

УДК 595.76 (470.6)

ББК 28.691.892.41 (235.7)

Ш 24

М.И. Шаповалов, В.А. Ярошенко

## Трофические связи и экологическая роль размерных классов водных жесткокрылых подотряда *Adephaga* (*Coleoptera*) Северо-Западного Кавказа

(Рецензирована)

### Аннотация

В статье рассмотрены трофические связи водных жесткокрылых подотряда *Adephaga* Северо-Западного Кавказа. Исследовано питание в лабораторных условиях 14 видов имаго жуков семейства *Dytiscidae* и некоторых личинок, а так же представителей семейств *Noteridae*, *Haliplidae*, *Gyrinidae* отмеченных в регионе. Рассмотрено суточное потребление различных кормовых объектов имаго и личинками плавунца *Dytiscus marginalis*. Проведен анализ размерного состава имаго водных жесткокрылых подотряда *Adephaga* региона с разделением их на размерные классы, проанализирована их экологическая роль.

**Ключевые слова:** водные жесткокрылые, трофические связи, имаго, размерные классы, Северо-Западный Кавказ, *Adephaga*.

### Введение

Водные жесткокрылые подотряда *Adephaga* представлены в фауне Северо-Западного Кавказа 89 видами, относящимися к 4 семействам: *Dytiscidae* – 72 вида, *Noteridae* – 2 вида, *Gyrinidae* – 8 видов и *Haliplidae* – 7 видов [1, 2]. Виды данной группы являются неотъемлемой частью трофической сети практически во всех пресноводных экосистемах и оказывают значительное влияние на популяции других организмов. В небольших и временных водоемах водные жесткокрылые подотряда *Adephaga* нередко составляют высшую ступень трофической пирамиды. Некоторые виды семейства *Dytiscidae* имеют определенное практическое значение, в оценке их влияния на прудовые рыбные хозяйства [3], использовании в качестве истребителей личинок кровососущих насекомых [4]. В более крупных и постоянных водоемах обычно присутствуют хищники, питающиеся водными *Adephaga* и их личинками. Имеются сведения о поедании водных жесткокрылых амфибиями, рыбами и водоплавающими и околоводными птицам.

Трофические предпочтения водных жесткокрылых изучены крайне слабо и носят фрагментарный характер. В последние десятилетия были опубликованы ряд работ, в которых затронуты вопросы питания имаго и личинок водных жесткокрылых [5, 6, 7, 8]. Однако данных о трофических связях водных жесткокрылых даже сравнительно хорошо изученной европейской фауны в научной литературе недостаточно, чтобы сложилась ясная картина по данному вопросу.

Цель настоящей работы – изучение и уточнение трофических связей, а так же анализ размерного состава имаго водных жесткокрылых п/о *Adephaga* Северо-Западного Кавказа с разделением их на размерные классы, выяснение экологической роли представителей различных размерных классов. Помимо результатов собственных исследований, проведен анализ доступной нам литературы по данному вопросу. Предполагается продолжить данную работу с целью уточнения и дополнения сведений.

## Материал и методы

Лабораторные эксперименты по определению пищевого предпочтения водных жесткокрылых, проводились с использованием аквариумов объемом 1-5 литров. Воду, которую заливали в аквариумы, брали в том же водоеме, в котором были собраны помещенные в аквариум жуки. Для создания наиболее благоприятных для жуков условий, в объеме с водой были помещены веточки элодеи (*Elodea canadensis*). Во избежание закапывания добычи, грунт в наших экспериментах не использовался.

Так же нами проводилось вскрытие пойманных в природе жуков плавунцов (наиболее крупных из родов *Dytiscus* и *Acilius*), но выделить какие-либо определяемые остатки пищи удалось лишь у одного вида. Стандартному методу вскрытия и последующему определению состава пищи и трофических связей водных плотоядных жесткокрылых препятствует тот факт, что у имаго *Dytiscidae* пища уже при пережевывании обливается выделениями кишечника, главным местом пищеварения служит зоб (передний отдел кишечника), где у большинства видов пища приобретает вид гомогенной зеленоватой массы [9]. Некоторые авторы определяли спектр питания жуков на основе хитиновых остатков, иногда все же встречающихся в зобе [10]. Но, несомненно, все кормовые организмы, не имеющие твердых покровов, в этих работах отмечены не были. Личинки хищных водных жесткокрылых обладают внекишечным пищеварением, поглощая только разжиженную, почти полностью переваренную пищу. Поэтому широко применяемый для других групп водных беспозвоночных метод вскрытия желудочно-кишечного тракта для определения кормовых объектов по остаткам не дает положительных результатов. Кроме того, подобный метод дает только ориентировочные представления о составе и удельном весе в рационе тех или иных компонентов.

Наиболее приемлемым в наших условиях выходом при изучении трофических связей и установлении суточного потребления водных беспозвоночных, остается содержание жуков в лабораторных условиях и предложение им в качестве пищи различных гидробионтов, которые могут быть добычей этих видов жуков в естественных условиях. При содержании видов сем. *Dytiscidae* в аквариумах учитывали рекомендации работы, посвященной содержанию и разведению в лаборатории представителей этого семейства [11]. Так же нами проводилось изучение суточного потребления различных водных беспозвоночных имаго и личинками некоторых видов водных жесткокрылых, при этом вычислялся средний пищевой индекс (в %) [12]. В проводимых трофических экспериментах для максимального ограничения влияния фактора доступности использовалась методика содержания при избытке корма [13].

Информация о животных в питании которых отмечены водные жесткокрылые подотряда *Adephaga*, а также их паразитах, и частично о кормовых объектах некоторых видов жуков, получена из литературных источников.

Для исследования распределения видов водных *Adephaga* Северо-Западного Кавказа по средней длине тела, длину тела исследованных экземпляров измеряли под бинокулярным микроскопом МБС-2 при помощи окуляра-микрометра с точностью до 0,1 мм. Среднюю длину тела каждого вида рассматривали как среднее арифметическое длин тела исследованных экземпляров этого вида. Для построения диаграммы распределения среднюю длину тела исследованных видов округляли до величин, кратным 1 мм. Для некоторых видов, изучение питания которых проводилось нами в лабораторных условиях в скобках «( )» указаны размеры тела (в мм).

## Результаты и обсуждение

В результате проведенных лабораторных исследований и анализа литературных данных были получены сведения о составе кормовых объектов для 14 видов имаго се-

мейства *Dytiscidae* и некоторых личинок, рассмотрены трофические связи имаго *Noteridae*, *Haliplidae*, *Gyrinidae*, видов отмеченных на Северо-Западном Кавказе.

### Трофические связи жесткокрылых представителей подотряда *Adephaga*

*D. marginalis* (27–35 мм) является наиболее распространенным видом в водоемах Европы, некоторые особенности его питания и местообитания изучались в Польше [14], Латвии [10], в Германии подобные исследования проводились еще 20-х годах прошлого века [15]. На настоящий момент наиболее полной информацией по питанию плавунца *D. marginalis* является работа Березиной [12]. В указанной работе [12], приводятся данные по суточному потреблению *Daphnia magna* для имаго и личинки *D. marginalis* (табл. 1).

Таблица 1  
Суточное потребление ракообразных имаго и личинками *D. marginalis*  
(по Березиной, 1951, с дополнениями)

Вид пищи	Количество опытов	Размеры		Съедено в сутки		Средний пищевой индекс (в %)
		длина (мм)	вес (мг)	количество	вес (мг)	
<i>Имаго D. marginalis</i>						
<i>D. magna</i>	7	32,8	1724,1	258	722,4	41,9
! <i>Gammarus sp.*</i>	8	34,1	1793,2	19	558,4	31,1
! <i>Gammarus sp.</i>	5	34,1	1793,2	4	127,7	7,1
<i>Личинка D. marginalis</i>						
<i>D. magna</i>	5	48,0	1635,1	4	11,2	0,8

Примечание: \* – мертвые *Gammarus sp.*  
! – данные наших опытов.

