

ЗООЛОГИЯ, ЭНТОМОЛОГИЯ

УДК 574.22, 595.76

С. В. Балашов, В. Е. Кипятков, Б. Ю. Филиппов

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ ЖУКОВ-ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA: CARABIDAE) НА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Многие виды насекомых обитают на обширной территории и сталкиваются с разнообразными экологическими условиями. Исходя из теории жизненных циклов, следует ожидать наличие адаптаций организмов к конкретным условиям их местообитаний [1]. Однако без четкого представления об условиях обитания видов или популяций невозможно понять приспособительное значение изменчивости в физиологических, экологических и других характеристиках этих групп. Среди факторов, влияющих на жизнь насекомых одним из наиболее существенных является температура. В рамках проекта по изучению внутривидовой географической изменчивости жизненных стратегий и термических адаптаций жуков-жужелиц было проведено сравнительное исследование температурных условий, в которых обитают жужелицы на разных широтах. Так, при исследовании физиологических и поведенческих реакций на температуру ряда видов жужелиц нами были обнаружены очень небольшие различия или даже их отсутствие между географическими популяциями [2–5]. Возможно, причина в том, что жужелицы преимущественно обитают в подстилке, для которой характерны более сглаженные суточные и сезонные колебания температуры по сравнению с открытыми стациями. Поэтому, можно предположить, что различия в обеспеченности температурными ресурсами таких микростаций, расположенных вдоль широтного градиента, не очень велики.

Наша задача заключалась в выявлении различий в температурных условиях мест обитания жужелиц на Европейской части России и сопоставлении суммы градусо-дней (СГД) ряда районов с температурными требованиями этих насекомых.

Методика исследования

Измерения температуры были проведены летом 2008 и 2009 гг. в шести районах. В окрестностях с. Ома Ненецкого автономного округа (67°38' с.ш., лесотундра) были исследованы 5 биотопов: болото клюквенное сфагново-травянистое (преимущественно встречаются следующие виды жужелиц: *Diacheila arctica*, *Agonum ericeti*, *A. fuliginosum*), ивняк пойменный разнотравный (*Bembidion difficile*, *Patrobus assimilis*, *Calathus micropterus*, *Agonum alpinum*), луг пойменный заливной разнотравный (*Bembidion difficile*, *Patrobus assimilis*, *C. melanocephalus*), ельник бруснично-черничный (*Cychrus caraboides*, *Curtonotus hyperboreus*), тундра ерниковая (*Carabus glabratus*, *Curtonotus hyperboreus*).

В пригороде Архангельска (64°23' с.ш., северная тайга) — 3 биотопа: луг злаково-разнотравный (*Pterostichus melanarius*, *Amara nitida*, *A. communis*), луг злаково-влажно-разнотравный (*Pterostichus strenuus*, *A. communis*), лес смешанный разнотравный (*Pterostichus oblongopunctatus*, *P. aethiops*). Вблизи пос. Няндомы Архангельской области (61°38' с.ш., средняя тайга) — 4 биотопа: два луга суходольных злаково-разнотравных, луг злаково-влажно-разнотравный (*Poecilus versicolor*, *Amara nitida*, *A. communis*), березняк с осиной кустариково-разнотравный (*Pterostichus oblongopunctatus*, *P. strenuus*). Парк в Старом Петергофе, Санкт-Петербург (59°53' с.ш., южная тайга) — 3 биотопа: граница ельника (*Carabus nemoralis*, *C. granulatus*, *Pterostichus melanarius*, *P. niger*, *Platynus assimilis*), луг суходольный разнотравный (*Amara communis*, *Poecilus versicolor*), луг на берегу Финского залива (*P. melanarius*, *P. niger*, *A. communis*). Окрестности Брянска (53°15' с.ш., зона смешанных лесов) — 2 биотопа: луг суходольный разнотравный (*Pterostichus* sp.) и пойменная дубрава (*C. granulatus*). Парк в пос. Борисовка Белгородской области (50°36' с.ш., северная лесостепь) — 1 биотоп: луг суходольный (нет данных). Для измерения были использованы портативные автономные микропроцессорные датчики температуры Tinytalk II (Gemini Loggers Ltd.) и DS1922L-F5 (Dallas Semiconductor Corporation), которые измеряли температуру в месте своего нахождения через каждые 1–2 ч и накапливали данные в памяти. Датчики были размещены в толще подстилки или у поверхности почвы (в зависимости от биотопа). Во всех районах измерения проводили с начала июня до начала октября, за исключением с. Ома, где этот период был короче — с 14 июня по 18 августа 2008 г.

