

На правах рукописи

БЕСПАЛОВ
Алексей Николаевич

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЖУЖЕЛИЦ
(COLEOPTERA, CARABIDAE) В БИОЦЕНОЗАХ
ЛЕСОСТЕПИ ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2011

Работа выполнена в лаборатории Сибирский зоологический музей
Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: к.б.н. *Любечанский Илья Игоревич*
(ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)

Официальные оппоненты: д.б.н., проф. *М.Г. Сергеев*
(ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)

к.б.н. *Л.Ц. Хобракова*
(ИОЭБ СО РАН, г. Улан-Удэ)

Ведущее учреждение:
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
(г. Москва)

Защита диссертации состоится 13 мая 2011 года в 14 часов
на заседании диссертационного совета Д 003.033.01
при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу:
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

Факс: (383) 2-170-973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Института систематики и экологии животных СО РАН

Автореферат разослан _____ апреля 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Жуки-жужелицы – одно из наиболее крупных семейств насекомых, представители которого встречаются во всех ландшафтных зонах (Крыжановский, 1983). Они играют важную роль в функционировании наземных биоценозов и выступают, в основном, в качестве агентов, регулирующих численность беспозвоночных (Carabid beetles: ecology and evolution, 1993). Жужелицы – удобный модельный объект эколого-фаунистических исследований, используются для зоологической диагностики почв (Мордкович, 1977), зоогеографической характеристики биоценозов, оценки антропогенных влияний на биоту (Gromp, 1990; Penev, Turin, 1994; Тимофеева, 2010). Несмотря на множество данных по разнообразию и относительному обилию жужелиц в биоценозах, трудно получить достоверные оценки их абсолютной численности и динамической плотности, необходимые для количественной характеристики структуры сообществ карабид и сравнения результатов между собой.

В качестве модельного района для выявления структуры сообщества жужелиц выбрана лесостепная зона юго-востока Западной Сибири. Эта территория в последние десятилетия подвергается значительным антропогенным нагрузкам, что приводит к трансформации естественных биоценозов и, как следствие, к изменению фауны и населения насекомых, в том числе и жужелиц. Поэтому очень важно изучить биологическое разнообразие оставшихся эталонных участков этого региона. В лесостепи юго-востока Западной Сибири карабидологические работы велись с середины 1960-х гг. (Мордкович, 1964), достаточно подробно изучены фауна и население жужелиц, однако в их экологии не выявлены временная, половозрастная и популяционная структура сообществ жужелиц этой территории.

Цель исследования: изучить пространственную и временную структуру сообществ жужелиц в типичных биоценозах лесостепи юга-востока Западной Сибири.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести анализ пространственно-временной структуры фауны и населения жужелиц, выявить сообщества жужелиц лесостепной зоны юго-востока Западной Сибири;
2. Разработать метод достоверного определения динамической плотности жужелиц;
3. Проанализировать характер изменений фауны и населения жужелиц в локальном природном градиенте облесения;
4. Изучить сезонную динамику активности и демографическую структуру популяций доминирующих видов жужелиц;
5. Выявить типы жизненных циклов доминирующих видов жужелиц и их изменения в условиях западно-сибирской лесостепи.

Научная новизна. Для определения динамической плотности жужелиц впервые в лесостепной зоне использованы экспериментальные методы: метод огороженных ловушек, метод учета численности с помощью повторного отлова, создание искусственной среды – «арен». Получены абсолютные значения динамической плотности жужелиц в разные периоды летнего сезона. С помощью дополняющих друг друга количественных методов учета (почвенные ловушки и почвенные раскопки) изучены биотопическое распределение, пространственная структура и сезонная динамика сообществ жужелиц в различных лесостепных ландшафтах юго-востока Западной Сибири. Катенный подход к изучению сообществ почвенных беспозвоночных дополнен изучением пространственного распределения жужелиц на локальном непрерывном градиенте лес – степь. Впервые в Западной Сибири изучена демографическая структура семи доминирующих видов жужелиц. Выявлена сезонная динамика численности малоизученных видов жужелиц, а информация по жизненным циклам хорошо изученных видов дополнена сведениями, собранными в новом регионе.

Теоретическая и практическая значимость работы. Модифицированный метод огороженных площадок дает возможность точнее оценивать абсолютную и динамическую плотность напочвенных беспозвоночных. Выделенные комплексы видов жужелиц отдельных биотопов могут быть использованы в качестве эталонных для изучения направления, скорости и этапов изменения лесостепных экосистем. Результаты работы могут найти применение при проектировании и инвентаризации особо охраняемых природных территорий, экспертных работах при хозяйственном освоении земель, зоодиагностике экосистем при рекультивационных работах, а также в экологическом обучении школьников и студентов.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на IV Всероссийской научно-практической конференции «Биологическая наука и образование в педагогических вузах» (Новосибирск, 2005); XLIV и XLVIII Международной научной студенческой конференции (Новосибирск, НГУ, 2006, 2010); V российско-монгольской научной конференции молодых ученых и студентов (Бийск, 2006); VII и VIII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2006, 2010); II Всероссийской молодежной школе-семинаре «Концептуальные и практические аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных» (Томск, 2007); XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008).

Публикации. По теме работы опубликовано 13 печатных работ, включая тезисы докладов, в том числе 2 статьи опубликованы в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК России. 2 статьи приняты к печати.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 140 страницах, состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложений. Список литературы включает 137 наименований, в том числе 30 на иностранных языках.

Благодарности. На всех этапах работы автор чувствовал постоянную поддержку коллег, за что всем им искренне и глубоко благодарен. Особую признательность выражаю научному руководителю, к.б.н. И.И. Любечанскому за советы, критические замечания, а также за предоставление дополнительных данных по некоторым участкам лесостепной зоны; д.б.н., проф. В.Г. Мордковичу за плодотворное обсуждение; к.б.н. Р.Ю. Дудко за ценные уточнения и дополнения по фауне жужелиц и значительную помощь в определении видов; к.б.н. Б.М. Катаеву за помощь в определении видов жужелиц трибы *Harpalini*; д.б.н. К.В. Макарову за помощь и ценные рекомендации в овладении методами изучения жизненных циклов жужелиц; руководителям научных стационаров ИСиЭЖ к.б.н. В.А. Шило и к.б.н. А.К. Юрлову за помощь в организации полевых работ; к.б.н. С.Б. Иванову за предоставленные сборы жужелиц. В течение всей работы автору оказывалась постоянная поддержка со стороны коллег по лаборатории Сибирский зоологический музей и Совета молодых ученых ИСиЭЖ СО РАН.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Население жужелиц лесостепей России изучено очень неравномерно. С середины 1960-х гг. появляется множество работ, посвященных фауне и населению жужелиц лесостепей различных природных регионов СССР; большинство из них посвящено лесостепям европейской части России (Лапшин, 1971, 1972; Арнольди и др., 1972; Васильева, 1973; Попова, 1986; Будилов, 1992; Гречаниченко, Гусева, 2000). В Западной Сибири исследовано население жужелиц на катенах западно-сибирской лесостепи (Мордкович, 1964, 1974, 1976, 1985; Структура ..., 1974, 1976), изучена фауна и распределение жужелиц Новосибирской области (Козлов, 1991а, б; Дудко, Любечанский, 2002; Любечанский, 2009). В настоящее время в Новосибирской области зарегистрировано 380 видов жужелиц (Беспалов и др., 2010). Алтайский край остается недостаточно изученным в карабидологическом отношении; в центральной части Алтайского края (в пойме нижнего течения р. Бии) зарегистрировано 95 видов жужелиц, относящихся к 28 родам и 17 трибам (Беспалов и др., 2008).

