

## Жизненные циклы жуужелиц рода *Carabus* Linnaeus, 1758 в условиях Чеченской Республики

### Life cycles of ground beetles of the genus *Carabus* Linnaeus, 1758 under natural conditions in the Chechen Republic

Т.А. Автаева\*, Ш.А. Кушалиева\*\*, Д.Д. Фоминых\*\*\*  
T.A. Avtaeva\*, Sh.A. Kushaliev\*\*, D.D. Fominykh\*\*\*

\* Академия наук Чеченской Республики, просп. Эсамбаева 13, Чеченская Республика, Грозный 364061 Россия. E-mail: avtaeva1971@mail.ru.

\* Academy of Sciences of the Chechen Republic, Esambaeva Prosp. 13, Chechen Republic, Grozny 364061 Russia.

\*\* Чеченский государственный педагогический университет, просп. Исаева 62, Чеченская Республика, Грозный 364000 Россия. E-mail: hemiptera2013@mail.ru.

\*\* The Chechen State Pedagogical University, Isaeva Prosp. 62, Chechen Republic, Grozny 364000 Russia.

\*\* Русское энтомологическое общество, Университетская наб. 1, Санкт-Петербург 199034 Россия. E-mail: biologne@mail.ru.

\*\*\* Russian Entomological Society, Universitetskaya Nab. 1, Saint-Petersburg 199034 Russia.

**Ключевые слова:** Coleoptera, Carabidae, *Carabus*, жизненный цикл, сезонная динамика, эндемики.

**Key words:** Coleoptera, Carabidae, *Carabus*, life cycle, seasonal dynamics, endemics.

**Резюме.** В работе рассмотрены особенности жизненных циклов 10 видов рода *Carabus* описанных по материалам, собранным в период с 2009 по 2016 гг. в 18 биотопах Чеченской Республики. Выделены «жилые биотопы», в которых жизненный цикл реализуется полностью, и «транзитные» биотопы, которые используются жуками как проходные. «Жилые биотопы» определялись по обнаружению в них яиц, личинок или куколок. Выявлены группы видов с видами с весенне-летним и летним размножением, с поздне-летним и осенним размножением, с одногодичной генерацией, у некоторых отмечается повторное размножение в следующем сезоне (рециклика).

**Abstract.** The authors discuss the peculiarities of life cycles of 10 species of *Carabus* genus, based on material collected from 2009 to 2016 in 18 biotopes of the Chechen Republic. Biotopes are divided into: 1) «habitable» in which a life cycle is fully realized and 2) «transient» used by bugs as transitional. To identify habitable biotopes attention was paid to whether or not there were eggs, larvae or pupae. Amongst the species with spring-summer and summer reproduction, late summer and autumn reproduction, with one-year generation are species with repeated reproduction in the next cycle (recycling).

## Введение

В последнее десятилетие изучению жизненных циклов жуужелиц посвящено достаточно работ зарубежных и отечественных авторов [Chernyakhovskaya, 1990; Makarov, 1990, 1994; Matalin, 1993, 2007, 2011; Makarov, 1994; Cardenas, 1994; Kegel, 1994; Sharova, Denisova, 1996; Bokhovko, 2006; Bondarenko, Zamotaylov, 2011]. Современная классификация жиз-

ненных циклов жуужелиц базируется на комбинации пяти критериев [Matalin, 2011]: продолжительности онтогенеза, числе генераций в течение сезона, фенологии, стабильности и повторяемости размножения. По продолжительности жизни жуков жизненные циклы подразделяются на однолетние (моно- или бивольтинные) и двухлетние (всегда моновольтинные). По времени размножения выделяются зимне-весенние, весенние, весенне-летние, раннелетние, летние, позднелетние, летне-осенние, осенние, осенне-зимние, зимние и асезонные циклы.

В настоящей статье обсуждаются особенности жизненных циклов видов рода *Carabus* Linnaeus, 1758, изученных на основании стационарных исследований, проводимых в разные годы в трёх ландшафтных зонах Чеченской Республики.

Обширный род *Carabus* включает наиболее крупных, часто ярко окрашенных жуужелиц. Обитают в лесах, но некоторые виды поднимаются в высокогорья, немногие характерны для степей, полей, лугов и болот. Жуужелицы средних и крупных размеров. Почти все виды являются бескрылыми; ограниченная способность к расселению в сочетании с высоким уровнем полиморфизма становится причиной появления различных локальных форм и подвидов. Все виды рода являются хищниками, рацион жуужелиц состоит из червей, насекомых и личинок.

В задачу настоящей работы входило изучение жизненных циклов доминантных видов жуужелиц рода *Carabus* на основе полученных данных по динамике демографической структуры в условиях Чеченской Республики.

## Материалы и методика

Материал собирался в период с апреля по октябрь в разные годы (2009–2016 гг.) в 19 естественных биотопах (табл. 1), почвенными ловушками. В качестве ловушек использовались пластиковые стаканы ёмкостью 0,5 л, на 1/3 заполненные фиксатором. В качестве фиксатора использовали 4 % формалин и уксус. В каждом биотопе устанавливалось 20 ловушек на расстоянии 10 м друг от друга. Выборку жуков проводили один раз в декаду. За время исследований отработано 70600 л.-с., собрано 8723 имаго жукелиц относящихся к 11 видам рода *Carabus* (табл. 2, 3).

Для описания структуры доминирования использовали шкалу Ренконена [Renkonen, 1938], согласно которой доминантными являются виды, численность которых превышала 5 % от общей. Для оценки возраста и репродуктивного статуса особей пользова-

лись методикой Валлина [Wallin, 1987]. При «расшифровке» жизненных циклов в первую очередь внимание уделялось продолжительности сезонной динамики, периоду размножения и пикам активности жуков [Shagova, Khobrakov, 2005]. Одним из критериев состояния популяций послужил половой индекс, часто зависящий от воздействия условий окружающей среды. Значение полового индекса рассчитывали по формуле, предложенной З. Шустеком [Shustek, 1984]:

$$SI = (f - m)/N,$$

где  $f$  — количество самок,  $m$  — количество самцов,  $N$  — количество особей всех видов, обнаруженных в данном местообитании.

Всего на территории Чеченской Республики зарегистрировано 11 видов рода *Carabus*, 7 из которых являются эндемиками. Собранные полевые материалы позволили описать жизненные циклы видов приведённых ниже.

Таблица 1. Характеристика исследованных биотопов  
Table 1. Characteristics of the studied habitats

№ участка	Биотоп	Географическое положение	Высота н.у.м., м	Даты сбора материала	Отработано л.-с.
1	Участок песчаных гряд с признаками антропогенной перегрузки (пастбище)	Юг Терско-Кумской низменности, окрестности ст. Червлённой с песчаными почвами	45	IV–X.2010	3000
2	Участок песчаных гряд с зарослями акации	Юг Терско-Кумской низменности, окрестности ст. Червлённой с песчаными почвами	45	IV–X.2010	3000
3	Пойменный лес с преобладанием дуба, ивы, карагача, дикой яблони и груши	Правобережье р. Терек, окрестности ст. Калиновская	69	IV–X.2009 IV–X.2010	6400
4	Участок разнотравно-злаковой степи с признаками пастбищной эрозии	Правобережье р.Терек, окрестности ст. Калиновская	69	IV–X.2009 IV–X.2010	6400
5	Пойменный лес с преобладанием дуба, ивы, карагача, дикой яблони и груши	Левобережье р. Терек, окрестности ст. Гребенская	12	IV–X.2009 IV–X.2010	6400
6	Разнотравный луг	Левобережье р. Терек, окрестности ст. Гребенская	12	IV–X.2010 IV–X.2011	6400
7	Пойменный лес с преобладанием дуба, ивы, карагача, дикой яблони и груши	Левобережье р. Терек, окрестности ст. Шелковская (Парабочевский заказник)	16	IV–X.2010 IV–X.2011	6000
8	Смешанный лес с преобладанием дуба черешчатого, клёна полевого, липа мелколистная	Северный склон Терского хребта	392	IV–X.2009 IV–X.2010	6000
9	Пойменный лес с преобладанием дуба черешчатого, ильма	Левобережье р. Сунжа, окрестности ст. Ильиновской	70	IV–X.2015	3000
10	Пойменный лес с преобладанием тополя белого, дикой яблони и груши	Правобережье р. Сунжа, окрестности с. Старая Сунжа	128	IV–X.2010	3000
11	Лесополоса	Окрестности с. Шали	220	IV–X.2011	3200
12	Пастбище со разнотравно-злаковой растительностью	Окрестности с. Шали	220	IV–X.2011	3200
13	Ольховый лес	Левобережье р. Хулхулау	305	IV–X.2009	2400
14	Сад	Левобережье р. Хулхулау	305	IV–X.2009	2400
15	Ольховый лес в пойме	Правобережье р. Басс, окрестности с. Тевзан	601	IV–X.2010 IV–X.2011	2400
16	Среднегорный высокотравный луг	Окрестности с.Тевзан	601	IV–X.2010 IV–X.2011	2400
17	Альпийский луг	Окрестности с. Кенхи	2500	VI–VIII.2015	1400
18	Берёзовый лес	Окрестности с. Шарой	2800	V–IX.2016	1800
19	Осыпной склон со степной растительностью	Окрестности с. Шарой	2800	V–IX.2016	1800
	Итого:				70600

