

## Биотопическое распределение и холодоустойчивость жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) в бассейне верховий Колымы

### Biotopical distribution and resistance to cold of click beetles (Coleoptera, Elateridae) in the Upper Kolyma basin

Д.И. Берман\*, А.Н. Лейрих\*, Е.П. Бессолицына\*\*  
D.I. Berman\*, A.N. Leirikh\*, E.P. Bessolitzina\*\*

\* Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая 18, Магадан 685000 Россия. E-mail: aborigen@ibpn.ru.

\* Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Portovaya Str. 18, Magadan 685000 Russia.

\*\* Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, ул. Улан-Баторская 1, Иркутск 664033 Россия. E-mail: bessol@irigs.irk.ru.

\*\* Sochava Institute of Geography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya Str. 1, Irkutsk 664033 Russia.

**Ключевые слова:** жуки-щелкуны, холодоустойчивость, адаптивные стратегии, зимовка, холодозащитные вещества, верховья Колымы.

**Key words:** click beetles, cold hardiness, adaptive strategy, overwintering, cryoprotectants, upper Kolyma river basin.

**Резюме.** В бассейне верховий Колымы, регионе с крайне холодной и продолжительной зимой, изучены биотопическое распределение, численность и холодоустойчивость жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae). Из 45 обитающих в регионе видов обычных 16, лишь 3 из них встречаются во многих местообитаниях. У зимующих насекомых (личинки 9 видов, имаго и личинки 4 видов) измерены температуры максимального переохлаждения, у части из них определены также пороги длительно переносимых температур, содержание воды, резервных и холодозащитных веществ (липиды, полиолы, сахара). В семействе Elateridae выявлены все 3 известные стратегии холодоустойчивости беспозвоночных животных. Преобладает переохлаждение (личинки 8 и имаго 3 видов), в замёрзшем состоянии зимуют жуки *Hypnoidus hyperboreus* и личинки *Denticollis varians*. Защитная дегидратация свойственна личинкам *H. hyperboreus*, *Oedostethus kolymensis*, *Oe. nubilus*, *Oe. mediocris*; содержание воды в их теле уменьшается с 70 летом до 30 % зимой. Увеличение резистентности к холоду у представителей всех 3 групп может сопровождаться накоплением низкомолекулярных антифризов (полиолы до 4,8 %, сахара до 0,45 %), но у зимующих в замёрзшем состоянии личинок *D. varians* их не обнаружено. Большинство подробно исследованных нами видов личинок щелкунов, несмотря на разные стратегии холодоустойчивости, способны длительно переносить  $-25^{\circ}\text{C}$ , что достаточно в средние по суровости годы для зимовки на глубине 7–10 см на большей части низкогорий региона. Лишь личинки *D. varians* в замёрзшем состоянии выживают при температуре ниже  $40^{\circ}\text{C}$ . Сопоставление приведённых данных с материалами по зимним минимальным температурам в местах зимовки массовых видов даёт основание предполагать, что биотопическое распределение личинок жуков-щелкунов определяется не зимними факторами.

**Abstract.** Biotopical distribution and resistance to cold of click beetles (Coleoptera, Elateridae) were studied in the

basin of the Upper Kolyma, a region with extremely cold and long winter. Of the 45 species inhabiting the region, 16 are common, but only three occur in different habitats. Supercooling points were measured at wintering insects (larvae of 9 species, imagoes and larvae of 4 species), as well as thresholds of long-term tolerated temperature, content of water, reserved and cryoprotective substances (lipids, polyols, sugar). All three known strategies of resistance to cold for invertebrates were revealed in the family Elateridae. Supercooling prevails (in larvae of 8 and imagoes of 3 species), beetles *Hypnoidus hyperboreus* and larvae *Denticollis varians* winter in frozen state. Protective dehydration is peculiar to larvae of *Hypnoidus hyperboreus*, *Oedostethus kolymensis*, *Oe. nubilus* and *Oe. mediocris*; water content in their bodies decreases from 70 % in the summer to 30 % in the winter. An increase in resistance to cold by representatives of all three groups can be accompanied by an accumulation of low molecular cryoprotective substances (polyols up to 4.8 %, sugar up to 0.45 %); however, these were not found in larvae of *Denticollis varians* wintering in a frozen state. Most of the species of click beetle larvae examined in detail, despite different strategies of resistance to cold, can tolerate  $25^{\circ}\text{C}$  for a long time, which is sufficient for wintering at a depth of 7–10 cm over the most part of low-mountain relief of the region during moderately harsh winters. Only larvae of *D. varians* survive temperatures below  $40^{\circ}\text{C}$  in a frozen state. Comparison of those data and minimal temperature in winter habitats leads one to suppose that biotopical distribution of click beetle larvae is not determined by winter factors.

Жуки-щелкуны (Elateridae, Coleoptera) представлены в фауне России более чем тремя сотнями видов, часть которых обитает в наиболее холодном регионе страны — на северо-востоке Азии. В бассейне верховий Колымы фауна насчитывает 45 видов, т.е. значительно обеднена по сравнению с соседними территориями [Cherepanov, 1957, 1965; Bessolitsyna,

1987]. Представляет интерес степень приспособленности этих насекомых к обитанию в условиях длительной и крайне холодной зимы, а также реализуемые ими стратегии адаптаций.

Зимующие беспозвоночные животные используют три основные стратегии переживания отрицательных температур. Большинство зимует в состоянии переохлаждения, оставаясь в физическом смысле не замёрзшими при температурах ниже 0 °С благодаря накоплению антифризов и снижению температур замерзания и переохлаждения. Менее широко распространена способность переносить замерзание (т.е. образование льда в теле); кристаллизация происходит, как правило, при небольших отрицательных температурах в присутствии криопротекторов различной природы, обеспечивающих защиту клеточных структур и макромолекул. Третья стратегия — защитная дегидратация — выявлена лишь у нескольких видов беспозвоночных животных. Она сопряжена с потерей почти всей осмотически активной воды, что ведёт к увеличению концентрации жидкостей тела и снижению температуры замерзания при незначительном переохлаждении [Low..., 2010]. Представителям отдельного отряда насекомых обычно свойственна одна стратегия холодоустойчивости, изредка — две [Sinclair et al., 2003].

Предугадать, какие стратегии холодоустойчивости используют зимующие стадии шелконов и какие температуры они выдерживают в бассейне верховий Колымы, не представлялось возможным. Определив пороги переносимых температур, можно было попытаться оценить связь биотопического распределения насекомых с минимальными температурами в почве. Выяснение названных вопросов составило предмет настоящей статьи.

## Район работ, материал и методы

**Район работ.** Основные исследования проведены на стационаре «Абориген» (62° с.ш., 149°30' в.д.) ИБПС ДВО РАН в бассейне верховий Колымы. Климат региона ультра континентальный с крайне холодной и продолжительной зимой. Здесь (метеостанция Усть-Омчуг) среднемесячная температура воздуха в январе достигает –34,1 °С, а средний из абсолютных минимумов –51 °С [Nauchno-prikladnoi spravochnik..., 1990]. Из-за различного сочетания факторов, формирующих зимний термический режим почв, диапазон минимальных температур в верхнем 20-см слое почвы составляет от –10 до –40 °С. Продолжительность периода с отрицательными среднесуточными температурами около 7 месяцев (с октября до начала мая) как в воздухе, так и в верхнем 20 см слое почвы. В районе работ повсеместно распространена многолетняя мерзлота, мощность протаивающих за тёплый сезон грунтов варьирует от 0,4 до 2,5 м [Alfimov, 1984, 1985].

На рассматриваемой территории господствуют лиственничные редколесья и редины, а на выпуклых

дренированных элементах рельефа — кедровый стланник. В ландшафтный фон небольшими пятнами вкраплены ольховники, осинники, березняки, разного рода луга, в том числе ксерофитные, и реликтовые степи.