Население жужелиц западно-сибирской лесостепи весьма неоднородно по своим зоогеографическим параметрам, экологическим пре-

ференциям, структуре и динамике. Общие принципы организации сообществ жужелиц отражены в литературе достаточно противоречиво. Исследователи сходятся в том, что конкурентные отношения важны преимущественно для видов-доминантов (Logeau, 1990), при этом малочисленные виды подчиняются «принципу сосуществования» (deп Воег, 1980). Для описания взаимоотношений видов жужелиц важна информация об их жизненных циклах. Классификации жизненных циклов жужелиц разрабатывали многие ученые (Larsson, 1939; Lindroth, 1949; Thiele, 1977; Шарова, 1979; Хобракова, 2003, 2005; Шарова, 2005). Сезонная динамика активности жужелиц рассмотрена в ряде карабидологических работ (Лапшин, 1971; Феоктистов, 1982; Грюнталь, 1988, 1993; Сергеева, 1988; Назаренко, 1990; Будилов, 1994).

Глава 2. Районы работ, материал и методика исследования

В основу работы легли результаты изучения сообществ жужелиц лесостепей юго-востока Западной Сибири, собранные за 9 лет. Собственные данные автор собрал за 6 лет: в 2004–2006 гг. в Предалтайской лесостепи в окрестностях г. Бийска Алтайского края, в 2008 гг. – в Кулундинской лесостепи в окрестностях г. Карасук Новосибирской области, в 2009–2010 гг. – в Барабинской лесостепи в окрестностях с. Широкая Курья Новосибирской области, вблизи оз. Малые Чаны. Также в работу вошли данные, предоставленные автору С.Б. Ивановым за 2001, 2002 и 2004 гг. по окрестностям г. Бийска и И.И. Любечанским за 2007 г. по окрестностям г. Карасук.

Для сбора материала использовали общепринятые методы – почвенные ловушки Барбера (Barber, 1931). Ловушки размещали на открытых и огороженных площадках. Огороживание производили для того, чтобы предотвратить иммиграцию и эмиграцию жуков с известной площади биотопа, что позволяет определить точную численность жужелиц и более детально изучить их сообщества. В 2007, 2009–2010 гг. сообщества жужелиц исследовали еще и методом почвенных прикопок: почвенные пробы размером 25x50x15 см разбирали вручную. Всего разобрано более 100 проб с 10 точек. Для определения изолирующих свойств ограждений, а также для изучения динамики отлова известного числа жужелиц на огороженной площадке была создана специальная арена. Эксперимент на такой искусственной среде проведен в 2008 г. Для определения абсолютной численности проводили эксперимент с повторным отловом жужелиц на огороженном участке степного биотопа (в 2004 и 2009 гг.).

Всего в ходе исследования отработано более 40 000 ловушко-суток, собрано около 12 500 экземпляров жуков-жужелиц.

В 2009–2010 гг. для выявления демографической структуры популяций жужелиц одновременно с учетами для всех доминирующих видов определяли возрастное состояние имаго по методике Х. Валлина (Wallin, 1987). Всего вскрыто около 1000 экз. жуков, относящихся к 7 видам.

Типология ареалов жужелиц приведена по системе, принятой в работе Р.Ю. Дудко и И.И. Любечанского (2002), за основу которой взята классификация ареалов М.Г. Сергеева (1986). Западнопалеарктический тип ареала понимается широко и включает западно-центральнопалеарктические и евро-сибирские виды. Виды суббореального пояса разделены на два типа: гумидный и субаридный. Суббореальные гумидные виды свойственны широколиственным лесам и лесостепи, северная граница распространения этих жуков может достигать южной тайги. Субаридные виды свойственны, в первую очередь, зоне степей, северная граница распространения этих видов достигает лесостепи, а южная может проходить в пустынной зоне.

Соответствие распределения обилий видов различным каноническим моделям рассчитывали в программе ECOS (Азовский, 1993). Статистическая обработка данных проведена с использованием программ Microsoft Excel'2010, Statistica 6.0 и PAST 1.37 (2005). Дендрограммы сходства построены методом невзвешенной пары по коэффициентам Жаккара.

Глава 3. Экспериментальное изучение динамической плотности жужелиц

3.1. Учеты на огороженных площадках

Мы предположили, что ограждение участка естественного биотопа изолирует в нем некое конечное число жужелиц. В ходе равномерного отлова ловушками их численность должна снижаться до полного вычерпывания.

В ходе эксперимента были получены следующие результаты. На неогороженных площадках, как правило, уловистость жуков больше, что, вероятно, связано с постоянной миграцией жуков с соседних территорий. Однако, в 2004 г. при проведении опыта на огороженных площадках большого размера (9 м² и 25 м²) общее число жуков в пределах ограждения незначительно превышает таковое на неогороженных площадках. Количество видов жужелиц на огороженных и открытых площадках в 2004–2006 гг. отличалось незначительно. В пределах ограждения видов обычно меньше, но отличается, в основном, количество редких и случайных видов. В ограждениях малой площади, использованных в 2008–2010 гг., отмечено значительно меньше видов, чем на неогороженных. Попадаемость жужелиц в ловушки за день на откры-

тых и огороженных площадках, в основном, положительно коррелирует между собой.

Наиболее интересный результат – отсутствие связи между временем экспозиции ловушек в ограждениях и уловистостью в них жуков-жужелиц (рис. 1). Исчерпание не наступает не только в течение 3 недель, но даже за 3 месяца непрерывного отлова.