На основании результатов измерения температуры в местах обитания жуужелиц была определена (СГД) для каждого биотопа. Эти вычисления были сделаны с использованием температурных норм развития *Amara communis* Panzer, 1797 (Coleoptera: Carabidae). Ранее в лабораторных экспериментах нами были подробно исследованы две популяции данного вида: из Архангельска и Старого Петергофа (Лопатина и соавторы, 2009, неопубликованные [3]). Для архангельской популяции СГД составляет $485 \pm 9,2$ град.-дн., а температурный порог развития — $7,9 \pm 0,22^\circ\text{C}$, для петергофской популяции СГД равна $522 \pm 8,5$ град.-дн., температурный порог развития — $8,0 \pm 0,18^\circ\text{C}$.

A. communis встречается во всех изученных районах, поэтому если сумма тепла в определенном биотопе, где обитает данный вид, совпадает или превышает СГД, необходимую для его полного развития, то это свидетельствует об адекватности предложенной методики измерения. Если по результатам измерений тепла окажется недостаточно для развития жуков, это означает, что либо насекомые выбирают другие места обитания, либо следует искать адаптации, позволяющие им реализовывать свое развитие.

Расчет СГД для конкретного биотопа в Оме, Архангельске и Няндоме проводили с использованием определенного экспериментально порога для архангельской популяции, СГД биотопов из остальных районов определяли, используя порог петергофской популяции. От каждого измерения температуры вычитали значение нижнего температурного порога развития. Затем вычисляли среднюю разность (эффективную температуру) за сутки, после чего полученные значения за интересующий период суммировали.

Результаты исследования

Для всех биотопов, где проводились измерения, были вычислены среднемесячные температуры и статистические параметры, характеризующие изменчивость температуры (таблица). Температурный режим подстилки определялся характером растительности.

Температурные характеристики месообитаний жуужлиц в семи районах

№ п/п	Район, широта и биотоп	Год	Месяц	Среднемесячная температура, °С	Стандартное отклонение, °С	Минимальная температура, °С	Максимальная температура, °С	Сумма градусо-дней, град. · сут	
								09,06–02.10	14.06–18.08
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1а	Ненецкий АО, 67°38' с.ш., 7 км на ЮЗ от с. Ома, болото клюквенное сфагново-травянистое	2008	Июнь Июль Август	12,7 14,7 11,5	2,54 2,83 1,20	8,3 11,0 10,2	16,9 20,9 14,1	-	349
1б	Ненецкий АО, 67°38', 6 км на Юг от с. Ома, пойма р. Ома, ивняк пойменный разнотрав-ный	2008	Июнь Июль Август	9,5 11,5 9,6	2,19 1,71 0,88	5,8 8,8 8,5	13,2 15,4 11,4	-	172
1в	Ненецкий АО, 67°38' с.ш., 7 км на Юг от с. Ома, пойма р. Ома, луг пойменный заливной разнотравный	2008	Июнь Июль Август	12,2 13,3 10,5	2,24 1,62 0,83	8,1 10,5 9,4	15,5 16,9 12,3	-	280
1г	Ненецкий АО, 67°38' с.ш., 9 км на ЮВ от с. Ома, ельлик бруснично-черничный	2008	Июнь Июль Август	9,5 14,0 13,3	2,21 2,09 0,63	5,5 10,9 12,7	12,6 18,1 14,5	-	313
1д	Ненецкий АО, 67°38' с.ш., 5 км на В от с. Ома, тундра ерниковая	2008	Июнь Июль Август	9,0 12,1 10,4	3,17 2,15 1,08	4,0 8,7 9,1	13,6 17,0 12,5	-	205
1	Окрестности с. Ома в среднем, 66°38' с.ш.	2008	Июнь Июль Август	10,6 13,1 11,0	2,44 2,07 0,92	3,5 8,7 8,5	16,9 20,9 14,5	-	264
2а	Архангельск, 64°23' с.ш., луг сучодольный злаково-разнотравный	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	10,5 15,2 12,6 8,3	3,51 2,48 1,71 1,57	4,0 10,5 9,5 4,5	20,0 22,0 17,5 12,5	483	395