Подробные характеристики условий примерно 100 различных местообитаний в бассейне верховий Колымы, включая температуры воздуха и почв, опубликованы ранее [Alfimov, 2005; Alfimov et al., 2009, 2011; Berman et al., 2010 и др.].

**Материал.** Имаго и личинки элатерид обитают в одних и тех же биотопах. Зимуют имаго в подстилке и поверхностном слое почвы — не глубже 15 см. Личинки могут уходить в более глубокие слои в зависимости от субстрата почвы. Летние и зимние местообитания совпадают. Элатериды, как правило, имеют многолетний цикл развития (от 3 до 5 лет), специально нами не изучавшийся. В летнее время их *Tn* зависит от физиологического состояния (питающиеся, не питающиеся, линяющие и т.д.), но специального его исследования не проводили. Зимуют личинки разного размера и, очевидно, разного возраста. Различий в их холодоустойчивости выявить не удалось даже в тех случаях, когда выборки были достаточно большими. С разной степенью детальности мы исследовали холодоустойчивость 13 видов жуков-щелкунов: *Ampedus sobrinus* Motschulsky, 1860, *Denticollis varians* Germar, 1846), *Hypnoidus hyperboreus* (Gyllenhal, 1827), *Limonius koltzei* Reitter, 1895, *Oedostethus kolymensis* Dolin et Bessolitzina, 1990, *Oe. mediocris* (Gurjeva, 1972), *Oe. nubilus* (Bessolitzina, 1974), *Orithales serraticornis* (Paykull, 1800), *Prosternon sericeum* (Gebler, 1824), *Selatosomus impressus* (Fabricius, 1792), *S. gloriosus* (Kishii, 1955), *S. melancholicus* Fabricius, 1798, *Sericus brunneus* (Linnaeus, 1758). Выбор объектов для изучения определялся по двум критериям: возможность прижизненного определения до вида и высокая численность (даже для оценочного суждения о холодоустойчивости необходим анализ нескольких десятков особей). Личинки рода *Ampedus* определяют сложно. С большей вероятностью они принадлежат *Ampedus sobrinus* Motschulsky, 1860, нежели *Ampedus silvaticus* Gurjeva, 1977. С целью выявления биотопического распределения проводили учёт численности личинок щелкунов путём ручной разборки от 8 до 32 почвенных проб размером 25x25 см; глубина взятия проб 30 см. Распределение «обычных» видов, встречающихся во многих биотопах, но не имеющих высокой численности, и «массовых» — достигающих высокой численности во многих или некоторых биотопах, охарактеризовано ниже. Детальное описание пространственного распределения и численности шелконов — предмет отдельной публикации. Для зимних экспериментов шелконов собирали поздней осенью в характерных для каждого вида местообитаниях, раскладывали в пластиковые контейнеры размером 10x5x3 см с почвой, взятой с места сбора, по 20–50 штук и помещали до экспериментов в закры-

тый утеплённой крышкой почвенный шурф (своего рода погреб). В нём насекомые проходили акклимацию при максимально приближенном к природному температурном режиме, при котором минимумы не опускались ниже  $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , что соответствует условиям в почве наиболее теплых биотопов. Для определения зимней смертности подготовленные для экспериментов серии по 25–50 особей каждого вида извлекали из почвенного шурфа и медленно нагревали до комнатной температуры. Помимо личинок всех названных видов, удалось собрать также небольшие серии имаго *H. hyperboreus*, *O. serraticornis*, *S. melancholicus*, *S. brunneus*.

**Критерии и методы определения холодоустойчивости.** Основными критериями холодоустойчивости традиционно служат температура максимального переохлаждения ( $T_n$ ) (мера устойчивости к кратковременному воздействию холода) и/или пороги 50 % и 100 % гибели (мера устойчивости при длительной экспозиции).

Для измерения  $T_n$  и содержания воды насекомых выбирали из ёмкости с оттаивающей почвой, находившейся в термостате, помещали в бокс на «снежную баню», где они находились не более двух часов перед измерениями. Охлаждение небольшого объёма дистиллированной воды, как правило, приводит к ее переохлаждению — сохранению жидкого состояния до температур  $-15\text{...}-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , затем при температуре максимального переохлаждения происходит замерзание, и температура скачком повышается до  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , т.е. до температуры замерзания ( $T_z$ ). При охлаждении насекомого  $T_n$  и  $T_z$  контролируются рядом факторов, таких как осмотическая концентрация растворов и наличие специфических веществ (фактор термального гистерезиса) [Insects..., 2010], снижающих обе температуры.  $T_n$  регистрировали медь-константановой термопарой в момент скачка температуры при кристаллизации жидкостей тела охлаждаемого насекомого. Получаемую также при записи процесса кристаллизации температуру замерзания ( $T_z$ ) использовали для сравнения летних и зимних серий насекомых в качестве вспомогательной характеристики для оценки степени переохлаждения. В зависимости от доступности материала  $T_n$  измеряли у 30–60 особей каждого вида. Устойчивость к длительному воздействию холода оценивали по температуре, при которой погибает половина особей после суточной экспозиции ( $LT_{50\%}$ ). Для её определения от 3 до 14 выборок по 20–50 особей экспонировали при 3–8 температурах с шагом 3–5  $^{\circ}\text{C}$ .

Последовательность работ следующая. Контейнеры с зимовавшими в мягких условиях насекомыми доставали из термостата и, в зависимости от количества животных, в первую очередь измеряли  $T_n$ , во вторую — проводили их пробуждение в лаборатории. Если  $T_n$  всей выборки выше температуры зимовки, то, скорее всего, вид устойчив к замерзанию; если у части выборки ниже — вид, зимующий либо в состоянии переохлаждения, либо в состоянии

защитной дегидратации. Их можно разделить по величине переохлаждения ( $T_n - T_z$ ): у дегидратирующихся переохлаждение уменьшается от лета к зиме, у переохлаждающихся — увеличивается.

У видов со 2 и 3 стратегиями по соотношению  $T_n$  и температуры зимовки (в термостате) отбраковываются все  $T_n$  выше температуры зимовки, как принадлежащие погибшим особям. Мы не знаем заранее, кто погиб, и не можем узнать этого в принципе, т.к. при пробуждении характеристики значительно меняются. Отбраковываются также все значения с какими-либо аномалиями кривой замерзания, так как они могут также принадлежать погибшим особям ещё с осени и успешным, например, подгнить или подсохнуть. Далее, при наличии зимующих насекомых, контейнеры непосредственно из зимовочного термостата без нагрева переносятся в климатическую камеру, где охлаждаются со скоростью не более 6  $^{\circ}\text{C}$  в сутки. По достижении заданной температуры одна серия переносится в термостат с постоянной температурой, где выдерживается 24–30 часов (при такой экспозиции зависимость смертности от времени несущественна), остальные охлаждаются дальше по запланированной схеме.

Детальное описание термопар, методов их калибровки, термостатного оборудования, обоснование скоростей охлаждения, а также методы анализа химических веществ опубликованы ранее [Вегман et al., 2010; Leirikh, Meshcheryakova, 2015]. Дополним, что содержание воды в личинках, предварительно взвешенных с точностью до 0,1 мг, рассчитывали после их высушивания до постоянного веса при 100  $^{\circ}\text{C}$ .

## Результаты и обсуждение

**Биотопическое распределение.** Из 45 обнаруженных в верховьях Колымы щелкунов постоянно встречаются («обычные» и «массовые») 16 видов. Наиболее экологически лабильны — с широким спектром населяемых местообитаний — три: мезофильный *D. varians* и два мезоксерофильных *H. hyperboreus* и *Oe. kolymensis*. *Ampedus sobrinus* Motschulsky, 1860 также экологически лабильный вид, населяющий широкий спектр местообитаний за счёт способности развиваться не только в разлагающейся древесине, но и в органогенном горизонте почвы.