Из данных таблицы 1 видно, что в питании личинок такого крупного вида, как *D. marginalis*, дафнии играют ничтожную роль. Даже при отсутствии всякой другой пищи личинки плавунца съедают в среднем не более четырех дафний в сутки. Взрослые *D. marginalis*, в противоположность их личинкам, в опытах Березиной потребляли дафний очень охотно, в среднем 258 дафний в сутки. Таким образом, имаго плавунца okayмленного может конкурировать с молодьо рыб в отношении кладоцер, однако в природе вследствие наличия и других кормовых объектов этого не происходит.

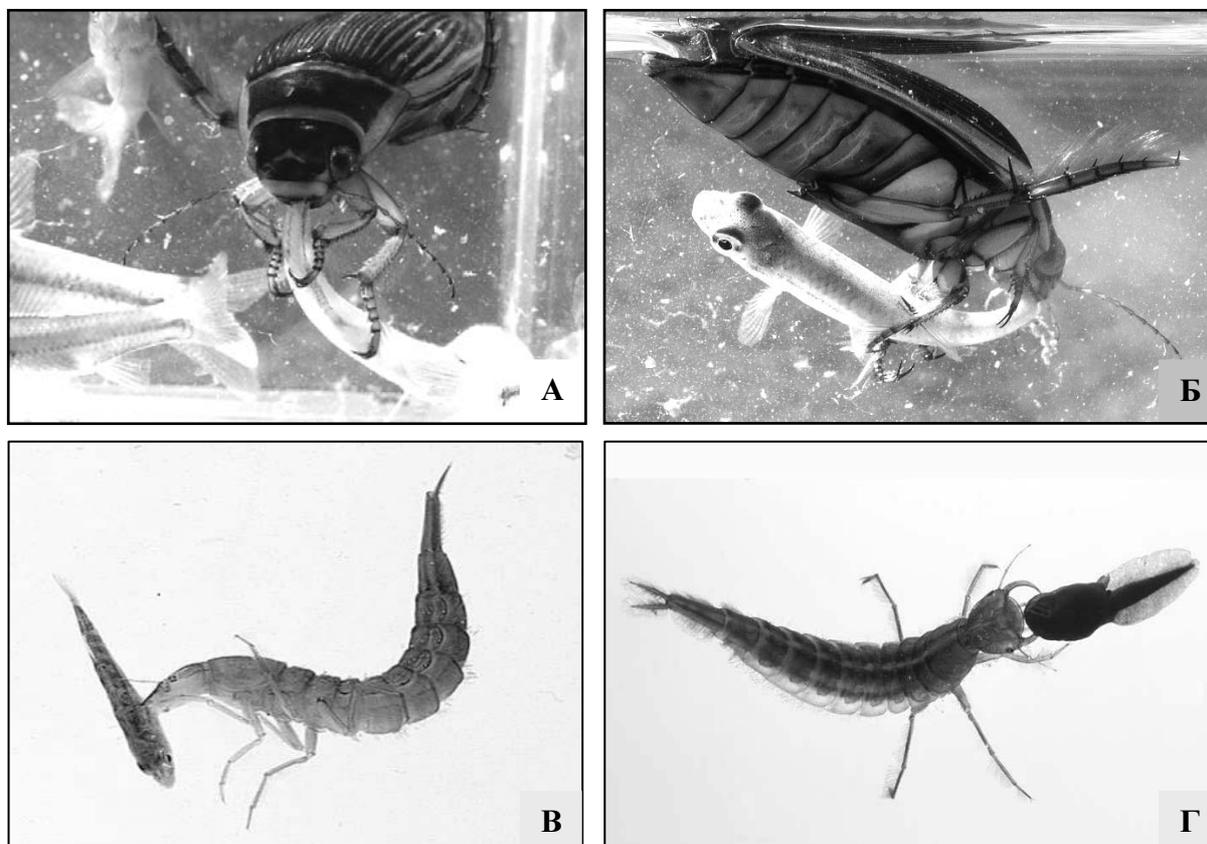
Нами проводился ряд опытов по изучению суточного потребления пищи имаго *D. marginalis*, однако в качестве кормового объекта предлагались ракообразные *Gammarus sp.* Проводилось два варианта опытов – в первом предлагались мертвые *Gammarus sp.*, а во втором живые (табл. 1).

Длина тела предлагаемых ракообразных составляла 0,7-1,6 мм, масса одного экземпляра колебалась в пределах от 21 до 47 мг. Опыты проводились в условиях избытка корма (30 экз. на 2,5 литра воды). Данные таблицы 1 показывают, что средний пищевой индекс при использовании имаго *D. marginalis* в пищу мертвых *Gammarus sp.* составляет 31,1% (съедено в среднем 19 экз. в сутки), это на 10,8% меньше чем при питании *D. magna*. При использовании же в пищу живых *Gammarus sp.*, значение среднего пищевого индекса составило 7,1%, т.е. понизилось на 24% по сравнению с первым вариантом опытов, что ближе к реальным условиям существования вида в природе.

Таблица 2

Суточное потребление головастиков и мальков рыб плавунцом *D. marginalis*

Вид пищи	Количество опытов	Размеры жука и личинки		Съедено в сутки		Средний пищевой индекс (в %)
		длина (мм)	вес (мг)	количество	вес (мг)	
<i>Имаго D. marginalis</i>						
Мальки карпа (8-15 мм)	9	35,2	1803,1	9	95,4	5,3
Мальки карпа (16-20 мм)	8	35,2	1803,1	3	215,4	12
Головастики (h=10 мм)	10	34,1	1793,2	14	1092	60,9
Головастики (h=17,2 мм)	10	34,1	1793,2	10	1040	57,9
<i>Личинка D. marginalis</i>						
Мальки карпа (8-15 мм)	5	47,1	1620,1	6	63,6	3,9
Мальки карпа (16-20 мм)	5	47,1	1620,1	12	861,6	53,1

Рис. 1. Поедание имаго (А, Б) и личинкой (В, Г) плавунца *Dytiscus marginalis* позвоночных животных (ориг.)

Имаго и личинки *D. marginalis* могут питаться также молодью рыб (рис. 1.А,Б,В). Так многие авторы [3, 16, 17] указывают на большое значение плавунца окаймленного для рыбного хозяйства, упоминая, в частности, случаи почти полного уничтожения плавунцом мальков карпа (*Cyprinus carpio*). Из позвоночных животных жертвами жука *D. marginalis* являются не только рыбы, но также земноводные (*Amphibia*).

В лабораторных условиях нами проводился ряд опытов по изучению суточного потребления головастиков и мальков рыб имаго и личинками *D. marginalis* (табл. 2).

В результате было установлено, что молодь карпа меньшего размера уничтожается плавунцом окаймленным интенсивнее, чем более крупные особи (табл. 2). Личинка жука *D. marginalis* напротив более эффективно охотится на более крупных мальков. Однако в природных условиях по нашему мнению в силу различных факторов такие крупные жуки как *D. marginalis* и его личинки не могут оказать существенное влияние на численность мальков в рыбоводческих хозяйствах.

