

<https://doi.org/10.25221/kurentzov.35.9>

<https://elibrary.ru/eibgkd>

<https://zoobank.org/References/343A2D7C-C3FB-4F30-985C-0ECD3D80245C>

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РЕАЛИЗАЦИЯ
ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *PTEROSTICHUS ORIENTALIS*
(MOTSCHULSKY, 1844) (COLEOPTERA, CARABIDAE) В
КОМСОМОЛЬСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ, ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ**

О.В. Куберская^{1,2}

¹ФГБУ «Заповедное Приамурье», г. Хабаровск

²Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск

E-mail: leonika-00@mail.ru

Аннотация. Рассмотрено пространственное распределение *Pterostichus orientalis* (Motschulsky, 1844) в Комсомольском заповеднике на пяти лесных пробных площадях в 2017–2019 гг. Наиболее благоприятные условия для обитания *P. orientalis* отмечены в дубово-лиственничном лесу. Вид на охраняемой территории реализует одногодичный рециклический жизненный цикл с летним типом размножения и имагинальной диапаузой в зимний период.

Ключевые слова: жуужелицы, Carabidae, *Pterostichus orientalis*, жизненный цикл, пространственное распределение, Россия.

**SPATIAL DISTRIBUTION AND REALIZATION OF THE LIFE CYCLE OF
PTEROSTICHUS ORIENTALIS (MOTSCHULSKY, 1844) (COLEOPTERA,
CARABIDAE) IN THE KOMSOMOLSKY NATURE RESERVE,
Khabarovsk Krai**

O.V. Kuberskaya^{1,2}

¹Federal State-Funded Institution «Zapovednoye Priamurye», Khabarovsk, Russia.

²Institute of Water and Ecology Problems of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia.

E-mail: leonika-00@mail.ru

Abstract. The spatial distribution of the ground beetle *Pterostichus orientalis* (Motschulsky, 1844) were examined in the Komsomolsky Nature Reserve on five forest permanent sampling plots in 2017–2019. *P. orientalis* has the most favorable conditions for its habitat in the oak-larch forest. The species in the protected area has a one-year recyclical life cycle with a summer type of reproduction and an imaginal diapause in the winter.

Keywords: ground beetles, Carabidae, *Pterostichus orientalis*, life cycle, spatial distribution, Russia.

ВВЕДЕНИЕ

Жужелицы (Carabidae) представляют одно из крупнейших семейств колеоптероидных насекомых, распространенных во всех широтах и большинстве наземных сообществ. Обладая высокой численностью и большим видовым разнообразием, они играют огромную роль в сложении и функционировании сообществ почвенных беспозвоночных в экосистемах суши (Крыжановский, 1983). Являясь герпетобиионтными организмами, жужелицы в первую очередь реагируют на любые изменения природной среды и представляют собой прекрасных биоиндикаторов (Koivula, 2011). Всё это предполагает знание особенностей экологии и биологии Carabidae и, в первую очередь, их жизненных циклов. Фенология напочвенной активности и продолжительность репродуктивного периода являются одними из наиболее изменчивых параметров жизненных циклов Carabidae. Они изменяются как при смене природно-климатических зон или высотных поясов, так и в пределах одной и той же природной зоны, нередко даже в граничащих между собой биотопах (Маталин, 2007). Настоящая статья посвящена пространственному распределению и реализации жизненного цикла *Pterostichus (Eosteropus) orientalis* (Motschulsky, 1844) в лесах Комсомольского заповедника.

Pterostichus orientalis – суббореальный восточнопалеарктический вид. Он распространен от Средней Сибири на западе до островов Кунашир и Хоккайдо на востоке, от юга Якутии и Станового хребта на севере до северной Монголии, Северо-Восточного Китая и Южной Кореи на юге (Сундуков, 2013). В Комсомольском заповеднике обитает преимущественно под пологом леса, где является одним из доминирующих видов (Куберская, 2018). Предпочитает разреженные долинские широколиственные леса (Куберская, 2013). По отношению к условиям увлажнения является гигрофилом.

В настоящее время известно, что в условиях Южного Прибайкалья и северо-восточного Забайкалья (Баргузинский заповедник) *P. orientalis* имеет одногодичный ране-, либо средне-летний рециклический жизненный цикл с зимующими имаго (Шиленков, 1978; Ананина, 2010). По данным Л.В. Лапшина и А.В. Лапшина (1978) в Южном Приморье молодые жуки отмечаются в июне-июле, максимальная динамическая плотность и активный период размножения приходится на первую декаду августа.

