 1980; Roff, 1983; Sota, 1988).

4.3. Изменчивость общей продолжительности развития, или годичности

До недавнего времени считалось, что в ординарных условиях жизненные циклы большинства видов жужелиц реализуются как одногодичные. Переход к двухгодичному развитию, как правило, обсуждался в широтном или высотном градиенте и рассматривался как важнейшая адаптация к существованию в высоких широтах (Филиппов, 2000, 2007, 2008; Шарова, Филиппов, 2001, 2003) или высокогорьях (Хобракова, 2002; Хобракова, Шарова, 2005; Шарова, Хобракова, 2005; Моролдоев, Хобракова, 2010).

Следует отметить, что годичность жизненного цикла варьирует как у широко распространённых, экологически пластичных полизональных видов, так и у относительно стенотопных видов. Так, для термофильного *Broscus cephalotes* (L.), предпочитающего открытые ландшафты с лёгкими почвами, на протяжении всего ареала характерна как личиночная, так и имагинальная диапауза. При этом в южных районах зимуют исключительно особи пращурных генераций, а в северных — неполовозрелые жуки, отродившиеся в прошедшем сезоне. В полупустынной и степной зонах его жизненный цикл реализуется как одногодичный, в лесостепи — как факультативно-двухгодичный (Маталин, Будилов, 2003), а в средней тайге — как облигатно-двухгодичный (Филиппов, 2008).

Данные о созревании гонад, полученные в лабораторных условиях и подтвержденные полевыми сборами, имеются только для распространенного в Северной Африке и на Ближнем Востоке *Broscus laevigatus* (Dej.). Оно не зависит от фотопериода, но в значительной степени, также как и развитие личинок, корректируется температурой (Paarmann, 1973, 1974). Особенности сезонных изменений демографического спектра популяций указывают, что созревание гонад у *B. cephalotes* происходит аналогично. Это позволяет связать широтный тренд изменения годичности его жизненного цикла с уменьшением суммы эффективных температур — с 3200°C в полупустыне и степи до 2300°C в лесостепи и 1400°C в средней тайге (по Морозова, 2008) — и, как следствие, со снижением теплообеспеченности занимаемых им местообитаний.

Вместе с тем, общая продолжительность развития особей нередко варьирует в пределах одной природно-климатической зоны, в результате чего, жизненный цикл вида может реализоваться по-разному в популяциях, занимающих разные, порой граничащие между собой биотопы.

В условиях Московской области на поле многолетних трав жизненный цикл *Pterostichus niger* (Schall.) реализовался как одногодичный с летне-осенним размножением, а в соседнем с ним ельнике — как факультативно-двухгодичный с летним размножением (Черняховская, 1990). Наблюдаемые различия в значительной степени связаны с микроклиматическими условиями, и, прежде всего, с теплообеспеченностью. Известно, что открытые местообитания прогреваются значительно лучше, по сравнению с лесами (Karlsson, van Dycck, 2005). В Центрально-лесном заповеднике в коренных ельниках температура в среднем на 1°C ниже, чем в мелколиственных лесах, и на 4°C ниже, по сравнению с безлесными пространствами (Сандлерский, Пузаченко, 2009). В окрестностях посёлка Нандома (Архангельская обл.) за июнь – сентябрь температура в ряду березняк → влажный луг → сухой луг повышалась в среднем на 1,1°C и 4,4°C, соответственно (Лопатина и др., 2009). Как результат, в рассмотренных рядах закономерно меняются сумма эффективных температур и общая продуктивность экосистем, что непосредственно отражается как на продолжительности развития преимагинальных стадий, так и на темпах созревания и реактивации гонад Carabidae.

Поскольку климатические параметры варьируют год от года, годичность жизненных циклов у Carabidae в одном и том же местообитании может закономерно меняться в течение ряда лет. В Дании в годы с относительно краткой зимой и ранней тёплой весной жизненные циклы *P. niger* и *P. melanarius* реализуются как одногодичные. Однако при продолжительной зиме и холодной затяжной весне их жизненные циклы в тех же самых местообитаниях трансформируются в облигатно-двухгодичные (Jørgum, 1980). Аналогичные закономерности были отмечены в популяциях *P. melanarius*, населяющих различные варианты луговых фитоценозов окской поймы (Трушицына, 2010).

4.4. Вариабельность сроков жизни и повторяемость репродукции

Повторяемость репродукции, связанная с общей продолжительностью жизни имаго, может быть количественно охарактеризована долей особей прашурных генераций. По нашим данным в популяциях различных видов жуужелиц она колеблется в широких пределах.

В частности, в условиях полупустынной зоны она варьирует от 0,5–1,5% до 45%. Даже у одного и того же вида доля прашуров может существенно отличаться в различных местообитаниях. Так, в локальных популяциях *Carabus bessarabicus concretus* F.-W, населяющих плакорные полынные и полынно-злаковые опустыненные степи, она не превышала 10%, в злаково-разнотравной степи увеличивалась почти до 22%, а в подсклоновой западине со злаковым разнотравьем достигала 32%. Ещё более показательным изменением доли “старых” самок — в сухих полынных степях они не встречались, на участках злаково-разнотравных степей их доля составляла чет-

верть от общей численности вида, а в подсклоновых западинах — превышала 30%.

Рассмотренные примеры позволяют связать изменение доли пращуров, по меньшей мере, с двумя градиентами.

Первый, наиболее очевидный, связан со степенью аридизации местообитаний. В полном ряду биотопов сухие опустыненные степи характеризуются наибольшим уровнем инсоляции, максимальными темпами выгорания травянистой растительности, и, как следствие, наибольшим дефицитом воздушно-капельной и почвенной влаги. Именно в этих стадиях доля пращуров в 2–3 раза меньше, чем в остальных местообитаниях. Напротив, их максимум отмечается в наиболее мезофитных вариантах злаково-разнотравных степей и в практически постоянно увлажнённых, хотя и значительно более засоленных, прибрежных местообитаниях.

Вместе с тем, изменение доли “старых” особей может быть связано и со степенью антропогенной нагрузки, в данном случае — с интенсивностью выпаса. Так, на выпасаемых участках полынных и полынно-злаковых опустыненных степей доля особей пращурных генераций не превышает 10%, тогда как на практически ненарушенных участках злаково-разнотравных степей достигает 32%.

Различия в доле особей пращурных генераций, нередко в смежных биотопах, позволяют не только оценить состояние локальных популяций, но и прогнозировать их дальнейшую судьбу. Так, популяции *C. bessarabicus concretus*, существующие в условиях перевыпаса, не только отличаются относительно высокой численностью, но и сохраняют полноценную демографическую структуру. Однако незначительная доля пращуров, нередко при полном отсутствии “старых” самок, может расцениваться как неблагоприятный признак, свидетельствующий о бóльшем уровне межгодовых колебаний численности и, следовательно, о бóльшей уязвимости популяций в нестабильных условиях, складывающихся в результате хозяйственного освоения местообитаний.

4.5. Вариабельность репродуктивного потенциала у Carabidae

Возможность повторного размножения особей заметно влияет на репродуктивный потенциал популяции. Участие в размножении самок пращурных генераций наряду с самками молодого поколения не только увеличивает количество потенциальных потомков или компенсирует их потери, но и повышает генетическое разнообразие локальных популяций за счёт перекомбинации аллелей (Niehues et al., 1996; Baumgartner et al., 1997; Hockmann et al., 1998).

Так, у обсуждавшегося ранее *B. cephalotes* на протяжении всего ареала как среднее, так и максимальное количество яиц у размножающихся в более ранние сроки зимовавших самок (вне зависимости от принадлежности к какой-либо генерации) и у самок, отродившихся из зимовавших личинок, за редким исключением, не различалось. Вместе с тем, вклад самок разных поколений в общую яйцепродукцию популяций закономерно меняется в широтном градиенте. В полупустыне и степи отрождающиеся и впервые размножающиеся в текущем сезоне особи откладывают около 70% всех яиц, тогда как в лесостепной зоне на их долю приходится не более половины, а оставшиеся откладывают зимовавшие впервые размножающиеся самки, отродившиеся в прошедшем сезоне (Маталин, Будилов, 2003). В средней тайге практически всю яйцепродукцию популяции обеспечивают именно зимовавшие неполовозрелыми самки (Филиппова, 2008).

При наличии зональных трендов следует учитывать, что как максимальное, так и среднее количество яиц может различаться у самок разных генераций даже в соседних биотопах. Такая картина наблюдалась в 2007 г. в популяциях *Pogonus transfuga* Chaud., населяющих различные местообитания вдоль правого берега реки Хары. В тростниковых зарослях как максимальное, так и среднее число яиц у самок материнской генерации было достоверно выше, по сравнению с самками пращурных генераций. При этом,

вклад самок материнской генерации в общую яйцепродукцию популяции составил 88%. На влажном береговом солончаке, расположенном в 250 м от тростниковых зарослей, достоверных различий в среднем количестве яиц у самок, размножавшихся впервые и повторно, выявлено не было. Кроме того, суммарное количество яиц у самок материнской и пращурных генераций оказалось практически равным — их вклад в общую яйцепродукцию популяции составил 48% и 52% (Matalin, Makarov, 2008).

Одной из возможных причин различий, как в абсолютных показателях количества яиц, так и во вкладе самок разных генераций в общую яйцепродукцию популяций, может быть стабильность местообитаний. Тростниковые заросли в большей степени подвержены периодическим подтоплениям: весной — в результате снеготаянья, а летом и осенью — из-за повышения уровня воды при нагонном ветре. Береговой солончак, напротив, подтапливается только в начале весны, после чего его гидрорежим остаётся относительно стабильным.

4.6. Реализация жизненных циклов у Carabidae в пространственно-временном континууме

Благодаря вариабельности жизненных циклов многие виды Carabidae нередко населяют широкий спектр местообитаний как в пределах одной, так и нескольких природно-климатических зон. При наличии потенциально пригодных для заселения стадий важнейшими лимитирующими факторами в них будут теплообеспеченность, а также наличие и качество кормовых ресурсов. В масштабах единого ландшафта или отдельной природно-климатической зоны вид будет заселять все местообитания, параметры которых позволяют в том или ином варианте реализовать его жизненный цикл. Недостаток или переизбыток тепла, также как и низкая трофность среды, ограничивают пределы распространения вида в той же мере, как и полное отсутствие потенциально пригодных для заселения стадий. В таких случаях виды занимают сходные по условиям, но различные по генезису местообитания, что соответствует правилу “смены стадий” (Бей-Биенко, 1966) и положениям закона “выравнивания среды” (Чернов, 1974).

Так, широко распространённый в Евразии *Pterostichus melanarius* (Ш.) входит в состав ядра карабидокомплексов зональных лесов от лесостепи до средней тайги. Однако в северной тайге в хвойных лесах он не встречается, а населяет пойменные и вторичные мелколиственные леса, а также суходольные и пойменные луга (Шарова, Филиппов, 2003; Филиппов, Зезин, 2005). Это связано с более высокой теплообеспеченностью пойм, особенно в начале и конце вегетационного периода (Агафонов, Мазепа, 2001; Агафонов, 2009), по сравнению с холодными зональными хвойными лесами. В степях из-за отсутствия зональных лесных сообществ, *P. melanarius* занимает их аналоги в поймах крупных рек и залесённые берега постоянных водотоков на плакорах (Маталин, 2006), а также плодовые сады (Эйдельберг, 1989) и крупные лесополосы (Боховко, 2006). Кроме того, он выходит на посевы зерновых и многолетних трав в поймах, лишь спорадически встречаясь в плакорных агроценозах (Карпова, 1984). В данном случае эффект пойм проявляется в поддержании на более высоком уровне, по сравнению с сухими зональными стадиями, влажности воздуха и почвы, что в значительной степени компенсирует влияние высоких температур.

Следует отметить, что на протяжении всего ареала жизненный цикл *P. melanarius* значительно варьирует. Основными параметрами, закономерно изменяющимися в широтном направлении, являются сроки репродукции и общая продолжительность развития особей. Однако аналогичные закономерности прослеживаются и в значительно меньших масштабах, например, в ряду различных по составу и генезису биотопов в пределах одной природно-климатической зоны, или в однотипных фитоценозах — различных типах лесов или пойменных лугов, и даже в одном и том же биотопе в разные годы (Рис. 2).