Отсутствие исчерпания объясняется тем, что в течение сезона степные жужелицы прерывают свою активность, впадая в «летнюю спячку» (эстивационную диапаузу), существование которой доказывает большое количество жуков, в основном, принадлежащих к роду *Amara*, в почвенных пробах, взятых в исследованных биотопах. За счет таких жуков в течение всего времени экспозиции на огороженных площадках попадают особи генеративного и постгенеративного возраста. Помимо «летней спячки», на численность жужелиц во время учетов влияют особи, вышедших из куколок. К концу времени экспозиции ловушек в

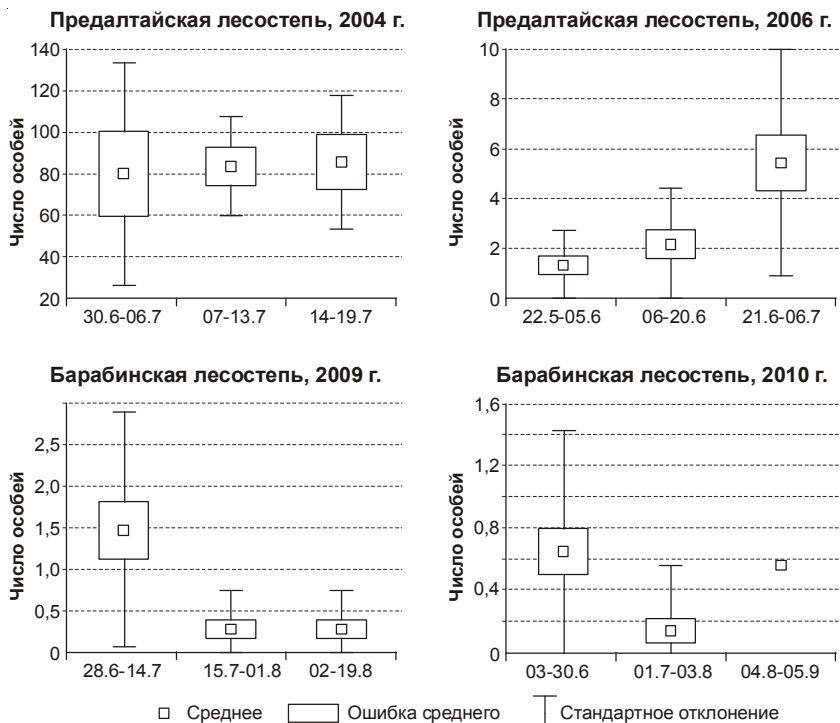


Рис. 1. Изменение среднесуточного числа жужелиц в течение сезона на огороженных площадках.

ограждения увеличивается число особей относительно более молодых возрастов. Быстрая попадаемость в ловушки активных (в противоположность диапаузирующим) жукелиц подтверждается данными эксперимента по созданию искусственной среды для жуков, описанными ниже.

3.2. Учеты на аренах

Для проверки гипотезы о постепенном исчерпании активных жукелиц на огороженных площадках проведены эксперименты на искусственных аренах. Арена представляла собой ограждение площадью 1 м^2 , снизу изолированное от проникновения жуков из почвы. Сверху арена засыпалась песком, в ней размещались кормушки, укрытия и поилки. Сверху арена была затянута сеткой. В двух повторностях эксперимент дал следующие результаты: активный жук попадает в ловушку на арене площадью 1 м^2 в течение 1–4 дней. Количество отловленных ловушками жуков и количество мертвых жуков, собранных с арены после эксперимента, совпали с количеством жуков, выпущенных на арену (изоляция арен была полной). Таким образом, наша гипотеза об исчерпании оказывается верна в искусственной среде, но не подтверждается на огороженных участках природного биотопа, где число жукелиц в ограждении пополняют вновь выходящие из куколок особи и жуки, окончившие эстивационную диапаузу.

3.3. Опыты с повторным отловом жукелиц на естественных огороженных площадках

Для определения абсолютной численности жукелиц применен метод повторного отлова, позволяющий при использовании ограждения измерить абсолютную численность. Эксперимент дал следующие результаты: максимальная плотность жукелиц оценивалась в июле 2004 г. – 55–60 имаго на 1 м^2 ; в сентябре 2009 г. – 10–15 имаго на 1 м^2 . Такая высокая плотность жукелиц в 2004 г. в исследуемом биотопе примерно подтверждается результатами учета в ограждении, когда с площади 1 м^2 за 20 дней было собрано 114 экземпляров жукелиц, а также результатами, полученными с помощью почвенных проб (см. раздел 4.6).

Глава 4. Характеристика сообществ жукелиц лесостепной зоны юго-востока Западной Сибири

Выявленные сообщества во всех исследованных биоценозах лесостепи юго-востока Западной Сибири характеризуются небольшим количеством доминирующих видов и значительным числом видов с низким обилием. Ранговое распределение видов по обилию больше всего соответствует модели случайной границы ниши с перекрыванием ниш

(модель разломанного стержня Р. Мак-Артура, тип 2) (Азовский, 1993). Такое распределение характерно для случаев частичного перекрытия экологических ниш видов при полностью используемой среде (без промежутков между нишами) и обычно свидетельствует о климаксовой стадии и устойчивости сообщества.

4.1. Фауна и население жужелиц лесостепной зоны юго-востока Западной Сибири

В ходе исследования выявлено 154 вида жужелиц. В Предалтайской лесостепи в окрестностях города Бийска собрано 95 видов. Количество видов в наиболее многочисленных родах распределилось следующим образом: *Harpalus* – 17 видов, *Amara* – 9, *Poecilus* – 5. Наибольший вклад в население вносят роды *Pterostichus* (45%), *Poecilus* (33%), *Carabus* (8%). Большинство видов, принадлежащих к богатым видами родам, немногочисленны. Фауну жужелиц Предалтайской лесостепи, в зоогеографическом плане, можно охарактеризовать как суббореальную гумидную, со значительной долей полизональных и бореальных видов, и западнопалеарктическую. Население, которое определяется, главным образом, доминирующими видами (*Pterostichus magus*, *Poecilus fortipes*, *P. versicolor*, *P. sericeus* и *Carabus regalis*), бореальное и центральнопалеарктическое.

В Кулундинской лесостепи в окрестностях Карасука собрано 56 видов. Богаты видами роды *Harpalus* – 10 видов, *Amara* – 7, несколько родов представлены 2 видами: *Poecilus*, *Microlestes*, *Broscus* и *Badister*. Наибольший вклад в население вносят роды *Harpalus* (33,0 %), *Amara* (11,7%) и *Syntomus* (10,7 %). Фауну жужелиц Кулундинской лесостепи можно охарактеризовать как суббореальную с почти равным соотношением субаридных и гумидных видов, и западнопалеарктическую. Население, которое преимущественно определяется доминирующими видами (*A. brunnea*, *P. oblongopunctatus*, *P. fortipes*, *A. communis*, *H. cisteloides* и *C. marginalis*), – бореальное и суббореальное гумидное (особей субаридных видов очень мало), и западнопалеарктическое.