Государственный природный заповедник «Комсомольский» расположен в Нижнем Приамурье (Хабаровский край) и занимает приустьевую часть бассейна и нижнее течение реки Горин. Его площадь составляет 64,4 га. Рельеф заповедника главным образом низкорослый, наивысшая точка – г. Чоккеты (789 м н. у. м.). Растительность преимущественно лесная. Здесь сохранились коренные формации – ельники, кедровники, лиственничники, дубняки, а также формации прирусловых лесов. Большие площади в заповеднике занимают вторичные березовые, лиственнично-березовые леса разного возраста, сформировавшиеся на месте гарей (Ван, Шеенко 2016). Из открытых местообитаний встречаются пойменные луга, сфагновые и травяные болота, поляны и пустыри. Примерно 20% охраняемой территории занимают водно-болотные угодья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение пространственного распространения и особенностей реализации жизненного цикла *P. orientalis* проводились на пяти постоянных пробных площадях (ПП 1-5), расположенных в охранной зоне Комсомольского заповедника со 2 мая по 28 сентября 2017 года (тип генерации устанавливался с 20 июня на ПП 1, и ПП 5, с 31 мая на ПП 2, 29 июня на ПП 4), с 1 мая по 28 сентября 2018 года и с 29 апреля по 26 сентября 2019 года:

ПП 1 – смешанный лес из пихты белокорой, лиственницы Каяндера и березы плосколистной, с доминированием в подросте темнохвойных пород на буроземе грубогумусовом оподзоленном. Расположен биотоп вблизи кордона «Каменная падь». Координаты: 50°43'43,2" N, 137°23'30,7" E;

ПП 2 – смешанный лес из березы плосколистной, сосны корейской, кленов мелколистного и зеленокорого и пихты белокорой на буроземе типичном. Расположен биотоп в районе г. Серголь. Координаты: 50°44'13,7" N, 137°23'51" E;

ПП 3 – осиново-дубовый лес папоротниково-бобовый на буроземе типичном. Расположен биотоп в отрогах г. Серголь (в западной стороне от горы). Координаты: 50°44'17,8" N, 137°24'06,2" E;

ПП 4 – дубово-лиственничный лес бруснично-осоковый на буроземе грубогумусовом. Расположен биотоп в отрогах г. Серголь (в западной стороне от горы). Координаты: 50°43'57,6" N, 137°23'30,2" E;

ПП 5 – долинный елово-пихтовый лес разнотравно-папоротниковый на буроземе грубогумусовом на аллювии. Расположен биотоп вдоль ручья Каменка, вблизи кордона «Каменная падь». Координаты: 50°43'42" N, 137°23'13,8" E.

В каждом биотопе экспонировалось 15 почвенных ловушек, в качестве которых использовались пластиковые стаканчики объемом 200 мл, на 1/3 заполненные 4% раствором формальдегида. Ловушки проверялись в среднем раз в 11 дней, всего за время исследования было проведено 202 выборки.

Для определения репродуктивного статуса *P. orientalis* имаго вскрывались. Физиологическое состояние оценивалось по методике Валлина (Wallin, 1987) с дополнениями Маталина и Макарова (Matalin, Makarov, 2011).

1. Ювенильные (It) – недавно отродившиеся особи, часто с мягкими элитрами, светлой окраской и неразвитыми гонадами. Жировое тело не визуализируется. Мандибулы острые.

2. Имматурные (Iim) – кутикула полностью затвердела. У самок яичники компактные, белые, без яиц; у самцов семенники белые, заполняющие менее половины длины брюшка. Желтые тела отсутствуют. Жировое тело часто хорошо развито. Мандибулы острые.

3. Генеративные (Im) – самки со зрелыми яйцами в яйцеводах; у самцов семенники большие и раздутые, заполняющие почти всю полость брюшка. Жировое тело развито слабо и не заполняет всего пространства между внутренними органами.

4. Постгенеративные (Isp) – самки без яиц в яйцеводах. Самцы с регрессированными желтоватыми семенниками, занимающими менее половины длины брюшка. Желтые тела часто имеют вид темных пятен. Жировое тело часто слабо развитое или полностью отсутствует. Мандибулы изношенные.