Таблица 2. Численное распределение жуужелиц рода *Carabus* по модельным участкам  
Table 2. Numerical distribution of ground beetles of the genus *Carabus* in model plots

Вид	Модельные участки																		
	полу-пустыня		степь						лесостепь				предгорье				высокогорье		
<i>Carabus exaratus</i>			200	6	389	44	55	128	42	69	19	5	37	176	267	130	21	73	432
<i>C. cumanus</i>			827		284	12	737										71		53
<i>C. hungaricus</i>	208	162															3		
<i>C. caucasicus</i>					12														
<i>C. adamsi</i>			163		329	9	222		30								1		67
<i>C. convexus</i>							24	403	1										12
<i>C. boeberi</i>																	11		
<i>C. clypeatus</i>																			93
<i>C. staehtlini</i>																	24		128
<i>C. planipennis</i>																	1		43
<i>C. osseticus</i>																	13	41	98
Итого: 8723	208	162	1190	6	3572	65	1038	531	73	69	19	5	37	176	267	130	135	114	926

Таблица 3. Средняя уловистость жуужелиц рода *Carabus* (экз./10 л.-с.)  
Table 3. Average catch efficiency of ground beetles of the genus *Carabus* (sample/10 catches-day)

Вид	Модельные участки																		
	полу-пустыня		степь						лесостепь				предгорье				высокогорье		
<i>Carabus exaratus</i>			3,1	0,1	6,1	0,7	1,8	4,2	1,4	2,3	0,6	0,1	1,5	7,3	11,1	5,4	1,5	4,1	24,0
<i>C. cumanus</i>			12,9		44,4	0,2	12,3										5,0		2,9
<i>C. hungaricus</i>	5,8	4,5															0,2		
<i>C. caucasicus</i>					0,2														
<i>C. adamsi</i>			2,5		5,1	0,1	3,7		1,0										3,7
<i>C. convexus</i>							0,4	6,7											0,6
<i>C. boeberi</i>																			
<i>C. clypeatus</i>																	0,07		1,5
<i>C. staehtlini</i>																	1,5		7,1
<i>C. planipennis</i>																	0,07		2,3
<i>C. osseticus</i>																	0,8	2,2	5,4

## Результаты и обсуждение

В ходе исследований были выделены доминантные виды жуужелиц из 19 биотопов для дальнейшего изучения их биологических и экологических особенностей: *Carabus exaratus* Quensel, 1806, *C. adamsi* Adams, 1817, *C. cumanus* Fischer 1823, *C. convexus* Fabricius, 1775, *C. boeberi* Adams, 1817, *C. caucasicus* Adams, 1817, *C. hungaricus* Fabricius, 1792, *C. clypeatus* Adams, 1817, *C. staehtlini* Adams, 1817, *C. planipennis* Chaudoir, 1846 и *C. osseticus* Adams 1817.

Каждый биотоп характеризуется своим комплексом доминантных видов (табл. 4). Нами установлено, что во всех пойменных лесах степной зоны республики в комплекс доминантных видов входят: *C. exaratus*, *C. cumanus*, *C. adamsi*. В полупустыне доминирует один вид рода *Carabus* — *C. hungaricus*. *C. convexus* выступает в качестве доминантного вида на северном склоне Терского хребта. *C. osseticus* доминирует на 3 участках в Шаройском районе, причём в берёзовом лесу он выступает в качестве супердоминанта. *C. clypeatus* доминирует на альпий-

ском лугу в Аргунском ущелье. *C. staehtlini* доминирует на осыпях Шаройского района.

В тех биотопах, где доминируют 2 или 3 вида рода *Carabus*, виды одной жизненной формы со сходными типами питания обладают различными жизненными циклами. Примером может быть *C. cumanus* и *C. exaratus*. Первый вид относится к видам с весенним типом размножения, а второй вид размножается осенью (рис. 4, 7).

Ниже для каждого изученного нами вида приводятся некоторые его характеристики: биотопическая приуроченность, сезонная динамика уловистости, динамика демографической структуры и реконструкция жизненных циклов.

### *Carabus exaratus* Quensel, 1806

Рис. 1–7.

Эндемик Кавказа. Повсеместно обычен. Эврибионтный вид, распространённый от предгорных степей до субнивальской зоны. В наших исследованиях данный вид отмечен во всех изученных локалитетах. Всего за время исследования собрано 2129 имаго.

Таблица 4. Структура доминантных комплексов жуужелиц рода *Carabus* на изученных участках  
Table 4. Structure of dominant complexes of ground beetles of the genus *Carabus* in the studied areas

№ участка	<i>Carabus</i>										
	<i>exaratus</i>	<i>cumanus</i>	<i>hungaricus</i>	<i>caucasicus</i>	<i>adamsi</i>	<i>convexus</i>	<i>boeberi</i>	<i>clypeatus</i>	<i>staehtlii</i>	<i>planipennis</i>	<i>osseticus</i>
1			55,8		0						
2			43,4		0						
3	9,5	18,2			19,9						
4	0,3			0,3	0						
5	18,4	62,6			40,1						
6	2,1	0,3			1,1						
7	2,6	16,2			27,1	5,5					
8	6,1				0	91,6					
9	1,99				3,7	0,2					
10	3,3										
11	0,9										
12	0,2										
13	1,8										
14	8,3										
15	12,6										
16	6,1		0,8								
17	0,99	1,6			0,1		8,1	10,04	17,8	0,7	9,6
18	3,5										35,9
19	20,4	1,2			8,2	2,7			13,8	4,6	10,6

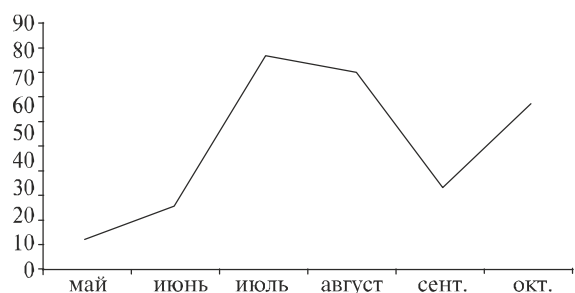


Рис. 1. Сезонная динамика уловистости *C. exaratus*, пойменный лес степной зоны (уч. 3).

Fig. 1. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *Carabus exaratus* in the floodplain forest of the steppe area (plot 3).

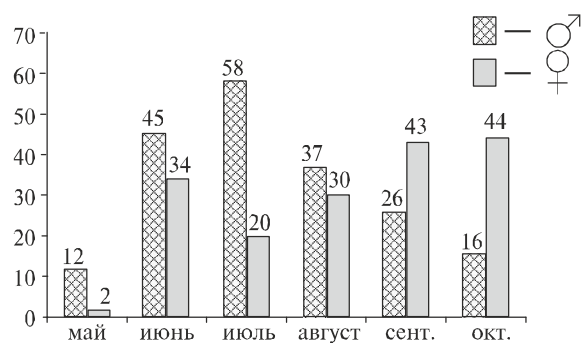


Рис. 2. Сезонная динамика половой структуры популяции *C. exaratus*, пойменный лес степной зоны (уч. 5).

Fig. 2. Seasonal dynamics of the sexual structure for the *C. exaratus* population in the floodplain forest of the steppe area (plot 5).

