

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <http://www.researchgate.net/publication/275041954>

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В МОЗАИКЕ БИОТОПОВ

RESEARCH · APRIL 2015

DOI: 10.13140/RG.2.1.1642.4488

DOWNLOADS

50

VIEWS

67

3 AUTHORS, INCLUDING:



[Andrey Matalin](#)

Moscow State Pedagogical University

73 PUBLICATIONS 80 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Kirill V Makarov](#)

Moscow State Pedagogical University

55 PUBLICATIONS 92 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В МОЗАИКЕ БИОТОПОВ

Маталин А.В., Макаров К.В., Боховко Е.Е.
(доклад на XIII съезде РЭО, 13 сентября 2007 г., Краснодар)

Почвенные ловушки являются наиболее распространённым методом количественных сборов наземных членистоногих.

Относительная простота и возможность стандартизации учётов сделали их основным методом в исследованиях экологии жуужелиц. При сравнительно небольшой трудоёмкости он позволяет проводить широкомасштабные исследования, поскольку сбор материала одновременно идёт во многих точках.

Благодаря применению почвенных ловушек изучение экологии жуужелиц с середины 50-х годов XX века приобрело массовый характер. Правда, уже первые работы вызвали ряд сомнений в объективности получаемых результатов. Оказалось, что на уловы влияет множество факторов,

- от погодных условий

до

- размера ловушек и диаметра их ловчего отверстия,
- наличия или отсутствия фиксатора и его типа,
- особенностей расстановки ловушек в биотопе,
- частоты выборок уловов.

По мере накопления данных, стало понятно, что почвенные ловушки регистрируют не столько численность, сколько напочвенную активность жуужелиц.

Тем не менее, при всех методических сложностях сохраняется убеждение, что результаты стандартизованных учётов почвенными ловушками выявляют реальное пространственное распределение и плотность популяций отдельных видов.

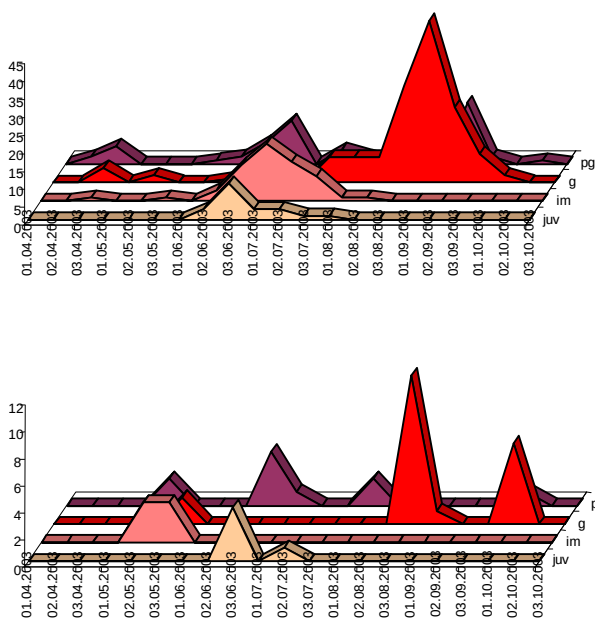
Вместе с тем, при интерпретации результатов, полученных на основе почвенных ловушек, зачастую игнорируются миграционные возможности жуужелиц, главным образом из-за отсутствия методов количественной оценки перемещения особей. Косвенным свидетельством масштабов и значения миграций являются нередко получаемые парадоксальные результаты, когда высокая уловистость отдельных видов наблюдалась в условиях, очевидно непригодных для массового размножения. Например, на городских свалках или участках со значительным техногенным загрязнением.

Развитие в последние десятилетия методов изучения демографической структуры популяций и интерпретация на их основе жизненных циклов отдельных видов позволило по-новому взглянуть на эту проблему. В частности, была установлена неравноценность структуры популяций жуужелиц в различных биотопах, что первоначально трактовалось как особенности реализации жизненных циклов в конкретных условиях.