Время высасывания пойманных мальков карпа личинками *D. marginalis* в наших опытах определялось плотностью жертв в аквариуме. При максимальной плотности (20 экз./л.) отмеченное время высасывания составляло 24-40 мин. – мальки карпа (размер 8-15 мм). При уменьшении плотности мальков (5 экз./л.) промежуток между поимками личинкой плавунца жертв увеличивался и отмеченное время высасывания составило 45-105 мин. – мальки карпа (размер 8-15 мм).

Что касается личинок земноводных, то они могут играть существенную роль в питании имаго плавунца окаймленного, при этом при увеличении размеров головастиков число особей съеденных в сутки имаго снижается, однако пищевой индекс меняется незначительно. Данная картина вполне реалистична по отношению к сезонным водоемам, в которых весной из отложенной земноводными икры выходит огромное количество личинок, при этом биомасса их становится значительной. Не редко в таких водоемах встречаются крупные плавунцы и их личинки.

А.С. Северцов и Г.С. Сурова [18] указывают тот факт, что личинки плавунцов *Acilius* и *Dytiscus* при содержании в аквариуме с низкой плотностью личинок амфибий, часто подбирали уже высосанные трупы головастиков. Нами в лабораторных условиях и в небольших водоемах отмечалось нападение плавунца окаймленного на живых *Tritulus vulgaris*, а также маленьких лягушат и головастиков *Rana ridibunda* (рис. 1.Г).

В работах многих авторов указывается, что основной причиной гибели бесхвостых амфибий на стадии личинки в естественных условиях обитания является уничтожение их хищниками: личинками и имаго жуков-плавунцов, личинками стрекоз, водными клопами [19, 20, 21, 22, 23].

Наблюдения за сроками появления и учеты численности личинок жуков рода *Dytiscus* и головастиков (*Rana temporaria*) в водоемах Звенигородской биостанции проведенные А.С. Северцовым и Г.С. Суровой [18] показали, что массовая гибель головастиков происходит значительно раньше сроков появления личинок плавунцов в водоемах. В условиях аквариума личинки плавунцов интенсивнее поедали более мелких и ослабленных головастиков. Присутствие в аквариумах водной растительности и водных беспозвоночных, служащих для личинок плавунцов замещающим кормом, успешно защищает головастиков от хищников. В водоемах данный защитный эффект должен проявляться сильнее, чем в небольшом объеме аквариума, где вероятность столкновения с хищной личинкой плавунца с каждым головастиком зависит только от времени [18].

Личинки плавунцов в природных условиях, уничтожают наиболее ослабленную и отстающую в развитии часть популяции головастиков и являются не столько регулятором динамики их численности, сколько фактором естественного отбора. Как показано различными исследователями, основным фактором определяющим смертность голова-

стиком в естественных условиях, осуществляющееся через экзометаболиты, которые влияют на дифференцировку головастиков по темпам роста и развития [24, 25, 26, 27].

Насекомые в питании личинок *D. marginalis* имеют очень не одинаковое значение. Так, личинка плавунца окаймленного нападает только на крупных насекомых размерами не менее 15-20 мм. В сутки личинка плавунца может съесть два гладыша. Средний пищевой индекс по этому виду пищи составляет 25% [12]. Нами также отмечено, что личинки *D. marginalis* размерной группы 20-50 мг охотно поедали личинок поденок *Baetis*, *Saenic*, *Chaoboris*, для размерной группы 90-900 мг наиболее оптимальным кормом были личинки стрекоз *Coenagrion*, а личинки масса которых превышала 1000 мг отдавали предпочтение малькам рыб и головастикам, при этом не трогая личинок насекомых.

Большее значение имеют насекомые в питании имаго *D. marginalis*. При содержании жука *D. marginalis* в лабораторных условиях, нами отмечалось поедание им ослабленных и мертвых имаго водных клопов *Notonecta glauca*, живых мелких размеров водолюбов *Helochares obscurus*, *Limnoxenus niger*, а также при длительном содержании без пищи жук-плавунец нападал и успешно справлялся даже с такими достаточно крупными водолюбами (по отношению к размерам плавунца), как *Hydrochara caraboides*. Имеются данные о поедании водолюбов *Enochrus sp.* и *Hydrobius fuscipes* [28].

Плавунец окаймленный в наших опытах охотно потреблял личинок насекомых: *Dytiscus*, *Corixa*, *Chironomus*, *Coenagrion*, *Sympetrum*, а также куколки *Culex*, мертвые личинки *Diptera*, *Trichoptera*, *Ephemeroptera*, *Plecoptera*. Для ряда кормовых объектов имаго *D. marginalis* нами были выяснены средние пищевые индексы (в %) (табл. 3).

Таблица 3

Суточное потребление имаго *D. marginalis* различных насекомых

Вид пищи	Количество опытов	Размеры жука и личинки		Съедено в сутки		Средний пищевой индекс (в %)
		длина (мм)	вес (мг)	количество	вес (мг)	
<i>Имаго D. marginalis</i>						
<i>Baetis (larv)</i>	2	34,1	1793,2	34	148,4	8,2
<i>Coenagrion sp. (larv)</i>	6	34,1	1793,2	29	150,1	8,4
<i>Culex sp. (куколки)</i>	6	34,1	1793,2	78	507,8	28,3
<i>Notonecta glauca</i>	5	34,1	1793,2	5	145	8,1

Установлено, что в питании имаго *D. marginalis* существенное место могут занимать куколки комаров *Culex* (табл. 3), однако в природных условиях значительного эффекта это не приносит.

Жук *D. marginalis*, так же в лабораторных условиях поедает следующие виды корма: водные *Olygochaeta*, *Lumbricus terrestris*, отмечено питание моллюсками *Lymnaea stagnalis*, *L. palustris* с поврежденными раковинами, мертвыми *Asellus*.

В ходе лабораторного содержания личинок *D. marginalis*, была изучена стратегия охоты данного вида. Охота личинки плавунца в аквариуме без растительности и значительных укрытий, выглядит как активное обследование территории, не связанное с преследованием конкретной жертвы, а основано на случайном столкновении с ней. При наличии же в аквариуме густой растительности личинка некоторое время держится в укрытии и пытается схватить любую проплывающую мимо жертву.

*Cybister lateromarginalis* (29–37 мм), так же как и *D. marginalis* является довольно крупным представителем семейства Dytiscidae который часто встречается в водоемах Северо-Западного Кавказа. Нами отмечено нападение данного вида на позвоночных животных: малёк карася, головастики, небольшие лягушата (до 2 см). Из беспозвоночных животных отмечено поедание водных *Olygochaeta*; мертвые ракообразные *Gammarus*, *Asellus* и личинки *Diptera*, *Trichoptera*, *Coenagrion*, *Plecoptera*.

Образ жизни и способ ловли добычи личинки *C. lateromarginalis* значительно отличается от таковых личинки *D. marginalis*, что сказывается и на качественном составе пищи. Нами отмечено, что личинка данного вида охотится в основном среди густой водной растительности, где подстерегает добычу, а не активно на нее набрасывается. Пища личинки *C. lateromarginalis* большей частью состоит из ракообразных и личинок насекомых, преимущественно из ползающих форм. Личинки плавунца младших возрастов активно питались молодыми личинками стрекоз *Lestes*, *Coenagrion*, личинками жуков *Acilius*, ракообразными (*Asellus aguaticus*, *Gammarus*). Более крупные личинки старших возрастов *C. lateromarginalis*, способны питаться большими личинками стрекоз *Aeschna*, личинками *Diptera*, имаго клопов *Corixa* и *Notonecta*, ракообразными (*Asellus aguaticus*, *Gammarus*), способны также вытаскивать из домиков и поедать личинок ручейников.