Так личинки *D. varians* встречаются в органогенном горизонте почв повсеместно, включая северные склоны с листовничными редколесьями и ольховниками (из *Duschekia fruticosa*), горные тундры различных вариантов до высоты примерно 1500 м н.у.м., но отсутствуют в ксероморфных местообитаниях. Наибольшая зарегистрированная численность — 28 ос./м<sup>2</sup> (вейниковый березняк из *Betula lanata*); обычная численность — в пределах первого десятка. *D. varians* развивается, как правило, в органогенном горизонте почвы, а не в гниющей древесине, как это свойственно виду на юге лесной зоны [Cherapanov, 1957]. Другой ксилобионт — *Ampedus*

*sobrinus* — в бассейне верховий Колымы также развивается в органическом горизонте почв, а не в древесине. Почвообитающие *H. hyperboreus* и *Oe. kolymensis* занимают вторую половину гидротермического градиента: практически все ксероморфные и некоторые наиболее тёплые из мезофильных местообитаний. Остальные обычные и массовые виды имеют более узкие и чётко очерченные требования к гидротермическим условиям. Их можно условно объединить в несколько групп.

Ксерофилы — *Oedostethus simplicipunctatus*, *Oe. mediocris* — приурочены к сухим водораздельным пространствам на высотах от 600–700 м н.у.м. и, по крайней мере, до 1800 м, занятым травянистой растительностью при доминировании осочки *Carex rupestris* (26 ос./м<sup>2</sup>) или сухими кустарничково-лишайниковыми горными тундрами с кедровым стлаником (18–25 ос./м<sup>2</sup>). На осочковых пустошах личинки сосредоточены в основном под редкими кустами кедрового стланика, в горных тундрах — напротив, под кустами их много меньше, что, несомненно, связано с распределением влаги в почве.

Термоксерофилы — *L. koltzei* и *P. sericeum*. Оба вида в отличие от двух предыдущих связаны только с сухими (и очень сухими), очень тёплыми местами, например, степными группировками, ксероморфными лугами, парковыми с ксероморфной растительностью лиственничниками и осинниками южных склонов.

Мезоксерофилы — *S. impressus*, *S. melancholicus*, *S. gloriosus*, *Anostirus boeberi* (Germar, 1824), *Oe. nubilus*, *O. serraticornis*. Эта группа видов неоднородна по требованиям к теплу и влаге, но в целом все они приурочены к тёплым и относительно влажным и, главное, не пересыхающим местам, т.е. наиболее гидротермически «мягким» в нашем районе. Как правило, такие участки вкраплены в выше названные ксероморфные лиственничники, березняки, осинники и различные луга на южных склонах. Особо отметим последний вид, в наибольшей мере связанный со слецифическим местообитанием — послепожарными мезофильными группировками, в которых господствуют мхи рода *Polytrichum*, образующие сплошной ковер с высотой растений до 2 см.

Мезогигрофилы — *S. brunneus* и *A. sobrinus*. Личинки первого вида в наибольших количествах встречаются на заболоченных моховых с кустарничками шлейфах — морошково-сфагновых, багульниково-сфагновых, травяно-политрихумовых (мхи длиной до 10–15 см), голубично-осоково-моховых и т.д. Личинки *A. sobrinus* находили также на заболоченных шлейфах и на болотах, но в основном в крупных моховых кочках-подушках с кустарничками, корни которых вместе с растительным опадом образуют своеобразный рыхлый торф без каких-либо остатков древесины. Оба вида максимально далеко проникают в зональные тундры [Cherapanov, 1957; Chernov et al., 2014] и по отношению к летним температурным условиям — несомненные криофилы.

Таким образом, основные черты распределения массовых видов щелкунов могут быть сформулированы следующим образом. Поскольку в исследуемом районе преобладают сырые и холодные биотопы, наиболее распространены виды, связанные с ними. Прежде всего, это криофильные *S. brunneus*, *A. sobrinus* и экологически пластичный *D. varians*. Последний вид по сравнению с двумя предыдущими проникает даже в наиболее холодные места (например, болото в горной тундре на 1250 м н.у.м., северные склоны с лишайниково-моховыми редколесьями на 500–800 м н.у.м.). Широкий набор тёплых и умеренно влажных биотопов, но в совокупности занимающих небольшие площади, населяют *Oe. kolymensis* и *H. hyperboreus*, а криоксерофитные группировки — *Oe. simplicipunctatus*. Значительная часть массовых видов (8 из 15) — термо- и мезоксерофилы — обитает в интразональных (степные и остепненные) и вторичных (послепожарные луга южных склонов) сообществах.

#### **Пределы и стратегии холодоустойчивости.**

Литературных данных о холодоустойчивости этой группы не много, и они касаются насекомых из районов с умеренно холодным климатом [Sømme, 1982]. *Tn* изучавшихся имаго *Elater balteatus* Linnaeus, 1758 и *Melanotus rufipes* Herbst, 1784 не опускались ниже –19 °C; у первого вида в качестве антифриза был обнаружен глицерин. У имаго нескольких таксонов элатерид впоследствии были выявлены белки термального гистерезиса [Duman, 1979; Duman et al., 2004], связанные со способностью этих насекомых зимовать в замёрзшем состоянии при температурах вплоть до –27 °C (*Melanotus* sp.).

Изученные нами 13 видов щелкунов могут быть подразделены на три группы в соответствии с тремя использованными стратегиями перенесения низких зимних температур.

Первая группа объединяет большую часть изученных видов, они зимуют в состоянии переохлаждения. Это личинки и имаго *O. serraticornis*, *S. melancholicus*, *S. brunneus*, личинки *L. koltzei*, *S. gloriosus*, *S. impressus*, *P. sericeum*, *Ampedus sobrinus*.

Летом *Tn* личинок этих видов, как правило, составляют в среднем от 11 °C (*Ampedus* sp.) до 3,5 °C (*P. sericeum*), а наиболее низкие значения отдельных особей достигают –13...–15 °C; *Tз* — около –2...–3 °C (табл. 1). Поскольку их физиологическое состояние и возрастной состав не определяли, представленные значения отражают лишь диапазон летних температур максимального переохлаждения. У двух видов — *O. serraticornis* и *Ampedus* sp. встречались личинки с очень низкими значениями *Tn* (–22...–28 °C), при этом их *Tз* была лишь –2...–3 °C. Столь значительное переохлаждение может быть связано с процессом линьки, т.к. при прекращении питания из кишечника удаляется пища, частицы которой служат центрами кристаллизации, способствующими замерзанию при более высоких температурах. Имаго летом не исследовали.

Таблица 1. Показатели холодоустойчивости (°C) личинок и имаго исследуемых видов жуков-щелкунов  
 Table 1. Cold hardiness (°C) at imagoes and larvae of click beetles