В Барабинской лесостепи в 2009 г. найдено 86 видов. В фауне наиболее обильны видами 4 рода: *Amara* – 13 видов, *Harpalus* – 12, *Pterostichus* – 9 и *Bembidion* – 5. В населении доминируют виды родов *Pterostichus* (27,6 %), *Calathus* (21,5 %) и *Poecilus* (15,3%). Фауну Барабинской лесостепи можно охарактеризовать как суббореальную гумидную, с высокой долей полизональных видов, и западнопалеарктическую. Это наиболее гумидная из изученных фаун. Население полизональное и западнопалеарктическое, его характер определяется доминированием двух полизональных видов (*Calathus erratus* и *C. melanocephalus*), наличие которых, особенно первого, может быть обусловлено большим количеством зарастающих залежей, возрастом

по 15–20 лет. В отсутствие этих двух видов население имеет суббореальный гумидный и западнопалеарктический облик.

Изменения соотношения разных ареалогических групп на градиенте лес – степь. В Кулундинской лесостепи обследован градиент биотопов, расположенных в нескольких десятках метров друг от друга на линии длиной 180 м от центра колка к середине степного участка. В фауне колка в почти равном количестве присутствуют суббореальные гумидные и полizonальные виды; на приколочном лугу преобладают суббореальные гумидные; на солонце – субаридные; в луговой степи в равном количестве представлены суббореальные гумидные и субаридные виды; на лугу у одиночной березы суббореальные гумидные, также здесь встречаются и бореальные виды. В населении колка резко преобладают особи бореальных видов, в населении открытых биотопов – суббореальные гумидные, на самых засушливых местах (солонец и луговая степь) – субаридные. В фауне древесных биотопов по долготной составляющей ареала преобладают транспалеарктические виды, в открытых биотопах – западнопалеарктические виды. Население колка западнопалеарктическое, население открытых биотопов восточно- и центральнопалеарктическое.

4.2. Новые находки жужелиц в Новосибирской области

За четыре года исследований фауны и экологии жужелиц выявлено 9 видов, ранее не отмеченных в Новосибирской области: *Cephalota (Taenidia) atrata* (Pallas, 1776), *Harpalus rufiscapus* Gebler, 1833, *Oodes gracilis* A. Villa et G.V. Villa, 1833, *Philorhizus crucifer* (Lucas, 1846) *Calosoma sycophanta* (Linnaeus, 1758), *Taphoxenus gigas* (Fischer von Waldheim, 1823), *Ophonus azureus* (Fabricius, 1775), *Microlestes fissuralis* (Reitter, 1901), *Cymindis miliaris* (Fabricius, 1801). Для Западной Сибири впервые отмечены первые четыре вида, для всех этих видов это самые северные или северо-восточные точки находок.

4.3. Характеристика сообществ жужелиц Предалтайской лесостепи

При кластерном анализе населения жужелиц все биотопы разделились на 3 группы и 5 подгрупп (рис. 2):

1. Прибрежные сообщества:
 - прибрежных биотопов.
2. Луговые сообщества:
 - остепненных лугов;
 - лугов, подверженные большой антропогенной нагрузке;
 - степей.
3. Лесные сообщества:
 - сосновых лесов.

В прибрежных сообществах жужелиц во всех биотопах доминируют *Carabus granulatus*, *Pterostichus niger*, в большинстве биотопов встречаются *Poecilus versicolor*, *Poecilus cupreus* и *Pterostichus melanarius*. На остепненных лугах – *Poecilus fortipes*, в нескольких биотопах встречаются *Amara equestris*, *Calathus erratus* и *Harpalus rubripes*. На лугах, подверженных значительной антропогенной нагрузке, представлены *Carabus regalis*, *Poecilus versicolor*. Эти сообщества по сравнению с луговыми очень обеднены по видовому составу. В степях широко представлены *Poecilus sericeus*, *Pseudotaphoxenus tillesii*, *Harpalus optabilis* и *H. lumbaris*.

В группу лесных биотопов входят сосновые леса. В них доминирует *Pterostichus magus*. Большое значение для образования группы имеют виды, отмеченные только в части биотопов: *Pterostichus oblongopunctatus*, *Carabus schoenherrii*, *Carabus regalis*, *Harpalus latus* и *Harpalus rufipes*.

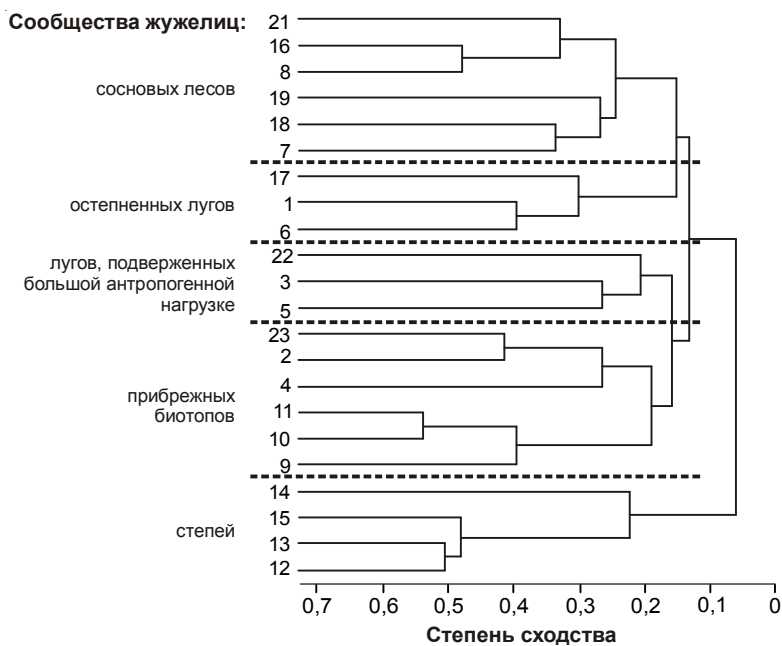


Рис. 2. Дендрограмма сходства вариантов населения жужелиц Предалтайской лесостепи.

4.4. Характеристика сообществ жужелиц Кулундинской лесостепи

При кластерном анализе население жужелиц разделилось на 2 группы и 3 подгруппы (рис. 3):

1. Луговые сообщества:
 - остепненных лугов;
 - мезофитных лугов.
2. Лесные сообщества:
 - березовых колков.

В сообществах жужелиц остепненных лугов супердоминантом является *Poecilus sericeus*. Виды, встречающиеся во всех биотопах: *Harpalus politus*, *Harpalus subcylindricus* и *Taphoxenus gigas*. На мезофитных лугах преобладают *Calathus erratus*, *Calathus melanocephalus*, *Harpalus smaragdinus* и *Harpalus cisteloides*. В сообществах березовых колков – *Pterostichus oblongopunctatus*, *Agonum gracilipes*, и несколько видов рода *Amara*: *A. brunnea*, *A. communis* и *A. eurynota*.