Питание личинок *C. lateromarginalis* мальками рыб и головастиками амфибий не отмечено. Кроме того, при содержании в аквариуме личинок плавунца и головастиков, личинки плавунца не нападали на последних.

Имаго *Acilius sulcatus* (15–18 мм) в условиях эксперимента употреблял в пищу следующие кормовые объекты: имаго *Sigara striata*; ракообразные *Daphnia magna*, *D. pulex*; личинки *Diptera*, *Coenagrion*, *Trichoptera*, *Plecoptera*, *Gammarus*, *Asellus aguaticus*.

Личинки *A. sulcatus* являются энергичными потребителями дафний. Суточное потребление дафний личинками этих видов может превышать собственный вес личинок в 5 раз при среднем пищевом индексе 528,4%. Отмечено также, что личинка данного вида питается ракообразными водяной ослик, ракушковые рачки [18]. Часто нападают на личинок *Diptera* и *Coenagrion*.

Имаго *A. sulcatus* в противоположность их личинкам, почти не потребляют дафний. Среднесуточное потребление дафний жуками этого вида на превышает 8–10 дафний, при этом средний пищевой индекс составляет около 12,1% [18].

Имаго плавунца *Rh. suturalis* (10,5–12,5 мм) – напал на живых личинок *Plecoptera*, *Coenagrion*, *Chironomidae*, так же поедая личинок и куколок *Culex*; из ракообразных *Daphnia*, мертвых *Gammarus*, мальков карповых рыб.

Нами установлено, что в аквариуме личинки *Rh. suturalis* употребляли в пищу мелких личинок *Coenagrion*, моллюсков *P. planorbis*.

В Латвии, в прудах рыбного хозяйства «Рита аусма», М.Б. Иванова [10] установила, что основной пищей имаго рода *Rhantus* являлись личинки двукрылых тендипедид (*Tendipedidae*=*Chironomidae*), имаго плавунцов также гораздо охотнее поедали в неволе различных водных беспозвоночных. Впрочем, заметная разница в содержании желудка и преобладании тех или иных кормов колебались в зависимости от места сбора жука, что говорит о вариативности рациона и отсутствии чёткой пищевой специализации.

Для редкого реофильного вида *Deronectes latus* (4,5–4,9 мм) нами отмечены следующие кормовые объекты: мертвые *Gammarus*; имаго *Diptera* с поверхности воды.

Питание некоторых реофильных видов плавунцов (из них в нашем регионе встречаются: *Platambus maculatus*, *Deronectes latus*, *Ilybius fuliginosus*) освещено в статье Деттнера, Хюбнера и Классена [29]. Данными авторами при анализе содержимого пищеварительного тракта плавунцов было установлено, что у более мелких видов выше содержание мелких личинок хирономид, а крупные виды (в первую очередь *P. maculatus*) охотно потребляют также и взрослых насекомых, упавших на поверхность

воды. Личинки и имаго бабочек, личинки ручейников, яйца насекомых, личинки веснянок, пауки и личинки водных жуков – всё это представлено в кишечниках имаго *P. maculatus*. Процентное содержание тех или иных компонентов зависит непосредственно от места сбора и обилия той или иной добычи в акваценозе в данный сезон.

Отмечено, что во время искусственно созданного дефицита пищи плавунец *P. maculatus*, поедая особей *Rhantus notatus*, *Coelambus impressopunctatus*, *Noterus clavicornis*. При отсутствии животной пищи плавунцы питались нитчатыми водорослями, что противоречит представлениям об исключительно животной их пище [30].

В лабораторных условиях нами был проведен ряд опытов по установлению и уточнению качественного состава кормовых объектов еще для 8 видов семейства *Dytiscidae*. Полученные данные обобщены в таблице 4.

Так, для *Graphoderes cinereus* (13,5–15,5 мм) отмечены следующие кормовые объекты: мертвые личинки *Libellulidae*; группы мальков; личинки *Diptera*, *Coenagrion*.

*Hydaticus transversalis* (12–13,5 мм) употреблял в пищу личинок двукрылых *Chironomus*, *Culex*; личинки *Hydrochara*, *Asellus aguaticus*, *Plecoptera*, *Lestes*; водные *Olygochaeta*.

Отмеченные кормовые объекты для *Ilybius fuliginosus* (10–11,2 мм): ракообразные *Daphnia magna*, *D. pulex*; личинки *Plecoptera*; личинки *Hydrochara*, *Asellus aguaticus*; личинки *Chironomus*, *Culex*; водные *Olygochaeta*.

При исследовании трофических связей был применен метод изучения содержимого пищеварительной системы имаго жуков-плавунцов. Так, при изучении содержимого кишечника жука *Ilybius fenestratus* (11,5–12 мм) (место сбора г. Майкоп, 25.IX.2004), было вскрыто 18 особей, из которых у 12 были обнаружены фрагменты тела и головные капсулы личинок I, II возраста из семейства *Corydalidae* (отр. *Megaloptera* – вислокрылки). В кишечниках содержались останки от 1 до 7 личинок.

Плавунец *Hyphydrus ovatus* (3,9–5,3 мм) употребляет в пищу мёртвых личинок *Coenagrion*, мертвых *Gammarus*, *Asellus*. В качестве кормовых объектов отмечены также: куколки *Culex*, личинки *Chironomus*, *Culex*; водные ракообразные *Daphnia*, водные *Olygochaeta*.

Был изучен качественный состав пищи плавунцов рода *Laccophilus*, представленных видами *Laccophilus hialinus*, *L. minutus*, *L. palustris*. Качественный состав пищи изучаемых видов существенно не различался. В лабораторных условиях отмечено, что данные виды поедали личинок *Chironomus*, *Culex*; мертвых ракообразных *Asellus*, *Gammarus*, мертвых головастиков, а также живых ветвистоусых ракообразных *Daphnia*.

В литературе можно найти указания на использование жуками сем. *Dytiscidae* в пищу водных растений. Так, Березина [9, 12], изучая питание трех видов плавунцов: *Columbetes striatus*, *Graphoderes bilineatus* и *Hydaticus transversalis*, применив метод "двориков" [31], предложила жукам в качестве пищи беспозвоночных и позвоночных животных, растения и детрит. При этом было установлено, что *C. striatus* и *G. bilineatus* наряду с животными (*Daphnia magna*, мальки карпа, живые и мертвые) поедали также и растения (*Cladophora*, *Spirogira*, *Ceratophyllum demersum*, *Vallisneria spiralis*). На основании этих опытов автор пришел к выводу, что *C. striatus* и *G. bilineatus* являются видами со смешанным питанием и что «широко распространенное представление об исключительно хищном питании всех плавунцов неправильно».

*H. transversalis* оказался формой преимущественно плотоядной, которая только в отсутствие животной пищи поедала в небольшом количестве нитчатки, цветковые же растения не брала совершенно [9, 32].

Новые наблюдения позволили зафиксировать питание растениями личинок некоторых видов *Dytiscidae* [33].