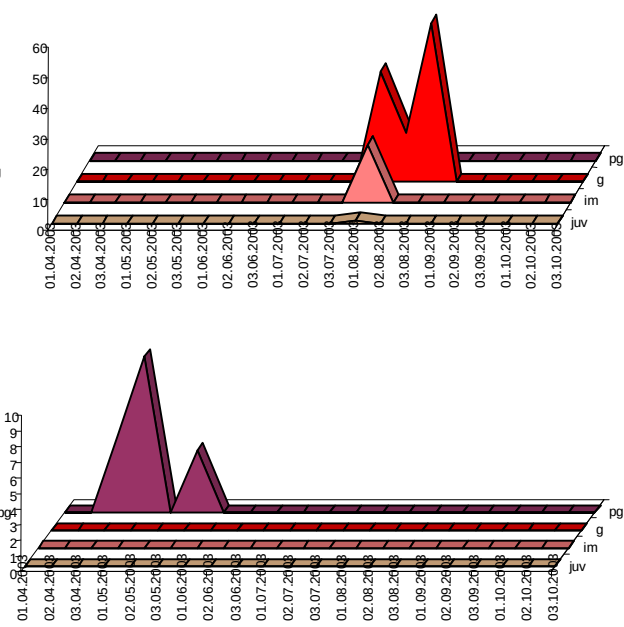
Дальнейшее развитие исследований в этом направлении показало значительную ущербность демографического состава популяций жуужелиц в агроценозах. Даже при высокой уловистости популяции в конкретных ценозах могут быть представлены лишь отдельными возрастными группами, что свидетельствует о невозможности их самоподдержания в данных условиях.

Так, по данным Е.Е. Боховко из 11 доминантных видов жуужелиц, выявленных в 2003-2004 гг. в агроценозах Прикубанья, для 5 была отмечена высокая уловистость при неполном демографическом спектре.

Жилые биотопы



Транзитные биотопы



Сезонная динамика *Pterostichus fornicatus* в 4-х агроценозах Прикубанья

Слева — жилые биотопы (старая лесополоса и роща белой акации), справа — транзитные (поля многолетней люцерны и озимой пшеницы).

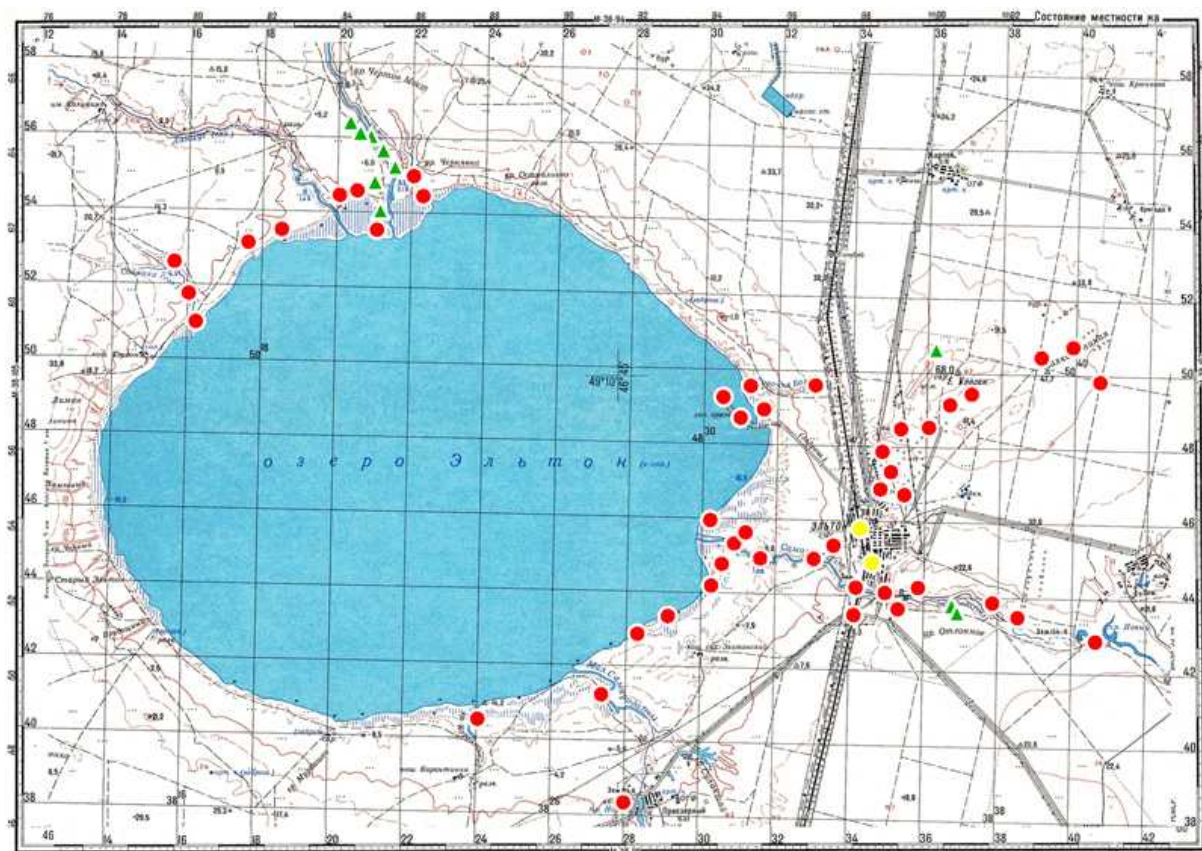
Например, уловистость *Pterostichus fornicatus* в расположенных по соседству старой лесополосе и роще белой акации, а также на граничащих полях многолетней люцерны и озимой пшеницы, вполне сопоставима между собой. Однако в роще белой акации численность данного вида определяется преимущественно генеративными особями, ищущими подходящие условия для размножения, в то время как на поле озимой пшеницы — постгенеративными жуками, мигрирующими с мест зимовки.