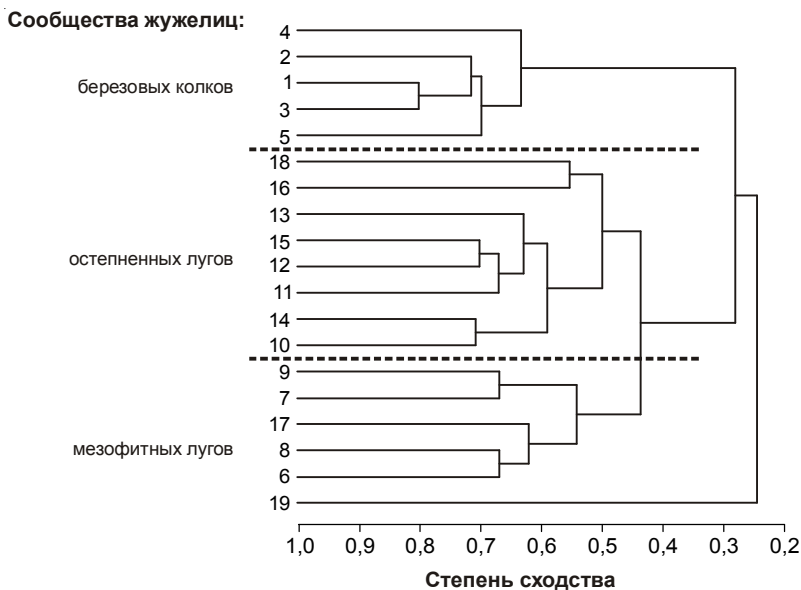


Рис. 3. Дендрограмма сходства вариантов населения жужелиц на трансекте колков — луг в Кулундинской лесостепи.

Пространственное распределение жуужелиц доминирующих видов на профиле в Кулундинской лесостепи. При анализе биотопической приуроченности видов в соответствии с их распределением по профилю, можно четко выделить 4 группы видов: а) древесных биотопов; б) открытых биотопов, предпочитающие мезофитные позиции, в) открытых биотопов, предпочитающие ксерофитные позиции и г) открытых биотопов с широкой преференцией (рис. 4).

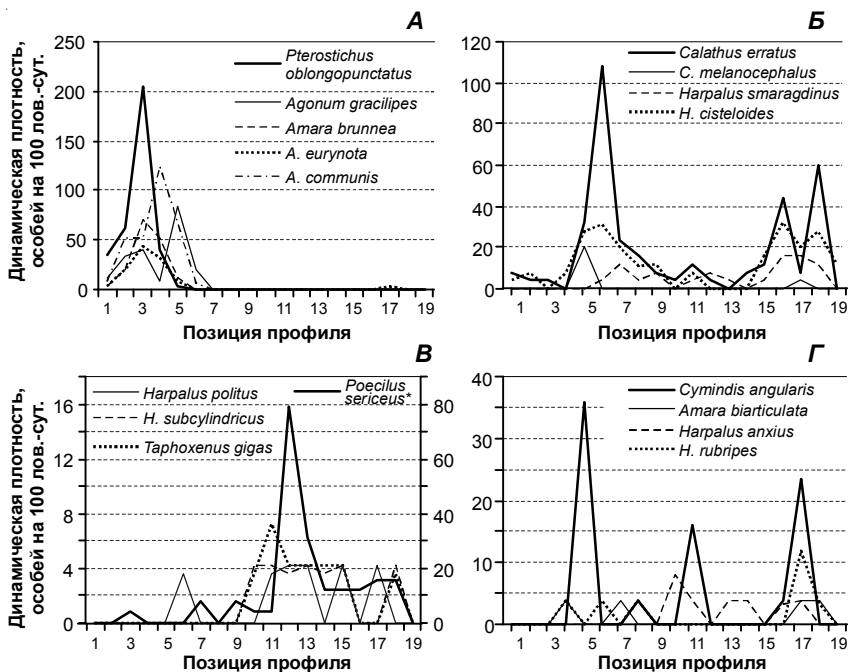


Рис. 4. Распределение видов жуужелиц по трансекте колоков — луг: а — видов древесных местообитаний, б — мезофитных видов, в — ксерофитных видов, г — видов с широкой преференцией.

4.5. Характеристика сообществ жуужелиц Барабинской лесостепи

При кластерном анализе население жуужелиц разделилось на 3 группы и 4 подгруппы (рис. 5):

1. Прибрежные сообщества:
 - прибрежных биотопов.
2. Степные сообщества:
 - степей;
 - залежных участков.

Сообщества жужелиц:

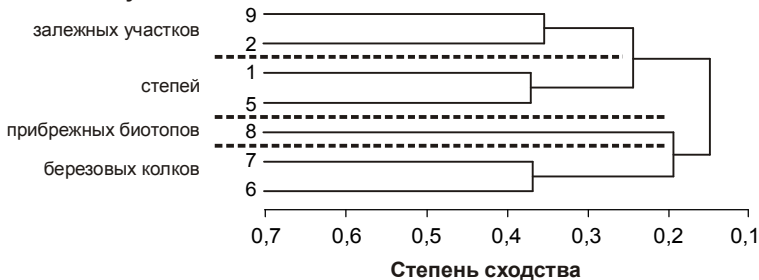


Рис. 5. Дендрограмма сходства вариантов населения жужелиц Барабинской лесостепи.

3. Лесные сообщества: - березовых колков.

В прибрежных сообществах жужелиц во всех биотопах преобладают *Carabus granulatus* и *Pterostichus niger*, в большом количестве ловятся *Bembidion assimile*, *Dyschiriodes globosus*, *Poecilus versicolor*. Эти сообщества отличаются наибольшим видовым богатством и обилием жужелиц. В степях доминирующими видами являются *Broscus cephalotes*, *Calathus erratus* и *Calathus melanocephalus*, но отличительная черта данной группы – присутствие видов рода *Harpalus*: *H. anxius* и *H. rufipes* и *Amara bifrons*. В этих сообществах видовое богатство и обилие жужелиц самое низкое. На залежных землях – *Calathus erratus*, *Calathus melanocephalus*, *Poecilus fortipes* и *Poecilus versicolor*. В березовых колках доминируют: *Pterostichus oblongopunctatus*, *Harpalus rufipes*, и несколько видов рода *Amara*: *A. brunnea*, *A. communis* и *A. eurynota*, также в колках могут проникать *Calathus melanocephalus* и *Poecilus versicolor*.