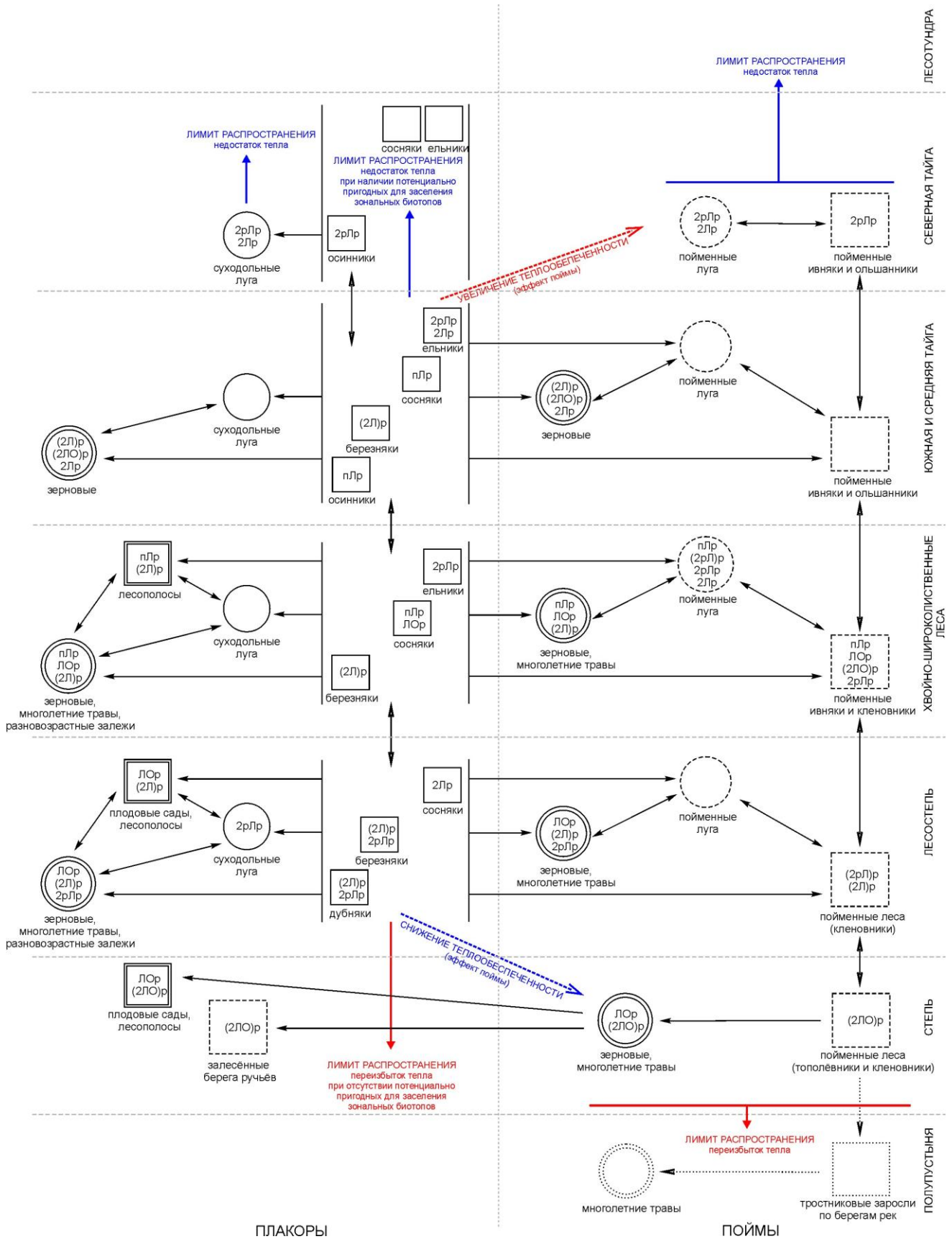


Рис. 2. Зонально-стациональные особенности распределения *P. melanarius* и варианты реализации его жизненного цикла

Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях Западной Палеарктики жизненные циклы Carabidae реализуются в сложном пространственно-временном континууме. Важную роль при этом играют как зональные изменения климатических параметров, так и меняющаяся по годам метеорологическая обстановка, а также трансформация биотопов в результате естественных сукцессионных смен или различных экзогенных, в том числе и антропогенных, воздействий. Как следствие, у одного и того же вида параметры жизненного цикла могут меняться в широких пределах, причём не только в различных природно-климатических зонах (Refseth, 1988; Маталин, Будилов, 2003; Шарова, Филиппов, 2003; Маталин, 2006; Филиппов, 2006) или высотных поясах (Refseth, 1980, 1986; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986; Butterfield, 1996; Sota, 1996; Шарова, Хобракова, 2005), но и в разных биотопах в пределах единого ландшафта (Трущицына, 2010), и даже в разные годы в одном и том же местообитании (Jørum, 1980; Трущицына, 2010). При этом в заданном градиенте условий жизненные циклы трансформируются сходным образом, что в значительной степени нивелирует масштабность рассмотренных трендов, позволяя оценить их направленность на уровне локальных популяций в полном соответствии с принципом ‘здесь и сейчас’.

В историческом аспекте именно вариабельность жизненных циклов играет одну из главных ролей, позволяя виду не только выжить, но и закрепиться в новых условиях существования. В этой связи полученные данные хорошо согласуются с теорией “пульсов таксонов” (Erwin, 1979, 1985), представлениями о возможных путях эволюции репродуктивных ритмов Carabidae в сезонном климате Палеарктики (Paarmann, 1979 b; Matalin, 2008), а также данными об особенностях географического распространения видов одного рода на ограниченных территориях (Santos Gómez, 2009).

ГЛАВА 5. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И СИНХРОНИЗАЦИЯ СЕЗОННОГО РИТМА У CARABIDAE

Для описания жизненных циклов жужелиц с учётом изменчивости онтогенеза отдельных особей был предложен термин “*поливариантность*”, под которым подразумевалось изменение темпов и ритма их развития (Макаров, 1990, 1991; Makarov, 1994). Полученные в течение последних 15 лет данные позволили интерпретировать жизненные циклы многих видов жужелиц умеренной зоны Евразии, как поливариантные. Однако вскоре выяснилось, что поливариантность (прежде всего, ритмологическая) понимается достаточно широко и не всегда одинаково. Как следствие, возникли неоднозначные трактовки этого явления, особенно при обсуждении вариантов с многолетним развитием, а также с повторным размножением имаго, живущих более одного года.

5.1. Поливариантность жизненного цикла у Carabidae

Изначально считалось, что “... *поливариантность жизненного цикла у жужелиц может проявляться либо в его изменчивости, либо в большем или меньшем обособлении в пределах локальной популяции двух генераций ...*” (Макаров, 1990).

Вариабельность количества генераций была подробно описана на примере *Loricera pilicornis* F. (Макаров, Черняховская, 1990). Для этого вида характерен моновольтинный жизненный цикл. Несмотря на различия в сроках репродукции, развитие особей происходит однотипно — с бездиапаузным развитием личинок и зимовкой жуков дочерней и частично материнской генераций. Т.о., для всех особей в популяции характерен единый сезонный ритм, что позволяет охарактеризовать моновольтинный жизненный цикл как моновариантный. Вместе с тем, в отдельные годы в некоторых популяциях *L. pilicornis* часть особей дочерней генерации размножается в текущем сезоне, благодаря чему, жизненный цикл реализуется как бивольтинный. У особей разных генераций формируются принципиально различные сезонные ритмы: жуки материнского поколения размножаются только после зимовки, тогда как репродуктивный период, по

меньшей мере, части особей дочерней генерации не прерывается зимней диапаузой, что позволяет трактовать бивольтинный жизненный цикл как поливариантный

Наиболее дискуссионным является вопрос о проявлении ритмологической поливариантности при формировании в пределах локальной популяции субпопуляционных группировок. Причиной их возникновения является зимовка особей на нехарактерной фенофазе, увеличивающая общую продолжительность их развития. Для видов с облигатной зимовкой неполовозрелого имаго такими фазами онтогенеза являются личинки старших возрастов и куколка, а для видов с облигатной зимовкой личинок старших возрастов — неполовозрелое имаго.

Так, для *Broscus cephalotes* (L.) базовым вариантом развития является однолетний моновольтинный рецикл с летне-осенним размножением и облигатной зимовкой личинок. Однако при позднем выходе имаго из куколок часть жуков, отрождающихся в текущем сезоне, уходит на зимовку не размножаясь. Их развитие растягивается на два года, а жизненный цикл реализуется как факультативно-двухгодичный (Маталин, Будилов, 2003). У северных границ ареала, все имаго, отрождающиеся в текущем сезоне, зимуют девственными, размножаясь только на следующий год, что свидетельствует о реализации облигатно-двухгодичного жизненного цикла (Филиппов, 2008).

Важно отметить, что наряду с изменением типа жизненного цикла, меняется и характер его проявления. Однолетний рецикл является моновариантным, т.к. для всех особей в популяции характерен единый сезонный ритм с зимующей личинкой и размножением всех молодых имаго в текущем сезоне (Рис. 3 А). Зимовка части иматурных жуков приводит к формированию двух частично пересекающихся во времени субпопуляционных группировок с принципиально различными сезонными ритмами. Часть особей, отродившихся из зимовавших личинок, размножается в текущем сезоне, а часть, зимующая неполовозрелыми, приступает к размножению только в следующем году (Рис. 3 Б). Именно поэтому факультативно-двухгодичный жизненный цикл характеризуется как поливариантный. В случае, когда все жуки, отродившиеся в текущем сезоне, уходят на зимовку неполовозрелыми, факультативная двухгодичность сменяется облигатной. Несмотря на то, что особи каждой из субпопуляционных группировок развиваются в течение двух лет, для них характерен один и тот же сезонный ритм с последовательными зимовками личинки и неполовозрелого имаго, что обуславливает моновариантный характер облигатно-двухгодичного жизненного цикла (Рис. 3 В).

Т.о., ритмологическая поливариантность предполагает сосуществование в популяции особей с различными сезонными ритмами, один из которых представляет базовый вариант развития, а второй формируется в результате диапаузирования на нехарактерной фенофазе или развития второго поколения в сезоне. Это означает, что наличие субпопуляционных группировок далеко не всегда свидетельствует о поливариантном характере жизненного цикла. В случаях, когда базовый сезонный ритм полностью замещается его производным, поливариантность развития сменяется моновариантностью. И при возникновении бивольтинности, и при двухгодичном развитии особи прашурных генераций являются своеобразным связующим звеном, как между различными поколениями, так и между субпопуляционными группировками, поддерживая, тем самым, биологическую целостность вида (Маталин, 1998 а, 2006).

Исходя из уточнённых представлений о поливариантности, следует различать *вариабельность* и *вариативность* жизненного цикла, первая из которых характеризует изменение параметров жизненного цикла в пределах определённого сезонного ритма, тогда как вторая отражает смену самого сезонного ритма.

Описанные закономерности наблюдаются как при смене природно-климатических зон или высотных поясов, так и в различных местообитаниях или в разные годы в пределах одной и той же природной зоны. Однако, благодаря масштабным

изменениям почвенно-растительных и климатических параметров, наиболее чёткие тренды фиксируются в широтном градиенте условий.

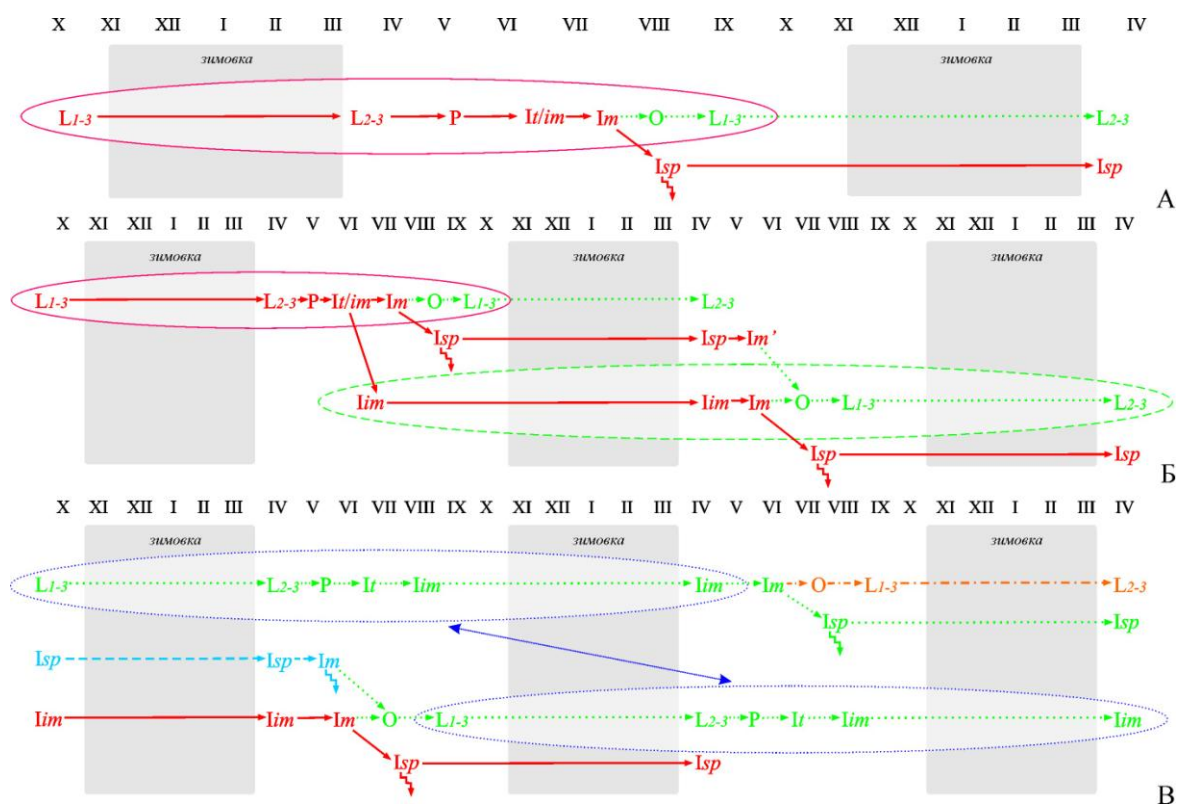


Рис. 3. Схема реализации жизненного цикла *Broscus cephalotes* (L.)