Наибольшая численность *C. exaratus* наблюдалась в пойменных лесах Терско-Кумской низменности (уч. 3, 5, 7) и на высокогорных степных участках (уч. 19). Несколько меньшая динамическая плотность отмечалась на пастбище предгорной части республики и на альпийском лугу Аргунского ущелья (уч. 17).

В сезонной динамике уловистости *C. exaratus* в пойменном лесу степной зоны республики (уч. 3) было отмечено три подъема активности (рис. 1). С первой декады мая уловистость увеличивалась и достигла максимального подъема во второй декаде июля (7,8 экз. на 10 л.-с.). До середины августа она продолжала оставаться высокой (7,2 экз. на 10 л.-с.), после чего наблюдался спад. Уловистость имаго в середине сентября составляла 3,0 экз. на 10 л.-с. Со

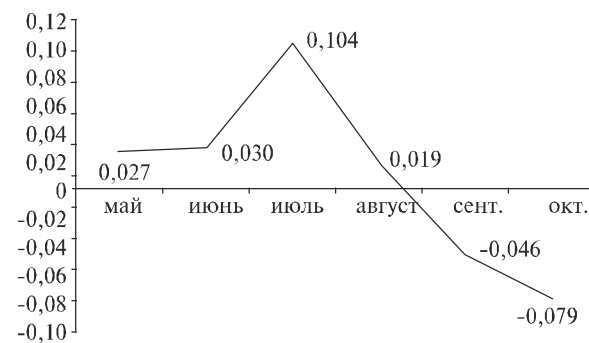


Рис. 3. Сезонная динамика полового индекса *C. exaratus* (уч. 5).

Fig. 3. Seasonal dynamics of the sexual index for *C. exaratus* (plot 5).

второй декады сентября в течение месяца наблюдается третий подъем напочвенной активности жужелиц с максимумом во второй декаде октября (6,0 экз. на 10 л.-с.). Анализ динамики половой структуры популяции *C. exaratus* пойменного леса степной зоны Чеченской Республики показал, что с мая по июль в сборах преобладают самки (SI = 0,027; 0,03; 0,1), в августе соотношение полов выравнивается, а в осенний период наблюдается преобладание самцов (SI = -0,046; -0,076) (рис. 2, 3). Аналогичная картина наблюдалась нами и в ольховом лесу предгорной части республики (уч. 15) (рис. 4, 5). Динамика показателей полового индекса насекомых в течение сезона связана с активным поиском пищи и особенностями периода размножения.

В течение сезона были зарегистрированы особи всех возрастных групп как в степной, так и в лесостепной зоне республики (рис. 6, 7).

В первой декаде мая отмечены единичные экземпляры постгенеративных особей, численность которых в течение сезона продолжает оставаться незначительной с небольшим увеличением уловистости в сентябре. С первой декады мая до середины июня мы регистрировали единичные иммагурные особи, численность которых увеличивалась и достигла максимума в конце июня (4,3 экз. на 10 л.-с.). За снижением численности в первой декаде июля следует второй подъем с уловистостью 3,4 экз. на 10 л.-с. Третий подъем численности зарегистрировали в середине августа (2,7 экз. на 10 л.-с.). С конца августа иммагурные особи не попадались.

Для ювенильных особей период активности наблюдался со второй декады мая по вторую декаду августа. В динамике активности ювенильных особей также отмечено 3 подъема численности: во второй декаде июня и июля (1,0 и 2,4 экз. на 10 л.-с.), а также в первой декаде августа (1,3 экз. на 10 л.-с.). Однако уловистость ювенильных значительно ниже, чем иммагурных особей.

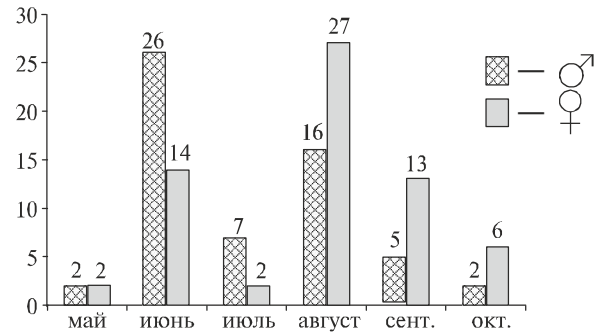


Рис. 4. Сезонная динамика половой структуры популяции *C. exaratus*, ольховый лес предгорной зоны.

Fig. 4. Seasonal dynamics of the sexual structure for the *C. exaratus* population in the Alder forest of the foothill zone.

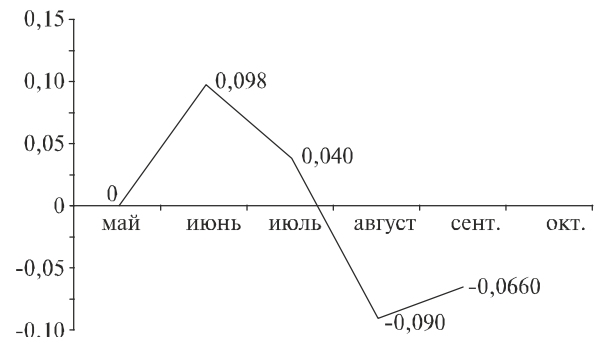


Рис. 5. Сезонная динамика полового индекса *C. exaratus* (уч. 15).

Fig. 5. Seasonal dynamics of the sexual index for *C. exaratus* (plot 15).

Для генеративных особей отмечен наименьший период активности — с конца августа по конец октября. В этот период отмечено два подъема — во второй декаде сентября (3,7 экз. на 10 л.-с.) и в первой декаде октября (3,4 экз. на 10 л.-с.). Тип жизненного цикла *C. exaratus* — осенний рецикличный.

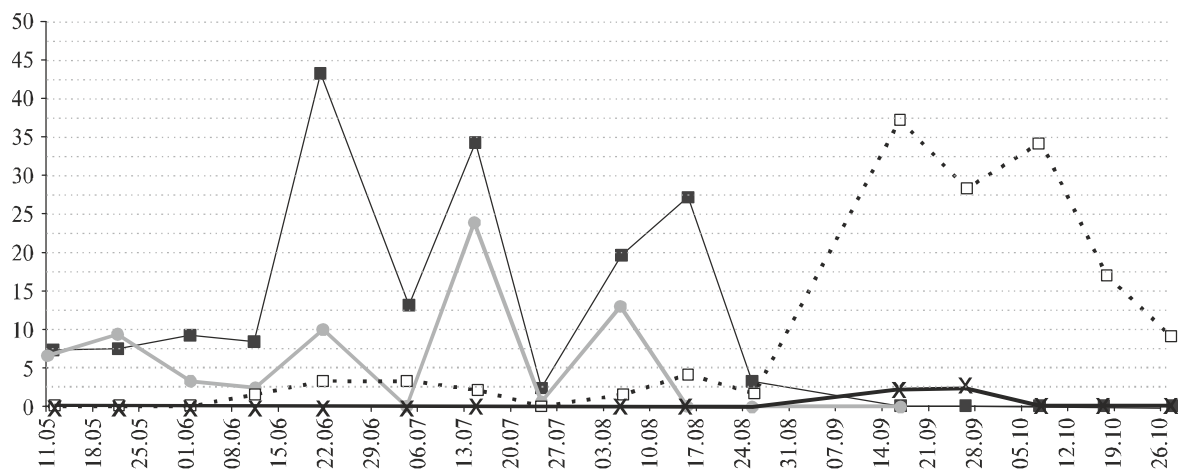


Рис. 6. Сезонная динамика демографической структуры *C. exaratus*, пойменный лес степной зоны.

Fig. 6. Seasonal dynamics of the demographic structure for *C. exaratus* in the floodplain forest of the steppe area.