Таблица 4

Качественный состав пищи жуков семейства *Dytiscidae* и их личинок

Вид жука	Вид пищи																						
	Ракообразные			Насекомые													Моллюски			Oligochaeta	Мальки рыб	Личинки амфибий	Растения
	Daphnia	Gammarus	Asellus	Plecoptera	Corydalidae	Trichoptera	Ephemeroptera	Водные Heteroptera	Водные Coleoptera	Diptera		Odonata				Pl. planorbis	L. palustris	L. stagnalis					
										Chironomidae	Culex	Coenagrion	Lestes	Libellulidae	Aeschnidae								
Имаго <i>D. marginalis</i>	+	+	+	+/			+/	+	+	+/	+p	+/					+	+	+	+	+	-	
Личинки <i>D. marginalis</i>	+						+/	+				+/					-				+	+	-
Имаго <i>C. lateromarginalis</i>		+	+	+/		+				+/	+/					-	-	-	+	+	+	-	-
Личинки <i>C. lateromarginalis</i>		+	+			+			+/	+/	+/	+/	+/		+/						-	-	-
Имаго <i>A. sulcatus</i>	+	+	+	+/		+		+		+/		+/						-					-
Личинки <i>A. sulcatus</i>	+		+							+/	+	+											-
Имаго <i>Graphoderes cinereus</i>										+/		+/		+/							+		
Имаго <i>R. suturalis</i>	+	+		+/						+/	+/	+/				+					+		-
Личинки <i>R. suturalis</i>											+/	+/				+							+
Имаго <i>H. transversalis</i>			+	+/					+/	+	+/		+/						+				
Имаго <i>P. maculatus</i>				+/		+/			+/	+/									+				+
Имаго <i>I. fenestratus</i>					+/																		
Имаго <i>I. fuliginosus</i>	+		+	+/					+/	+/	+p								+				
Имаго <i>H. ovatus</i>		+	+							+/	+p	+/							+				
Имаго <i>L. hialinus</i>	+	+								+lp	+/											+	
Имаго <i>L. minutus</i>	+	+	+							+/	+/											+	
Имаго <i>L. palustris</i>	+	+	+							+lp	+/											+	
Имаго <i>D. latus</i>		+								+	+												

Примечание: «+» – пища бралась, «-» – пища не бралась, пустая клетка – опытов не было; *l* – личинки; *p* – куколки.

Суммируя все полученные данные можно указать, что все *Dytiscidae* независимо от размеров могут использовать в пищу мертвых беспозвоночных, в первую очередь имаго и личинок насекомых. Данные ряда авторов [10, 16, 17] о значительной вредоносности имаго ряда видов жуков-плавунцов для икры и мальков в рыбоводных хозяйствах, как указывалось нами выше, по видимому ошибочны. Возможно, факты поедания взрослыми жуками мальков основаны на употреблении в пищу жуками мертвых и сильно ослабленных особей. В природе и даже в рыбоводном хозяйстве это соответствует только санитарной функции. Напротив, личинки большинства крупных вышеуказанных плавунцов без сомнения поедают мальков, хотя не стоит преувеличивать реальный экономический вред, который они приносят в прудах. Кроме изначально невысокой численности. Большая плотность личинок плавунцов достигнута, по нашему мнению, быть не может даже при отсутствии в водоеме врагов, хищников и паразитов. У крупных плавунцов плотность поселений имаго и, особенно, личинок ограничена острой внутривидовой конкуренцией и регулярным каннибализмом.

Некоторые водные жуки из сем. *Dytiscidae* выполняют определенную роль в регуляции численности популяций кровососущих насекомых, в первую очередь комаров сем. *Culicidae* [34]. Личинки комаров *Culicidae* – трофический субстрат для видов рода *Rhantus*, причем он характерен, как для имаго, так и для личинок [35]. Полученные нами данные, так же показали, что доля личинок изъятых из популяций комаров в водоемах Северо-Западного Кавказа хищниками, то есть водными *Adephaga* и их личинками, будет несущественной [36].

Анализ содержимого кишечника двух видов *Noteridae* показал, что для представителей данного семейства характерно питание как животными организмами, так и растениями [37]. Установлено, что основные объекты питания исследованных видов *Noteridae* – ракообразные (*Cladocera*, *Copepoda*), личинки двукрылых (*Diptera: Chironomidae*), нитчатые зеленые водоросли (*Chlorophyta*) и водные сосудистые растения (Tracheophyta). Некоторым представителям семейства *Noteridae* на имагинальной стадии свойственна также детритофагия [8].

Ряд авторов относят представителей семейства *Noteridae* к фитофагам [35, 47]. В ходе лабораторных наблюдений, в условиях отсутствия растительной пищи *Noterus clavicornis* (4–4,5 мм) питался мертвыми беспозвоночными: ракообразными *Asellus*, *Gammarus*, *Daphnia*, личинки *Diptera*, *Culex*, *Coenagrion*.

Что касается видов семейства *Haliplidae*, более тщательные исследования [38, 39] продемонстрировали, что имаго этого семейства питаются как водорослями (*Chlorophyta*, *Charophyta*), так и беспозвоночными животными (например, Hydrozoa и яйцами *Chironomidae*), причем у некоторых видов ярко выражена пищевая специализация. Ф.А. Зайцев указывает на использование животных кормов плавунчиками только в условиях отсутствия растительной пищи [40]. Ряд авторов указывают, что *Haliplidae* в основном растительноядные и питаются помимо водорослей, водяными мхами (*Fontinalis*), а также некоторыми высшими растениями (*Lemna L.* и другими) [40, 41].

В лабораторных условиях нами зафиксировано питание зелеными нитчатыми водорослями *Spirogyra* и *Ulotrix*, следующих видов – *Haliplus lineatocollis*, *Haliplus ruficollis*, *Haliplus obliquus*.

Личинки *Haliplidae*, по-видимому, делятся на две группы – питающиеся преимущественно нитчатыми зелеными (*Chlorophyta*) и харовыми водорослями (*Charophyta*) [42].

Представители семейства *Gyrinidae* пока признаны полностью соответствующими классическим представлениям о *Hydradephaga* как о хищниках как на имагинальной, так и на личиночной стадии. Пищей имаго вертячек служат, преимущественно, упавшие на поверхность воды насекомые, а пищей личинок – бентосные беспозвоночные.

В условиях проводимого нами эксперимента имаго *Gyrinus distinctus*, *G. substriatus*,

*G. natator* охотно поедали находящиеся на поверхности воды мертвых насекомых: имаго стрекоз *Lestes*, *Agrion*, а также *Diptera*, *Lepidoptera*. В природе мы наблюдали, как вертячки поедали бабочку из семейства огневок (*Puraustidae*) упавшую в воду, при этом отмечено 11 одновременно питавшихся имаго.

Известно, что гусеницы огневок (*Lepidoptera*) могут минировать листья водных растений, а так же питаться их листьями. Так после зимовки проходящей под водой, гусеница строит чехлик, наполненный воздухом, в котором плавает обычно на поверхности воды, питаясь листьями и цветками кувшинки, кубышки, листьями рдеста, роголистника, стрелолиста, рогоза, ряски, элодеи, некоторые виды вредят побегам риса. Собранные личинки огневок вместе с чехликами были специально помещены в аквариум с водными растениями (*Elodeia canadensis*), где находились имаго *Gyrinus distinctus*. Было отмечено, что вертячки разрушали чехлики из растительных остатков и питались личинками огневок. Однако при помещении на поверхность воды мертвых имаго *Diptera*, они поедались охотнее, не обращая внимания на личинок огневок.

При наблюдении за вертячками в лабораторных условиях было также отмечено, что при недостатке корма они нападали и питались личинками 1 и 2-го возраста *Lestes*, *Agrion*, *Calopteryx*, размером 1,5-2 см, которые передвигались у поверхности воды по водной растительности (обитатели перифитона). Так же питались мертвыми личинками *Lestes*, *Agrion*, *Calopteryx*, а также мертвыми моллюсками *Planorbidae*, *Limnaeidae*, *Physidae*. Активно употреблялась в пищу имаго *Gyrinidae* пропавшая икра рыб и земноводных.