А — одногодичный, Б — факультативно-двухгодичный, В — облигатно-двухгодичный (красный цвет и сплошные линии — материнское поколение, зелёный цвет и точечные линии — дочернее поколение, оранжевый цвет и штрих-пунктирные линии — внучатое поколение, голубой цвет и пунктирные линии — пращурные поколения, красный овал — сезонный ритм с зимовкой личинок, зелёный овал — сезонный ритм с зимовкой личинок и части неполовозрелых имаго, синий овал — сезонный ритм с зимовкой личинок и всех неполовозрелых имаго).

Максимальная доля видов с факультативно-двухгодичными жизненными циклами (25,8% от общего количества) зарегистрирована в лесостепной зоне. Южнее, в зоне степей, их доля уменьшается более чем вдвое (11,3%), также как и севернее, — в подзоне хвойно-широколиственных лесов (12,1%), в средней тайге не превышает 4,5%, а севернее уже не встречается (Рис. 4 А). Напротив, в лесостепи отмечено всего 2, а в неморальной подзоне лесного пояса — 5 видов жуужелиц, в популяциях которых реализуются облигатно-двухгодичные жизненные циклы. При этом, их доля в зональных спектрах составляет всего 6,5% и 7,5%, соответственно. Вместе с тем, уже в средней тайге число видов, в локальных популяциях которых развитие всех особей занимает два года, увеличивается до 60%. Севернее этот показатель меняется слабо, варьируя в пределах 52–66%. В южных областях поливариантность довольно часто проявляется в формировании двух поколений в сезоне. Так, в полупустыне поливариантные жизненные циклы представлены исключительно бивольтинными, а в степи соотношение видов с бивольтинным и факультативно-двухгодичным развитием составляет 3 : 7 (Рис. 4 Б).

Высокая доля видов с поливариантными жизненными циклами в средних широтах может быть связана как с продолжительным вегетационным сезоном, так и со значительным ценогическим разнообразием. В южных районах (полупустыни и степи)

резкий контраст между значительно более прохладными и влажными весной и осенью, и жарким сухим летом приводит к формированию двух изолированных во времени периодов активности *Carabidae*. Наиболее чётко это выражено в зональных станциях (Потапова, 1972; Маталин и др., 2007) и плакорных агроценозах (Карпова, 1990; Шарова и др., 2009). Краткосрочность благоприятных для жизни весеннего и осеннего периодов резко ограничивает периоды репродукции, препятствуя пролонгации яйцекладки у одних видов или развитию более одной генерации у других. В интразональных местообитаниях (главным образом, в поймах рек) сезонный контраст температуры и влажности в значительной степени сглажен, а период активности более продолжителен и нередко охватывает жаркие летние месяцы (Карпова, 1990; Макаров, Маталин, 2009). Благодаря этому, у одних видов наблюдается развитие (частичное или полное) второй генерации в сезоне, а у других растянутая яйцекладка или выход молодых имаго становятся причиной зимовки части особей на нехарактерной стадии онтогенеза. Как в том, так и в другом случае жизненный цикл реализуется как поливариантный.

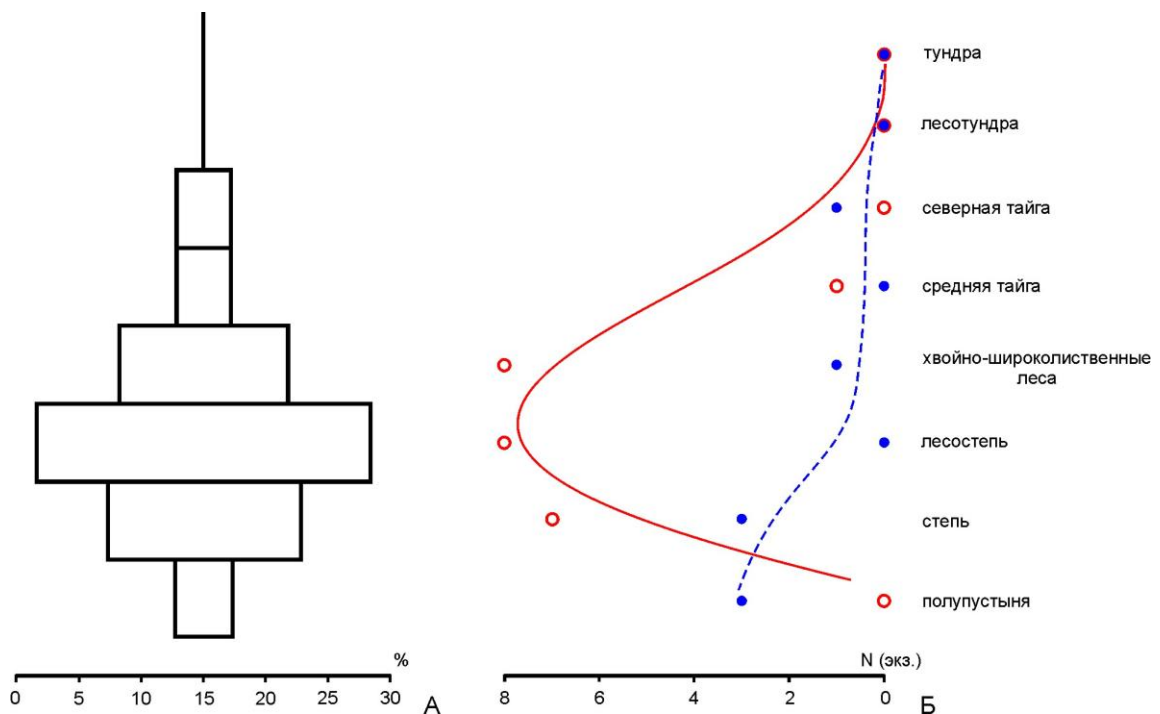


Рис. 4. Изменение доли видов жуужелиц с поливариантными жизненными циклами (А) и их количества (Б) при смене природно-климатических зон в Европейской части России (синим цветом выделены виды с бивольтинным жизненным циклом, красным цветом — виды с факультативно-двухгодовым жизненным циклом).

Сокращение продолжительности вегетационного периода в высоких широтах (северной тайге, лесотундре и тундре) и связанный с этим дефицит эффективного тепла приводят к сокращению общего разнообразия жизненных циклов *Carabidae*. Наиболее резкое обеднение спектра (более чем вдвое) наблюдаются в пределах лесной зоны — при переходе от неморальных сообществ к таёжным.

Поливариантность жизненного цикла имеет огромное адаптивное значение. Зимующие на различных стадиях индивидуального развития группы особей генеалогически неоднородны, что имеет решающее значение для выживания локальных популяций, нередко существующих без притока иммигрантов (Hutchinson, 1954; Murdoch, 1966; den Boer, 1968; Конииков, 1978; Weber, Klenner, 1987; Маталин, 1997 б, 1998 а; Loreau, Behera, 1999; Simon-Reising et al., 2008).

5.2. Синхронизация жизненного цикла у Carabidae

Изменения условий существования, наблюдающиеся как при смене природно-климатических зон, так и мезо- или микростациональных условий, неизбежно приводит к возникновению асинхронности развития отдельных особей. Без механизмов, нивелирующих её накопление с каждым последующим поколением, значительная часть популяции подвергалась бы неизбежной элиминации (Данилевский, 1961, 1972).

5.2.1. Синхронизация развития преимагинальных фаз

Один из вариантов синхронизации развития преимагинальных стадий у Carabidae был подробно описан на примере *Harpalus affinis* (Schrank) (Маталин, 1998 а).

В степной зоне зимовавшие иматурные и постгенеративные особи этого вида размножаются с мая до начала августа. Из яиц, отложенных в конце мая – середине июня, личинки первого возраста отрождаются, в среднем, через 14,5 дней. Спустя ещё 14 дней наблюдается линька на второй возраст, развитие которого занимает около 22 дней. Личинки третьего возраста развиваются с середины июля до середины августа, в среднем, за 25,5 дней. Первые куколки регистрируются в начале, а последние — в конце августа, при средней продолжительности развития 15,3 дня. Отрождение имаго нового поколения наблюдается с середины августа до конца сентября (Рис. 5 А). Развитие от яйца до имаго занимает, в среднем, 91 день, а от личинки первого возраста до имаго — 85 дней.

Вместе с тем, согласно литературным данным, у *H. affinis* зимуют не только имаго, но и личинки старших возрастов (Briggs, 1965; Иняева, 1965; Будилов, 1990 а; Душенков, Черняховская, 1989; den Boer, van Dijk, 1996, 1998). В юго-западной Молдавии в почвенных пробах, взятых в начале – середине мая 1990 г., соотношение зимовавших личинок второго и третьего возрастов, а также куколок составляло 2 : 20 : 1.

Содержание зимовавших личинок и куколок *H. affinis* выявило значительную задержку их развития по сравнению с не зимовавшими (Рис. 5 Б). Личинки второго возраста после выхода с зимовки в среднем развивались 49,5 дней. Средняя продолжительность развития соответствующих им личинок третьего возраста (29,5 дней) и куколок (20,5 дней) достоверно не отличалась от темпов развития не зимовавших особей. Период покоя зимовавших личинок третьего возраста был пролонгирован значительно сильнее и составлял, в среднем, 69 дней. Собранные в начале мая, они окукливались только в середине – конце июля. Средняя продолжительность развития соответствующих им куколок составляла около 29 дней и также достоверно не отличалась от темпов развития не зимовавших особей. Максимальная задержка развития наблюдалась у зимовавших куколок — 100 и 104 дня после окончания зимовки.

Полученные данные позволяют предполагать, что пролонгация и последующая инициация развития зимовавших личинок и куколок *H. affinis* находится под влиянием фотопериода. Так, задержка развития зимовавших личинок третьего возраста и куколок может быть объяснена влиянием длинного дня, который, вместе с тем, никак не сказывается на продолжительности развития личинок второго возраста. Их линька — как зимовавших (Рис. 5 Б), так и не зимовавших (Рис. 5 А) — наблюдается в конце июня – начале июля, т.е. практически сразу за днём летнего солнцестояния, а дальнейшее развитие личинок третьего возраста происходит на фоне убывающего (т.е. короткого) дня без задержек. Линька в куколок как у зимовавших, так и у не зимовавших личинок наблюдается с конца июля до середины августа. Также синхронно (с середины августа до начала сентября) отрождаются имаго нового поколения (Рис. 5).

Растянутость репродуктивного периода приводит к тому, что часть особей в популяциях *H. affinis* зимует на нехарактерной стадии онтогенеза, что может стать причиной десинхронизации жизненного цикла. Однако пролонгация развития зимовавших преимагинальных фаз, регулирующаяся, по-видимому, фотопериодом, приводит к от-

рождению “молодых” имаго, относящихся к разным генерациям, в единые сроки, что обеспечивает синхронизацию жизненного цикла в целом.

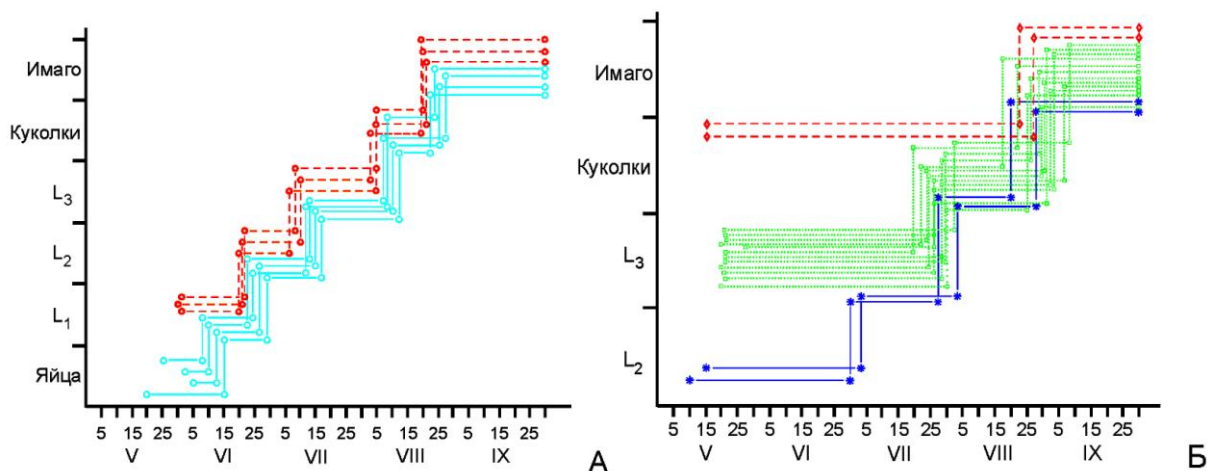


Рис. 5. Сроки развития не зимовавших (А) и зимовавших (Б) преимагинальных фаз *H. affinis* при лабораторном содержании (ю-з Молдавия, 1990 г.).