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2б	Архангельск, 64°23' с.ш., лес смешанный разнотравный	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	8,9 12,7 10,3 6,3	3,53 2,23 1,86 1,49	1,5 8,5 7,5 2,5	15,0 18,0 14,5 10,0	288	250
2в	Архангельск, 64°23' с.ш., луг суходольный злаково-влажнотравный	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	9,6 13,5 11,7 7,8	3,51 2,02 1,64 1,37	3,0 9,5 9,0 4,5	17,0 19,5 16,0 11,5	378	313
2	Архангельск в среднем, 64°23' с.ш.	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	9,7 13,8 11,5 7,5	3,52 2,24 1,73 1,48	1,5 8,5 7,5 2,5	20,0 22,0 17,5 12,5	383	319
3а	Няндома, 61°38' с.ш., луг суходольный злаково-разнотравный	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	12,4 16,5 13,2 7,9	4,04 3,32 2,16 2,15	2,5 9,0 8,0 4,0	23,0 26,5 18,5 13,5	579	468
3б	Няндома, 61°38' с.ш., луг злаково-влажнотравный	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	11,0 14,7 12,4 7,9	2,59 2,03 1,97 2,01	4,5 9,0 7,0 3,5	16,5 19,5 16,5 13,0	460	363
3в	Няндома, 61°38' с.ш., березняк с осиной кустарниково-разнотравный	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	9,9 13,4 11,2 7,0	2,47 1,99 2,09 1,74	3,5 8,5 5,5 3,5	14,5 18,0 15,5 12,0	352	284
3г	Няндома, 61°38' с.ш., сухой луг злаково-разнотравный на склоне южной экспозиции	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	14,6 19,6 15,3 9,7	4,65 4,55 2,99 2,79	5,0 9,5 9,0 4,5	26,5 32,5 25,0 18,0	825	649

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
3	Няндама в среднем, 61°38' с.ш.	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	12,0 16,1 13,0 8,1	3,44 2,97 2,30 2,17	2,5 8,5 5,5 3,5	26,5 32,5 25,0 18,0	555	441
4а	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., граница ельника I	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	13,0 15,3 14,7 10,7	1,35 1,11 1,44 1,66	9,4 12,3 11,6 8,0	15,9 18,0 18,4 14,1	624	440
4б	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., граница ельника II	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	13,0 15,1 14,3 10,5	1,64 1,50 1,65 1,61	9,3 11,9 10,8 7,9	17,6 19,7 18,6 14,4	602	430
4в	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., луг суходольный разнотравный I	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	12,2 14,2 13,9 10,3	1,61 1,33 1,26 1,76	7,9 10,1 10,4 6,0	15,8 16,9 16,9 13,7	539	375
4г	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., луг суходольный разнотрав- ный II	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	13,5 15,3 14,4 10,5	2,23 1,66 1,44 1,80	8,6 11,3 10,8 6,4	19,0 20,0 18,3 14,0	622	443
4д	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., луг на берегу Финского залива (запад)	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	14,4 15,3 14,4 10,7	2,26 1,69 1,80 2,00	8,7 11,3 10,2 6,1	19,4 20,5 21,9 15,6	649	455
4е	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., луг на берегу Финского залива (восток)	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	13,5 15,4 14,6 10,7	1,71 1,51 1,41 1,77	9,3 11,9 11,2 6,7	17,6 19,3 19,0 14,7	638	449
4	Старый Петергоф в среднем, 59°53' с.ш.	2008	Июнь Июль Август Сентябрь	13,3 15,1 14,4 10,6	1,80 1,47 1,50 1,77	7,9 10,1 10,2 6,0	19,4 20,5 21,9 15,6	612	423