Исходя из анализа пищевых объектов имаго *Gyrinidae*, можно сделать вывод, что они являются скорее санитарями (сапрофагами), поедающими отмершие объекты, чем хищниками.

Среди водных *Adephaga* важной особенностью является пластичность в выборе трофического субстрата, то есть способность переходить на один из пригодных видов корма.

В небольших сезонных водоемах водные жесткокрылые, большей частью плавунцы, как правило, находятся на вершине пищевых цепей, однако в крупных водоемах они становятся добычей беспозвоночных и позвоночных животных. В литературе имеются данные о поедании водных жесткокрылых и их личинок позвоночными животными.

Данных о роли водных жесткокрылых в питании пресмыкающихся на Кавказе очень мало [43, 44, 45]. Так М.Ф. Тертышников [46] указывает, что в пищевых пробах (22 экземпляра) болотной черепахи (*Emys orbicularis*) доля жуков составляла 9,3% общего числа всех кормовых объектов, отмечен один вид жука из сем. *Dytiscidae*, что составляет 0,06% от общего количества отмеченных в пищевых комках организмов, а процент встречаемости вида в пище составляет 4,45%. В пище ужа обыкновенного (*Natrix natrix natrix*) (45 пищевых проб), отмечены личинки трех видов жуков относящихся к семейству *Dytiscidae*, их встречаемость составила 6,67% и 3,64% от общего количества отмеченных в пищевых комках организмов.

Отмечено, что представителями семейств *Gyrinidae* и *Dytiscidae* питаются чайки (*Laridae*), кулики (*Charadriidae*) и утиные (*Anatinae*). Водные жесткокрылые из родов *Agabus*, *Pybius*, *Rhantus*, *Colymbetes*, *Hydaticus*, *Graphoderres*, *Acilius*, *Dytiscus*, *Cybister*, *Hydrophilus*, *Hydrochara* отмечены в пище цапель: серая цапля (*Ardea cinerea*), кваква (*Nyticorax nyticorax*), большая выпь (*Botaurus stellaris*), малая выпь (*Ixobrychus minutus*) [48].

Водных *Adephaga*, особенно *Gyrinidae* и *Dytiscidae*, поедают также рыбы [8, 49, 50], причем поедают не только личинок, но и имаго, несмотря на секреты пигидиальных и проторакальных желез, одна из функций которых – защита от рыб [51]. Однако водные жесткокрылые не являются главным объектом питания ни одного вида рыб. Возможно в следствии того, что *Dytiscidae* и *Gyrinidae* способны выделять токсичную для позвоночных животных жидкость, в пище рыб они являются второстепенным кормом и по количеству редко превышают 6% от общей массы пищевого комка, а также являются случайным кормом [51, 52].

Отмечен случай использования в пищу пауком *Dolomedes fimbriatus* плавунца из рода *Rhantus* [48].

Благодаря широким трофическим связям водные жесткокрылые подотряда Aderphaga имеют определенное эпизоотическое значение как резервуарные хозяева, принимая участие в циркуляции паразитических червей [53]. Три семейства хальцид (*Chalcidoidea: Trichogrammatidae, Mymaridae, Eulophidae*) поражают яйца водных жесткокрылых (сем. *Dytiscidae, Noteridae*) представители которых встречаются и на Северо-Западном Кавказе [54].

### **Экологическая роль размерных классов водных Aderphaga Северо-Западного Кавказа**

Понятие размерного класса, давно используется в исследованиях посвященных наземным Aderphaga, однако к представителям данного подотряда ведущим водный образ жизни оно стало применяться в работах сравнительно недавно [55]. Методика, позволяющая выделить размерные классы имаго водных Aderphaga, была предложена в работе Ларсона [56]. Для каждого из четырех семейств водных Aderphaga фауны Северо-Западного Кавказа нами были составлены диаграммы, аналогичные диаграммам Ларсона, основанные на результатах измерения длины тела исследованных экземпляров имаго и на литературных данных по тем немногим видам, экземпляры которых не были исследованы (рис. 2).

Из приведенных диаграмм распределения видно, что представители каждого из семейств *Noteridae, Haliplidae* и *Gyrinidae* фауны обсуждаемой территории объединяются в единственный размерный класс. В то же время, для представителей семейства *Dytiscidae* можно выделить три обособленных размерных класса: I – средняя длина тела 2–5 мм; II – 7–17 мм; III – 31–36 мм. Таксономический состав данных размерных классов следующий: I – подсемейства *Hydroporinae, Laccophilinae*; II – подсемейства *Colymbetinae, Agabinae*, а также *Dytiscinae* кроме родов *Dytiscus* и *Cybister*; III – роды *Dytiscus* и *Cybister*.

Как видно из рисунка 1 доминирующей группой размерных классов семейства *Dytiscidae* Северо-Западного Кавказа является I-й (38 видов), на втором месте по числу видов стоит II-й размерный класс (30 видов), 4 вида включает III-й размерный класс.

Экологическая роль размерных классов различна и как отмечает П.Н. Петров [55], размерные классы семейства *Dytiscidae* возникли по-видимому именно в связи с экологической специализацией относящихся к ним таксонов. Исходя из полученных нами данных, а так же данных других авторов [9, 37] по трофическим связям жуков-плавунцов, что первый размерный класс составляют виды, для которых значительную долю рациона имаго составляют веслоногие (*Copepoda*) и ветвистоусые (*Cladocera*) ракообразные, редко личинки двукрылых, в то время как второй размерный класс объединяет виды, приспособленные к питанию водными насекомыми (прежде всего, личинками двукрылых) и частично высшими водными растениями, и очень редко ракообразными. Личинки и имаго видов рода *Dytiscus* и имаго рода *Cybister*, образующих третий размерный класс в фауне исследуемой территории – питаются, в том числе, мелкими позвоночными (мальками рыб, личинками земноводных). Вероятно, именно приспособлениями к питанию позвоночными и обусловлено возникновение третьего размерного класса плавунцов, хищники меньшего размера не могут справиться с подобными жертвами. Данные предположения согласуются с полученными нами результатами, а также имеющимися в литературе данными о питании видов, принадлежащих к обсуждаемым размерным классам.