5.2.2. Синхронизация развития имагинальных фаз

Наряду с синхронизацией развития преимагинальных фаз, немаловажным фактором, стабилизирующим жизненные циклы многих *Sarabidae*, является синхронизация созревания (активации и реактивации) гонад как у впервые размножающихся особей, так и у жуков, приступающих к повторному размножению.

5.2.2.1. Синхронизация развития имматурных имаго

У обсуждавшегося ранее *H. affinis*, отрождение молодых имаго максимально синхронизовано и происходит в единые сроки. Однако, нередко случаи, когда выход новой генерации значительно растянут во времени, и, к тому же, имеет несколько отчётливых всплесков численности. Подобная картина наблюдалась в популяциях *Chlaenius vestitus* Payk. в юго-западной Молдавии.

В условиях степной зоны динамика почвенной активности *Ch. vestitus* характеризуется единственным пиком активности, приходящимся на начало июля. Зимовавшие имматурные и постгенеративные особи приступают к размножению одновременно — с конца мая по конец июля. Личинки всех возрастов регистрируются почвенными ловушками с конца июня до середины июля; при этом максимум численности личинок первого возраста наблюдается в конце июня – начале июля, а второго и третьего возрастов — в начале июля.

Вместе с тем, почвенными пробами, взятыми в третьей декаде мая, были собраны личинки второго и третьего возрастов. Отсутствие в почвенных пробах личинок первого возраста на фоне едва начавшегося репродуктивного периода однозначно свидетельствует о их зимовке. Следует отметить, что продолжительность развития как зимовавших, так и не зимовавших личинок достоверно не различалась. Так, развитие зимовавших личинок второго возраста длилось не менее 7, а не зимовавших — не более 13 дней. Зимовавшие личинки третьего возраста развивались от 8–11 до 16–17, тогда как не зимовавшие — 11–13 дней. Продолжительность развития куколок в каждом из случаев составила 7–9 и 9–10 дней. Развитие от личинки третьего возраста до имаго у зимовавших особей колебалось от 14 до 19, а у не зимовавших — от 19 до 22 дней.

Отрождение имаго новой генерации из зимовавших личинок наблюдалось с конца июня по середину июля, тогда как из не зимовавших личинок жуки отрождались с середины – конца июля до конца августа. Совершенно очевидно, что обе группы имматурных жуков уходят на зимовку, не размножаясь в текущем сезоне. Появление в нача-

ле вегетационного сезона единой когорты иматурных жуков и унимодальный характер кривой напочвенной активности соответствующих им генеративных особей свидетельствует о синхронизации созревания гонад во время зимней диапаузы.

5.2.2.2. Синхронизация развития постгенеративных имаго

Для видов, в жизненном цикле которых присутствует облигатная зимовка личинок и эстивационная парапауза имаго, характерна синхронизация реактивации гонад и, как следствие, периода размножения особей материнской и пращурных генераций.

Так, в условиях полупустынной зоны сезонная динамика активности одного из наиболее массовых видов жужелиц — *Calathus ambiguus* (Payk.) — характеризуется двумя всплесками активности. Первый регистрируется с конца мая до середины июня и обусловлен активностью как отрождающихся из зимовавших личинок молодых имаго, так и зимовавших жуков пращурных генераций. В конце июня – начале июля наблюдается резкий спад напочвенной активности, за которым следует период летнего покоя. В зависимости от условий, складывающихся в каждом конкретном местообитании, он может занимать от 2–3 декад до 2–2,5 месяцев. С начала августа регистрируется второй подъём численности. Его начальный период обусловлен активностью вышедших из летней диапаузы как девственных молодых жуков, так и особей, живущих более одного года. Их одновременное размножение начинается с середины августа и продолжается до конца сентября – начала октября.

В данном случае синхронизация жизненного цикла происходит благодаря задержке реактивации гонад у повторно размножающихся особей из состава пращурных генераций. Также как и созревание половых желёз у жуков, отродившихся в начале вегетационного сезона, реактивация гонад происходит у них только при смене длинного дня на короткий. Этот механизм позволяет начать размножение в наиболее комфортные по погодным условиям сроки. Откладка яиц непосредственно после зимовки привела бы к преждевременному отрождению личинок. Как следствие, их развитие пришлось бы на самый жаркий и наиболее неблагоприятный период вегетационного сезона, что неизбежно вызвало бы массовую гибель.

Полученные данные свидетельствуют о том, что для жизненных циклов подавляющего большинства видов Carabidae, существующих в условиях сезонного климата, характерна вариабельность, проявляющаяся, прежде всего, в изменении репродуктивного периода при сохранении у всех особей в популяции единого сезонного ритма. Однако именно варьирование сроков репродукции нередко является причиной различий в продолжительности индивидуального развития особей одной и той же генерации, что приводит к формированию у части из них иного сезонного ритма и, как следствие, к изменению варианта жизненного цикла.

В качестве факторов, десинхронизирующих жизненные циклы, могут выступать:

1. растянутость сроков репродукции или их сокращение в соответствии с изменениями общей продолжительности вегетационного периода;
2. асинхронное отрождение особей новой генерации;
3. несовпадение скорости роста преимагинальных фаз или созревания имаго;
4. зимовка на нехарактерной для вида фазе онтогенеза.

Напротив, синхронизация жизненных циклов обеспечивается:

1. пролонгацией развития как преимагинальных, так и имагинальных фаз;
2. компактным периодом отрождения “молодых” имаго;
3. выравниванием темпов созревания гонад во время диапаузы;
4. синхронным началом репродуктивного периода у особей разных генераций.

Описанные процессы приводят к общей стабилизации жизненных циклов, в результате чего, динамика демографической структуры локальных популяций приобретает более или менее закономерный характер.

ГЛАВА 6. ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ДВУХГОДИЧНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ CARABIDAE

По мнению большинства исследователей, многолетнее развитие в различных группах наземных Arthropoda независимо возникало в результате перехода от непрерывного бездиапаузного развития, характерного для равномерно-тёплого климата, к развитию с периодом покоя, наблюдающемуся в сезонном климате (Алфеев, 1951; Masaki, 1978; Paarmann, 1979; Тыщенко, 1983; Tauber et al., 1986 и др.).

6.1. Многолетнее развитие у Coleoptera

Среди Coleoptera многолетнее развитие — не редкость. Известно, что личинки некоторых Lucanidae, Scarabaeidae, Cerambycidae, Buprestidae, Chrysomelidae, Elateridae, Lycidae могут развиваться от трёх до шести лет. Максимальная продолжительность развития подавляющего большинства Carabidae, по-видимому, не превышает двух лет. Считалось, что двухгодичные жизненные циклы реализуются у журилиц только в наиболее экстремальных условиях среды — высоких широтах (Kaufmann, 1971; Refseth, 1988; Houston, 1981 и др.), высокогорьях (De Zordo, 1979; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986; Butterfield, 1986, 1996; Sota, 1996; Хобракова, Шарова, 2005 и др.) и аридных ландшафтах (Brandmayr, 1977). Однако данные ряда исследований свидетельствуют о том, что двухгодичное развитие нередко наблюдается у различных по фенологии видов от степей до тундр (Luff, 1966; Jørum, 1980; Wallin, 1989; Шарова, Денисова, 1997; Маталин, 1998 б, 2006; Маталин, Будилов, 2003; Шарова, Филиппов, 2003; Филиппов, 2006). Даже в различных биотопах одной природно-климатической зоны соотношение одногодичного и двухгодичного развития у одного и того же вида может варьировать (Макаров, Черняховская, 1989; Черняховская, 1990; Хотулева, 1997; Шарова, Денисова, 1997; Трушицына, 2010). Это позволяет считать, что в условиях умеренной зоны двухгодичное развитие у Carabidae встречается значительно чаще, чем полагали ранее.

6.2. Обзор эволюционных сценариев возникновения многолетнего развития у Carabidae

В настоящее время выдвинуто две гипотезы возникновения многолетнего развития у Carabidae в условиях сезонного климата.

Согласно одной из них (Paarmann, 1979) двухгодичное развитие у журилиц могло сформироваться на базе двух репродуктивных ритмов. В подавляющем большинстве случаев в его основе лежит репродуктивный ритм видов с “осенним” размножением, развитие гонад которых не зависит от фотопериода, а для личинок характерна зимняя парапауза (Тип 3, по Thiele, 1977; Тип 7, по Paarmann, 1979). Однако облигатно двухгодичный жизненный цикл *Abax ovalis* (Duft.) сформировался на базе иного репродуктивного ритма (Тип 6, по Paarmann, 1979). В этом случае развитие гонад у самцов не зависит от фотопериода, а у самок инициируется сменой короткого дня на длинный, личинки развиваются с облигатной зимней диапаузой (Lampe, 1975).

Альтернативная гипотеза (Sota, Ishikawa, 2004) допускает, что в условиях умеренной зоны двухгодичное развитие у Carabidae могло сформироваться на базе репродуктивного ритма “весенних” видов (Тип 1, по Thiele, 1977). В районах с прохладным климатом и коротким тёплым сезоном эти виды перешли на развитие с летним размножением и зимующей личинкой. В дальнейшем часть из них заселила высокие широты, перейдя к двухгодичному развитию, а часть — южные области, где у имаго сформировалась летняя эстивационная парапауза (Тип 4, по Thiele, 1977).

Результаты проведённых полевых и лабораторных исследований (Маталин, 1997 в, 1998 а-б, 2006, Маталин, Будилов, 2003), а также анализ литературных данных

позволили предложить собственную схему возможных путей возникновения двухгодичного развития у Carabidae Западной Палеарктики (Matalin, 2007, 2008).

6.3. Варианты двухгодичных жизненных циклов у Carabidae и возможные пути их эволюции в условиях Западной Палеарктики

Согласно полученным данным, двухгодичные жизненные циклы у жукелиц Западной Палеарктики формируются на базе следующих репродуктивных ритмов:

- Развитие гонад у особей обоих полов не зависит от фотопериода и контролируется температурой во время зимней диапаузы:
 - 1) развитие преимагинальных фаз с факультативной зимней диапаузой (Тип 5 по Thiele, 1977 a; Paarmann, 1979 b).

Реализуется как факультативно-, так и как облигатно-двухгодичный, и наблюдается у *Pterostichus brevicornis* (Kaufman, 1971), *Abax parallelepipedus* (Pill. et Mill.) (Loreau, 1983, 1985; Chaabane et al., 1993, 1996) и *Poecilus lepidus* (Leske) (Paarmann, 1990; Будилов, 2002).
 - 2) развитие преимагинальных фаз с облигатной зимней парапаузой (Тип 3 по Thiele, 1977 a; Paarmann, 1979 b).

Реализуется как факультативно-, так и как облигатно-двухгодичный, и отмечается у *Carabus glabratus* Payk. (Refseth, 1984; Houston, 1981; Филиппов, 2006), *C. violaceus* L. (Refseth, 1984), *C. ermaki* Lutsh. (Филиппов, 2007), *C. bertolinii* Kraatz (Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986), *C. caelatus schreiberi* Kraatz (Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986), *Cychrus caraboides* (L.) (Greenslade, 1965; De Zordo, 1979; Refseth, 1988; Филиппов, 2007), *Broscus cephalotes* L. (Маталин, Будилов, 2003), *P. melanarius* Ill. (Jørum, 1980; Крючкова, Панов, 1988, Шарова, Филиппов, 2003; Маталин, 2006), *P. niger* Schall. (Jørum, 1980; Wallin, 1987, 1989; Refseth, 1988; Шарова, Филиппов, 2003), *P. madidus* (F.) (Briggs, 1965; Greenslade, 1965; Luff, 1973; Jones, 1979; Loreau, 1986; Butterfield, 1996), *Calathus melanocephalus* L. (Greenslade, 1965; Vlijm, van Dijk, 1967; van Dijk, 1973, 1994; De Zordo, 1979; Refseth, 1988; Филиппов, 2006, 2007), *Harpalus rufipes* DeGeer (Иняева, 1963; Briggs, 1965; Greenslade, 1965; Jones, 1979; Luff, 1980; Wallin, 1987, 1989; Маталин, 1997 в).
- Развитие гонад у особей одного из полов (самцов) не зависит от фотопериода и контролируется температурой во время зимней диапаузы:
 - 3) развитие гонад самок контролируется фотопериодом и инициируется сменой короткого дня на длинный (SD→LD); развитие преимагинальных фаз с облигатной зимней парапаузой (Тип 6 по Paarmann, 1979 b).

Реализуется как облигатно-двухгодичный и описан только для *Abax ovalis* Duft. (Lampe, 1975).
- Развитие гонад у особей обоих полов контролируется фотопериодом и инициируется:
 - 4) сменой длинного дня на короткий (LD→SD) после периода летнего покоя (эстивации); развитие преимагинальных фаз с облигатной зимней парапаузой (Тип 4 по Thiele, 1977 a; Paarmann, 1979 b).

Реализуется как факультативно-, так и как облигатно-двухгодичный и характерен для *Carabus problematicus* Herbst (Houston, 1981), *C. hortensis* L. (Refseth, 1988), *Calathus erratus* (Sahlb.) (Greenslade, 1965; Refseth, 1988), *C. fuscipes* (Goeze) (Butterfield, 1996).