Вид	Стадия	Сезон	П, %	Тп	Тз	Δ	п (п исх.)	ЛТ <sub>50%</sub> , °C
Группа I — виды, зимующие в состоянии переохлаждения								
<i>Ampedus sobrinus</i>	L	лето		-10,9±1,8	-3,0±0,7	7,9±1,2	9	
	L	зима	0	-31,2±0,3	-15,5±0,6	15,8±0,6	29	-
<i>Limonius koltzei</i>	L	лето		-8,2±0,9	-2,4±0,2	5,8±0,9	6	
	L	зима	32	-27,8±0,7	-11,0±0,6	16,8±0,5	26 (56)	-25
				-11,8±0,6	-4,0±0,2	7,8±0,4	30 (56)	
<i>Orithales serraticornis</i>	L	лето		-9,1±0,6	-2,4±0,6	6,8±0,6	25	
	L	зима	36	-28,2±0,3	-11,9±0,5	16,3±0,3	54 (73)	-25
				-14,5±0,9	-5,1±0,4	9,4±0,4	19 (73)	
<i>Orithales serraticornis</i>	Im	зима	-	-27,5±1,2	-11,6±1,1	15,9±1,8	11 (39)	-
				-10,3±0,6	-4,5±0,5	6,0±0,3	28 (39)	
<i>Prosternon sericeum</i>	L	лето		-3,5±0,9	-1,5±0,3	1,9±0,9	6	
	L	зима	17	-28,7±0,8	-14,6±1,0	14,1±0,8	25 (37)	-
				-12,5±1,0	-7,0±0,7	5,5±0,9	12 (37)	
<i>Selatosomus melancholicus</i>	L	лето		-7,5±0,7	-2,2±0,3	5,3±0,6	23	
<i>Selatosomus melancholicus</i>	L	зима	93	-19,3±0,9	-8,6±1,1	10,8±0,9	13 (52)	-
				-8,6±0,6	-3,3±0,2	5,3±0,4	39 (52)	
	Im	зима	50	-20,0±2,4	-7,3±1,2	12,7±1,8	7	-
<i>Selatosomus gloriosus</i>	L	зима	64	-26,5±0,6	-10,9±0,9	15,6±0,6	30 (55)	-
				-14,6±0,9	-5,3±0,5	9,3±0,8	25 (55)	
<i>Selatosomus impressus</i>	L	зима	95	-9,0±0,9	-2,9±0,3	6,1±0,8	21	-
<i>Sericus brunneus</i>	L	лето		-5,5±0,8	-2,0±0,3	3,5±0,9	5	
	L	зима	0	-26,4±0,6	-10,3±0,6	16,0±0,4	31(47)	-
	Im	лето		-7,8±0,6	-1,8±0,1	6,1±0,3	13	
	Im	зима	-	-28,7±0,8	-13,4±1,6	15,3±1,0	4	-
Группа II — виды, переносящие замерзание								
<i>Denticollis varians</i>	L	лето		-7,0±0,3	-2,2±0,1	4,9±0,3	31	
	L	зима	8	-8,9±0,2	-3,4±0,1	5,4±0,2	32	-43
<i>Hypnoidus hyperboreus</i>	Im	лето		-3,8±0,2	-2,1±0,1	1,8±0,2	33	
	Im	зима	20	-9,6±0,4	-4,9±0,2	4,5±0,3	29	-
Группа III — виды, зимующие в состоянии защитной дегидратации								
<i>Hypnoidus hyperboreus</i>	L	лето		-7,1±0,4	-2,0±0,2	5,1±1,2	22	
	L	зима	21	-25,7±0,8	-24,8±0,4	0,9±0,1	25 (36)	-23
				-5,8±1,1	-2,9±0,6	2,9±0,7	11 (36)	
<i>Oedostethus mediocris</i>	L	лето		-10,9±0,7	-3,4±0,5	7,5±0,4	43	
	L	зима	5	-27,8±0,8	-26,0±0,9	1,8±0,2	17 (38)	-25
				-14,8±1,0	-12,6±1,2	2,2±0,5	21 (38)	

Таблица 1. (продолжение)  
Table 1. (continuation)

Вид	Стадия	Сезон	П, %	Tп	Tз	Δ	n (n исх.)	ЛТ <sub>50%</sub> , °C
<i>Oedostethus nubilis</i>	L	лето		-7,3±0,2	-2,6±0,2	4,7±0,2	21	
	L	зима	24	-27,9±1,0	-26,0±0,8	1,9±0,3	25 (50)	-23
				-15,1±0,8	-13,1±1,0	2,0±0,4	25 (50)	
<i>Oedostethus kolymensis</i>	L	лето		-5,1±0,3	-2,9±0,4	2,2±0,3	7	
	L	зима	56	-23,2±1,5	-20,0±2,3	3,2±1,3	23 (39)	-
				-8,7±0,7	-4,8±1,0	3,7±0,5	16 (39)	

Примечания: приведены средние значения со стандартной ошибкой средней ( $x - se$ ); прочерк — нет данных; характеристики погибшей во время зимовки части выборки выделены курсивом; П — доля погибших насекомых по результатам лабораторного пробуждения, %; Δ — переохлаждение =  $T_n - T_z$ ; n исх. — полный размер выборки без разделения на живых и погибших; L — личинки, Im — имаго.

Note: mean values with standard error of the mean ( $x - se$ ) are shown; dash — no data; data of perished part of sample printed in italics; П — fraction of dead insects after the control reviving, %; Δ — supercooling =  $T_n - T_z$ ; n исх. — complete size of sample; L — larvae, Im — imagoes.

Для определения зимней смертности подготовленные для экспериментов серии насекомых в течение 6 мес. хранились в закрытом почвенном шурфе при температуре не ниже  $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ . За время зимовки при мягких условиях смертность не отмечена у личинок *Ampedus sobrinus* и *S. brunneus*; составила 17–36 % у личинок *P. sericeum*, *L. koltzei*, *O. serraticornis* и оказалась очень велика (75–100 %) у имаго *O. serraticornis* и личинок *S. melancholicus*, *S. gloriosus* и *S. impressus*. Причины значительной гибели зимующих особей части видов не ясны.

Полученные результаты измерений  $T_n$  не позволяют сделать вывод о предельной резистентности, а лишь высказать предположение о способе перенесения низких температур и возможном диапазоне холодоустойчивости. В соответствии с долей успешно перенесших зимовку животных рас-

пределения  $T_n$  всех видов этой группы имеют растянутый вид: отдельные значения заполняют интервал температур от  $-7\text{...}-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  до  $-30\text{...}-35\text{ }^{\circ}\text{C}$  (рис. 1);  $T_z$  меняются много меньше. Все это свидетельствует о том, что по каким-то причинам часть особей не прошла подготовки к зимовке, их холодоустойчивость практически не изменилась по сравнению с летней. Поэтому для каждого вида проводилась отбраковка наиболее высоких значений  $T_n$  с учётом доли живых особей при лабораторном зимнем оживлении и вида распределения. В большинстве случаев число погибших особей сопоставимо с числом успешно перезимовавших. В таблице 1 приведены средние для обеих частей разделённой таким способом выборки. Далее при анализе речь пойдет лишь о характеристиках жизнеспособной её части.

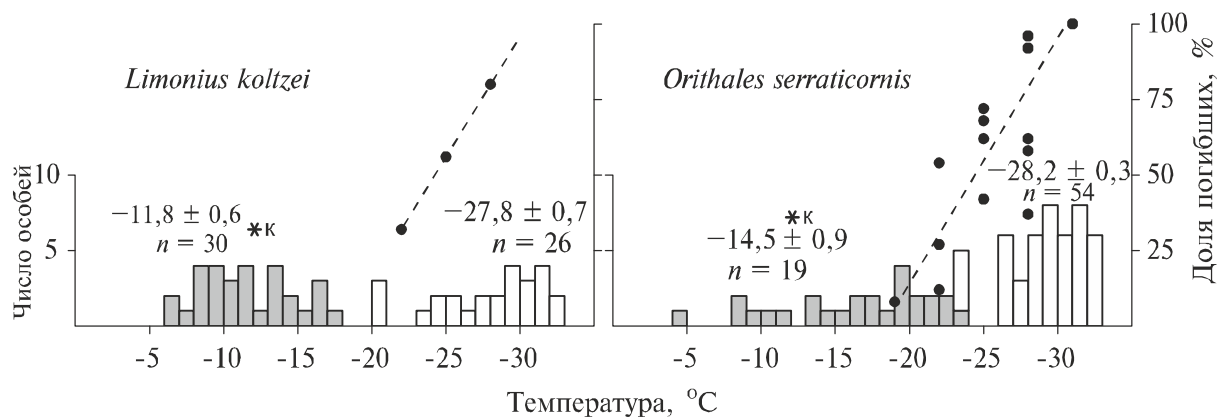


Рис. 1. Распределение температур максимального переохлаждения (столбчатая диаграмма) и зависимость доли гибнущих за 1 сутки личинок *Orithales serraticornis* и *Limonius koltzei* от температуры экспозиции (точки — выборки по 25 шт.). Звездочка — доля особей, погибших во время зимовки, соответствующие им  $T_n$  заштрихованы.