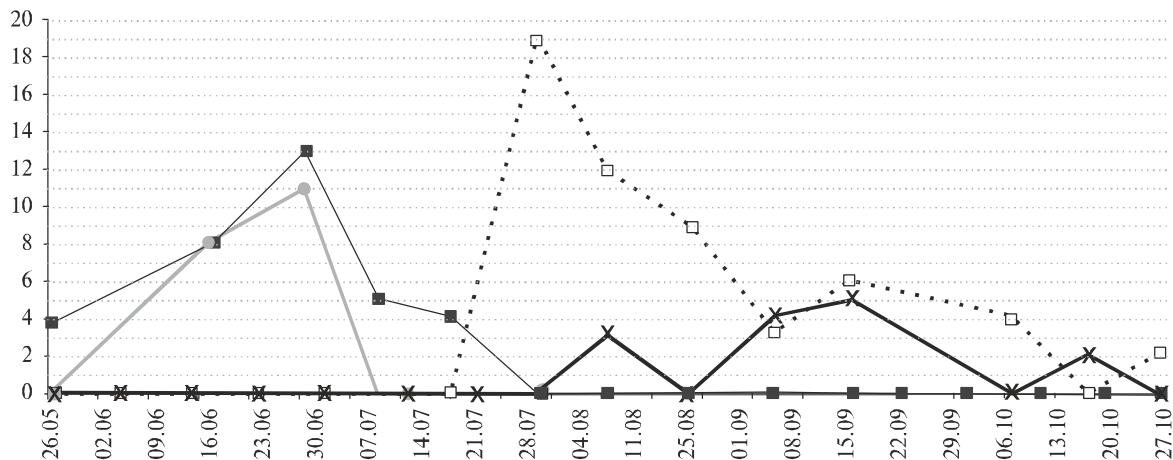


Рис. 7. Сезонная динамика демографической структуры *C. exaratus*, ольховый лес предгорной зоны.  
 Fig. 7. Seasonal dynamics of the demographic structure for *C. exaratus* in the Alder forest of the foothill zone.

*Carabus cumanus* Fischer, 1823

Рис. 8–14.

Вид является эндемичным для Кавказа. На территории Чеченской Республики отмечены локальные популяции вида в пределах пойменных лесов степной зоны (ст. Калиновская (уч. 3), ст. Гребенская (уч. 5), Парабочи (уч. 7), в горных лесах (Тевзан (уч. 15, 16), Агишты, Итум-Кали) и на степных осыпях

(участки 17, 19). За время исследования собрано 4542 имаго. Вид доминирует в пойменных лесах степной зоны республики (участки 3, 5, 7), на альпийском лугу Аргунского ущелья (уч. 17) и в берёзовом лесу в окрестностях села Шарой (уч. 19).

Сезонная динамика активности *C. cumanus* характеризуется высокими показателями в течение всего сезона (рис. 8). В первой декаде мая, июня и в тре-

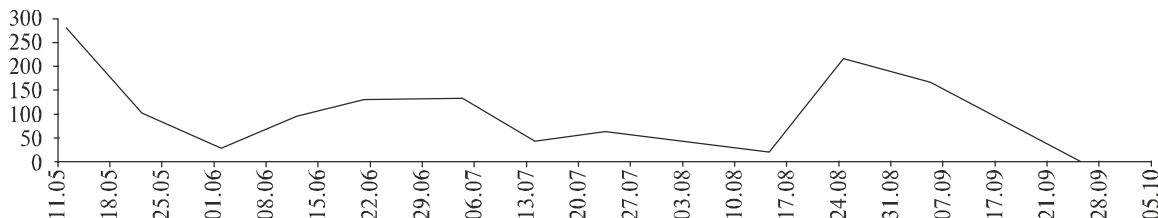


Рис. 8. Сезонная динамика уловистости *C. cumanus*, пойменный лес степной зоны (уч. 5).  
 Fig. 8. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. cumanus* in the floodplain forest of the steppe area (plot 5).

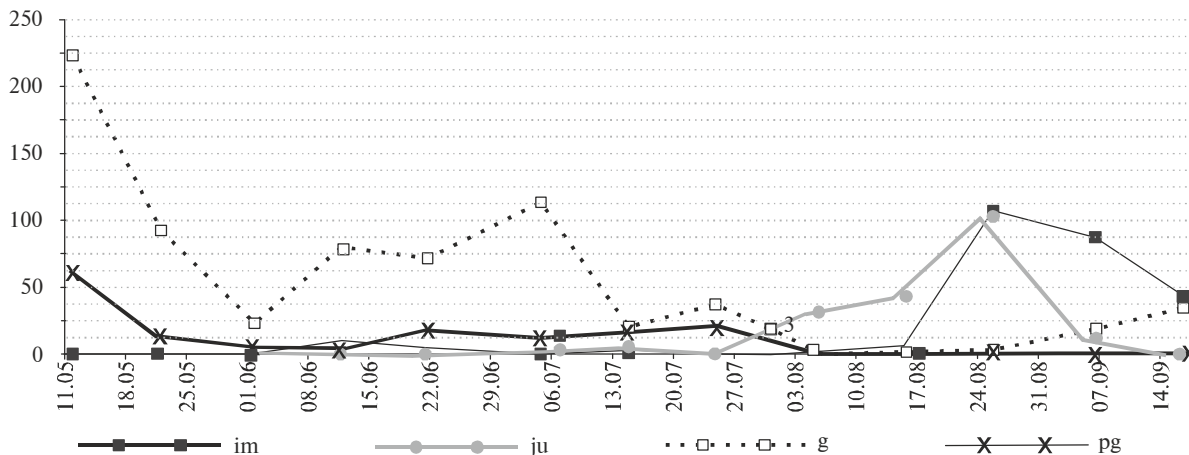


Рис. 9. Сезонная динамика *C. cumanus*, пойменный лес степной зоны (уч. 5).  
 Fig. 9. Seasonal dynamics of *C. cumanus* in the floodplain forest of the steppe area (plot 5).

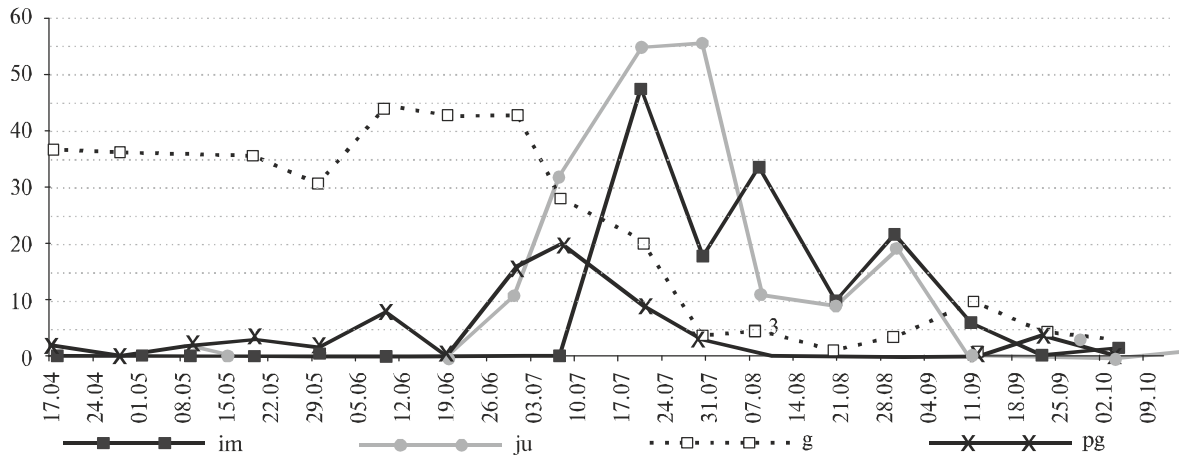


Рис. 10. Сезонная динамика демографической структуры *C. cumanus*, пойменный лес степной зоны (уч. 3).  
 Fig. 10. Seasonal dynamics of the demographic structure for *C. cumanus* in the floodplain forest of the steppe area (plot 3).

твѣй декаде августа регистрируются три подъѣма активности сопоставимой величины (28 экз. на 10 л.-с.; 13 экз. на 10 л.-с.; 23 экз. на 10 л.-с.). Осенью активность снижается, в третьей декаде сентября было поймано 9 особей этого вида.