На основании этих данных часть биотопов в агроландшафте может быть охарактеризована как **жилые** (т.е. такие, на которых обнаруживаются все репродуктивные стадии и порядок их появления соответствует естественной смене в жизненном цикле), а часть — как **транзитные**. При полноценном демографическом спектре популяций жужелиц на обрабатываемых землях, наблюдавшемся всего в 20% случаев, уловистость оказывается очень небольшой, нередко на порядок меньше, чем в окружающих биотопах. Напротив, высокая численность в агроценозах, как правило, определяется повышенной миграционной активностью отдельных видов, а демографический спектр их популяций оказывается ущербным.

Эти данные заставляют с осторожностью относиться к нашим представлениям о структуре населения жужелиц искусственно созданных и нарушенных местообитаний. Можно полагать, что даже доминирующие в агроценозах виды жужелиц, которые часто характеризуют как «полевые», нуждаются в окружающих биотопах для нормальной реализации их жизненных циклов.

Вместе с тем, до настоящего времени оставалось неясно, насколько выявленные закономерности реализуются в природных сообществах.

С этой целью в 2006 г. в природном парке Эльтонский были проведены стационарные исследования демографической структуры популяций жужелиц. Материал собирался в 7 зональных и 3 аэональных местообитаниях.



Карта проведения исследований в Приэльтоне

В качестве зональных были выбраны участки полынных и полынно-злаковых опустыненных степей с различной степенью антропогенной нагрузки: от сильной - на водоразделе р. Большая Сморогда и умеренной - на северном склоне г. Улаган до слабой - на водоразделе р. Хары.

Азональные биотопы были выбраны по градиенту засоленности и уровня инсоляции. Минимальными эти показатели были на участке тростниковых зарослей вдоль правого берега р. Хары; средними - на плакорном солончаке правого берега р. Хары; максимальными - на солончаке коренного берега оз. Эльтон.

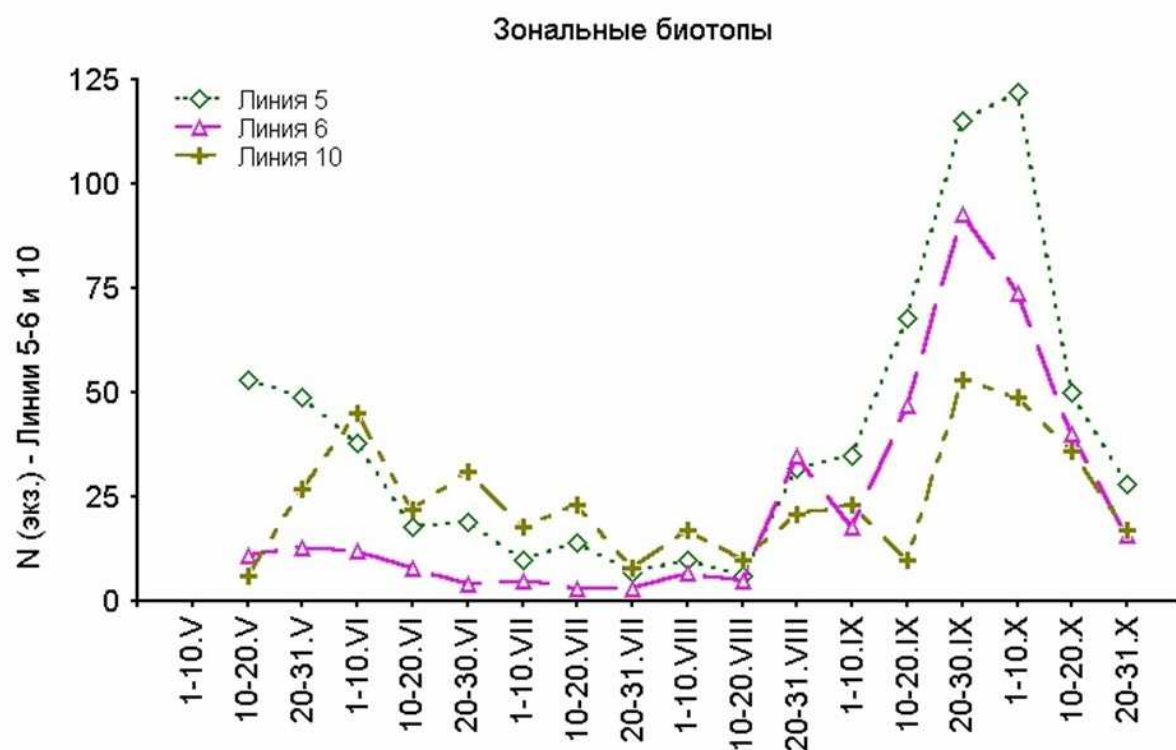
Основным методом сбора материала был стандартизованный учёт почвенными ловушками, в качестве которых использовались пластиковые стаканы объёмом 0,5 л с диаметром отверстия 72 мм.