Fig. 1. Distribution of the supercooling points (columns) and mortality of *Orithales serraticornis* and *Limonius koltzei* larvae after 24 hours of exposure in relation to temperature (points). The SCP values of the larvae that died during overwintering are shaded. An asterisk indicates per cent of dead larvae after the control reviving. Each point corresponds to a sample of 25 individuals.

Материалы по *S. melancholicus* и *S. impressus* недостаточны для заключения о холодоустойчивости (см. табл. 1); отметим лишь, что наиболее низкие значения *Tn* летом достигают у *S. melancholicus*  $-10...-13^{\circ}\text{C}$ , тогда как зимой и у личинок, и у имаго диапазон составляет  $-20...-28^{\circ}\text{C}$ ; *Tz* личинок как летом, так и зимой лежат около  $-2...-3^{\circ}\text{C}$ . *S. impressus* летом не исследовали, зимой минимальные значения *Tn* занимают область  $-16...-18^{\circ}\text{C}$ ; разница между *Tn* и *Tz* у этих видов достигает  $-12^{\circ}\text{C}$  (см. табл. 1), что и позволяет отнести их к группе зимующих в состоянии переохлаждения.

Зимой *Tn* личинок и имаго остальных видов этой группы составляют  $-26,5...-31,2^{\circ}\text{C}$  (см. табл. 1); *Tz* всех серий насекомых меняются в диапазоне  $-10...-13^{\circ}\text{C}$ , переохлаждение достигает  $15-17^{\circ}\text{C}$ . Понижение *Tn* личинок от лета к зиме происходит на  $20-25^{\circ}\text{C}$ , а *Tz* на  $8-12^{\circ}\text{C}$ .

Для зимующих личинок этой группы видов характерно высокое содержание липидов: до 17 % у *O. serraticornis* при отсутствии запасов гликогена. Специфических холодозащитных веществ немного: от 0,2 % полиолов у *S. brunneus* до 0,9 % у *P. sericeum*, глюкозы — 0,1–0,3 %. Содержание воды зимой уменьшается у *O. serraticornis* на 4–8 %, у *P. sericeum* — на 10 % (табл. 2).

Устойчивость к длительному воздействию низких температур определяли у двух видов этой группы: *O. serraticornis* и *L. koltzei* (см. рис. 1). Температуры, превышающие *Tn* на 4–5 °C, ведут к гибели зимующих личинок. Отличающаяся от контроля смертность личинок *O. serraticornis* наблюдается при температуре ниже 22 °C, гибель половины особей происходит около 25 °C, всей выборки — при  $-31^{\circ}\text{C}$ . Количество личинок *L. koltzei* было недостаточно для подробного исследования выживания при низких температурах, но полученные данные указыва-

ют на зависимость, близкую к выявленной у *O. serraticornis*.

Вторая группа включает зимующих в замёрзшем состоянии личинок *D. varians* и имаго *H. hyperboreus*. От лета к зиме понижение *Tn* и *Tz* у них незначительно (см. табл. 1). Недостаточное количество имаго *H. hyperboreus* не позволило определить летальную температуру 50 % смертности, но после зимовки при  $-15^{\circ}\text{C}$  выжило 80 % особей.

Устойчивость *D. varians* к воздействию холода очень велика, при температурах вплоть до  $-35^{\circ}\text{C}$  смертности нет, при  $40^{\circ}\text{C}$  погибает только 30–40 % особей (рис. 2); до более низких температур личинок не охлаждали из-за отсутствия термостатов.

*Denticollis varians*

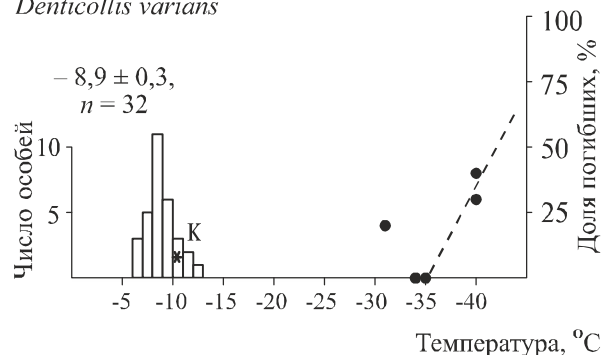


Рис. 2. Распределение температур максимального переохлаждения (столбчатая диаграмма) и зависимость доли гибнущих за 1 сутки личинок (точки — выборки по 25 шт.) *Denticollis varians* от температуры. \* — доля особей, погибших во время зимовки.

Fig. 2. Distribution of the supercooling points (columns) and mortality of *Denticollis varians* larvae after 24 hours of exposure in relation to temperature (points). An asterisk (\*) indicates per cent of dead larvae after the control reviving.

Таблица 2. Содержание некоторых веществ в теле личинок жуков-щелкунов (% от сырой массы)  
Table 2. Content of some substances in body of click beetles (% of wet weight)

Вид	Сезон	Вода	Полиолы	Глюкоза	Гликоген	Липиды
<i>Denticollis varians</i>	лето	58,6±1,6	—	—	—	—
	зима	57,7±1,1	0,36	0,2	0,2	11,2
<i>Hypnoidus hyperboreus</i>	зима	—	2,85	0,11	0,7	11,3
<i>Limonius koltzei</i>	лето	60,4±2,1	—	—	—	—
	зима	—	0,6	0,17	0,1	10,9
<i>Oedostethus mediocris</i>	лето	64,8±0,9	—	—	—	—
	зима	43,1±3,2	4,2	0,45	0,2	18,3
<i>Oedostethus nubilus</i>	лето	57,7±1,5	—	—	—	—
	зима	44,1±4,5	4,8	0,46	0,17	25,0
<i>Orithales serraticornis</i>	лето	61,6±1,2	0,12	0,1	1,4	8,2
	зима	58,1±2,8	0,3	0,1	0,2	17,0
<i>Prosternon sericeum</i>	лето	62,6±1,0	—	—	—	—
	зима	52,6±2,5	0,9	0,3	0,14	11,4
<i>Selatosomus gloriosus</i>	зима	—	0,7	0,14	0	10,2
<i>Sericus brunneus</i>	лето	71,0±2,2	0,2	0,14	0,13	6,2

Примечание: прочерк — отсутствие данных.  
Note: dash — no data.

Высокая холодоустойчивость личинок *D. varians* не связана с накоплением полиолов, снижение содержания воды в личинках в зимнее время не достоверно, накопление глюкозы также не выявлено, велико лишь количество липидов — 11,2 % (см. табл. 2). Возможно, в обеспечении холодоустойчивости этого вида участвуют антифризные протеиды, обнаруженные у некоторых элатерид [Duman et al., 2004].

Третью группу видов образуют личинки *H. hyperboreus* и двух видов рода *Oedostethus*, зимующие в состоянии защитной дегидратации. Их  $T_n$  близки к значениям первой группы. Отличие состоит в сильном снижении также их  $T_z$  (см. табл. 1). Переохлаждение (как разница между  $T_n$  и  $T_z$ ) при этом у большинства видов с 5–7 °C летом уменьшается до 1–2 °C зимой.

Подобный эффект сопровождается сочетанием нескольких факторов. Содержание резервных липидов достигает у *Oe. mediocris* и *Oe. nubilus* 18–25 %, количество глюкозы также несколько повышено (0,45 %); кроме того, наблюдается накопление полиолов от 3 % у *H. hyperboreus* до 4,2–4,8 % у *Oe. mediocris* и *Oe. nubilus*. Основную роль в увеличении концентрации гемолимфы (и тем самым в снижении  $T_z$ ) играет значительное уменьшение содержания воды в теле этих личинок: в среднем на 14 % у *Oe. nubilus* и 21 % у *Oe. mediocris*.