- 5) сменой короткого дня на длинный (SD→LD); развитие преимагинальных фаз с факультативной зимней диапаузой (Тип 1 по Thiele, 1977 a; Paarmann, 1979 b).

Реализуется как факультативно-двухгодичный и отмечен у *Harpalus affinis* Schrank (Иняева, 1963; Briggs, 1965; Greenslade, 1965; Jones, 1979; Душенков, 1984; Будилов, 1990; Маталин, 1998 a), *H. distinguendus* Duft. (Касандрова, Шарова, 1971; Лапшин, 1971; Потапова, 1972; Павлова, 1976; Шиленков, 1978; Антоненко, 1980; Пучков, Пластун, 1989; Будилов, 1990; Будилов, Будилов, 2007), *Chlaenius vestitus* Payk. (Larsson, 1939), *Otophron limbatum* (F.) (Larsson, 1939; Колесников, 2008), а также, возможно у *Harpalus tardus* (Panz.) (Lindroth, 1945, 1992; Будилов, 1990), *H. anxius* (Duft.) (Schjøtz-Christensen, 1965), *H. latus* (L.) (den Boer, 1977; den Boer, van Dijk, 1996, 1998), *H. neglectus* Serv. (Schjøtz-Christensen, 1965), *H. quadripunctatus* Dej. (Larsson, 1939; Lindroth, 1945, 1992; Шиленков, 1978; Refseth, 1988; den Boer, 1977; den Boer, van Dijk, 1996, 1998), *H. rufipalpis* Sturm (den Boer, 1977; den Boer, van Dijk, 1996, 1998), *H. solitarius* Dej. (den Boer, 1977; den Boer, van Dijk, 1996, 1998).

Возможно, жизненный цикл *A. ovalis* также сформировался на базе репродуктивного ритма, сходного с ритмом видов с “весенним” (Тип 1, по Thiele, 1977), а не с “осенним” размножением (Тип 3, по Thiele, 1977), как считалось ранее (Paarmann, 1979). В пользу подобной трактовки свидетельствует тот факт, что развитие гонад у самок *A. ovalis* и *H. affinis* происходит в идентичных фотопериодических условиях — на фоне возрастающей длины дня (Рис. 6).

Вопрос о реализации облигатно-двухгодичного жизненного цикла на базе репродуктивного ритма видов с “весенним” размножением (Тип 1, по Thiele, 1977) остаётся открытым, поскольку в настоящее время нет данных, подтверждающих такой вариант развития. Продвижение на север многих видов жужелиц с “весенним” размножением (в данном случае, все *Harpalus* Latr., некоторые *Amara* Bonn. и *Pterostichus* Bonn.) может быть лимитировано не только отсутствием пригодных для жизни биотопов из-за резкого изменения почвенно-растительных условий, термо- и гидрорежима, или низкой трофности среды, но и особенностями развития зимовавших преимагинальных стадий. Вполне вероятно, что инициация их развития после зимовки находится под влиянием фотопериода, когда успешное завершение метаморфоза возможно только при смене длинного дня на короткий, или в условиях короткого дня. Во всяком случае, есть данные, свидетельствующие о том, что продолжительность развития личинок третьего возраста у некоторых видов с “весенним” размножением в условиях длинного дня значительно увеличивается (van Schaick Zillesen, 1985; van Schaick Zillesen et al., 1986), что вполне согласуется с нашими данными (Маталин, 1998 a). В условиях характерной для высоких широт постоянной освещённости, в значительной степени нивелирующей сигнальное значение фотопериода (Danks, 2007), пролонгация развития зимовавших преимагинальных фаз у видов с исходно “весенним” размножением, по-видимому, превышает допустимые временные рамки. Можно полагать, что после изменения длины дня температурный фон уже не позволяет им завершить метаморфоз. Во всяком случае, у арктических насекомых (гипер-, эв- и гемиарктов в понимании Чернова, 1978) именно температура, а не фотопериод, является главным фактором, регулирующим жизненный цикл (Kaufmann, 1971; Danks, 1993, 2007). Это подтверждается тем, что у подавляющего большинства видов жужелиц с двухгодичным жизненным циклом, проникающих в подзону южных тундр, развитие гонад контролируется температурой и не зависит от фотопериода (Рис. 6).

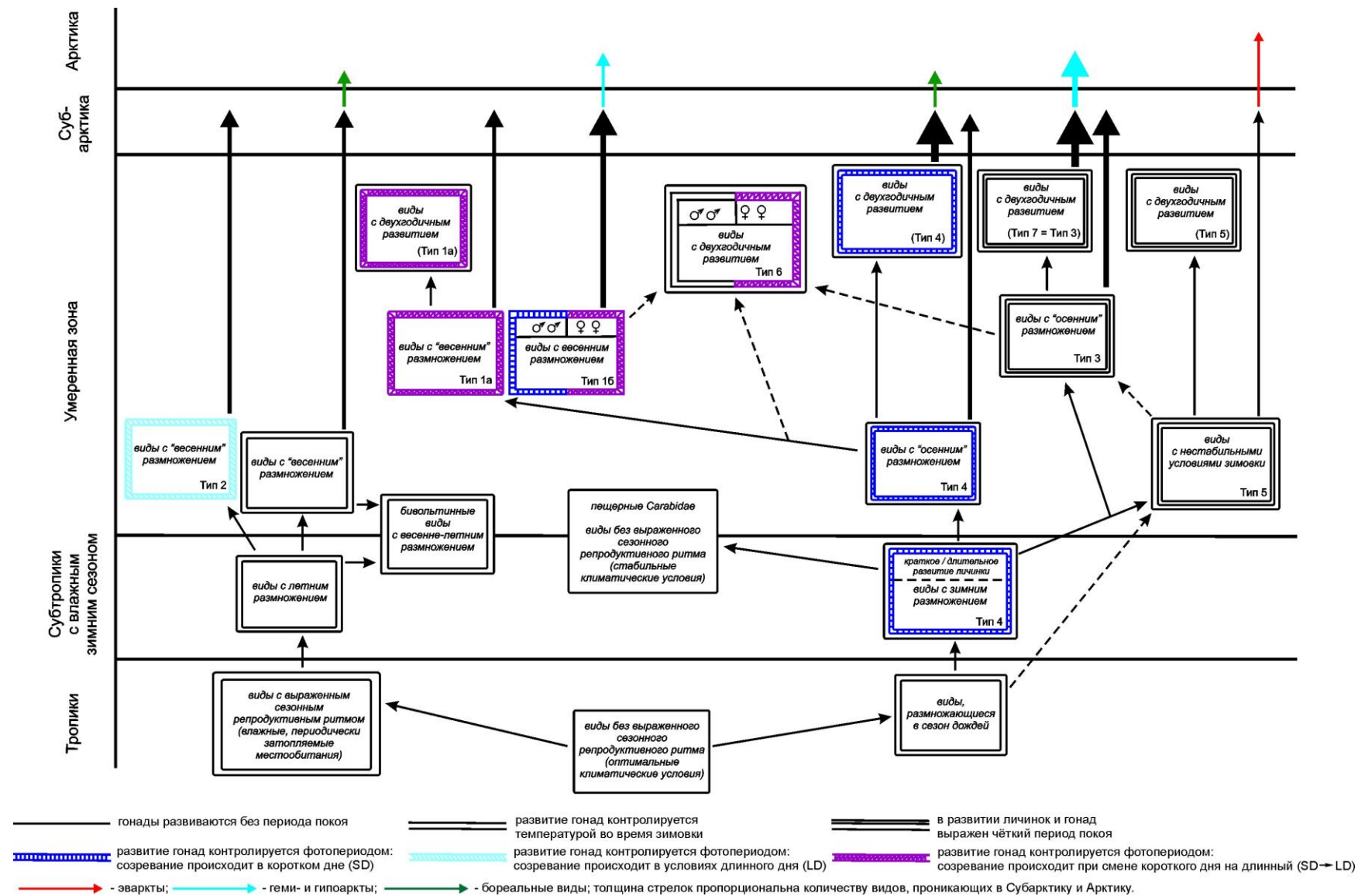


Рис. 6. Возможные пути формирования двухгодичного развития у Carabidae в условиях Западной Палеарктики (по Raabman, 1979 с изменениями и дополнениями).

Все виды жуужелиц с исходно “весенним” размножением, встречающиеся в северной тайге, лесотундре и тундре, успевают завершить преимагинальное развитие даже в течение короткого вегетационного сезона, сохраняя одногодичный жизненный цикл (Andersen, 1984; Kålås, 1985; Шарова, Филиппов, 2003; Филиппов, 2007). Двухгодичное развитие в высоких широтах наблюдается исключительно у видов с исходно “осенним” размножением (Houston, 1981; Refseth, 1988; Филиппов, 2007 и др.).

Из-за краткости безморозного периода, характерного для высоких широт и высокогорий, сроки размножения у всех видов жуужелиц значительно сокращаются, что приводит к определённой *репродуктивной унификации*. В результате возникает противоречие: фенологически вид может проявиться как “весенний”, тогда как его жизненный цикл, реализующийся как облигатно-двухгодичный, формируется на базе одного из двух репродуктивных ритмов “осенних” видов. По-видимому, именно это не было принято во внимание при обсуждении формирования двухгодичного развития у представителей подтрибы Carabina (Sota, Ishikawa, 2004).

По нашим данным, в условиях Западной Палеарктики двухгодичное развитие у Carabidae многократно и независимо возникало в различных филетических линиях у видов, относящихся к разным фенологическим группам. Важным шагом в каждом из случаев является зимовка части особей на нехарактерной фенофазе. Для видов с исходно “весенним” размножением это личинки старших возрастов и куколки, для видов с исходно “осенним” размножением — неполовозрелое имаго. Вопреки мнению о том, что зимовка на недиапаузирующей стадии в условиях сезонного климата, как правило, малоуспешна и ведёт к гибели (Саулич, Мусолин, 2007), наши данные согласуются с позицией исследователей, считающих, что в эволюции жизненных циклов насекомых диапауза неоднократно формировалась *‘de novo’*, смещаясь на нехарактерные для вида фазы онтогенеза (Masaki, 1978; Tauber et al., 1986 и др.).

Зимовка на нехарактерной фенофазе увеличивает продолжительность развития, благодаря чему часть особей в популяции развивается в течение двух лет, а жизненный цикл из одногодичного трансформируется в факультативно-, а затем и в облигатно-двухгодичный. Однако если в высоких широтах облигатно-двухгодичное развитие реализуется исключительно на базе репродуктивных ритмов “осенних” видов, то в высокогорьях сохраняется теоретическая возможность возникновения облигатно-двухгодичного развития у видов с исходно весенним размножением. В отличие от высоких широт, в высокогорьях не происходит резкого изменения фотопериодических условий, а, значит, исчезает одно из ключевых ограничений, возможно влияющих на развитие зимующих преимагинальных фаз. Вместе с тем, как и в случае с субарктическими и арктическими местообитаниями, для высокогорий в настоящее время нет достоверных данных, подтверждающих наличие облигатно-двухгодичного развития у жуужелиц с исходно “весенним” размножением (De Zordo, 1979; Brandmayr, Zetto Brandmayr, 1986; Butterfield, 1986, 1996; Хобракова, Шарова, 2005).

Двухгодичное развитие адаптивно выгодно и вполне оправдано, поскольку особи с пролонгированным развитием обеспечивают возрастную гетерогенность популяций и представляют своеобразный стратегический резерв на случай возникновения разнообразных форс-мажорных обстоятельств (Murdoch, 1966; den Boer, 1968; Weber, Klenner, 1987; Маталин, 1997 б, 1998 а; Simon-Reising et al., 2008). Возможно, именно это позволяет некоторым видам жуужелиц занимать обширные ареалы, достигая высокого обилия, как в естественных, так и в антропогенно нарушенных биотопах и агроценозах. Согласно нашим оценкам, доля таких видов среди доминантов различных сообществ умеренной зоны Западной Палеарктики довольно высока и может составлять не менее 1/4, а двухгодичность жизненных циклов у Carabidae в том или ином проявлении является, скорее, не исключением, а вполне обычным явлением.

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ, КАК МЕТОД ОПИСАНИЯ СТРУКТУРЫ ТАКСОЦЕНОВ CARABIDAE: КОНЦЕПЦИЯ 'СТАБИЛЬНОГО И ЛАБИЛЬНОГО КОМПОНЕНТОВ'

С середины 50-х годов XX века почвенные ловушки стали *'de facto'* базовой методикой при проведении синэкологических исследований Carabidae. Несмотря на возможность активных перемещений особей (Касандрова, 1970; den Boer, 1977; van Huizen, 1979; Mossakowski, Stier, 1983; Wallin, 1986; Маталин, 1992 в; Feng et al., 2007), считается, что результаты стандартизованных учётов почвенными ловушками выявляют реальное распределение плотности популяций отдельных видов. Миграции могут индуцироваться различными внешними воздействиями, но их основой является необходимость пространственного разобщения мест питания, размножения и зимовок отдельных видов. Однако, при интерпретации результатов, полученных на основе почвенных ловушек, миграционная активность зачастую игнорируется.