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
5а	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., граница ельника I.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	12,3 14,9 14,4 12,2	2,69 2,26 1,61 2,21	5,3 8,5 9,6 5,4	19,8 19,8 18,9 17,2	688	458
5б	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., граница ельника II.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	12,8 15,6 14,5 12,1	3,37 2,87 1,94 2,85	4,2 7,3 8,3 3,2	24,0 25,2 21,0 18,2	650	426
5в	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., луг суходольный разнотравный I. (Период измерений: с 26.05 по 4.09).	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	14,5 16,5 14,7 -	5,01 3,86 2,84 -	3,9 6,5 5,5 -	33,9 27,0 21,2 -	661	526
5г	Старый Петергоф, 59°53' с.ш., луг суходольный разнотравный II.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	14,3 16,3 15,0 12,4	5,09 3,41 1,83 2,81	4,3 7,2 9,5 4,6	44,4 27,7 20,2 17,9	757	511
5	Старый Петергоф в среднем, 59°53' с.ш.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	13,5 15,8 14,6 12,2	4,04 3,10 2,06 2,62	3,9 6,5 5,5 3,2	44,4 27,7 21,2 18,2	716	497
6а	Брянск, 53°15' с.ш., луг суходольный разнотравный I.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	16,6 17,6 15,0 13,4	3,68 3,16 2,61 3,21	7,7 7,4 7,9 5,3	25,6 24,4 22,3 21,1	885	583
6б	Брянск, 53°15' с.ш., луг суходольный разнотравный II.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	16,3 17,1 14,8 13,6	3,18 2,38 1,86 2,60	6,0 10,0 10,1 6,7	25,1 22,4 19,6 19,0	861	557

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
бв	Брянск, 53°15' с.ш., пойменная дубрава I.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	15,8 17,2 14,9 13,4	2,71 2,56 2,07 2,51	8,6 9,4 9,6 6,5	21,5 22,8 20,3 18,5	851	560
бг	Брянск, 53°15' с.ш., пойменная дубрава II.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	15,9 17,3 14,9 13,5	3,13 2,57 2,03 2,48	6,1 9,2 9,6 6,8	22,0 22,7 20,1 18,4	858	563
б	Брянск в среднем, 53°15' с.ш.	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	16,2 17,3 14,9 13,5	3,17 2,67 2,14 2,70	6,0 7,4 7,9 5,3	25,6 24,4 22,3 21,1	864	566
7а	Белгородская обл., п. Борисовка, 50°36' с.ш., луг суходольный	2009	Июнь Июль Август Сентябрь	18,0 19,4 17,1 16,1	2,96 2,62 1,79 1,83	11,2 11,9 12,6 10,4	23,9 25,7 21,8 20,4	1153	715

Примечание. Полуширинным шрифтом выделены средние значения для районов.

Во всех районах наиболее прогреваемыми биотопами являются открытые участки: болото (1а), луг (2а, 3г, 4д, 5в, 6а) а наиболее прохладным оказались, как правило, участки, занятые деревьями: ивняк (1б), смешанный лес (2б, 3в), ельник (5а), дубрава (6в). Только в Петергофе в 2008 г. температура на лугу (4в, 4г) в среднем была ниже, чем в подстилке леса (4а, 4б). Разница между значениями средней температуры июля для самого теплого и самого холодного биотопа в районе составила для Омы и для Архангельска по 2,5 °С, для Няндомы — 6,2 °С, для Петергофа: в 2008 г. — 1,2 °С, в 2009 г. — 1,6 °С, для Брянска — 0,4 °С.

Кроме того, для каждого района были вычислены средние значения температуры. Хорошо заметны широтные различия микроклимата: среднемесячные температуры в целом уменьшаются с юга на север.

Обсуждение результатов исследования

Полученные детальные данные по суточной динамике температуры в течение сезона позволяют рассчитывать СГД, превышающие порог развития, значительно точнее, чем при использовании среднесуточных и тем более среднедекадных температур. Следует отметить, что вдоль широтного градиента происходит существенное изменение суммы тепла в местах обитания жуков-жужелиц. Так, самые отдаленные районы различались по СГД почти в три раза. Кроме того, исследованные биотопы в каждом из шести районов заметно отличались по сумме тепла (см. таблицу), что ясно связано с различиями растительного покрова.