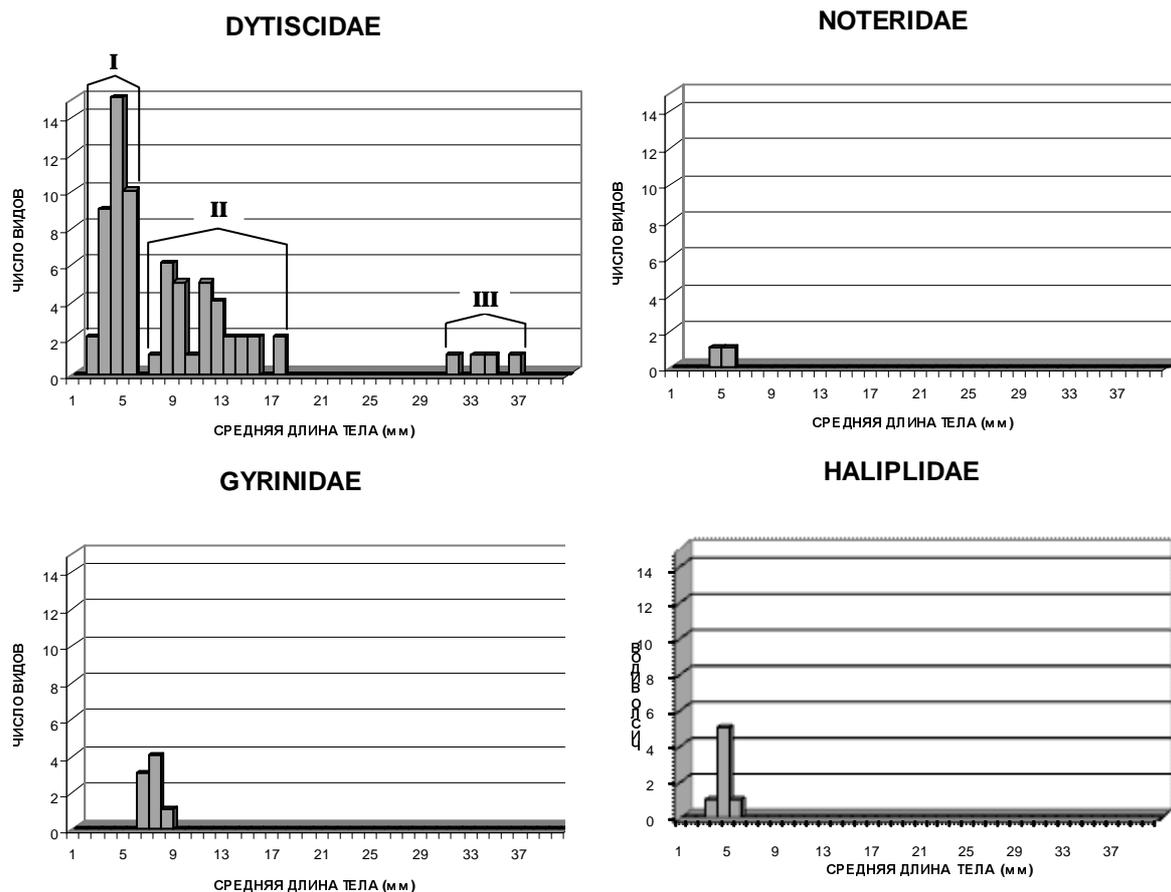


Рис. 2. Распределение по средней длине тела имаго водных *Adepaha* С.-З. Кавказа

*Примечание:* римскими цифрами (I, II, III) обозначены размерные классы представителей семейства *Dytiscidae*.

Большинство *Dytiscidae* относятся к видам, для которых доступность и предпочтительность пищи играют важное значение, однако доступность превалирует по значимости. При трофологических исследованиях водных жесткокрылых данного семейства необходимо учитывать доступность корма, обусловленную морфологическим строением потребителя, в частности его размерами.

Нами подтверждены данные о полезных для рыборазведения пищевых связях имаго плавунцов. Жуки охотно поедают вредящих рыбам личинок стрекоз, иногда пиявок, хотя в то же время рекомендовать разведение плавунцов для выпуска в рыборазводные пруды мы не можем: жуки могут вступать с рыбами не в прямые трофические, а в конкурентные отношения за одни и те же кормовые объекты.

В литературе последних лет отмечены попытки выделения трофических групп водных жесткокрылых, в зависимости от трофической специализации имаго [48], сопоставления данных о трофических связях водных жесткокрылых с разнообразными местами обитания и сбора пищи, с выделением «жизненных форм» хищных водных *Adepaha* [35], вертикальных трофических групп [28].

Полученные данные о кормовых объектах водных жесткокрылых можно использовать для дальнейшего определения величины суточного рациона. Определение качественного и количественного состава кормовых объектов имеет не только практическое значение, но и определенный теоретический интерес с точки зрения разработки жизненных форм водных жесткокрылых.

В дальнейших исследованиях по изучению трофических связей водных жесткокрылых, следует обратить внимание на изучение кормовой базы жуков в естественных водоемах. Данные по трофике и характерному водоему обитания водных жесткокрылых помогут выявить не только группы жизненных форм, но и дополнить знания о функциональном состоянии водоемов и сукцессиях в них.

#### Примечания:

1. Шаповалов М.И. Таксономический состав водных жесткокрылых семейств Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae, Gyridae и Hydrophilidae (Coleoptera) фауны Северо-Западного Кавказа // Проблемы и перспективы общей энтомологии: тез. докл. XIII съезда РЭО (Краснодар, 9-15 сентября 2007 г.). – Краснодар, 2007. – С. 404-405.
2. Шаповалов М.И., Шохин И.В. Анализ фауны водных жесткокрылых (Coleoptera: Dytiscidae, Noteridae, Gyridae, Haliplidae, Hydrophilidae) Северо-Западного Кавказа // Вестник Южного научного центра РАН. – М.: Наука, 2007. – С. 81-90.
3. Сафонов А.Г. Насекомые – вредители прудового рыбного хозяйства // Зоологический журнал. – 1951. – Т. XXX, Вып. 6. – С. 545-549.
4. Николаева Н.В. О насекомых, истребляющих личинок кровососущих комаров на Южном Ямале // Зоологический журнал – 1979. – Т. LVIII. Вып. 4. – С. 505-508.
5. Arts M.T., Maly E.J., Pasitschniak M. The influence of *Acilius* (Dytiscidae) predation on *Daphnia* in a small pond // Limnology and oceanography. – 1981. – V.26, №6. – P. 1172-1175.
6. Bose K.C., Sen N.S. Studies of the preferential habits of the common water beetle, *Cybister tripunctatus asiaticus* (Sharp) (Dytiscidae: Coleoptera) // Bangladesh journal of zoology. – 1985. – V.13, №1. – P. 61-62.
7. Sen N.S., Ehsan S. On the preferential feeding habit of an aquatic insect, *Hypophorus* sp. (Dytiscidae, Coleoptera) // Indian biologist. – 1988. – V.20, №1. – P. 6-7.
8. Nillsson A.N., Holmen M. The aquatic Adephega (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae // Fauna Entomologica Scandinavica. – 1935. – Vol. 32. – 188 p.
9. Березина Н.А. Питание зарослевых форм жуков как конкурентов и вредителей молоди рыб // Труды Московского технологического института рыбной промышленности и хозяйства. – 1958. – Вып. 9. – С. 63-69.
10. Иванова М.Б. Водяные жуки рыбоводных прудов Латвии // Рыбное хозяйство внутренних водоемов Латвийской ССР. Труды АН Латвийской ССР. – Рига, 1958. – С. 186-191.
11. Alarie Y., Harper P.P., Maire A. Rearing dytiscid beetles (Coleoptera, Dytiscidae) // Entomologica basiliensia. – 1989. – V.13. – P. 147-149.
12. Березина Н.А. Питание водных жуков и их личинок, как вредителей и конкурентов молоди рыб // Труды Мос. Тех. Инст. рыбной промышленности и хозяйства им. А.И. Микояна. – М: Пищепромиздат, 1951. – Вып. 4. – С. 69-81.
13. Фишер З. Некоторые методики определения суточных рационов водных организмов // Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. – Минск: Вышэйша школа, 1973. – С. 65-68.
14. Galewski K. Some notes on the mandible form and the feeding habits of the adults of the European Species of the Dytiscidae (Coleoptera) // Bulletin de l'Academia Polonaise des Sciences. – Warzschawa, 1974. – Vol. XXII, №6. – P. 405-415.
15. Korschelt E. Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste Monographie. Bd. 1, Bd. 2, Leipzig, Verlag von W. Egelmann, 1924.
16. Петрович П.В. Насекомые – вредители прудовых хозяйств «Слепянка» и «Волма» и меры борьбы с ними // Зоологический журнал. – 1939. – Т. XVIII, Вып. 5. – С. 36-40.
17. Дексбах Н.К. Враги рыб в прудах Свердловской области // Зоологический журнал. – 1954. – Т. 33, Вып. 5. – С. 1111-1115.
18. Северцов А.С., Сурова Г.С. Гибель личинок *Rana temporaria* и факторы, ее определяющие // Зоологический журнал. – 1979. – Т.58, Вып. 3. – С. 393-403.
19. Банников А.Г. О колебании численности бесхвостых амфибий // Докл. АН СССР, нов. сер. – 1948. – 61, 1. – С. 131-134.