При анализе материала, собранного в пойменном лесу степной зоны республики (рис. 9, 10), активность генеративных особей наблюдалась в весенний и летний периоды, тогда как осенью она значительно снижалась. Нами зарегистрировано 2 подъѣма активности: в первой декаде мая (22,3 экз. на 10 л.-с.) и в первой декаде июля (11,4 экз. на 10 л.-с.). В это же время наблюдалось увеличение уловистости постгенеративных особей. Пик активности регистрировался в первой декаде мая (6,0 экз. на 10 л.-с.). С середины июня до середины августа в ловушки попадали единичные иммаурные особи, после чего наблюдался подъѣм активности с пиком в первой декаде сентября (10,9 экз. на 10 л.-с.). Уловистость оставалась высокой до конца сентября. Ювенильные виды регистрируются с начала августа и до середины сентября с одним подъѣмом активности в третьей декаде августа (10,3 экз. на 10 л.-с.). Динамика половой структуры популяций *C. cumanus*, обитающих в пойменных лесах степной зоны республики, отличается по соотношению самок и самцов в сезоне. В пойменном лесу в окрестностях станицы Гребенской весь сезон преобладали самки ( $SI = 0,0039; 0,053; 0,075$ ) (рис. 11, 12), тогда как в пойменном лесу станицы Калиновской с мая по август доминируют самцы ( $SI = -0,03; -0,07$ ), а в осенний период — самки ( $SI = 0,03$ ) (рис. 13, 14).

В районе исследования *C. cumanus* имеет одногодичный жизненный цикл с весенне-летним размножением. Вид с поливариантным развитием, с зимующими иммаурными, генеративными и постгенеративными особями, размножающимися в следующем сезоне.

*Carabus hungaricus* Fabricius, 1792

Рис. 15–18.

Европейский вид, обитатель нераспаханных целинных степей. В горы поднимается до высоты 1000–

1200 м н.у.м. Входит в Красную книгу России. Жуки и личинки — хищники-полифаги; питаются гусеницами и личинками жуков-шелкунов, дождевыми червями и т.п.; в целинных экосистемах играет заметную роль как энтомофаг.

В сезонной динамике активности отмечен один пик, который приходится на третью декаду октября

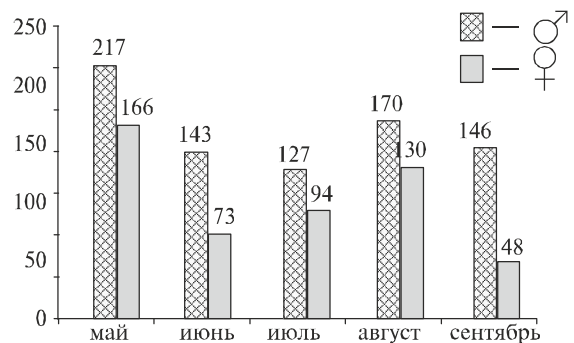


Рис. 11. Сезонная динамика половой структуры популяции *C. cumanus*, пойменный лес степной зоны (уч. 5).

Fig. 11. Seasonal dynamics of the sexual structure for the *C. cumanus* population in the floodplain forest of the steppe area (plot 5).

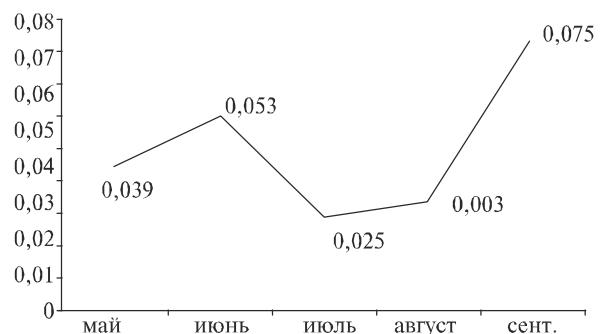


Рис. 12. Сезонная динамика полового индекса *C. cumanus* (уч. 5).

Fig. 12. Seasonal dynamics of the sexual index for *C. cumanus* (plot 5).



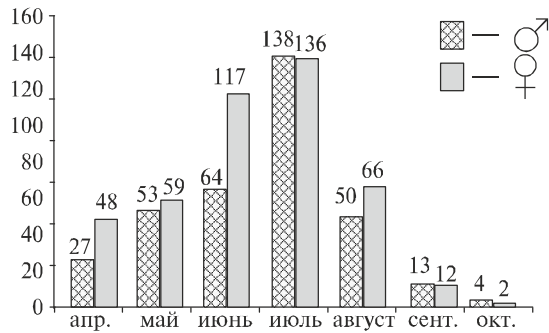


Рис 13. Сезонная динамика половой структуры популяции *C. cumanus*, пойменный лес степной зоны (уч. 3).

Fig. 13. Seasonal dynamics of the sexual structure for the *C. cumanus* population in the floodplain forest of the steppe area (plot 3).

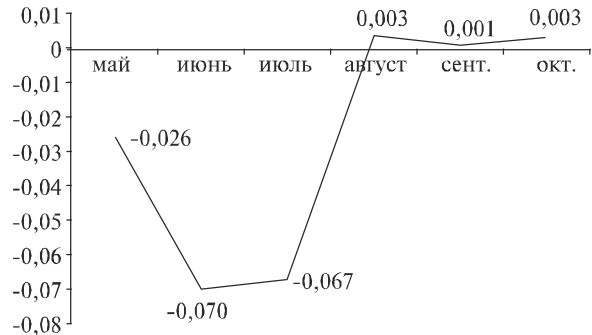


Рис 14. Сезонная динамика полового индекса *C. cumanus* (уч. 3).

Fig. 14. Seasonal dynamics of the sexual index for *C. cumanus* (plot 3).

(рис. 15). За весь период собрано 548 имаго, из них 330 самцов и 218 самок (уч. 2). Преобладание доли самцов над самками не обеспечивает интенсивного роста популяции.

Напочвенная активность имаго *C. hungaricus* в районе исследования регистрируется в третьей декаде апреля. Вплоть до второй декады августа уловистость остается низкой (1,5–2,0 экз./10 л.-с.). Единственный максимум напочвенной активности жулици венгерской наблюдается в сентябре — октябре. Уловистость составляет 5,8 экз. на 10 л.-с. На открытом участке в апреле в ловушках, оставленных в зиму, найдены личинки. С начала мая и до конца июля регистрировали единичные генеративные и постгенеративные особи, активность которых начинает увеличиваться в начале августа и достигает максимума в конце октября (рис. 16). Уловистость генеративных имаго составляет 8,3 экз. на 10 л.-с., а уловистость постгенеративных 6,3 экз. на 10 л.-с. Иматурные и ювенильные особи отмечали, начиная с первой декады мая и



Рис 15. Сезонная динамика уловистости *C. hungaricus* на участке песчаных гряд юга Терско-Кумской низменности.

Fig. 15. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. hungaricus* on the sand wave plot in the southern Tersko-Kuma lowland.

до начала августа. Максимальная уловистость иматурных жуков составила 1,8 экз. на 10 л.-с., ювенильных — 0,7 экз. на 10 л.-с.

В сезонной динамике половой структуры популяции *C. hungaricus* с апреля по июль доминировала

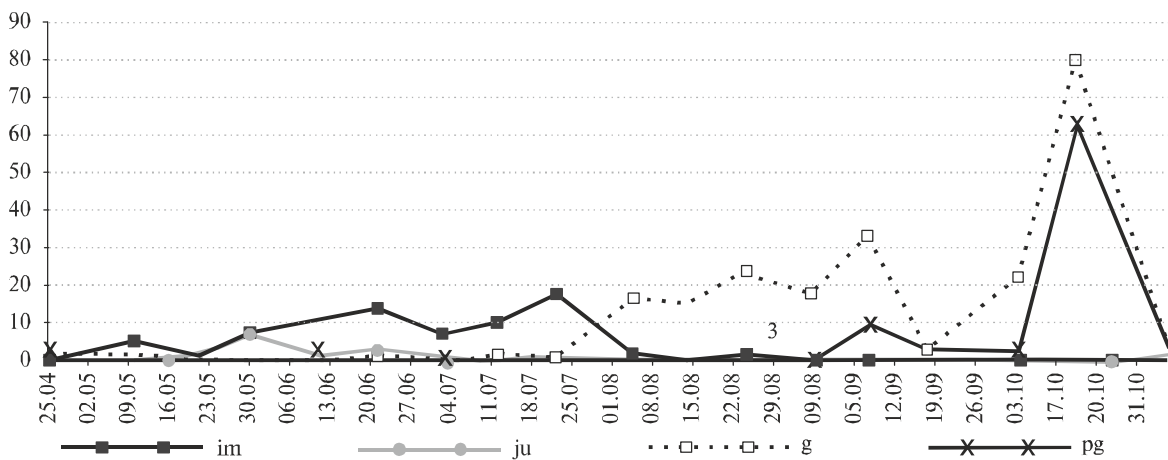


Рис 16. Сезонная динамика демографической структуры популяции *C. hungaricus* на участке песчаных гряд юга Терско-Кумской низменности.