В окрестностях с. Ома, расположенного за полярным кругом в Ненецком АО, измерения температуры проводили с середины июня до середины августа. Поскольку температурные параметры развития популяции *A. communis* неизвестны, то для расчета СГД для данной местности мы использовали параметры термолабильности, определенные для самой северной исследованной популяции из Архангельска. Значения СГД в пяти исследованных биотопах за период с 14.06 по 18.08 2008 г. варьировали от 172 до 349 град.-дн., очень отчетливо коррелируя с характером растительности (см. таблицу 1). Лето в лесотундре значительно короче, чем в тайге, и в мае — начале июня в лесотундре еще довольно холодно, поэтому СГД за все лето будет мало отличаться от значений, полученных за указанный период. Согласно нашим данным, сумма градусо-дней за все лето в этом районе будет явно недостаточной для развития даже одного поколения *A. communis*. Тем не менее в районе пос. Ома данный вид встречается на сухоходльном лугу (личные наблюдения С. А. Маркова). Это свидетельствует о том, что жуки могут находить более прогреваемые места по сравнению с теми, где находились наши датчики. Кроме того, возможно, что эта популяция характеризуется более низкими значениями нижнего температурного порога развития и СГД. Следует отметить, что *A. communis* относится к жужелицам с «весенним» типом развития [6] и зимующими имаго [7]. В лабораторных экспериментах показано, что у данного вида развитие личинок идет без диапаузы [8]. В связи с этим на Севере вид не может переходить к двухлетнему жизненному циклу, поэтому единственной его стратегией на севере ареала остается выбор наиболее теплых биотопов и увеличение скорости развития.

Оказалось, что в Архангельске только в одном из трех исследованных биотопов (луг на склоне южной экспозиции), где СГД составила 483 град.-дн., тепловые ресурсы допускают развитие одного полного поколения *A. communis*, а в остальных двух биотопах

тепла для развития этого вида недостаточно. Однако в условиях Архангельска этот вид широко распространен и эвритопен, встречаясь в лесопарке [9] и на лугах [10]. В расположенном значительно южнее Архангельска пос. Няндомы, напротив, только в одном из четырех биотопов (смешанный березняк с осиной и ольхой разнотравный) величина СГД явно недостаточна для развития одного поколения, а остальные биотопы значительно теплее.

Во всех исследованных биотопах в Старом Петергофе вычисленные значения СГД выше порога $8,0^{\circ}\text{C}$. В 2008 г. они изменялись от 539 до 649 град.-дн., в 2009 г. — от 650 до 757 град.-дн. и заметно превышали определенную в экспериментах величину. Таким образом, для развития одного полного поколения *A. communis* в Петергофе нет никаких препятствий. Следует отметить, что за период с 14.06 по 18.08 (2008–2009) в Петергофе значения СГД почти в два раза больше, чем в Оме.

Расчеты СГД для биотопов в Брянской области проводили с использованием того же значения порога $8,0^{\circ}\text{C}$, поскольку термолабильность развития жужелиц из этого района пока не изучена. Установлено, что исследованные биотопы оказались сходными по своим тепловым ресурсам: СГД с начала июня до конца теплого сезона составила от 851 до 885 град.-дн., т. е. заметно больше, чем за тот же период в Петергофе. Полученные значения СГД более чем достаточны для развития одного поколения *A. communis*. Если учесть, что май, когда измерения не проводили, в Брянске довольно теплый месяц, можно полагать что тепловых ресурсов в данном регионе может быть достаточно для развития двух поколений.

В самом южном районе исследования, в Белгородской области, при расчете СГД также использовали значение порога $8,0^{\circ}\text{C}$. За период измерений сумма температур составила 1192 град.-дн. Этого с избытком хватит, чтобы жуки *A. communis* реализовали два поколения за сезон. Однако по не вполне понятным причинам подобное не происходит, и на всем ареале данный вид остается моновольтинным. В частности, для Молдавии приводят сведения о моновольтинном жизненном цикле *A. communis* с размножением в июне-июле и появлением нового поколения имаго в июле-августе [11]. В имеющейся литературе для южных частей ареала у этого вида бивольтинный цикл не упоминается. У жужелиц бивольтинность (как облигатная, так и факультативная) на сегодняшний день отмечена преимущественно у мелких хищных видов [12–16] и единично — у миксофитофагов [17, 18]. Возможно, что у растительноядного вида *A. communis* развитие гонад у самок и самцов находится под жестким контролем длины светового дня, что препятствует развитию двух поколений в сезоне.