В последние десятилетия была установлена неравноценность демографической структуры популяций отдельных видов жужелиц в различных биотопах (Макаров, Черняховская, 1989; Черняховская, 1990; Шарова, Денисова, 1996, 1997; Хотулева, 1997 и др.), что первоначально трактовалось как особенности реализации жизненных циклов в конкретных условиях. Однако дальнейшие исследования показали значительную ущербность демографического состава группировок жужелиц в агроценозах. Так, в агроценозах Прикубанья из 11 доминантных видов жужелиц для 5 была отмечена высокая уловистость при неполном демографическом спектре (Боховко, 2006). Таким образом, в определённых условиях воспроизведение популяции невозможно, что заставляет с осторожностью относиться к существующим представлениям о формировании таксоценов жужелиц и их структуре.

Исследования, проведённые в 2006–2007 гг. в полупустынной зоне позволили предложить новый подход к анализу структуры сообществ Carabidae (Маталин и др., 2007; Макаров, Маталин, 2009; Matalin, Makarov, 2011 a). В качестве критерия успешного существования и размножения вида в конкретном биотопе рассматривается не численность, а хронологическая смена репродуктивных состояний особей, позволяющая реконструировать жизненный цикл в масштабах локальных популяций, даже по относительно небольшим выборкам.

На основании различий в численности и демографической структуре локальных группировок (с учётом данных Боховко, 2006) в населении жужелиц каждого конкретного биотопа выделяется три группы видов.

- А) *Резиденты* (= осёдлые, коренные обитатели) — полностью реализуют жизненный цикл в данном биотопе, на что указывает полноценность демографической структуры локальных популяций. Их осёдлость означает не отсутствие, а факультативный характер миграционной активности. Уловистость этих видов широко варьирует и может различаться более чем на два порядка.
- Б) *Мигранты* — обладают относительно высокой уловистостью при ущербной демографической структуре группировки в конкретном местообитании. Их размножение и развитие проходят в других биотопах, а миграции могут быть как факультативной, так и облигатной частью их жизненного цикла.
- В) *Случайные* (= спорадические) — характеризуются крайне низкой уловистостью и, вероятно, не связаны с данным биотопом ни при размножении, ни при регулярных миграциях.

Без сомнений, резидентные виды взаимодействуют как между собой, так и со своими жертвами. Спорадические виды, по-видимому, не играют заметной роли в функциональной структуре сообществ из-за низкой численности. Вопрос о роли мигрантов в формировании того или иного таксоцена остаётся открытым.

Во-первых, даже исключительно высокая динамическая плотность мигрантов в относительно небольших по площади биотопах может не сказываться на состоянии по-

пуляций других видов. Так, в тростниковых зарослях, площадь которых оценивается примерно в 1 км², было собрано более 13 тысяч особей *Harpalus rufipes* (De Geer). Если предположить, что все они активно питались и взаимодействовали с другими жужелицами, демографические параметры у резидентных видов должны были закономерно меняться, чего, однако, зафиксировано не было.

Во-вторых, высокая численность и видовое разнообразие мигрантов нередко отмечаются в непригодных для их жизни биотопах. Так, на солончаке коренного берега оз. Эльтон было зарегистрировано 66 видов жужелиц. Однако из-за высокой концентрации соли, бедности растительности и стохастических подтоплений 75% из них не могут не только питаться и размножаться, но и долго находиться в таких условиях. При этом уловистость некоторых мигрантов (например, ботробийонта *Pseudotaphoxenus rufitarsis major* Tschitsch.) оказалась здесь практически такой же, как в отдельных зональных биотопах.

В-третьих, даже при малой плотности популяций в жилых биотопах жужелицы демонстрируют все признаки прохождения репродуктивного цикла с выраженными сезонными максимумами активности. Так, на участке злаково-разнотравной степи с миндалём низким было отловлено 56 особей *Carabus bessarabicus concretus* F.-W. В периоды максимумов активности в середине апреля и в середине сентября его декадные уловы не превышали 8–12 экземпляров. Тем не менее, вид полностью реализовал свой жизненный цикл, о чём свидетельствует полноценная демографическая структура популяции и хронологическая последовательность “возрастных” состояний имаго.

Таким образом, участие мигрантов в формировании таксоценоза не очевидно и нуждается в дополнительных подтверждениях. В ряде случаев прямая трактовка ловушечных учётов приводит к серьёзным ошибкам, которые невозможно компенсировать применением статистических методов. Представления о том, что тот или иной вид жужелиц живёт, размножается и доминирует в данном биотопе — только гипотеза, которую необходимо доказывать. Анализ динамики демографической структуры локальных популяций может стать одним из возможных путей решения данной проблемы.

Исходя из полученных данных, при проведении как экологических, так и фаунистических исследований в составе карабидокомплексов методически целесообразно выделять ‘стабильный’ и ‘лабильный’ компоненты (Макаров, Маталин, 2009; Matalin, Makarov, 2011 а). Первый из них включает виды, реализующие жизненный цикл в данном местообитании (резиденты), тогда как ко второму относятся виды, не связанные с конкретным местообитанием в период размножения (мигранты и спорадические).

Соотношение лабильного и стабильного компонентов может сильно варьировать и не всегда складываться в пользу коренных обитателей. Так, в условиях Приэльтона осёдлые виды определяют лишь 6–35% видового и 15–90% численного обилия. При этом в зональных станциях резидентные виды закономерно занимают ведущие позиции, формируя ядро таксоценоза, — на их долю приходится более 65% численного и 15–35% видового разнообразия. В аazonальных местообитаниях преобладает лабильный компонент — до 95% видового состава и 85% численности. Различный вклад лабильного компонента искажает представления как о структуре населения, так и о видовом разнообразии сообществ жужелиц. Без сомнений, принятие или не принятие во внимание такого влияния в значительной степени отражается на интерпретации результатов учётов.

Высокая доля лабильного компонента вносит значительный стохастический элемент в состав и структуру карабидокомплексов, усложняя использование количественных мер оценки разнообразия и фаунистического сходства. Численность мигрантов, оцениваемая уловистостью, может на порядок превышать численность осёдлых видов. Следовательно, оценка фаунистических и экологических характеристик с использованием традиционных подходов не решает проблемы, а нередко усиливает её. Так, на участке тростниковых зарослей численное обилие 36 видов-мигрантов достигало 83%.

Комплекс доминантов (более 5%) выделенный без учёта демографических спектров, включал всего 2 вида — *H. rufipes* и *H. distinguendus* Duft. при супердоминировании первого. Однако анализ поло-возрастного состава локальных популяций показал, что это полидоминантное сообщество, ядро которого формируют 6 резидентных видов.

В значительной степени меняются представления о биотопической приуроченности отдельных видов, а также о видах-индикаторах. Так, все изученные в Приэльтонье местообитания группируются в две контрастные группы: сухие опустыненные степи и влажные, более или менее галофитные сообщества, различия между которыми на уровне населения Carabidae очевидны. Однако при анализе биотопической приуроченности на базе полного видового списка выделяется комплекс эвритопных видов, встречающихся как в зональных опустыненных степях, так и на береговых солончаках. При этом зональные сообщества отличаются значительной бедностью и включают 1–2 вида, которые встречаются, как правило, в 1–3 биотопах (Таблица 3). Анализ биотопического распределения, проведённый только для резидентов, даёт совершенно иные результаты. Только *Calathus ambiguus* (Payk.) характеризуется как эвритопный, поскольку размножается в 9 из 10 изученных станциях. Сообщества жужелиц пойменных и плакорных местообитаний оказываются чётко изолированными друг от друга. Каждое из них включает ядро олиготопных и несколько стенотопных видов (Таблица 4). Важно отметить, что в Приэльтонье почти половина мигрантов (41 из 94 видов) не размножается ни в одной из 10 изученных станций, т.е. лабильность значительной части карабидокомплексов не ограничивается перемещением в смежных биотопах, а носит ландшафтный характер. При этом видовое разнообразие как отдельных биотопов, так и ландшафта в целом на 65–75% определяется видами, не являющимися постоянными обитателями данной территории.

Определённой коррекции могут быть подвергнуты концепции регионального распределения видов, такие, как 'core-satellite' гипотеза (Hanski, 1982). Согласно ей, виды, слагающие то или иное сообщество, по широте распространения и обилию разделяются на 'основные', формирующие его ядро и 'спутники'. Первые обычны в своём регионе и достигают высокой численности, а вторые относительно редки и, как правило, малочисленны. В действительности, 'основные' виды могут входить в состав как лабильного, так и стабильного компонента. Более того, виды, отличающиеся высокой численностью и занимающие большинство местообитаний, нередко характеризуются ущербным демографическим спектром.

Влияние лабильного компонента может существенно отразиться на оценке количественных показателей α - и β -разнообразия сообществ. Так, индекс видового богатства Маргалефа проявил сильную зависимость от полноты списка: в некоторых случаях была выявлена 30-кратная разница в его значениях. Индексы разнообразия Шеннона-Винера и Бергера-Паркера масштабировались чуть лучше: разница их значений для полного и усечённого списков варьировала от 2% до 75%. Такой разброс величин, связанный с межбиотопическими различиями, может привести к ошибкам при сравнении видового разнообразия отдельных сообществ. В зональных сообществах расхождение значений индексов оказались минимальными: до 30% для индекса Шеннона-Винера и до 25% для индекса Бергера-Паркера; тогда как в азональных они достигали 60–75%.

Таким образом, существующие представления о видовом разнообразии и структуре населения сообществ Carabidae, по меньшей мере, несовершенны. Так, в Приэльтонье число осёдлых видов невелико — от 4 до 20 в отдельных станциях и 62 на всей изученной территории. Такая картина характерна для локальных фаун, существующих в условиях ограниченного притока мигрантов и представленных в основном осёдлыми видами. Случаи высокого локального видового разнообразия жужелиц (80–120 видов), связанные с поймами рек или агроландшафтами, с высокой степенью вероятности определяются именно лабильным компонентом.

Таблица 3. Биотопическая приуроченность отдельных видов и композиция карабидокомплексов зональных и азональных местообитаний Приэльтонья с учётом лабильного компонента — доминантных и субдоминантных видов (обобщённые данные за 2006–2007 гг.).

| Виды | Зональные сообщества | | | | | | Азональные сообщества | | | |
|--|-----------------------------------|--|--|--|----------------------------|---|-----------------------|--|--|--|
| | Водораздел р. Большая Сморогда | | Северный склон г. Улаган | Правый берег р. Хары | | | Экстра- зональные | Интразональные | | |
| | Полынная пустынная степь | Полынно-злаковая опустыненная степь | Полынно-злаковая опустыненная степь | Полынно-злаковая опустыненная степь | Злаково-разнотравная степь | Злаково-разнотравная степь с миндалём низким | | “Байрачный лес” в балке Биологической | Заросли тростников вдоль правого берега р. Хары | Солончак с солеросом прорстёртым на правом берегу р. Хары |
| <i>Calathus ambiguus</i> | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Pseudotaphoxenus rufitarsis major</i> | 1 | | | | | | | | | 1 |
| <i>Harpalus rufipes</i> | 1 | | | | | | 1 | | | |
| <i>Harpalus distinguendus</i> | 1 | | | | | | 1 | | | |
| <i>Broscus semistriatus, Harpalus calceatus</i> | | | | | | | 2 | | | |
| <i>Cymindis lateralis</i> | 1 | | | 1 | | 1 | | | | |
| <i>Curtonotus desertus</i> | 1 | | 1 | | | | | | | |
| <i>Amara ambulans</i> | 1 | | | | | 1 | | | | |
| <i>Carabus bessarabicus concretus</i> | 1 | | | | | 1 | | | | |
| <i>Cephalota atrata</i> | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Cicindela campestris</i> | | | | 1 | | | | | | |
| <i>Harpalus anxius, H. picipennis</i> | | | | | 2 | | | | | |
| <i>Amara aenea</i> | | | | | 1 | | | | | |
| <i>Poecilus punctulatus</i> | | | | | | 1 | | | | |
| <i>Calathus distinguendus, Cymindis lineata</i> | | | | | | 2 | | | | |
| <i>Harpalus zabroides</i> | | | | | | | 1 | | | |
| <i>Amara ingenua</i> | | | | | | 1 | | 1 | | |
| <i>Dicheiroticus ustulatus</i> | | | | | | | | | 1 | |
| <i>Pogonus transfuga, Chlaenius spoliatus</i> | | | | | | | | 2 | | 2 |
| <i>Cylindera germanica, Calosoma auropunctatum, Dyschiriodes luticola, Dolichus halensis, Curtonotus propinquus, Brachinus hamatus</i> | | | | | | | | 6 | | |
| <i>Cephalota elegans</i> | | | | | | | | | 1 | |
| <i>Clivina ypsilon, Broscus cephalotes, Bembidion aspericolle, Tachys scutellaris, Poecilus cupreus, Pterostichus niger, Amara littorea, A. similata, Anisodactylus poeciloides, A. signatus</i> | | | | | | | | 10 | | |
| <i>Cephalota chiloleuca, Scarites tericola, Bembidion minimum, Pogonus meridionalis, Agonum gracilipes, Harpalus smaragdinus, Cymindis decora</i> | | | | | | | | | 7 | |
| <i>Pogonus cumanus, Pogonistes convexicollis, P. rufoaeneus, Cardiaderus chloroticus, Daptus vittatus</i> | | | | | | | | | | 5 |
| Всего видов | 9 | 4 | 3 | 6 | 6 | 12 | 10 | 25 | 20 | 15 |