20. Молов Ж.Н., Ищенко В.Г. О биологической продуктивности популяции малоазийской лягушки // Экология. – 1973. – 3 – С. 95-97.
21. Cooke A.S. Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*, number of ova and hatchability // Brit. J. Herpetol. -1975. – 5. 5. – P. 505-509.
22. Kadel K. Freilandstudien zur Überlebensstrategie von Kreuzkroteneiern (*Bufo calamita* Laur.) // Rev. Suisse. Zool. – 1975. – 82, 2. – P. 237-244.
23. Kminiak M. Zur Frage der Eiereproduktion bei der Art *Rana temporaria* L. // Biologia (CSSR). – 1975. – 30, 3. – P. 375-382.
24. Северцов А.С., Сурова Г.С. Влияние хищников на популяцию головастика травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. – 1979. – Т. LVIII, Вып. 9. – С. 1374-1379.
25. Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих их рост // Механизмы биологической конкуренции. – М.: «Мир», 1964. – С. 263-276.
26. Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская А.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. – М.: Наука, 1976. – 152 с.
27. Adolph E.F. The size of the body and the size of the environment in the growth of Tadpoles. // Biol. Bull. – 1931. – 61, 3. – P. 350-375.
28. Алексеев В.И. Фауна и некоторые экологические особенности водных жесткокрылых, а также связанных с водой видов семейств Chrysomelidae и Curculionidae (Coleoptera: Adepaha, Poliphaga) Калининградской области // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. – Калининград, 2004. – 23 с.
29. Dettner K., Hubner M., Classen R. Age structure, phenology and prey of some rheophilic Dytiscidae (Coleoptera) // Entomologica Basiliensia. – 1986. – №11. – P. 343-370.
30. Ресурсы живой фауны. Часть 3. Насекомые. под ред. В.А.Миноранского. – Ростов-на-Дону: РГУ, 1984. – 312 с.
31. Гаевская Н.С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. Прибор для изучения избирательности питания водных животных («дворики») // Зоологический журнал. – 1939. – Т. XVII, Вып. 6. – С. 41-47.
32. Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. – М.: Наука, 1966. – 327 с.
33. Bertrand H. Les insectes aquatiques d'Europe (genres: larves, nymphes, imagos). Paris: Lechevalier. 1954. – 556 p. (Encyclopédie entomologique. Série A. T. 30. P. 1).
34. Ахметбекова Р.Т., Чилдибаев Д.В. Водные жуки как регуляторы численности личинок комаров // Труды Института Зоологии АН Казахской ССР. – 1986. – Т. 43. – С. 85-98.
35. Федоров Д.В. Некоторые особенности трофической специализации имаго водных плотоядных жуков Среднего Поволжья // Экологические проблемы Среднего Поволжья: мат. межрегиональной научно-практической конференции. Ульяновск, 1999. – С. 152-154.
36. Шаповалов М.И. Регуляция численности личинок кровососущих насекомых водными жесткокрылыми на Северо-Западном Кавказе // Перспектива 2005: материалы Всероссийской научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. – Нальчик: Каб. – Балк. ун-т, 2005. – С. 87-89
37. Deding J. Gut content analysis of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) // Natura jutlandica. V. 22. № 10. L. – 1988. – P. 177-184.
38. Seeger W. Autökologische Laboruntersuchungen an Halipliden mit zoogeographischen Anmerkungen (Haliplidae: Coleoptera). Archiv für Hydrobiologie. -Stuttgart, 1971. – Bd. 68, №4. – S. 528-574.
39. Seeger W. Die Biotopwahl bei Halipliden, zugleich ein Beitrag zum Problem der syntopischen (sympatrischen s. str.) Arten (Haliplidae, Coleoptera) // Archiv für Hydrobiologie. – Stuttgart, 1971. Bd. 69, №2. – S. 155-199.
40. Зайцев Ф.А. Плавунцовые и вертячки. Фауна СССР. Новая серия №58. Насекомые жесткокрылые. Т.4. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1953. – 378 с.
41. Георгиев В.Б. Coleoptera, Hydrocantares. // Фауна на България. – София: Изд-во на българската академия на науките, 1987. – Т. 17. – 160 с.

42. Seeger W. Morphologie, Bionomie und Halipliden, unter besonderer Berücksichtigung functional- morphologischer Gesichtspunkte (Haliplidae, Coleoptera) // Archiv für Hydrobiologie. – Stuttgart, 1971. – Bd. 68. Heft. 3. – P. 400 – 435.
43. Тертышников М.Ф., Горовая В.И. Пресмыкающиеся Ставрополя. Сообщение 1: Черепаха, Ящерицы // Фауна Ставрополя. – Ставрополь: СГПИ, 1984. – Вып. 3. – С. 48-91.
44. Тертышников М.Ф., Горовая В.И. Пресмыкающиеся Ставропольского края // Фауна Ставрополя. – Ставрополь: СГПИ, 1984. – С. 75-79.
45. Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. Пресмыкающиеся Ставропольского Края. Сообщение 2. Змеи // Проблемы региональной фауны и экологии животных. – Ставрополь: СГПИ, 1987. – С. 91-137.
46. Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. – Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. – 240 с.
47. Рындевич С.К. Фауна и экология водных жесткокрылых Беларуси. Монография в 2-х частях. Ч. I. – Мн.: УП «Технопринт», 2004. – 272 с.
48. Eriksson U. The invertebrates fauna of the Kilpisjarvi area, Finnish Lapland. 10. Dytiscidae // Acta Societatis pro fauna et flora fennica. – 1972. – V. 80. – P. 121-160.
49. Роговцова Е.К. Водные жуки (Coleoptera) Республики Коми // Эколого-фаунистические исследования на европейском Северо-Востоке России. – Сыктывкар, 1998. – С. 138-150. (Труды Коми Нц УрО РАН. №157).
50. Detter K. Ecological and phylogenetical significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera) // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1985. – V.137. №1. – P. 156-171. (Proceedings of the First International Conference on Classification, Phylogeny and Natural History of Hydradephaga convened at the 1982 joint meeting of the Entomological Societies of American, Canada and Ontario. Toronto, Canada. Eds. G.W. Wolfe and R.E. Roughley).
51. Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К. Ядовитые животные и растения СССР. Справочное пособие для студентов ВУЗов. – М.: Высш. школа, 1990. – 68 с.
52. Benfield, E.F., Neff S.E. A defensive secretion in an aquatic beetle (Coleoptera: Gyridae) // ASB Bull. – 1970. – 17. – P. 30.
53. Положенцев П.А., Негрбов В.П. К исследованию насекомых как промежуточных хозяев биогельминтов в Воронежской области // Работы по гельминтологии. К 80-летию акад. К.И. Скрябина. – М.: 1958. – С. 43-48.
54. Fursov V.N. The study of chalcidoid wasps (Chalcidoidea, Hymenoptera) parasitizing the eggs of aquatic insects // Les Colloques, Ed. INRA, France, 1995. – N 73. – P. 47-49.
55. Петров П.Н. Водные жесткокрылые подотряда Adephaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. – М.: 2004. – 22 с.
56. Larson D.J. Structure in temperate predaceous diving beetle communities (Coleoptera: Dytiscidae) // Holarctic ecology. – 1985. – V.8. №1. – P. 18-32.