Сезонные изменения в численности доминирующих видов жужелиц. В Кулундинской лесостепи прослеживается два сезонных пика численности: весенний и летний. К весенним видам относятся *Syntomus truncatellus*, к летним – *Calathus erratus* и *Carabus marginalis*. В Барабинской лесостепи отмечено три сезонных пика численности: весенне-раннелетний, среднелетний и позднелетний. К весенне-раннелетнему виду отнесены *Pterostichus oblongopunctatus*, *Poecilus versicolor*, *Carabus granulatus*, собранные в конце мая и в июне. Предположительно, эти виды начинают свою активность с начала мая. К среднелетним видам отнесены: *Harpalus rufipes*, *Notiophilus germyi*, *Poecilus fortipes*, *Pterostichus niger*, максимальная активность которых приходится на июль. Для позднелетних видов наиболее характерны *Calathus erratus* и *Calathus melanocephalus*, пик активности которых приходится на август. Сезонные изменения численности доминирующих видов в Кулундинской и Барабинской лесостепи в целом совпадают.

4.6. Структура сообщества жужелиц, выявленная с помощью почвенных проб

Результаты исследования фауны и населения имаго жужелиц, полученные с помощью почвенных проб, значительно отличаются от выявленных при учете ловушками. Так, всего в 2007 г. на профиле в Кулундинской лесостепи отмечено 47 видов жужелиц, в том числе ловушками – 36 видов, и почвенными прикопками – 22 вида. Наибольшее видовое богатство по результатам почвенных проб наблюдается на опушке колка, а по учетам ловушками – в его средней части. Число видов, учтенных почвенными пробами, в целом в полтора-два раза меньше, чем при учетах ловушками. Самая высокая численность жужелиц наблюдается в почвенных пробах из лесных биотопов, как и по учетам ловушками. В почвенных пробах в лесных биотопах доминирует *Amara brunnea*, в открытых – *Harpalus subcylindricus*, а в учетах ловушками в лесных биотопах доминирует *Pterostichus oblongopunctatus*, и в открытых – *Poecilus fortipes*, *Harpalus cisteloides*.

В 2009 г. в Барабинской лесостепи ловушками собрано 86 видов, по результатам почвенных проб – 22 вида. Наибольшее видовое богатство жужелиц отмечено во второй половине лета на залежах естественного зарастания, также достаточно богаты видами березняки. Та же закономерность прослеживается и при учете ловушками. Максимальная численность жужелиц в пробах наблюдается в степях, за счет большого количества жуков *Amara infima*, в то же время по учетам ловушками степь – самый бедный биотоп, а максимальная численность наблюдается на залежах. В березняках и на залежах в почвенных пробах доминирует *Amara bifrons*, также здесь многочисленны представители рода *Harpalus*, по учетам ловушками – *Pterostichus oblongopunctatus*. В 2010 г. в почвенных пробах было отмечено всего 12 видов жужелиц. Наибольшая численность выявлена в степях за счет *Amara infima*, доминировавших и в прошлом году. Численность этого вида в некоторых пробах достигала нескольких десятков особей на 1 м². В лесных биотопах преобладает *Pterostichus strenuus*. Отмечаемое в 2010 г. увеличение доли видов из рода *Amara* в почвенных пробах может быть вызвано более сухим летом, чем в 2009 г.

Глава 5. Жизненные циклы доминирующих видов жужелиц в лесостепи юго-востока Западной Сибири

В данной главе рассматривается демографическая структура популяций доминирующих видов и ее сезонная динамика. Основой для этой главы послужил материал, собранный с июня по август 2009 г. и с мая по сентябрь 2010 г. в Барабинской лесостепи.

5.1. Сезонная динамика активности и жизненные циклы жужелиц

Выбрано 7 доминирующих видов: *Calathus erratus* (C.R. Sahlb.), *Harpalus rufipes* (Deg.), *Carabus granulatus* L., *Poecilus fortipes* Chaud., *Poecilus versicolor* (Sturm), *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *Pterostichus niger* (Schall.).

***Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius, 1787** – лесной вид, моно-вариантный, с весенне-летним размножением. Активность имаго отмечена нами с момента начала сборов (в третьей декаде мая) до конца сентября (рис. 6). Среди имаго, собранных в первые дни учетов, были генеративные особи. Если учитывать зимовку этих жуков в виде имаго имматурной стадии, то можно предположить, что эти жужелицы активны с начала мая. Весенний подъем активности, связанный с размножением, наблюдается, предположительно, со второй половины мая до начала июля, достигая пика в июне. Осенний подъем активности молодого поколения имаго начинается с середины августа и продолжается до конца сентября (пик в начале сентября). В это время преобладают ювенильные имаго, к концу сезона нарастает обилие имматурных особей. В европейской части России период активности этого вида начинается в конце апреля и заканчивается в конце октября. Вероятно, в районе исследований возможна зимовка вида на имматурной стадии имаго.

***Poecilus fortipes* Chaudoir, 1850** – лугово-степной вид, с одногодичным жизненным циклом и мультисезонным размножением.

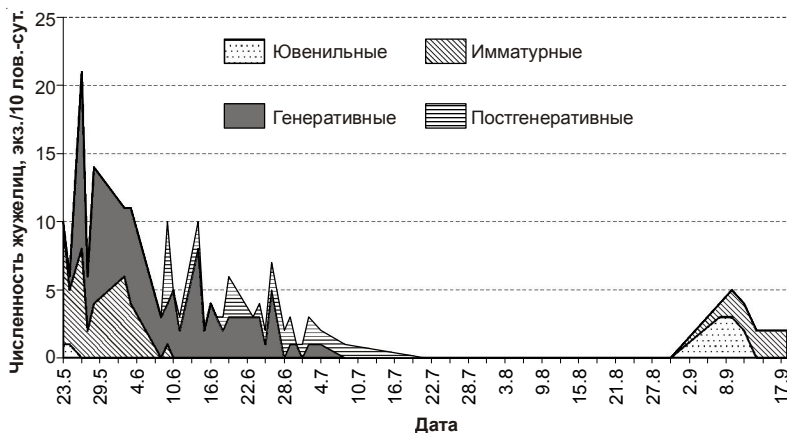


Рис.6. Сезонная динамика возрастной структуры *Pterostichus oblongopunctatus*.

Активность отмечена с начала июля до начала августа, когда в сборах был перерыв, в сентябре особи данного вида не отмечены. По-видимому, жизненный цикл *P. fortipes* продолжается приблизительно до конца августа. Период размножения растянут с начала июля до начала августа, массовое размножение – в июле. Зимует, видимо, в имматурной стадии, так как ювенильные особи отмечены только в конце июля – начале августа.