Fig. 16. Seasonal dynamics of the demographic structure for *C. hungaricus* on the sand wave plot in the southern Tersko-Kuma lowland.



ли самки ( $SI = 0,003; 0,03; 0,066$ ), а с августа по октябрь доминировали самцы ( $SI = -0,069; -0,19$ ) (рис. 17, 18).

Особь зимуют на стадии личинки, завершают развитие весной – в начале лета и приступают к размножению в летне-осенний период. Дочернее поколение уходит на зимовку также на стадии личинки, т.е. жизненный цикл особей, зимующих в личиночной стадии, длится один год. По типу сезонной динамики жужелица венгерская относится к осеннему виду (зимуют личинки, имаго размножаются во второй половине лета и осенью). По данным А.В. Маталина жизненный цикл *C. hungaricus* относится к позднелетнему рецикличному [Matalin, 2011].

Анализ полевых данных показал, что для *C. hungaricus* характерен моновольтинный жизненный цикл с развитием одной генерации в течение вегетационного сезона. Для данной популяции характерно преобладание численности самцов над самками, что возможно связано с выпасом скота в данном районе.

*Carabus caucasicus* Adams, 1817

Рис. 19–21.

Кавказский эндемик. Немногочисленные локальные популяции отмечены нами в лесу Парабочевского заказника (уч. 7) и пойменном лесу ст. Гребенской (уч. 5). Отдельные экземпляры встречаются в Джалкинском лесу, горных лесах Ачхой-Мартановского и Урус-Мартановского районов.

В сезонной динамике уловистости *C. caucasicus* отмечали два подъёма активности в мае (0,3 экз. на 10 л.с.) и сентябре (0,5 экз. на 10 л.с.) (рис. 19).

Тип жизненного цикла *C. caucasicus* относится к однолетнему моновольтинному весеннему рецикличному [Matalin, 2011]. Встречаются в течение всего вегетационного периода, начиная с апреля. Более активны весной и в начале лета. В это же время происходит спаривание и яйцекладка. Развитие от яйца до имаго занимает 3–4 месяца. Личинки окуливаются в конце лета (июль–август), в сентябре выходят молодые жуки, которые в октябре уходят на зимовку [Zamotaylov, 2007].

В сезонной динамике половой структуры популяции *C. caucasicus* с мая по июль наблюдается увеличение численности самцов ( $SI = -0,085; -0,021$ ), а в августе–сентябре доминируют самки ( $SI = 0,043; 0,064$ ) (рис. 20, 21).

*Carabus adamsi* Adams, 1817

Рис. 22–25.

Вид является кавказским эндемиком, обычен. Отмечен во всех пойменных лесах степной зоны Чеченской Республики (ст. Калиновская (уч. 3), Гребенская (уч. 5), Парабочи (уч. 7)), а также в горных районах (с. Агишты, с. Тевзан (участки 15, 16), с. Махкеты, с. Ушкалой, с. Нихалой, с. Игум-Кали, с. Кенхи (уч. 17), с. Шарой (участки 18, 19). Всего за время исследований собрано 820 имаго. Доминирует в пойменных лесах степной зоны республики.

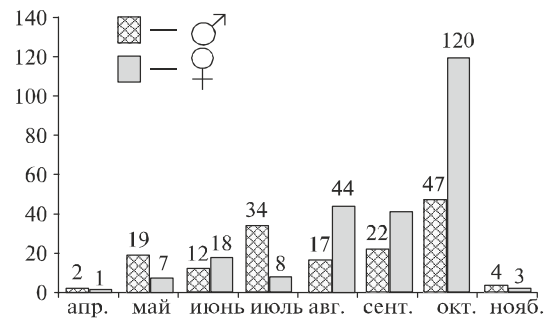


Рис. 17. Сезонная динамика половой структуры популяции *C. hungaricus* на участке песчаных гряд юга Терско-Кумской низменности.

Fig. 17. Seasonal dynamics of the sexual structure for the *C. hungaricus* population on the sand wave plot in the southern Tersko-Kuma lowland.

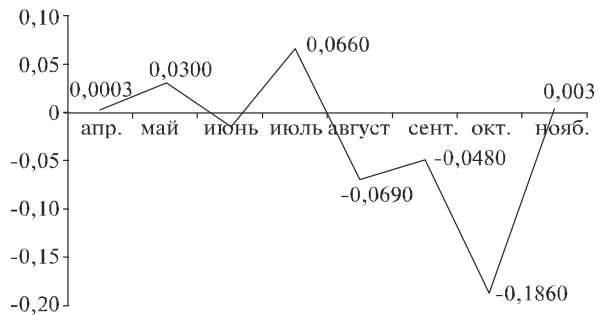


Рис. 18. Сезонная динамика полового индекса (SI) *C. hungaricus* (уч. 1).

Fig. 18. Seasonal dynamics of the sexual index (SI) for *C. hungaricus* (plot 1).

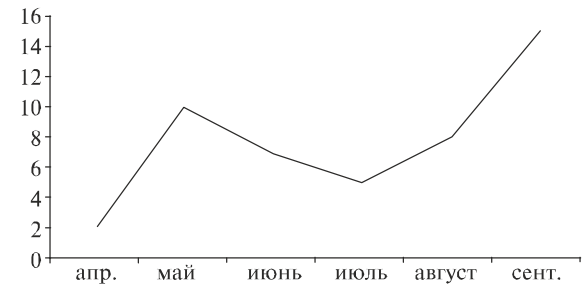


Рис. 19. Сезонная динамика уловистости *C. caucasicus*, пойменный лес степной зоны (уч. 5)

Fig. 19. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. caucasicus* in the floodplain forest of the steppe area (plot 5).

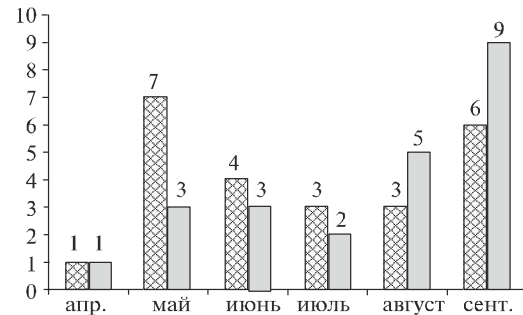


Рис. 20. Сезонная динамика половой структуры популяции *C. caucasicus* пойменного леса степной зоны (уч. 3).

Fig. 20. Seasonal dynamics of the sexual structure for the *C. caucasicus* population in the floodplain forest of the steppe area (plot 3).

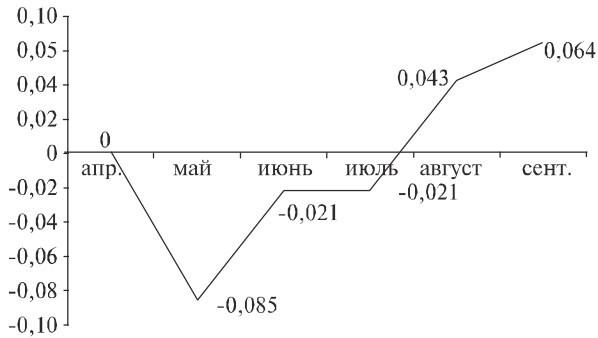


Рис. 21. Сезонная динамика полового индекса *C. caucasicus* (уч. 5).

Fig. 21. Seasonal dynamics of the sexual index for *C. caucasicus* (plot 5).

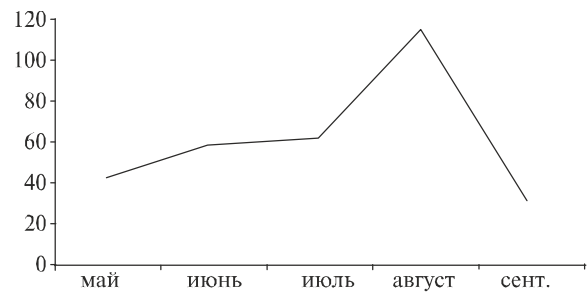


Рис. 22. Сезонная динамика уловистости *C. adamsi* пойменного леса степной зоны (уч. 3).