Наиболее подробно исследовано изменение содержания воды в зависимости от массы личинок *Oe. mediocris*. Летом доля воды падает с увеличением их размера и составляет  $72\% \pm 3,0\%$  при массе менее 1 мг,  $67,4 \pm 2,5\%$  — от 1 до 2 мг,  $65,8 \pm 1,4\%$  — от 2 до 3 мг,  $63,21,9\%$  — от 3 до 4 мг и  $60,2 \pm 1,8\%$  при массе более 4 мг. Возможно, это связано с накоплением резервных веществ, скорее всего, гликогена. Зимой, напротив, у самых мелких личинок отмечено наименьшее содержание воды: 28–32 % при массе 1–2 мг, и 48 % при массе 2,5–3 мг [Берман и др., 2013].

Однако, как показывает оживление серии личинок, подобранных по размеру и внешнему виду идентично серии для определения содержания воды, успешно пробуждаются из зимовки практически все, в том числе и с зимним содержанием воды 27–30 %. Эффект уменьшения доли воды в насекомых, находящихся в диапаузе, широко известен, однако, как правило, оно составляет 10–12 % в интервале содержания в теле 50–70 % и не играет определяющей роли в зимней холодоустойчивости. В данном же случае у отдельных особей содержание воды уменьшается с 70 до 30 %, т.е. более чем вдвое. Очевидно, мы имеем дело с адаптацией по типу защитной дегидратации.

Защитная дегидратация в качестве стратегии обеспечения холодоустойчивости свойственна некоторым мелким беспозвоночным животным с проникаемыми для паров воды покровами, зимующим в замёрзшей почве [Low temperature..., 2010]. В общем случае, дегидратация при отрицательных температу-

рах — результат физико-химических процессов в замерзающей среде, поэтому организмы с проникаемыми покровами теряют воду вплоть до выравнивания давления паров воды в теле и вне его.

Защитная дегидратация впервые описана у коконов дождевых червей [Holmstrup, 1994], затем выявлена у арктической ногохвостки *Onychiurus arcticus* [Worland et al., 1998], энхитреид [Pedersen, Holmstrup, 2003] и яиц нескольких видов слизней [Berman et al., 2011]. Возможно, названной стратегией обладают также личинки антарктической хирономиды *Belgica antarctica*, проводящие 7–8 месяцев при температурах  $-1... -3$  °C и высокой сухости, теряя до 40 % воды [Benoit et al., 2009]. Однако при охлаждении во влажной среде большая часть личинок хирономиды замерзает из-за инокуляции кристаллами льда и в замёрзшем состоянии выдерживает до  $-15$  °C [Elnitsky et al., 2008]. Очевидно, в зависимости от условий среды хирономида может зимовать как в замёрзшем, так и в дегидратированном состоянии.

Определение устойчивости к длительному воздействию низких температур проводилось у *H. hyperboreus*, *Oe. mediocris* и *Oe. nubilus*. Как и у видов первой группы, гибель половины особей при суточной экспозиции отмечена при  $-23... -25$  °C, но устойчивость части особей выше: около 10 % личинок выживает и при температуре  $-31$  °C (рис. 3).

Обобщая приведённые в разделе материалы (рис. 4), можно сделать вывод, что все изученные виды, по-видимому, способны длительно переносить температуры не ниже  $-25$  °C. Исключение составляет только *D. varians*, летальная температура 50 % смертности которого лежит ниже  $-40$  °C. При этом наиболее зависимыми от термических условий оказываются зимующие в переохлажденном состоянии виды, для которых средняя температура максимального переохлаждения совпадает с порогом 100 % смертности. Напротив, у зимующих в состоянии защитной дегидратации видов при той же, как и у первой группы, средней  $T_n$  около  $-28$  °C, до 10 % особей выживают после суточной экспозиции при температуре  $-31$  °C, что обеспечивает им большой резерв холодоустойчивости.

**Связь биотопического распределения, температурных условий зимовки и холодоустойчивости.** Учёты личинок жуков-щелкунов проводились в 63 различных биотопах в бассейне верховой Колымы. Высокая численность (более 20 ос./м<sup>2</sup>) отмечена лишь в 13 случаях, в то время как на подавляющей части территории и в большинстве обследованных биотопов (36 из 63) их количество не превышало 10 особей на 1 м<sup>2</sup>.

Диапазон термических условий в поверхностных горизонтах почвы в бассейне верховой Колымы, как мы упоминали выше, очень широк. На сухих участках при небольшой высоте снежного покрова минимумы могут опускаться ниже  $-40$  °C (табл. 3, № 10), а в случае благоприятного сочетания влажности почвы, характера напочвенного покрова и мощности



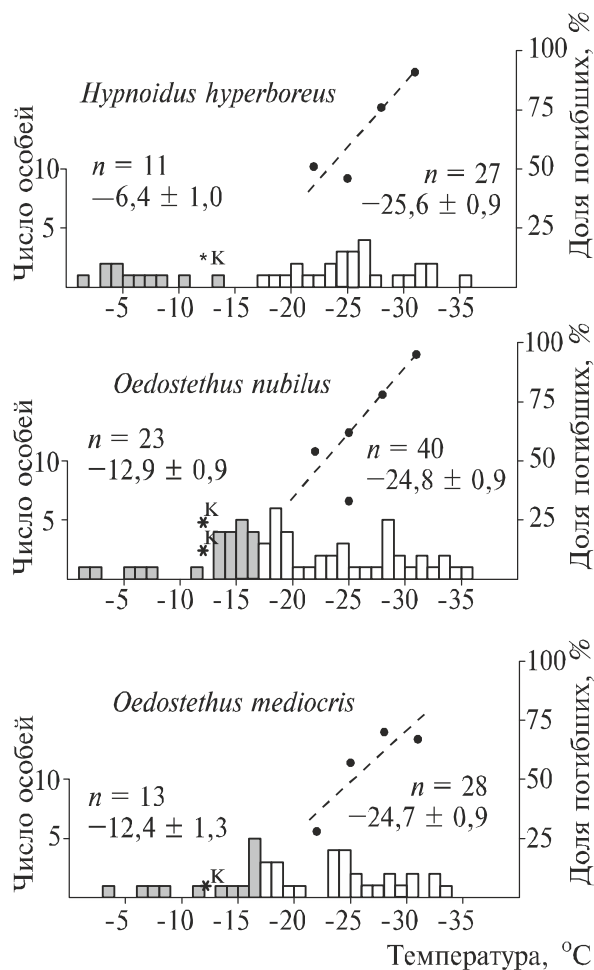


Рис. 3. Распределение температур максимального переохлаждения (столбчатая диаграмма) и зависимость доли гибнущих за 1 сутки личинок *Oedostethus nubilus*, *Oe. mediocris* и *Hypnoidus hyperboreus* от температуры экспозиции (точки — выборки по 25 шт.). \* — доля особей, погибших во время зимовки, соответствующие им  $T_n$  залиты.

Fig. 3. Distribution of the supercooling points (columns) and mortality of *Oedostethus nubilus*, *Oe. mediocris* и *Hypnoidus hyperboreus* larvae after 24 hours of exposure in relation to temperature (points). The SCP values of the larvae that died during overwintering are shaded. An asterisk (\*) indicates per cent of dead larvae after the control reviving. Each point corresponds to a sample of 25 individuals.

снега не превосходят на глубине зимовки насекомых  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  (табл. 3, № 11). Большая часть территории низкогорий региона характеризуется температурами верхних 5 см почвы от  $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$  до  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а в слое 5–10 см — от  $-16\text{ }^{\circ}\text{C}$  до  $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ , однако в малоснежные годы минимумы могут оказаться на несколько градусов ниже [Berman et al., 2010].