У генеративных самок подсчитывалось количество зрелых яиц.

Типология жизненных циклов жужелиц приведена по работе Маталина (2007).

Данные о длительности преимагинального развития *P. orientalis* в лабораторных условиях предоставлены К.В. Макаровым (МПГУ, Москва).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего за время исследования был собран 601 экземпляр имаго жужелиц *P. orientalis*, генеративный статус установлен для 517 экземпляров (168♂, 349♀): ПП 1 – 14♂, 31♀; ПП 2 – 15♂, 49♀; ПП 3 – 28♂, 86♀; ПП 4 – 55♂, 107♀; ПП 5 – 56♂, 76♀. 16 особей (10 ♀ и 6 ♂) были заражены паразитоидами, в основном личинками мух-тахин, одна самка – личинкой волосатика. При этом большинство зараженных особей находилось в генеративном статусе, у самок в гонадах присутствовали яйца. В общем, в яйцеводах у самок визуализировалось от 1 до 24 зрелых яиц, в среднем у 287 вскрытых генеративных самок насчитывалось по 7 яиц.

В изученных биотопах на протяжении всего периода исследования наибольшую динамическую плотность *P. orientalis* проявлял в дубово-лиственничном лесу (ПП 4 – ср. ДП = 2,8 экз. на 100 ловушко-суток); наименьшую – в смешанном лесу с доминированием в подросте темнохвойных пород (ПП 1 – ср. ДП = 0,8 экз. на 100 ловушко-суток). Исследуемый период 2017 года был самый теплый и сухой (ср. Т возд. за май-сентябрь – 15,8° С; сумма осадков – 374,3 мм) и наиболее благоприятный для жужелиц, в среднем отмечалось 2,1 экз. на 100 ловушко-суток, в 2018 году – 2 экз. на 100 ловушко-суток (ср. Т возд. за май-сентябрь – 15,4° С; сумма осадков – 449,9 мм), 2019 год – напротив, был прохладным и дождливым (ср. Т возд. за май-сентябрь – 14,9° С; сумма осадков – 724 мм), активность имаго *P. orientalis* была низкая (в среднем 0,9 экз. на 100 ловушко-суток).

Анализируя демографическую структуру локальных популяций *P. orientalis* на постоянных пробных площадях установлено что в разные годы один и тот же биотоп может быть для вида как жилым (если имаго полностью реализует жизненный цикл – от ювенила до естественной гибели), так и транзитным (демографический спектр ущербный).

Смешанный лес с доминированием в подросте темнохвойных пород (ПП 1) в 2017 г. – жилой, поскольку нами были отмечены ювенильные, генеративные и постгенеративные особи, а в 2018 г. и 2019 г. – транзитный, так как зарегистрированы либо имматурные и генеративные, либо генеративные и постгенеративные жуки (рис. 1). Период размножения наблюдался с начала июня по вторую декаду августа. Пик яйцепродукции соответствовал пику активности генеративных особей и сдвигался по мере похолодания и увеличения количества осадков из года в год со второй половины августа на вторую половину июля. С 20 по 31 августа 2017 г. в выборке зафиксирован один ювенильный самец новой генерации.