Fig. 22. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. adamsi* in the floodplain forest of the steppe area (plot 3).

В сезонной активности *Carabus adamsi* отмечен один максимум, который приходится на август с максимальной уловистостью 11,2 экз. на 10 л.-с. (рис. 22) и связан с выходом молодых жуков.

В пойменном лесу в окрестностях станции Гребенской (уч. 5) генеративные особи отмечены с апреля по октябрь (рис. 23). В весенний период наблюдается низкая уловистость. С начала июня она начинает увеличиваться и в конце июля регистрируется первый подъем активности (2,4 экз. на 10 л.-с.). Второй пик активности генеративных особей был отмечен в середине августа (1,3 экз. на 10 лов./сут). С середины июня регистрируется активность постгенеративных особей, уловистость которых повышается в конце июня (0,7 экз. на 10 лов./сут). Во второй декаде августа в ловушки попадают иматурные и ювенильные особи.

В пойменном лесу Парабочевского заказника (уч. 7) динамика активности генеративных и постге-

неративных особей совпадает с описанием сезонной динамики на участке 5. Для ювенильных особей во второй декаде августа отмечен подъем активности с уловистостью 7,7 экз. на 10 л.-с. В этот же период увеличивается уловистость иматурных особей (2,5 экз. на 10 л.-с.).

Одним из основных показателей структуры популяций животных, наряду с численностью и распределением в пространстве, является соотношение полов [Soboleva-Dokuchaeva, 1990]. Анализ временных изменений половой структуры *Carabus adamsi* в пойменном лесу степной зоны республики (уч. 7) показал, что в мае численность самцов в два раза выше численности самок ( $SI = -0,085$ ). В июне соотношение обоих полов выравнивается, а с июля по сентябрь доминируют самки ( $SI = 0,04$ ) (рис. 24, 25). В районе исследования *C. adamsi* имеет одногодичный жизненный цикл с летним размножением.



Рис. 23. Сезонная динамика демографической структуры *C. adamsi* пойменного леса степной зоны (уч. 5)

Fig. 23. Seasonal dynamics of the demographic structure for *C. adamsi* in the floodplain forest of the steppe area (plot 5).

*Carabus convexus* Fabricius, 1775

Рис. 26.

Европейско-сибирский вид. Обитает на остепнённых участках. На территории республики зарегистрирован в смешанном лесу на северном склоне Терского хребта, в пойменном лесу Парабочевского заказника, а так же в Шаройском районе. За время исследования собрано 440 экземпляров имаго данного вида. В качестве доминантного вида *C. convexus* отмечен в лесу на склоне Терского хребта (12,5 экз. на 10 л.-с.).

В сезонной динамике активности данного вида в апреле и июне отмечали два пика с уловистостью соответственно 12,5 экз. на 10 л.-с. и 13,3 экз. на 10 л.-с. Затем численность начинает снижаться, и в августе данный вид в выборках не регистрируется (рис. 26).

В апреле–мае отмечали генеративные и постгенеративные особи *C. convexus*. В июне–июле в сборах регистрируются ювенильные жуки. Данный вид имеет одногодичный жизненный цикл с весенним размножением.

*Carabus boeberi* Adams, 1817

Эндемик Кавказа. В пределах Чеченской Республики — исключительно высокогорный вид, заселяющий диапазон высот 1800–2700 м н.у.м. (в основном в пределах субнивальной зоны), наиболее обычен на влажных и умеренно сухих осыпях, ниже встречается исключительно на каменистых грунтах. Нами зарегистрирован в Шаройском районе на высоте 2500 м (уч. 19). Активность имаго наблюдается с ранней весны (начало апреля) до осени, выраженных пиков активности не отмечено. Весной первыми выходят с мест зимовки экземпляры, заселяющие хорошо прогреваемые проталины или места со сдутым снегом. Размножение происходит в конце мая–начале июня. Жуки второго года жизни сохраняются до осени, отдельные особи повторно зимуют с жуками нового поколения. По литературным данным, на Западном Кавказе, свежие экземпляры выходят во второй половине лета, и тогда происходит размножение, июль–август [Solodovnikov et al., 2009].

*Carabus clypeatus* Adams, 1817

Рис. 27.

Эндемик Кавказа и Закавказья. В пределах Чеченской Республики — средне- и высокогорный вид, заселяющий диапазон высот от 1500–3000 м н.у.м. Предпочитает луговые ассоциации, держится, как правило, среди крупных камней и скальных выходов, реже на каменистых осыпях. Нами были зарегистрированы в Шаройском районе (уч. 19), в диапазоне высот 2300–2400 м н.у.м. Уловистость составила 7,7 экз. на 10 л.-с. Активность имаго с ранней весны до осени, пик активности приходится на вторую половину июня–июль, когда выходит новая генерация имаго и происходит процесс размножения, затем эти особи уходят на зимовку (рис. 27). *Carabus clypeatus* имеет одногодичный жизненный цикл с летним размножением.

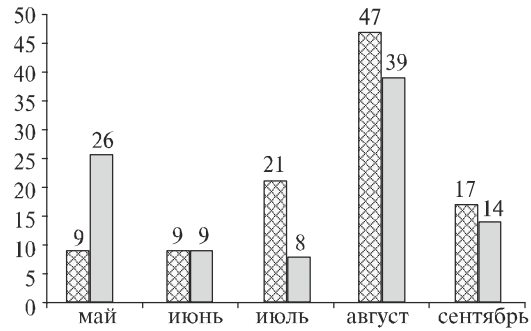


Рис. 24. Сезонная динамика половой структуры популяции *C. adamsi*, пойменный лес степной зоны (уч. 7).

Fig. 24. Seasonal dynamics of the sexual structure for the *C. adamsi* population in the floodplain forest of the steppe area (plot 7).

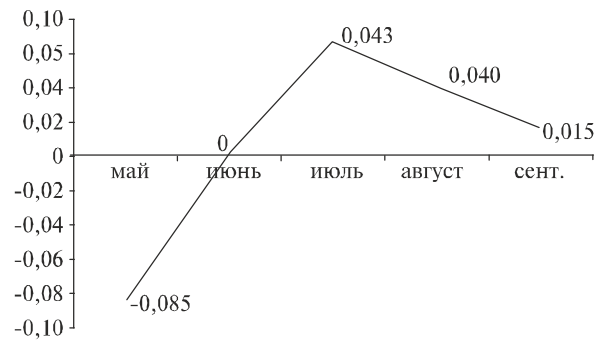


Рис. 25. Сезонная динамика полового индекса *C. adamsi* (уч. 7).

Fig. 25. Seasonal dynamics of the sexual index for *C. adamsi* (plot 7).

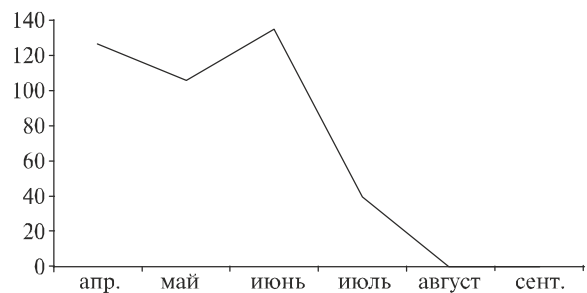


Рис. 26. Сезонная динамика уловистости *C. convexus* (уч. 8).

Fig. 26. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. convexus* (plot 8).

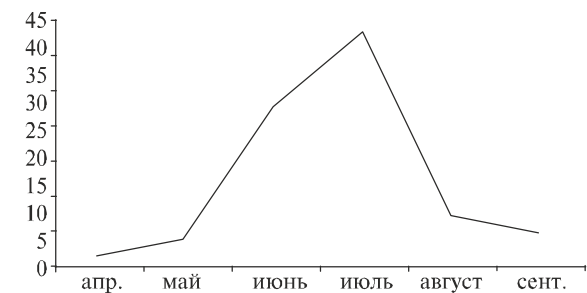


Рис. 27. Сезонная динамика уловистости *C. clypeatus* (уч. 19).

Fig. 27. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. clypeatus* (plot 19).