К сожалению не все биотопы, в которых проводились учеты щелкунов, обеспечены температурными данными, но и имеющиеся позволяют сделать выводы о некоторых тенденциях в распределении этой группы. Наиболее высокая численность личинок щелкунов (свыше 50 ос./м<sup>2</sup>) отмечена в относи-

тельно теплых биотопах (табл. 3, № 2, 12, 13, 14), в которых температура на глубине 5–10 см в почве не опускается ниже  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . По мере нарастания суровости условий зимовки численность этих насекомых снижается. Но даже на очень холодных участках (№№ 5, 10, 17, 18, 19) встречается небольшое их количество. Эти участки заселены преимущественно *Oe. simplicipunctatus*, холодоустойчивость которого определить не удалось. Однако по принадлежности к роду *Oedostethus* можно уверенно предполагать, что он зимует в состоянии защитной дегидратации, как и у других видов этой группы, предел холодоустойчивости близок к  $-31\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

На значительном горизонтальном градиенте температур в почве от куста стланика к открытому пространству личинки *Oe. simplicipunctatus* сохраняются не везде, а только в местах с приемлемыми температурными условиями. Биотопы 17, 18 и 19, относящиеся к числу наиболее холодных среди ксероморфных, заселены этим же видом, и температурные условия в почве здесь близки к предельно им переносимым; в особенно холодные годы существование вида оказывается под угрозой.

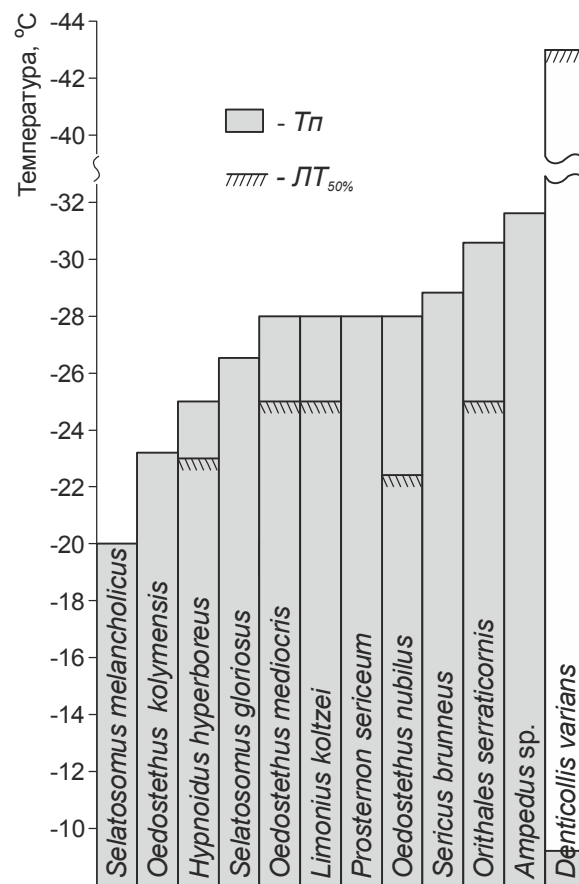


Рис. 4. Температура максимального переохлаждения и пороги 50 %-ной смертности при суточной экспозиции личинок массовых видов жуков-щелкунов зимой.

Fig. Supercooling points and thresholds of 50 % mortality after 24 hours of exposure of mass species of click beetle larvae in winter.

Таблица 3. Численность личинок щелкунов и минимальные температуры в почве некоторых биотопов бассейна верховой Колымы

Table 3. Number of click beetle larvae and minimal temperatures in soil of some biotopes in the Upper Kolyma

№	Дата	Растительность, местоположение, высота над уровнем моря,	Суммарное обилие, особей/м <sup>2</sup>	Минимальная температура почвы на глубинах 0–1...10 см
<b>Лиственничные редколесья</b>				
1	10.07	Травяно–кустарничковые на межделевых грядках, шлейф Ю, 500 м	682	–
2	18.07	Травяно–политрихумовые ксероморфные, послепожарные, шлейф В, 600 м	223	–25...–17
3	19.08	Там же, мезоморфные ложбины, кусты березки, поросль лиственниц	48	–
4	20.08	Травяно–брусничные, Ю, 20°, 700 м	36	–
5	12.08	Там же, травяно–лишайниковые	31	–35...–31
6	5.09	Травяно–брусничные парковые, Ю–В, 20°, 450 м	20	–30...–21
<b>Сообщества кедрового стланика</b>				
7	25.08	Лишайниково–кустарничковые, под кустами стланика, водораздел, 700 м	27	–
8	4.09	Кустарничково–лишайниковые, между кустами, горная тундра, водораздел, 1400 м	25	–
9	20.09	Кустарничково–лишайниковые и мертвопокровные, под кустами, плато, 600 м	15	–22...–18
10	20.09	Там же, между кустами	11	–48...–42
11	5.08	Кустарничково–лишайниковые, под кустами, 810 м	13	–14...–10
<b>Ксероморфные обитания</b>				
12	2.10	Берёзовая ( <i>Betula lanata</i> ) поросль, колками, травяно–брусничная послепожарная, Ю, 25°, 600 м	267	–21...–17
13	5.10	Разнотравно–злаковый ксероморфный луг, В, 30°, 450 м	94	–26,5...–18
14	30.09	Злаково–разнотравная степь, Ю–З склон, 30°, 500 м	57	–22...–14
15	30.09	Разнотравно–злаковая степь, Ю–В, 20°, там же	10	–32...–27
16	18.09	Разнотравно–брусничный луг, послепожарный Ю, 25°, 600 м	19	–28...–25
17	6.10	Осочково–дриадовая (с <i>Carex rupestris</i> ) пустошь на водоразделе, 1000 м	26	–37...–33
18	29.08	Осочково–дриадовая (с <i>C. rupestris</i> ) пустошь на водоразделе, 800 м	10	–40...–36
19	16.07	Осочковая (с <i>C. rupestris</i> ) пустошь на водоразделе, 900 м	6	–36...–30
<b>Болота</b>				
20	9.08	Пушицево–осоковое, 1250 м	7	–34...–31
21	27.09	Кустарничково–мохово–лишайниковое, 500 м	12	–34...–25
<b>Прочие местообитания</b>				
22	2.10	Березняк вейниковый в ложбине, Ю, 25°, 600 м	28	–23...–16
23	10.07	Разнотравный луг, Ю, 15°, 1400 м	12	–35...–29
24	31.08	Березняк вейниково–мертвопокровный, С, 30°, 700 м	6	–29...–25

Примечание: прочерк — отсутствие данных.

Note: dash — no data.

Все изученные нами щелкуны, кроме *D. varians*, могут благополучно зимовать отнюдь не повсеместно, особенно в малоснежные годы. Температура в –25 °С (соответствующая порогу 50 % смертности большинства исследованных видов) и ниже в горизонте 0–10 см, где обитает основная часть личинок всех жуков, в том числе и щелкунов, обычна в малоснежные и холодные годы для многих обследованных биотопов. Особенно в неблагоприятных условиях оказываются мезоксерофильные виды, в большинстве своем связанные, как мы отмечали, с положительными элементами криогенного рельефа. В зимы с маломощным снежным покровом бугры и гряды остаются оголёнными и сильно выхолаживаются; напротив, обитатели ложбин, оче-

видно, не зависят от условий снежности.

В связи со сказанным, важнейшим обстоятельством, определяющим процветание мезоксерофильных щелкунов в нашем районе, следует считать благоприятное для щелкунов совмещение двух факторов: хорошую теплообеспеченность южных склонов летом и их подветренное положение зимой, что обеспечивает мощный снежный покров, а потому благоприятные условия для зимовки.