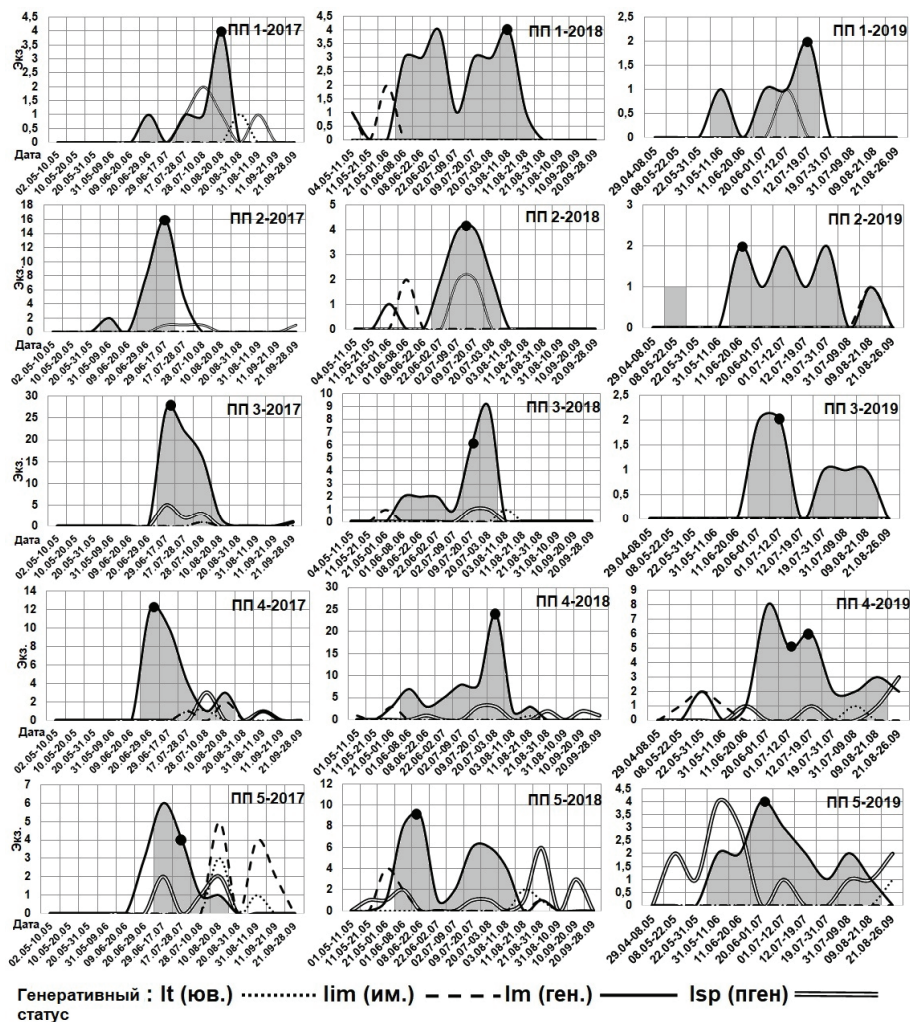


Рис. 1. Сезонная динамика активности и генеративный статус *Pterostichus orientalis* (Motschulsky, 1844) на ПП 1-5 Комсомольского заповедника в 2017–2019 гг. Серым цветом выделен период яйцекладки, черный круг – пик яйцепродукции.

В смешанном лесу из березы, сосны, кленов и пихты (ПП 2) во все три года исследования демографический спектр имаго был ущербный (рис. 1). Данный биотоп является проходным для вида. Наибольшая активность генеративных особей и максимальная яйцепродукция в популяции в наиболее благоприятные для *P. orientalis* 2017 г. и 2018 г. отмечались в июле.

Осиново-дубовый лес (ПП 3) в 2017 г. и 2018 г. – жилой, поскольку отмечены все четыре стадии развития имаго, в 2019 г. – транзитный, обнаружены только немногочисленные генеративные особи (рис. 1). Период размножения наблюдался так же, как и на ПП 1, с начала июня по вторую декаду августа. Пик яйцепродукции фактически соответствовал пику активности генеративных особей и приходился на июль. В первой декаде августа в 2017 г. и 2018 г. зафиксировано несколько ювенильных и имматурных особей новой генерации.

В дубово-лиственничном лесу (ПП 4) во все три года исследований установлена не только наибольшая активность вида, но и полный демографический спектр имаго (рис. 1): в мае-начале июня в выборках отмечались имматурные (неполовозрелые) особи, которые вскоре приступали к размножению. Период размножения растянут с начала июня по последнюю декаду августа, с пиком активности и максимальной яйцепродукцией в 2017 г. – с 20 июня по 17 июля, в 2018 г. – с 20 июля по 3 августа, в 2019 г. – с 20 июня по 19 июля. Закончив размножение, жуки погибали, так как отмечено незначительное число постгенеративных имаго. В течение лета в популяции шло развитие личинок. В конце июля – начале августа зафиксированы ювенильные и имматурные особи нового поколения, которые должны были уйти на зимовку на той же стадии онтогенеза, что и предыдущее, и приступить к размножению в следующем сезоне.