Таблица 4. Биотопическая приуроченность отдельных видов и композиция карабидокомплексов зональных и азональных местообитаний Приэльтонья с учётом стабильного компонента — только резидентных видов (обобщённые данные за 2006–2007 гг.).

| Виды | Зональные сообщества | | | | | | Азональные сообщества | | | |
|---|-----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|---|-----------------------|--|--|---|
| | Водораздел р. Большая Сморогда | | Северный склон г. Улаган | Правый берег р. Хары | | | Экстра- зональные | Интразональные | | |
| | Польная пустынная степь | Польно-злаковая опустынная степь | Польно-злаковая опустынная степь | Польно-злаковая опустынная степь | Злаково-разнотравная степь | Злаково-разнотравная степь с миндалём низким | | “Байрачный лес” в балке Биологической | Заросли тростников вдоль правого берега р. Хары | Солончак с солеросом простёртым на правом берегу р. Хары |
| <i>Calathus ambiguus</i> | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Cicindela campestris</i> , <i>Carabus bessarabicus concretus</i> , <i>Pseudotaphoxenus rufitarsis major</i> , <i>Curtonotus desertus</i> | 4 | | | | | | | | | |
| <i>Taphoxenus gigas</i> | 1 | | 1 | | | | | | | |
| <i>Cymindis lateralis</i> | 1 | | | | | 1 | | | | |
| <i>Poecilus sericeus</i> | 1 | | | 1 | | | | | | |
| <i>Cephalota atrata</i> | 1 | | | 1 | | | | | | |
| <i>Ophonus minimus</i> | 1 | | | 1 | | | | | | |
| <i>Harpalus cyclogonus</i> , <i>H. anxius</i> | | 2 | | 2 | | | | | | |
| <i>Harpalus serripes</i> | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Amara ambulans</i> , <i>A. diaphana</i> , <i>Brachinus costatulus</i> | | | 3 | | | | | | | |
| <i>Harpalus foveiger</i> | | | | 1 | | | | | | |
| <i>Harpalus picipennis</i> , <i>H. zabroides</i> | | | | | 2 | | | | | |
| <i>Poecilus punctulatus</i> , <i>Harpalus calathoides</i> | | | | | 2 | | | | | |
| <i>Cymindis lineata</i> | | | | | | 1 | | | | |
| <i>Calathus distinguendus</i> | | | | | | | 1 | | | |
| <i>Pogonus transfuga</i> , <i>Pogonistes rufoaeneus</i> , <i>Tachys scutellaris</i> , <i>Broscus semistriatus</i> , <i>Dyschiriodes salinus striatopunctatus</i> | | | | | | | | 5 | | |
| <i>Cylindera germanica</i> , <i>Scarites terricola</i> , <i>Dischiriodes luticola</i> , <i>Poecilus nitens</i> , <i>Curtonotus propinguus</i> , <i>Dicheirotichus ustulatus</i> , <i>Brachinus hamatus</i> | | | | | | | | 7 | | |
| <i>Cephalota elegans</i> , <i>Pogonus meridionalis</i> , <i>P. punctulatus</i> , <i>Daptus vittatus</i> , <i>Harpalus dispar splendens</i> | | | | | | | | 5 | | |
| <i>Chlaenius spoliatus</i> | | | | | | | | 1 | 1 | |
| <i>Carabus clathratus</i> , <i>Clivina ypsilon</i> , <i>Broscus cephalotes</i> , <i>Bembidion aspericolle</i> , <i>Anisodactylus poeciloides</i> , <i>Acupalpus elegans</i> , <i>A. parvulus</i> , <i>Stenolophus mixtus</i> , <i>Dicheirotichus discicollis</i> , <i>Chlaenius tristis</i> | | | | | | | | 10 | | |
| <i>Cephalota chiloleuca</i> , <i>Dyschiriodes cylindricus hauseri</i> , <i>Amara abdominalis</i> , <i>A. parvicollis</i> | | | | | | | | | 4 | |
| <i>Calomera littoralis conjunctaepustulata</i> , <i>Dyschirius humeratus</i> , <i>Pogonus cumanus</i> , <i>Pogonistes convexicollis</i> , <i>P. angustus</i> , <i>Cardiaderus chloriticus</i> | | | | | | | | | 6 | |
| Всего видов | 10 | 8 | 11 | 11 | 16 | 14 | 2 | 24 | 22 | 17 |

ВЫВОДЫ

1. Предложен новый комплекс критериев: длительность (= годовичность), количество поколений в сезоне (= вольтинность), стабильность воспроизведения (= константность), фенология размножения (= сезонность) и повторяемость репродукции, на базе которого разработана оригинальная типология жизненных циклов Carabidae. Жизненный цикл понимается как закономерное сочетание сезонного и репродуктивного ритмов, регулярно воспроизводящееся в конкретных ландшафтно-биотопических (= стациальных) и сезонно-климатических (= зональных) условиях.
2. У жуков Западной Палеарктики реализуется 39 типов жизненных циклов. Однотипные жизненные циклы могут формироваться на базе различных репродуктивных ритмов, а один и тот же репродуктивный ритм может быть базовым при возникновении различных вариантов жизненных циклов.
3. Предложено различать вариативность и вариативность (= вариантность) жизненного цикла, первая из которых характеризует изменение параметров жизненного цикла в пределах определённого сезонного ритма, тогда как вторая отражает изменение самого сезонного ритма.
4. Ритмологическая поливариантность предполагает сосуществование в популяции особей с различными сезонными ритмами, один из которых представляет базовый вариант развития, а второй формируется *'de novo'* в результате диапаузирования на нехарактерной фазе или развития второго поколения в сезоне. Наличие субпопуляционных группировок не всегда свидетельствует о поливариантном характере жизненного цикла.
5. При изменении зональных, стациальных и сезонных условий характер трансформаций жизненных циклов Carabidae во многом совпадает, что в значительной степени нивелирует масштабность трендов, позволяя оценить их направленность на уровне локальных популяций в полном соответствии с принципом *"здесь и сейчас"*.
6. Максимальная доля видов с поливариантным развитием (до 25%) характерна для средних широт; южнее (в полупустынях и степях) и севернее (в средней и северной тайге) она резко снижается, не превышая 5%. Наиболее резкое обеднение спектра жизненных циклов (более чем вдвое) наблюдаются при переходе от неморальных сообществ к таёжным, а в высоких широтах массово проявляется фенологическая унификация.
7. Синхронизацию жизненных циклов Carabidae в сезонном климате обеспечивают: пролонгация развития как преимагинальных, так и имагинальных фаз; единые сроки отрождения имаго; выравнивание темпов созревания гонад во время диапаузы и синхронное начало репродуктивного периода у особей разных поколений.
8. В условиях Западной Палеарктики многолетнее (двухгодичное) развитие у жуков многократно и независимо возникало в различных филогенетических линиях у видов, относящихся к разным фенологическим группам. Во всех известных случаях предпосылкой многолетнего развития является возникающая *'de novo'* зимовка особей на нехарактерной фазе. Двухгодичность жизненных циклов Carabidae в том или ином проявлении является не исключением, а вполне обычным явлением.
9. Предложена (совместно с К.В. Макаровым) концепция *'стабильного и лабильного компонентов'* таксоцена, первый из которых включает виды, полностью реализующие жизненный цикл в данном местообитании (резидентные), тогда как второй — виды, не связанные с ним в период размножения (мигранты и спорадические). В соответствии с данным подходом, критерием успешного существования вида в конкретном биотопе должна рассматриваться не численность, а закономерная смена репродуктивных состояний, позволяющая реконструировать жизненный цикл в масштабах локальной популяции.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии

1. Nekuliseanu Z.Z., **Matalin A.V.** A catalogue of the ground-beetles of the Republic of Moldova (Insecta, Coleoptera: Carabidae). Sofia-Moscow: Pensoft, 2000. 164 p. – 10,3 п.л. (авторский вклад – 50%).

2. Макаров К.В., **Маталин А.В.**, Комаров Е.В. Глава V. Фауна жесткокрылых (Coleoptera) окрестностей оз. Эльтон. Животные глинистой полупустыни Заволжья (конспекты фаун и экологические характеристики). М.: КМК & ин-т Лесоведения РАН. 2009. С. 95–134. – 2,5 п.л. (авторский вклад - 35%).

Статьи в периодических изданиях, включенных в перечень ВАК РФ

3. Карпова В.Е., **Маталин А.В.** Состав жуужелиц (Coleoptera, Carabidae), летящих на ультрафиолетовый свет на юге Молдавии // Зоологический журнал. 1991. Т. 70. № 6. С. 98–101. – 0,25 п.л. (авторский вклад – 50%).

4. **Маталин А.В.** Соотношение пеших и лётных миграций в популяциях массовых видов жуужелиц (Insecta, Coleoptera, Carabidae) в условиях юго-запада степной зоны // Зоологический журнал. 1992. Т. 71. № 9. С. 57–68. – 0,75 п.л.

5. Карпова В.Е., **Маталин А.В.** Аннотированный список жуужелиц (Coleoptera) юга Молдавии // Энтомологическое обозрение. 1993. Т. 72. Вып. 3. С. 570–585. – 1,0 п.л. (авторский вклад – 50%).

6. **Маталин А.В.** Об использовании световых ловушек в экологических исследованиях жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. № 5. С. 744–757. – 0,9 п.л.

7. **Маталин А.В.** Особенности пространственно-временной дифференциации жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в степной зоне // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 9. С. 1035–1045. – 0,7 п.л.

8. **Маталин А.В.** Жизненные циклы жуужелиц рода *Stenolophus* (Coleoptera, Carabidae) в степной зоне Европы // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 10. С. 1141–1149. – 0,6 п.л.

9. **Маталин А.В.** Особенности жизненного цикла *Pseudoophonus* (s. str.) *rufipes* Deg. (Coleoptera, Carabidae) в юго-западной Молдове // Известия РАН, Серия Биологическая. 1997. № 4. С. 455–466. – 0,75 п.л.

10. **Маталин А.В.** Личинки жуужелиц рода *Dicheirotichus* Jacq. (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран. I. Личинки подрода *Dicheirotichus* Jacq. // Энтомологическое обозрение. 1998. Т. 77. Вып. 1. С. 134–150. – 1,1 п.л.

11. **Маталин А.В.** Поливариантность жизненного цикла *Harpalus* (s. str.) *affinis* Schrank и её адаптивное значение // Известия РАН. Серия Биологическая. 1998. № 4. С. 496–505. – 0,6 п.л.

12. **Маталин А.В.** Влияние погодных условий на миграционную активность жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях степной зоны // Известия РАН. Серия Биологическая. 1998. № 5. С. 591–601. – 0,7 п.л.

13. Дудко Р.Ю., **Маталин А.В.** Новый и мало известные виды рода *Nebria* (Coleoptera, Carabidae) с Алтая // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 11. С. 1338–1344. – 0,4 п.л. (авторский вклад – 50%).

14. **Маталин А.В.**, Будилов П.В. Особенности географической изменчивости поло-возрастной структуры популяций и жизненного цикла *Brosicus cephalotes* L. (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 12. С. 1445–1453. – 0,6 п.л. (авторский вклад – 50%).

15. **Маталин А.В.** Географическая изменчивость жизненного цикла *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. 2006. Т. 85. № 5. С. 573–585. – 0,8 п.л.

16. **Маталин А.В.** Типология жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 10. С. 1196–1220. – 1,6 п.л.
17. Дудко Р.Ю., **Маталин А.В.**, Федоренко Д.Н. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Юго-Восточного Алтая // Зоологический журнал. 2010. Т.89. № 11. С. 1312–1330. – 1,2 п.л. (авторский вклад – 35%).
18. **Matalin A.V.** The larvae of the ground beetle *Bradycellus (Tachycellus) glabratus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // Zoosystematica Rossica. 1995 (1996). Vol. 4. № 2. P. 279–291. – 0,8 п.л.
19. **Matalin A.V.** Tiger-beetles of the genus *Therates* Latreille, 1817 in the collection of Zoological Institute, St. Petersburg (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae) // Zoosystematica Rossica. (2000) 2001. Vol. 9. № 2. P. 387–389. – 0,2 п.л.
20. **Matalin A.V.**, Makarov K.V. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // ZooKeys, Special issue (eds. Kotze D.J., Assmann Th., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R.): “Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. Proceedings of the XIV European Carabidologists Meeting, Westerbork, 14-18 September, 2009”. 2011. Vol. 100. P. 223–254. – 2,0 п.л. (авторский вклад – 50%).