## Заключение

В семействе Elateridae, как выяснилось, используются все три известные к настоящему времени стратегии холодоустойчивости: переохлаждение, за-

щитная дегидратация и устойчивость к замерзанию [Berman et al., 2013]. Два первых сопряжены с значительным увеличением концентрации низкомолекулярных антифризов и существенным накоплением липидов. Возможно, способность к переохлаждению дополнительно усилена антифризными белками, присутствие которых было выявлено у имаго щелкунов родов *Ampedus* и *Melanotus* [Duman, 1979; Duman et al., 2004].

Защитная дегидратация, впервые обнаруженная нами у щелкунов, как представителей жесткокрылых насекомых, свойственна личинкам мелких насекомых этого семейства с тонкими покровами, не предотвращающими инокуляцию кристаллов льда извне. Личинки накапливают полиолы (до 3–5 %), которые снижают температуру замерзания (что происходит одновременно с падением температуры среды) и защищают клеточные структуры при дегидратации [Low..., 2010]. Столь полное разнообразие стратегий холодоустойчивости в одном семействе насекомых, по-видимому, свидетельствует об эволюционной лабильности этой адаптации.

Большинство подробно исследованных нами видов личинок щелкунов, несмотря на разные стратегии холодоустойчивости, имеют  $T_n$  около  $-25...-30$  °C и способны длительно переносить  $-25$  °C; Подобная холодоустойчивость достаточна в среднем по суровости зимы для зимовки массовых видов щелкунов на глубине 7–10 см на большей части низкогорий региона. Очевидно, пестрота биотопического распределения личинок щелкунов определяется не зимними факторами.

Лишь личинки *D. varians*, зимующие в замёрзшем состоянии, выживают при температурах ниже  $-40$  °C. Но при подобной холодоустойчивости, как минимум, половина генерации щелкунов не переживёт близких к климатической норме зим, средние минимумы которых опускаются ниже  $-50$  °C. Не исключено, что именно с недостаточной для климатической обстановки региона холодоустойчивостью связан переход *D. varians* от дендрофилии к обитанию в торфянистых и торфяных почвах. В будущем было бы важно получить для этого вида порог переносимых отрицательных температур, чтобы проверить высказанное предположение.

## Благодарности

Авторы признательны А.В. Алфимову за предоставленные материалы по зимним температурам. Исследования поддержаны грантами РФФИ 10-04-00425-а, 13-04-00156-а, 16-04-00082-а.

## Литература

Alfimov A.V. 1984. [Thermal regime of mountain tundras] // The soil layer of mountain tundra ecosystems of Bol'shoi Annachag Range (the Upper Kolyma River basin. Vladivostok. P.6–40. [In Russian].

- Alfimov A.V. 1985. [Thermal regime of the upper soil layers in basic ecosystems of thin forest zone of the Upper Kolyma basin] // Light forest zone of the Upper Kolyma (area of the Kolyma Power Station construction). Vladivostok. P.9–29. [In Russian].
- Alfimov A.V. 2005. [Distribution of minimal temperatures in the surface soil layer under the snow cover in Northern Eurasia] // Pochvovedenie. No.4. P.438–445. [In Russian].
- Alfimov A.V., Berman D.I., Z.A. Zhigul'skaya. 2009. [Long-term changes of winter temperatures in the Upper Kolyma basin and their influence on biota. Communication 1. Changes of temperature and winter conditions of ants] // Vestnik SVNTs DVO RAN. No.1. P.16–25. [In Russian].
- Alfimov A.V., Berman D.I., Z.A. Zhigul'skaya. 2011. Fluctuation in the abundance of the narrow-headed ant (*Formica exsecta*, Hymenoptera, Formicidae) and climatic changes in the northeastern part of its range // Entomological Review. Vol.91. No.2. P.177–188.
- Benoit J.B., Lopez-Martinez G., Elnitsky M.A., Lee R.E., Denlinger D.L. 2009. Dehydration-induced cross tolerance of *Belgica antarctica* larvae to cold and heat is facilitated by trehalose accumulation // Comparative Biochemistry and Physiology. Vol.152 A. P.518–523.
- Berman D.I., Alfimov A.V., Zhigul'skaya Z.A., Leirikh A.N. 2010. Overwintering and cold-hardiness of ants in the Northeast of Asia. Sofia-Moscow: Pensoft. 294 p.
- Berman D.I., Leirikh A.N., Bessolitzina E.P. 2013. Three strategies of cold tolerance in click beetles (Coleoptera, Elateridae) // Doklady Biological Sciences. Vol.450. P.168–172.
- Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Leirikh A.N. 2011. Cold hardiness, adaptive strategies, and invasion of slugs of the genus *Deroceras* (Gastropoda, Pulmonata) in Northeastern Asia // Biology Bulletin. Vol.38. No.8. P.765–778.
- Bessolitsyna E.P. 1987. [Click beetles (Coleoptera, Elateridae) of mountain taiga regions] // Nasekomye zony BAM. Novosibirsk: Nauka. P.17–28. [In Russian].
- Cherepanov A.I. 1957. [Click beetles of Western Siberia]. Novosibirsk. 380 p. [In Russian].
- Cherepanov A.I. 1965. [Wireworm of Western Siberia]. Moscow. 190 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I., Makarova O.L., Penev L.D., Khruleva O.A. 2014. The beetles (Insecta, Coleoptera) in the Arctic fauna. Communication 1. Faunal composition // Entomological Review. Vol.94. No.4. P.438–478.
- Duman J.G. 1979. Thermal-hysteresis-factors in overwintering insects // Journal of Insect Physiology. Vol.25. P.805–810.
- Duman J.G., Bennett V., Sformo T., Hochstrasser R., Barnes B.M. 2004. Antifreeze proteins in Alaskan insects and spiders // Journal of Insect Physiology. Vol.50. No.4. P.259–266.
- Elnitsky M.A., Hayward S.A.L., Rinehart J.P., Denlinger D.L., Lee R.E. 2008. Cryoprotective dehydration and the resistance to inoculative freezing in the Antarctic midge, *Belgica antarctica* // Journal of Experimental Biology. Vol.211. P.524–530.
- Holmstrup M. 1994. Physiology of cold hardiness in cocoons of five earthworm taxa (Lumbricidae: Oligochaeta) // Journal of Comparative Physiology. Vol.164B. P.222–228.
- Leirikh A.N., Meshcheryakova E.N. 2015. [On cold hardiness research methods of invertebrates] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.94. No.8. P.972–984. [In Russian].
- Low temperature biology of insects. 2010. Denlinger D.L., Lee R.E. (Eds). New York: Cambridge University Press. 390 – XIV p.
- Nauchno-prikladnoi spravochnik po klimatu SSSR. Seriya 3. Mnogoletnie dannye. chasti 1–6. Vypusk 33. [Scientific-applied reference book on klimat USSR. Series 3. Perennial data. Part 1–6. Issue 33.] 1990. Leningrad: Gidrometeoizdat. 566 p. [In Russian].

- Pedersen P.G., Holmstrup M. 2003. Freeze or dehydrate: only two options for the survival of subzero temperatures in the arctic enchytraeid *Fridericia ratzeli* // *Journal of Comparative Physiology*. Vol.173B. P.601–609.
- Sinclair B.J., Addo-Bediako A., Chown S.L. 2003. Climatic variability and the evolution of insect freeze tolerance // *Biological Review*. Cambridge Philosophical Society. Vol.78. P.181–195.
- Sømme L. 1982. Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods // *Comparative Biochemistry and Physiology*. Vol.73 A. No.4. P.519–543.
- Worland M.R., Grubor-Lajsic G., Montiel P.O. 1998. Partial desiccation induced by sub-zero temperatures as a component of the survival strategy of the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* (Tullberg) // *Journal of Insect Physiology*. Vol.44. P.211–219.

Поступила в редакцию 17.03.2017