Долинный елово-пихтовый лес (ПП 5) также является жилым для *P. orientalis* во все три года исследования. Однако основное отличие данного местообитания от других обследованных в том, что с зимовки в начале сезона в 2018 г. и 2019 г. наряду с неполовозрелыми (имматурными) вышли размножавшиеся в прошлом сезоне (постгенеративные) жуки (рис. 1), которые вскоре приступили к синхронному материнско-пращурному размножению. Период размножения, относительно ПП 4, где также вид являлся резидентом на протяжении всего времени исследования, укорочен на декаду и приходился на начало июня – первую декаду августа, с максимальной яйцепродукцией во второй половине июня. Только в самый теплый и сухой 2017 год жуки размножались до 20 августа, с максимальной яйцепродукцией в июле. В конце сезона в выборках отмечены ювенильные и имматурные особи новой генерации. Вероятно, некоторая часть окончивших размножение жуков погибает, другая – уходит на зимовку вместе с имматурными для того, чтобы в следующем сезоне повторить размножение.

Важную роль на формирование сообществ насекомых, и в первую очередь герпетобионтов, а также на внутривидовую динамику отдельных видов играют погодно-климатические и ландшафтно-биотопические условия местообитания (Маталин, 2007).

Дубово-лиственничный лес (ПП 4) расположен на склоне юго-западной экспозиции, что обеспечивает хороший прогрев почвы и достаточное поступление солнечной радиации в течение года (Ван и др., 2023). Трансаккумулятивный тип местоположения площади (нижняя часть склона), обеспечивающий «стекание» и частичную аккумуляцию водных и литодинамических потоков,

привносящих с собой, в том числе, питательные органические вещества с верхних участков склона, хороший дренаж почвы, развитый травостой формируют наиболее благоприятные условия для обитания жужелиц, в частности *P. orientalis*.

Повторное размножение имаго в течение нескольких лет в долинном еловом-пихтовом лесу (ПП 5) рассматривается нами не как проявление многолетнего развития, а как увеличение общей продолжительности жизни имаго, адаптация на влияние неблагоприятных микростациальных факторов (Маталин, 2007): близость проточного водоема, переувлажненный гумус, высокая сомкнутость крон, слабо развитый травостой или его полное отсутствие. Хотя ПП 5 и 1 расположены близко между собой, на пятой пробной площади увлажнение почвы проточное, она рыхлая, много камней – дренаж хороший, а на первой – застойное, почва плотная, не дренированная. Поэтому лишь в некоторые, наиболее теплые и засушливые годы, как 2017, на ПП 1 *P. orientalis* может реализовывать полный жизненный цикл.

Смешанный лес из березы, сосны, кленов и пихты (ПП 2) и осиново-дубовый лес (ПП 3), расположены выше остальных (220–257 м н.у.м.), соответственно, менее увлажненные, и если ПП 3 находится на южной экспозиции склона, является относительно прогреваемой, с хорошо развитым травостоем и достаточной инсоляцией, так что в некоторые годы (2017–2018 гг.) пригодна для оседлого обитания *P. orientalis*, то ПП 2 расположена на северо-западной экспозиции склона, затемненная с менее развитым травостоем в результате высокой сомкнутости крон деревьев, оставалась транзитной для *P. orientalis* на протяжении всех трех лет исследования.

Таблица 1

Продолжительность развития преимагинальных фаз *Pterostichus orientalis* (Motschulsky, 1844) в лабораторных условиях

Стадия развития	Количество суток	Средняя \pm SD	95% доверительный интервал	Количество содержащихся особей
	min-max			
Яйцо	5–13	8,73 \pm 0,452	7,81-9,59	22
L ₁	11–31	19,62 \pm 1,413	16,81-22,24	21
L ₂	17–38	26,33 \pm 2,147	22,22-30,121	9
L ₃	26–30	28,0 \pm 1,476	—	2
Куколка	12	12	—	1

Примечание: L₁, L₂, L₃ – личинки первого, второго и третьего возрастов, соответственно; SD – стандартное отклонение.

Одной из вероятных причин экологической пластичности и высокого обилия *P. orientalis* в Комсомольском заповеднике и, в частности, на постоянных площадях в годы исследования может быть продолжительное время яйцекладки и лабильность времени преимагинального развития, характерные для вида. По данным К.В. Макарова, в лабораторных условиях время развития от яйца до

имаго у *P. orientalis* может изменяться в интервале от 71 до 98 дней. Это больше, чем у типично весенних видов. Почти любая стадия *P. orientalis* в зависимости от условий может развиваться ускоренно или с существенной задержкой (табл. 1). Такая изменчивость позволяет успешно развиваться особям, вышедшим из яиц как в начале, так и во второй половине лета. Как видно из полевых наблюдений, период яйцекладки у *P. orientalis* растянут с мая по сентябрь, а сроки максимальной яйцепродукции изменяются под влиянием условий окружающей среды.