***Calathus erratus* C.R. Sahlberg, 1827** – вид, обитающий в открытых биотопах, с одногодичным жизненным циклом, с позднелетним размножением. В 2009 и 2010 гг., несмотря на разницу в погодных условиях этих лет, динамика демографической структуры *Calathus erratus* отличается мало. Период активности имаго наблюдается с начала июня до конца августа. График сезонной активности одновершинный с максимумом в конце июля – начале августа (рис. 7). В июне появляются ювенильные имаго, вышедшие из куколок весной этого года. Помимо ювенильных, июньские имаго представлены имматурными и генеративными особями. В июле – начале августа в популяции преобладают генеративные особи, что свидетельствует о наивысшей активности размножения. Постгенеративные особи встречаются со второй половины июля, к осени их обилие нарастает, со второй половины августа до начала сентября они составляют большинство. На зимовку уходят личинки. В европейской части России период активности у этого вида начинается в конце мая и заканчивается в начале октября.

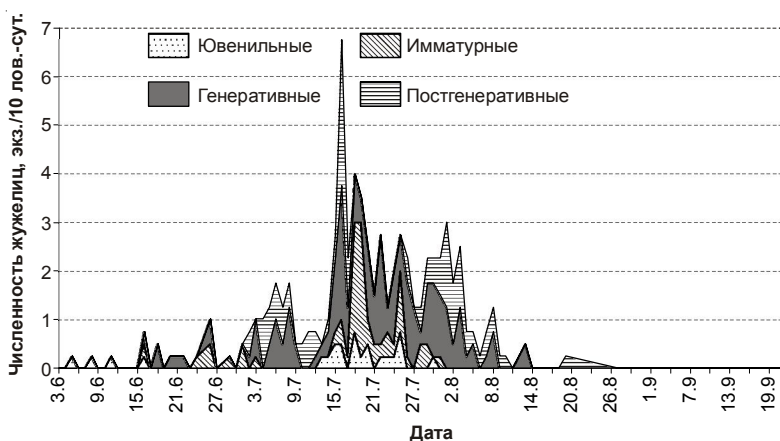


Рис. 7. Сезонная динамика возрастной структуры *Calathus erratus*.

Harpalus rufipes De Geer, 1774 – поливариантный вид, обитающий в открытых биотопах. Активен с конца мая по конец августа. Период размножения растянут со второй половины июля до конца сбора (начало августа), но можно предположить, что он продолжается до середины августа (рис. 8). Массовое размножение проходит в июле. Зимует вид в условиях лесостепи юго-востока Западной Сибири предположительно, в виде личинок и постгенеративных особей, способных принимать участие в размножении в следующем году. В размножении *Harpalus rufipes* принимают участие две части популяции: старые постгенеративные особи и молодые жуки, вышедшие в этом году из личинок. Первая группа приступает к размножению раньше и обеспечивает продолжительный (с конца июня) период размножения. Молодые жуки выходят из куколок в июне и, приступая к репродукции в июле, дают основной пик размножения популяции. Их число значительно выше, чем число имаго второго года жизни.

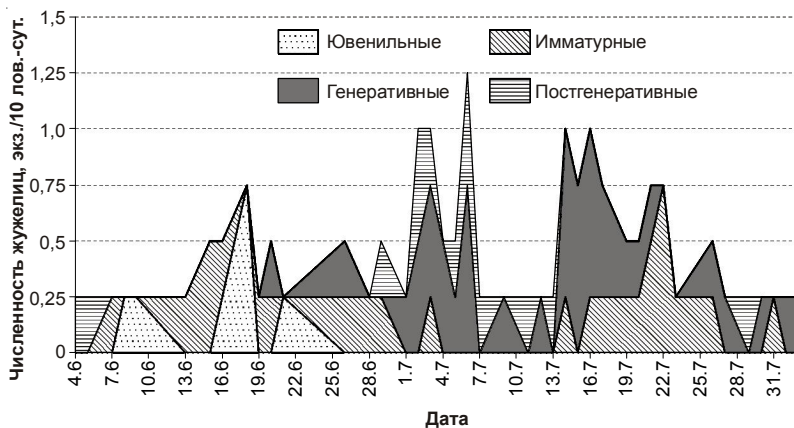


Рис. 8. Сезонная динамика возрастной структуры *Harpalus rufipes*.

5.2. Смена доминирования видов жужелиц и формирование сообществ лесостепной зоны юго-востока Западной Сибири

При изучении сезонной динамики численности двух видов открытых биотопов, *Poecilus versicolor* и *Calathus erratus*, отмечена смена доминирования одного вида другим на залежи естественного зарастания (рис. 9). Эти активные хищники имеют сходные размеры (около 11 мм в длину), и совместное обитание их в одном биотопе может способствовать возникновению конкуренции. В условиях Барабинской

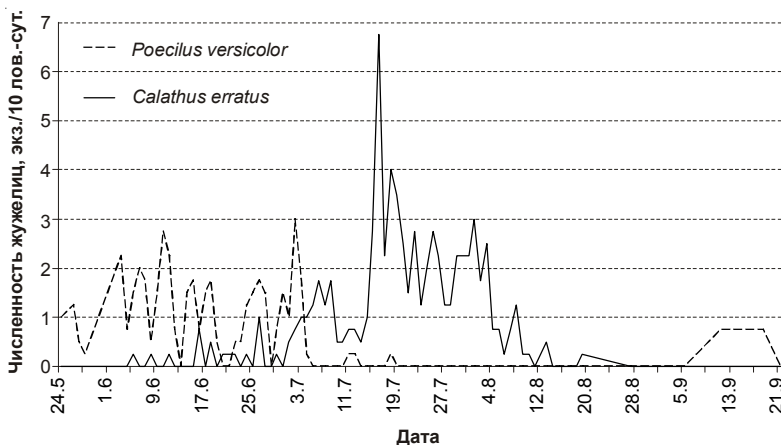


Рис. 9. Сезонная динамика численности *Poecilus versicolor* и *Calathus erratus* в 2010 г.

лесостепи эти два вида развиваются в разное время. *P. versicolor* – раннелетний вид и активно размножается в июне. *C. erratus* – среднелетний вид, активно размножающийся в июле. Таким образом, когда начинают появляться имаго *C. erratus*, *P. versicolor* уже заканчивает свое развитие и активного взаимодействия двух хищников не происходит.

Два доминирующих на прибрежном лугу вида – *Carabus granulatus* и *Pterostichus niger*, также демонстрируют смену доминирования. Это хищники относятся примерно к одной размерной группе (17–20 мм), и вполне возможно, питаются одними объектами. Они также разобщены по времени, так как первый размножается по большей части в июне, а второй – в июле. Установлено, что самки любого генеративного возраста появляются раньше самцов этого же возраста, и период их активности больше, чем у самцов (Шарова, Денисова, 1996; 1997; Маталин, 2007).