*Carabus staehlini* Adams, 1817

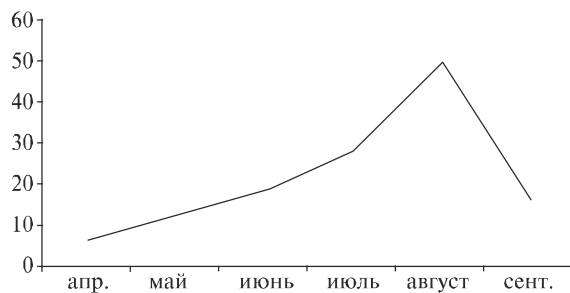
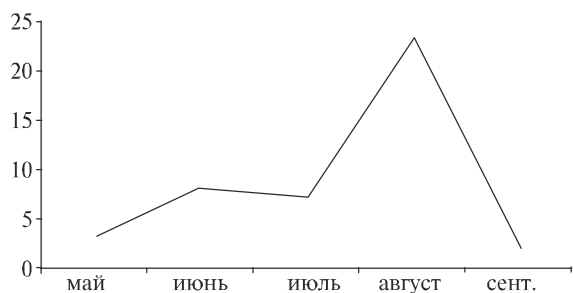
Рис. 28.

Эндемик Центрального и Восточного Кавказа. В пределах Чеченской Республики — средне- и высокогорный вид, заселяющий диапазон высот от 1500–3000 м н.у.м. Предпочитает субальпийские и альпийский горные пояса, одинаково обилён как на лугах, так и на каменных осыпях. Нами были зарегистрированы в Шаройском районе (уч. 19), в диапазоне высот 2400–2500 м н.у.м. Уловистость составила 7,1 экз. на 10 л.-с. В сезонной динамике активность имаго *C. staehlini* наблюдается с ранней весны до осени, весной выходят зимующие молодые особи. В августе нами отмечен один подъём активности *C. staehlini* (4,9 экз. на 10 л.-с.) (рис. 28). В сезонной динамике половой структуры популяции наблюдается доминирование самок ( $Sl = 0,17$ ). *C. staehlini* относится к видам с летним размножением.

*Carabus planipennis* Chaudoir, 1846

Рис. 29.

Эндемик Восточного Кавказа. В пределах Чеченской Республики — средне и высокогорный вид, заселяющий диапазон высот от 1500–3000 м н.у.м. Предпочитает субальпийский и альпийский горные пояса, держится на каменных осыпях, петрофил. Нами был зарегистрирован в Шаройском районе (уч. 19), в диапазоне высот 2300–2500 м. Активность имаго с ранней весны до осени, весной выходят зи-

Рис. 28. Сезонная динамика уловистости *C. staehlini* (уч. 19).Fig. 28. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. staehlini* (plot 19).Рис. 29. Сезонная динамика уловистости *C. planipennis* (уч. 19).Fig. 29. Seasonal dynamics of the catch efficiency of *C. planipennis* (plot 19).

мующие молодые особи. Незначительный подъём активности *C. planipennis* наблюдается в августе (2,3 экз. на 10 л.-с.) (рис. 29).

*Carabus osseticus*, Adams, 1817

Эндемик Кавказа. В пределах Чеченской республики встречается на высоте 1500–3000 м над уровнем моря. Предпочитает субальпийский и альпийский горные пояса, держится на каменных осыпях. Нами зарегистрирован в Шаройском районе в окрестностях села Кенхи (уч. 17), в берёзовом лесу в окрестностях с. Шарой (уч. 18) и на перевале между с. Шарой и с. Итум-Кали на высоте 2350 м (уч. 19). Всего было собрано 152 экземпляра. В качестве доминантного вида отмечен на участке 19. Жуки активны весь сезон с ранней весны до осени, видимых пиков активности не зарегистрировано. Уловистость составляет 5,4 экз. на 10 л.-с.

**Заключение**

Изучена сезонная динамика активности и демографическая структура популяций 10 видов жужелиц рода *Carabus* пяти ландшафтных зон Чеченской Республики. Полученные данные сведены в графики сезонной активности половозрастной структуры популяций. Выявлены следующие типы сезонной динамики активности жужелиц рода *Carabus*: весенний, весенне-летний, летний, поздне-летний и осенний. У некоторых видов отмечается повторное размножение в следующем сезоне (рециклическая).

К видам с весенним размножением относятся *C. cumanus* и *C. caucasicus*. Их жизненный цикл реализуется по следующей схеме: выходящие с зимовки особи приступают к размножению, чем обусловлен первый подъём активности. Во второй половине сезона наблюдается выход молодого поколения. Осенний спектр популяции представлен иматурными особями первого года жизни и постгенеративными, которые способны переживать зиму и принимать участие в размножении на следующий год. *C. boeberi* является видом с весенне-летним размножением. К видам с летним размножением относятся *C. staehlini* и *C. clypeatus*. К видам с поздне-летним размножением относится *C. hungaricus*. Виды с осенним размножением характеризуются тем, что весенний период активности определяется зимовавшими иматурными и постгенеративными имаго. Выход молодого поколения предшествует периоду размножения в конце лета – начале осени. К ним относится *C. exaratus*.

Каждый биотоп характеризуется собственным набором доминантных видов и характером сезонной динамики численности. В каждом биотопе доминантные экологически сходные виды имеют разные жизненные циклы. Например, в пойменном лесу ст. Калиновской доминируют 3 вида с разными периодами размножения: *C. cumanus* — весенний рециклический; *C. exaratus* — осенний рециклический; *C. adamsi* — весенне-летний рециклический.

## Литература

- Bokhovko E.E. 2006. [Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the cultivated lands of the Southern part of Kuban-Prirazovskaya lowland]: Avtoref. diss... kand. biol. nauk. M. 22 p. [In Russian].
- Bondarenko A.S., Zamotailov A.S. 2011. Lifecycles of certain dominant species of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of upland part of North-Western Caucasus // Povolzhsky Ecologicheskii Zhurnal. No.3. P.256–265. [In Russian].
- Makarov K.V., Matalin A.V. 2008. Local fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as a research object (evidence from carabidofauna of Prieltonie) // Types and communities in extreme conditions. M.: KMK. P.353–373. [In Russian].
- Matalin A.N. 2007. Typology of lifecycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palearctic // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.86. No.10. P.1196–1220. [In Russian].
- Matalin A.V. 2011. Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palearctic: Avtoref. diss... dokt. biol. nauk. M. 46 p. [In Russian].
- Matalin A.V., Makarov K.V., Bokhovko E.E. 2007. Evaluation of quantity and spatial distribution of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in natural and anthropogenic conditions // Problems and prospects of general entomology. Abstracts of scientific conference XIII of Russian Entomological Society. 9–15 of September, 2007. Krasnodar: KubGAU Publishing House. P.224–225. [In Russian].
- Renkonen O. 1938. Statisch-okologische Untersuchungen uber die ter restrische Kaferwelt der finnischen Bruchoore // Annales Botanici Societatis Zoologica-Botanicæ Fennicæ «Vanamo». Vol.6. P.1–231.
- Sharova I.Kh., Khobrakova L.T. 2005. Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in mountain taiga and mountain wooden steppe of the Eastern Sayan // News of the RAS. Series. Biology. No.5. P.1–6. [In Russian].
- Shustek Z. 1984. The bioindicative and prognostic significance of sex ratio in Carabidae (Insecta, Coleoptera) // Ecologia (CSSR). Vol.3. No.1. P.3–22.
- Soboleva-Dokuchaeva I.I. 1990. Polovaya struktura populyatsyi massovykh vidov zhyzhelitz (Coleoptera, Carabidae) agrotzenozov Podmoskov'ya // Struktura i dinamika populyatsyi pochvennykh i nazemnykh zhivotnykh. M. P.2–16. [In Russian].
- Solodovnikov I.A., Zamotaylov A.S., Fominykh D.D. 2009. New subspecies *Carabus (Cechenochilus) boeberi* Adams, 1817 (Coleoptera: Carabidae) from the Western Caucasus // Caucasian Entomological Bulletin. Vol.5 No.2. P.175–178.
- Wallin H. 1987. Distribution, movement and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields // Plant protection reports and dissertation of the Swedish Univ. for Agric. Sci. Uppsala. Vol.15. P.3–19.
- Zamotaylov A.S. 2007. Red List of Krasnodar Territory. Volume Animals. Krasnodar: PTR Development Center. 480 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 6.3.2017