Таким образом, исходя из погодно-климатических и ландшафтно-биотопических условий, в Комсомольском заповеднике в разные годы один и тот же биотоп может быть для *P. orientalis* как жилым, так и транзитным, вид в нем может размножаться как единожды за сезон, так и повторно после зимовки. Вид является экологически пластичным и обладает высоким обилием за счет лабильности времени преимагинального развития и продолжительного времени яйцекладки. Наиболее благоприятные условия для обитания *P. orientalis* отмечены в дубово-лиственничном лесу. В Комсомольском заповеднике, также как в Сибири и Приморье, *P. orientalis* реализует одногодичный рециклический жизненный цикл с летним типом размножения и имагинальной диапаузой в зимний период.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность А.В. Маталину и К.В. Макарову (МПГУ, Москва) за консультации и ценные замечания в ходе исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Ананина Т.Л. 2010. Динамика численности жуужелиц в горных условиях Северо-восточного Прибайкалья. Улан-Удэ: изд-во Бурятского госуниверситета. 136 с.

Ван В.М., Шееенко П.С. 2016. Иллюстрированный определитель растений Комсомольского заповедника. Издание 2-е, исправленное и дополненное. Хабаровск: АО «Хабаровская краевая типография». 304 с.

Ван П.С., Марков А.А., Ван Г.В., Щеглова И.П., Бобровский В.В. 2023. Динамика состояния древостоев на постоянных пробных площадях заповедника «Комсомольский» (Нижнее Приамурье). *Материалы III Всероссийской научно-практической конференции «Биоразнообразие, состояние и динамика природных и антропогенных экосистем России.* Комсомольск-на-Амуре: АмГПГУ. С. 320–328.

Крыжановский О.Л. 1983. Жуки подотряда Aderphaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae, семейство Sarabidae (вводная часть и обзор фауны СССР). *Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 1, Вып. 2.* Л.: Наука. 341 с.

Куберская О.В. 2013. Население жуужелиц рода *Pterostichus* Bonelli, 1810 (Coleoptera, Sarabidae) заповедника «Комсомольский». *Человек и природа: грани гармонии и углы соприкосновения: материалы II Всероссийской научно-практической конференции. Комсомольск-на-Амуре, 26 ноября 2013.* Комсомольск-на-Амуре: АмГПГУ. С. 176–185.

Куберская О.В. 2018. Население жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесных природных комплексах Комсомольского заповедника (Хабаровский край). *Природные опасности, современные экологические риски и устойчивость экосистем: VII Дружининские чтения: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Хабаровск, 2–5 октября 2018 г.* Хабаровск: ООО «Омега-Пресс». С. 370–375.

Лапшин Л.В., Лапшин А.В. 1978. Комплексы жуужелиц на залежных землях в Южном Приморье. *Проблемы почвенной зоологии.* Минск: Наука и техника. С. 138–139.

Маталин А.В. 2007. Типология жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики. *Зоологический журнал*, 86(10): 1196–1220.

Сундуков Ю.Н. 2013. *Аннотированный каталог жуужелиц (Coleoptera: Caraboidea) Сихотэ-Алиня.* Владивосток: Дальнаука. 271 с.

Шиленков В.Г. 1978. Особенности биологии массовых видов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) фауны Южного Прибайкалья. *Энтомологическое обозрение*, 57(2): 290–301.

Koivula M.J. 2011. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. *In: Kotze D.J., Assmann Th., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R. (Eds.). Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. Zookeys*, 100: 287–317. DOI: 10.3897/zookeys.100.1533

Matalin A.V., Makarov K.V. 2011. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches. *In: Kotze D.J., Assmann Th., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R. (Eds.). Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. ZooKeys*, 100: 223–254. DOI: 10.3897/zookeys.100.1530

Wallin H. 1987. Distribution, movements and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cerefields. *In: Plant protection Reports and Dissertations of the Swedish University for Agricultural Sciences.* P. 25–109.