ВЫВОДЫ

1. В ходе исследования выявлено 154 вида жужелиц из 39 родов: в Предалтайской лесостепи – 95 видов, в Кулундинской – 56 видов и в Барабинской – 86 видов. Найдено 9 видов, новых для Новосибирской области, 4 впервые приводятся для Западной Сибири. В фауне наибольшим количеством видов во всех исследованных точках представлены роды *Harpalus* и *Amara*. В более влажных Предалтайской и Барабинской лесостепи в населении преобладают роды *Pterostichus* и *Poecilus*, в более засушливой Кулундинской лесостепи – *Harpalus* и *Amara*.

2. В лесостепной зоне юго-востока Западной Сибири выявлено четыре группы сообществ жужелиц: прибрежные, открытых биотопов (луговые и степные), лесные. На локальном градиенте лес – степь населенные жужелиц Кулундинской лесостепи разделяется на две группы: открытых и лесных биотопов. В свою очередь, население открытых биотопов делится на население остепненных и мезофитных лугов.
3. В исследуемом регионе виды жужелиц, не связанные с берегами по биотопической приуроченности, разделяются на четыре группы видов: а) древесных биотопов; б) открытых биотопов, предпочитающие мезофитные позиции, в) открытых биотопов, предпочитающие ксерофитные позиции и г) открытых биотопов с широкой преференцией.
4. Совместное использование метода огороженных площадок и метода повторного отлова позволило оценить динамическую плотность жужелиц в Предалтайской лесостепи на остепненном лугу, которая составляет около 10–15 экземпляров на 1 м², что также подтверждается с помощью более трудоемкого метода почвенных раскопок, а максимально может достигать 60 экземпляров на 1 м².
5. У доминирующих видов жужелиц проявляются четыре типа сезонной активности: моновариантные – весенне-летний, позднелетний, мультисезонный; поливариантный – позднелетний.
6. Сроки активности доминирующих видов жужелиц в лесостепной зоне юго-востока Западной Сибири начинаются в среднем на 2–3 недели позже и заканчиваются почти на месяц раньше, чем в европейской части России, но периоды интенсивного размножения почти совпадают в обоих регионах.
7. В условиях лесостепной зоны юго-востока Западной Сибири жужелицы могут принимать участие в размножении в течение нескольких вегетационных сезонов. Так, в популяции *Harpalus rufipes* выявлено две группы разновозрастных жуков, участвующих в размножении.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК России:

1. *Беспалов, А.Н., Дудко, Р.Ю., Любечанский, И.И.* Дополнения к фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области: южные виды расселяются к северу? // Евразийский энтомологический журнал. – 2010. – Т. 9. – Вып. 4. – С. 625–628.

2. *Беспалов, А.Н., Любечанский, И.И.* Динамика численности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на огороженных площадках в условиях Предалтайской равнины // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 4. – С. 420–427.

В других изданиях:

3. *Беспалов, А.Н., Иванов, С.Б.* Особенности учета жужелиц (Coleoptera, Carabidae) почвенными ловушками на огороженных и открытых площадках // Биологическая наука и образование в педагогических вузах: Материалы Четвертой Всероссийской конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах». – Новосибирск: Новосибирский гос. педагогический университет. – 2005. – С. 116–119.
4. *Беспалов, А.Н.* Ловушки в ограждениях – способ определения численности жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // «Студент и научно-технический прогресс»: Материалы XLIV Международной научной студенческой конференции. Серия: Биология. – Новосибирск: Новосибирский гос. университет. – 2006. – С. 13–15.
5. *Беспалов, А.Н., Любечанский, И.И.* Использование ловушек в ограждениях для определения численности жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Алтай: экология и природопользование: Труды V Российско-монгольской конференции молодых ученых и студентов. – Бийск: Бийский педагогический гос. университет. – 2006. – С. 102–107.
6. *Беспалов, А.Н., Любечанский, И.И.* Двухлетний опыт учетов численности жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на огороженных площадках // VII межрегиональное совещание энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Энтомологические исследования в Северной Азии. – Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН. – 2006. – С. 199–201.
7. *Беспалов, А.Н.* Экспериментальное изучение фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) степей окрестностей города Бийска // Биоразнообразие беспозвоночных животных. Сборник материалов II Всероссийской молодежной школы-семинара с международным участием, посвященной 125-летию проф. В.А. Догеля. – Томск: Томский гос. университет. – 2007. – С. 18–20.
8. *Беспалов, А.Н., Псарев, А.М., Трофимова, А.А.* Материалы к изучению экологии жужелиц (Coleoptera: Carabidae) лесных ценозов Алтая // Актуальные вопросы естествознания: региональный аспект. – Бийск: Бийский педагогический гос. университет. – 2008. – С. 14.
9. *Псарев, А.М., Беспалов, А.Н., Трофимова, А.А.* Сезонная динамика герпетобиотных жесткокрылых лесов окрестностей г. Бийска // Акту-

- альные вопросы естествознания : региональный аспект. – Бийск: Бийский педагогический гос. университет. – 2008. – С. 18.
10. *Беспалов, А.Н.* Опыт изучения численности жуков-жужелиц жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесостепной зоне юга Западной Сибири на огороженных площадках // XV Всероссийское совещание по почвенной зоологии. – Москва: Товарищество научных изданий КМК. – 2008. – С. 177–179.
 11. *Беспалов, А.Н., Любечанский, И.И., Дудко, Р.Ю., Иванов, С.Б.* Структура населения жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесостепных ландшафтов нижней части поймы Бии (Алтайский край) // Алтайский зоологический журнал. – Барнаул. – 2008. – Вып. 2. – С. 3–18.
 12. *Беспалов, А.Н.* Пространственно-экологическая структура населения жужелиц в градиенте леса и степи: локальный масштаб // «Студент и научно-технический прогресс»: Материалы XLVIII Международной научной студенческой конференции. Серия: Биология. – Новосибирск: Новосибирский гос. университет. – 2010. – С. 74.
 13. *Беспалов, А.Н., Любечанский, И.И.* Особенности динамики численности жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на огороженных площадках в лесостепи на юге Западной Сибири // VIII межрегиональное совещание энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Энтомологические исследования в Северной Азии. – Новосибирск: Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – С. 26–27.

Работы, принятые к печати:

- Беспалов, А.Н., Любечанский, И.И.* Пространственная гетерогенность населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте леса и степи: локальный уровень рассмотрения // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 4.
- Беспалов, А.Н.* Жизненные циклы и сезонная динамика доминирующих видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесостепной зоны Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. – 2011. – Т. 10. – Вып. 2.

Отпечатано в типографии Новосибирского
государственного технического университета
630092, г. Новосибирск, просп. К. Маркса, 20,
тел./факс (383) 346-08-57

Формат бумаги 60x84/16. Печ. л. 1.0. Бумага офсетная.

Подписано к печати 6.04.2011. Тираж 130 экз.