Научные статьи, материалы выступлений и докладов

21. **Маталин А.В.** Соотношение полов в популяциях *Pterostichus tomensis* Gebl. в условиях высокогорий Рудного Алтая // Биологические ресурсы высокогорий: Материалы научной конференции 13-16 октября. Махачкала: изд-во Дагестанского гос. пед. ин-та. 1988. С. 58–59. – 0,1 п.л.
22. **Маталин А.В.** Особенности лёта хищных жуков (Coleoptera; Carabidae, Staphylinidae) на УФ свет в условиях Московской области // Экологические вопросы рационального природопользования: Тезисы докладов 8-ой конференции молодых ученых-биологов. Рига: изд-во ин-та биологии АН Латв. ССР. 1989. С. 57–58. – 0,1 п.л.
23. **Маталин А.В.** Использование пологового индекса при определении биотопического преферендума (на примере *Pterostichus tomensis* Gebl.) // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. Т. 2. М.: изд-во МГПУ им. В.И. Ленина. 1990. С. 16–21. – 0,4 п.л.
24. **Маталин А.В.** Особенности весеннего лёта жужелиц (Carabidae) на УФ свет в условиях степной зоны // Фауна и экология жужелиц. Тезисы докладов III Всесоюзного карабидологического совещания, октябрь 1990 г. Кишинев: изд-во ВНИИ биометодов защиты растений. 1990. С. 44–45. – 0,1 п.л.
25. Карпова В.Е., **Маталин А.В.** Сезонная динамика лета жужелиц на свет на юге Молдавии // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: изд-во МГПУ им. В.И. Ленина. 1990. Т. 1. С. 43–51. – 0,6 п.л. (авторский вклад – 50%).
26. Карпова В.Е., **Маталин А.В.** Функционально-возрастная структура популяций жужелицы *Anisodactylus signatus* Panz. (Coleoptera, Carabidae) в условиях степной зоны // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. Материалы X съезда ВЭО, 11-15 сентября 1989 г. Л.: изд-во ЗИН. 1990. С. 62–63. – 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).
27. Карпова В.Е., **Маталин А.В.** Эффективность ловушек Барбера разного типа // Проблемы почвенной зоологии. Материалы докладов X Всесоюзного совещания (октябрь, 1991). Новосибирск: изд-во Зап.-Сиб. Лесостроительного предприятия. 1991. С. 234. – 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).
28. Карпова В.Е., **Маталин А.В.** Эффективность отлова жужелиц (Coleoptera, Carabidae) ловушками Барбера разного типа // Биологические науки. 1992. No 5. С. 84–88. – 0,3 п.л. (авторский вклад – 50%).

29. **Маталин А.В.** Ловушка с повременным разделением насекомых // Авторское свидетельство № 1748769, по заявке № 4774890. Зарегистрировано в Государственном реестре изобретений СССР 23 июля 1992 г. – 0,25 п.л.

30. **Маталин А.В.** Ловушка с повременным разделением насекомых // Изобретения в СССР. 1992. № 4. С. 35. – 0,1 п.л.

31. **Маталин А.В.** Особенности жизненных циклов жуужелиц рода *Stenolophus* Steph. (Coleoptera, Carabidae: Harpalini) в условиях степной зоны // Проблемы почвенной зоологии. Материалы докладов I Всероссийского совещания, сентября 1996 г. Ростов-на-Дону: изд-во облИУУ. 1996. С. 91–94. – 0,25 п.л.

32. **Маталин А.В.** Особенности жизненного цикла *Pseudoophonus rufipes* Deg. (Coleoptera, Carabidae) в условиях юго-запада степной зоны // Проблемы энтомологии европейской части России и сопредельных территорий. Тезисы докладов первого международного совещания, 7-11 июня 1993 г., Бахилова Поляна. Самара: изд-во Самарского университета. 1998. С. 98–99. - 0,1 п.л.

33. **Маталин А.В.** Жизненные циклы жуужелиц трибы Harpalini (Coleoptera, Carabidae) в условиях Европейского субконтинента: возможные пути их становления и трансформации // Проблемы энтомологии в России. Сборник научных трудов XI съезда РЭО (23-26 сентября 1997 г.). СПб: изд-во ЗИН. 1998. Т. 2. С. 25–26. – 0,1 п.л.

34. **Маталин А.В.** Поло-возрастной аспект лётной активности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях степной зоны // Проблемы почвенной зоологии. Материалы II (XII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Биоразнообразии и жизни почвенной биоты. М.: КМК. 1999. С. 157–158. - 0,1 п.л.

35. **Маталин А.В.** Личинки жуужелиц рода *Dicheirotrichus* Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Carabidae: Harpalini) фауны России и сопредельных стран. Сообщение II. Личинки подрода *Trichocellus* Ganglbauer, 1892 // Russian Entomological Journal. 2001. Vol. 10. № 3. P. 309–322. – 0,8 п.л.

36. **Маталин А.В.** Ареалы родов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). 2001. <http://www.biodat.ru/db/areal/areal.php?fil=6>, http://sci.aha.ru/biodiv/npd/1_44.htm

37. **Маталин А.В.**, Володина Е.А., Калинина Н.И. Особенности суточной динамики лётной активности трёх видов рода *Harpalus* (Coleoptera, Carabidae) в юго-западной Молдавии // Проблемы почвенной зоологии: Разнообразие и функционирование почвенных сообществ. Материалы III (XIII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии. 1-5 октября 2002, Йошкар-Ола. М.: КМК. 2002. С. 112–113. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).

38. **Маталин А.В.** Типология репродуктивных ритмов и их реализация в жизненных циклах жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) умеренной зоны Западной Палеарктики // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Материалы докладов IV (XIV) Всероссийского совещания по почвенной зоологии, 1-4 февраля 2005 г. Тюмень: Цессия. 2005. С. 154–156. – 0,2 п.л.

39. **Маталин А.В.**, Макаров К.В. Эколого-физиологические основы содержания и разведения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков. Материалы 2-го Международного семинара, г. Москва, 15-20 ноября 2004 г. М.: изд-во Московского зоопарка. 2005. С. 129–137. – 0,6 п.л. (авторский вклад – 50%).

40. **Маталин А.В.**, Макаров К.В. Жизненный цикл галофильной жуужелицы *Pogonus* (s. str.) *transfuga* Chaudoir, 1871 (Coleoptera: Carabidae) в условиях Приэльтонья // Биоразнообразие и проблемы природопользования в Приэльтонье. Сборник научных трудов. Волгоград: изд-во ПринТерра. 2006. С. 40–46. – 0,4 п.л. (авторский вклад – 50%).

41. **Маталин А.В.** Фенологическая поливариантность жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы

докладов XIII съезда РЭО. 9-15 сентября 2007 г. Краснодар: изд-во КубГАУ. 2007. С. 223–224. - 0,1 п.л.

42. **Маталин А.В.**, Макаров К.В., Боховко Е.Е. Оценка численности и пространственного распределения жужелиц (Coleoptera: Carabidae) в природных и антропогенных условиях // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда РЭО. 9-15 сентября 2007 г. Краснодар: изд-во КубГАУ. 2007. С. 224–225. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 40%).

43. Макаров К.В., **Маталин А.В.** Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae): аспекты количественной оценки // Почвенные сообщества: от структуры к функциям. Материалы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии. 17-21 ноября 2008 г. М.: Т-во научных изданий КМК. 2008. С. 58–60. – 0,2 п.л. (авторский вклад – 50%).

44. **Маталин А.В.**, Макаров К.В. Сезонная динамика и состояние локальных популяций *Carabus bessarabicus concretus* F.-W. в условиях природного парка Эльтонский // Труды ин-та биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 7. Оренбург: изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та. 2008. С. 200–201. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).

45. Макаров К.В., **Маталин А.В.** Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвящённый 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. Москва-София: Т-во научных изданий КМК – PENSOFT Pbl. 2009. С. 353–374. – 1,4 п.л. (авторский вклад – 50%).

46. Макаров К.В., **Маталин А.В.** Локальные и региональные фауны жесткокрылых: объём и репрезентативность данных // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. Материалы Международной научной конференции. 16-20 мая 2011 г. Санкт-Петербург. СПб: изд-во Санкт-Петербургского университета. 2011. С. 95. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).

47. **Маталин А.В.**, Макаров К.В. Влияние температуры и фотопериода на развитие преимагинальных фаз *Poecilus fortipes* Chaud. и *P. samurai* (Lutsh.) (Coleoptera: Carabidae) // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. Материалы Международной научной конференции. 16-20 мая 2011 г. Санкт-Петербург. СПб: изд-во Санкт-Петербургского университета. 2011. С. 103. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).

48. Макаров К.В., Крыжановский О.Л., Белоусов И.А., Замотайлов А.С., Кабак И.И., Катаев Б.М., Шиленков В.Г., **Маталин А.В.**, Федоренко Д.Н. Систематический список жужелиц (Carabidae) России. 11 июня 2011 http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm. (авторский вклад – 10%).

49. Макаров К.В., **Маталин А.В.**, Трушицына О.С. Жизненные циклы жужелиц трибы *Zabrinini* европейской части России: разнообразие и зональные тренды // Проблемы почвенной зоологии. Материалы XIV Всероссийского совещания по почвенной зоологии (4-7 октября 2011 г., Ростов-на-Дону). М.-Ростов-на-Дону: Т-во научных изданий КМК. 2011. С. 77–79. – 0,2 п.л. (авторский вклад – 30%).

50. **Matalin A.V.** The strategy of dispersal behaviour in some Carabidae species of South-eastern Europe // *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1994. P. 183–188. – 0,4 п.л.

51. Nekuliseanu Z., **Matalin A.** Specii noi de carabide (Coleoptera, Carabidae) pentru fauna Republicii Moldova // *Bul. Acad. de Stiin. a Republ. Moldova, Stiinte biologice si chimice*. 1995. Nr. 4. S. 66–67. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).

52. **Matalin A.V.** Review of the Palaearctic larvae of the genus *Stenolophus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) // *Acta Soc. Zool. Bohem.* 1996. Vol. 60. P. 419–434. – 0,9 п.л.

53. **Matalin A.V.** Polymorphism of wing apparatus and flight potential in Carabid beetles // The VI-th European Congress of Entomology, České Budějovice, Czech Republic,

August 23-29, 1998. Book of Abstracts. Section 1 to 5. České Budějovice: Inst. Entomol. Acad. Sci. Czech Republic and Univ. South Bohemia. 1998. Vol. 1. P. 238. - 0,1 п.л.

54. **Matalin A.V.** Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova // *Pedobiologia*. 2003. Vol. 47. Is. 4. P. 311–319. – 0,6 п.л.

55. **Matalin A.V.** Evolution of biennial life cycles in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Western Palaearctic // *Back to the Roots or Back to the Future? Towards a New Synthesis between Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology*. XIII European Carabidologists Meeting. Blagoevgrad, August 20-24, 2007. Abstract Volume and Programme. Sofia-Moscow: Pensoft. 2007. P. 28. - 0,1 п.л.

56. **Matalin A.V.**, Makarov K.V. Life cycles of ground beetles of tribe Pogonini (Coleoptera, Carabidae) in environs of Elton lake // *Back to the Roots or Back to the Future? Towards a New Synthesis between Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology*. XIII European Carabidologists Meeting. Blagoevgrad, August 20-24, 2007. Abstract Volume and Programme. Sofia-Moscow: Pensoft. 2007. P. 86. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).

57. **Matalin A.V.** Evolution of biennial life cycles in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palaearctic // *Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology*. Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. Blagoevgrad, August 20-24, 2007. Sofia-Moscow: Pensoft. 2008. P. 259–284. – 1,6 п.л.

58. **Matalin A.V.**, Makarov K.V. Life cycles in the ground-beetle tribe Pogonini (Coleoptera, Carabidae) from the Lake Elton region, Russia // *Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology*. Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. Blagoevgrad, August 20-24, 2007. Sofia-Moscow: Pensoft. 2008. P. 305–323. – 1,2 п.л. (авторский вклад – 50%).

59. Makarov K.V., **Matalin A.V.** Ground-beetle communities in the Lake Elton region, southern Russia: a case study of a local fauna (Coleoptera, Carabidae) // *Species and Communities in Extreme Environments. Festschrift towards the 75th Anniversary and a Laudatio in Honour of Academician Yuri Ivanovich Chernov*. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press Ltd. 2009. P. 357–384. – 1,75 п.л. (авторский вклад – 50%).

60. **Matalin A.V.**, Makarov K.V. The demographic interpretation of Carabidae catches by pitfall traps // XIV European Carabidologists Meeting. Carabid beetles as bioindicators. The use of ground beetles in ecological and environmental studies; the usefulness and threats of methods used for monitoring species and populations. Programme. Book of abstracts. September 14-18 2009, Westerbork, the Netherlands. Loon: Willem Beijerinck Biological Station. 2009. P. 18–19. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).

61. Makarov K.V., **Matalin A.V.**, Trushitsina O.S. A quantitative analysis of dominance structure of ground beetle communities // 15th European Carabidologists Meeting, Daugavpils, Latvia, 23-27.08.2011. Book of Abstracts. Daugavpils: Daugavpils University Academic Press "Saule". 2011. P. 29. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 35%).

62. **Matalin A.V.**, Makarov K.V. The peculiarities of life cycle of *Brachinus hamatus* F.-W. // 15th European Carabidologists Meeting, Daugavpils, Latvia, 23-27.08.2011. Book of Abstracts. Daugavpils: Daugavpils University Academic Press "Saule". 2011. P. 30. - 0,1 п.л. (авторский вклад – 50%).