* * *

Данные по температуре в Брянске были любезно предоставлены Д. А. Кучеровым, в Оме — С. А. Марковым, в Архангельске — И. С. Зезиным.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 08-04-00090-а), федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (государственный контракт № 02.740.11.0287) и Совета по грантам Президента РФ и государственной поддержке ведущих научных школ (гранты НШ-963.2008.4 и НШ-3332.2010.4).

Литература

1. Roff D. A. Life history evolution. Sunderland (MA USA): Sinauer, 2002. 527 p.
2. Stearns S. C. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press, 1992. 249 p.
3. Балашов С. В., Кипятков В. Е., Филиппов Б. Ю. Сравнение термопреферендумов пяти видов жуков-жужелиц (Coleoptera: Carabidae) на Севере Европейской части России // Евразийский энтомологический журнал, в печати.
4. Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В. и др. Адаптивная широтная изменчивость продолжительности и температурных норм развития жужелицы *Amara communis* (Coleoptera: Carabidae) // Экология 1011 (в печати).
5. Лопатина Е. Б., Балашов С. В., Дубовиков Д. А., Соколова И. В. и др. Широтная изменчивость температурных норм развития жужелиц // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Экология, эволюция и систематика животных», 17–19 ноября 2009 г., Рязань. С. 105–107.
6. Larsson S. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Entomol. Meddelelser. 1939. Bd 20. S. 277–560.
7. Lindroth C. H. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A zoogeographic study. Pt. I. Specific knowledge regarding the species. Washington: Amerind Publishing Co Pvt. Ltd., 1992. 630 p.
8. Hurka K., Jarosik V. Development, breeding type and diet of members of the *Amara communis* species aggregate (Coleoptera: Carabidae) // Acta Soc. Zool. Bohem. 2001. Vol. 65 (1). P. 17–23.
9. Шарова И. Х., Филиппов Б. Ю. Экология жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов в дельте Северной Двины. Архангельск: Поморский университет, 2004. 116 с.
10. Филиппов Б. Ю., Зезин И. С. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) лугов пригорода Архангельска // Вестн. Поморск. ун-та. Сер. ест. и точн. науки. 2004. № 2 (6). С. 40–52.
11. Neculiseanu Z. Z. Biologia unor Carabide ale genului *Amara* Bon. (Coleoptera, Carabidae) din Moldova // Buletinul Academiei de Stiinte a Republicii Moldova Stiinte biologice si chimice. 1994. N 1. P. 37–41.
12. Макаров К. В., Черняховская Т. А. Фенология развития и структура популяций *Loricera pilicornis* F. (Coleoptera, Carabidae) в условиях агроценоза // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. Ч. 1. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1990. С. 21–32.
13. Bauer T. Entomologische, autökologische und ökologische Untersuchungen von *Elaphrus cupreus* Duft. und *Elaphrus riparius* L. (Coleoptera, Carabidae) // Oecologia (Berlin). 1974. Bd 14. S. 139–196.
14. Ernsting G., Isaaks J. A., Berg M. P. Life cycle and food availability indices in *Notiophilus biguttatus* (Coleoptera, Carabidae) // Ecol. Entomol. 1992. Vol. 17 (1). P. 33–42.
15. Loreau M. Annual activity and life cycles of carabid beetles in two forest communities // Holarctic Ecology. 1985. Vol. 8, N 3. P. 228–235.
16. Paarmann W. The annual periodicity of the polyvoltine ground-beetle *Pogonus chalceus* Marsh. (Col. Carabidae) and its control by environmental factors // Zool. Anz. 1976. Vol. 196. P. 150–160.
17. Маталин А. В. Жизненные циклы жужелиц рода *Stenolophus* (Coleoptera, Carabidae) в степной зоне Европы // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 10. С. 1141–1149.
18. Маталин А. В. Типология жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) западной Палеарктики // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 10. С. 1196–1220.

Статья поступила в редакцию 20 декабря 2010 г.