В каждом модельном биотопе была установлена линия из 10 ловушек с фиксатором - 4% раствором формалина.

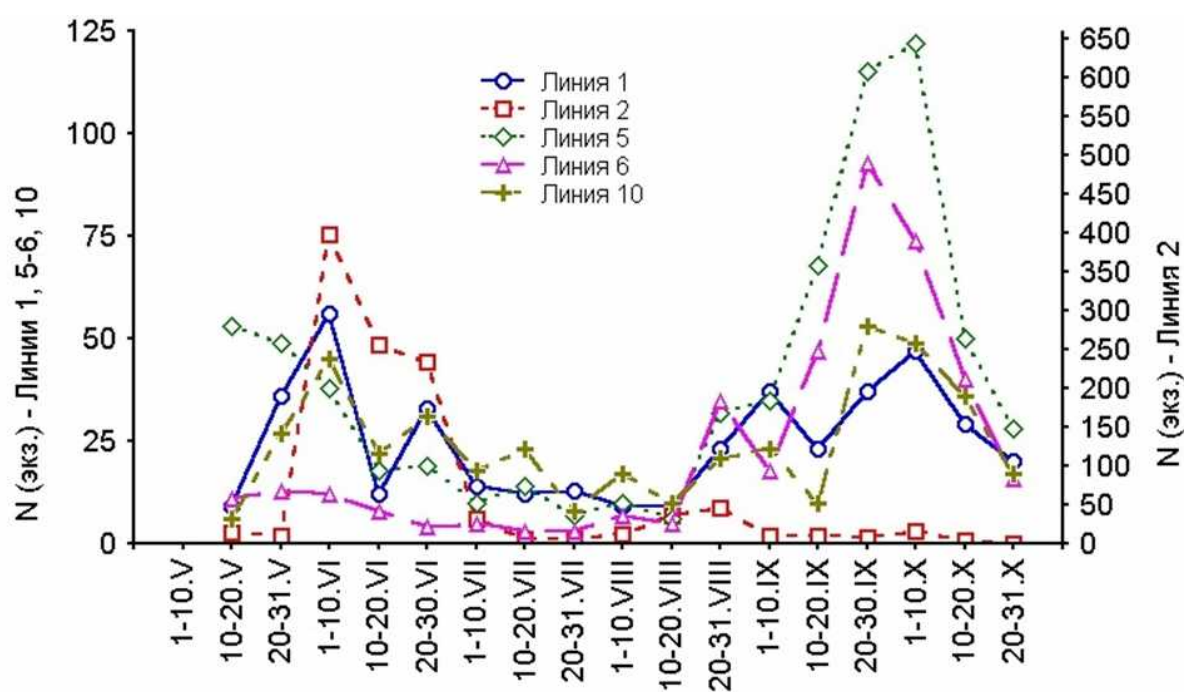
Выборка осуществлялась еженедельно. Все модельные линии функционировали в течение 178 дней - с 10 мая по 2 ноября.

За время учётов почвенными ловушками было собрано более 47 тыс. экземпляров жуужелиц, каждую из которых вскрывали для выяснения состояния гонад, а также степени развитости крыла и крыловой мускулатуры.

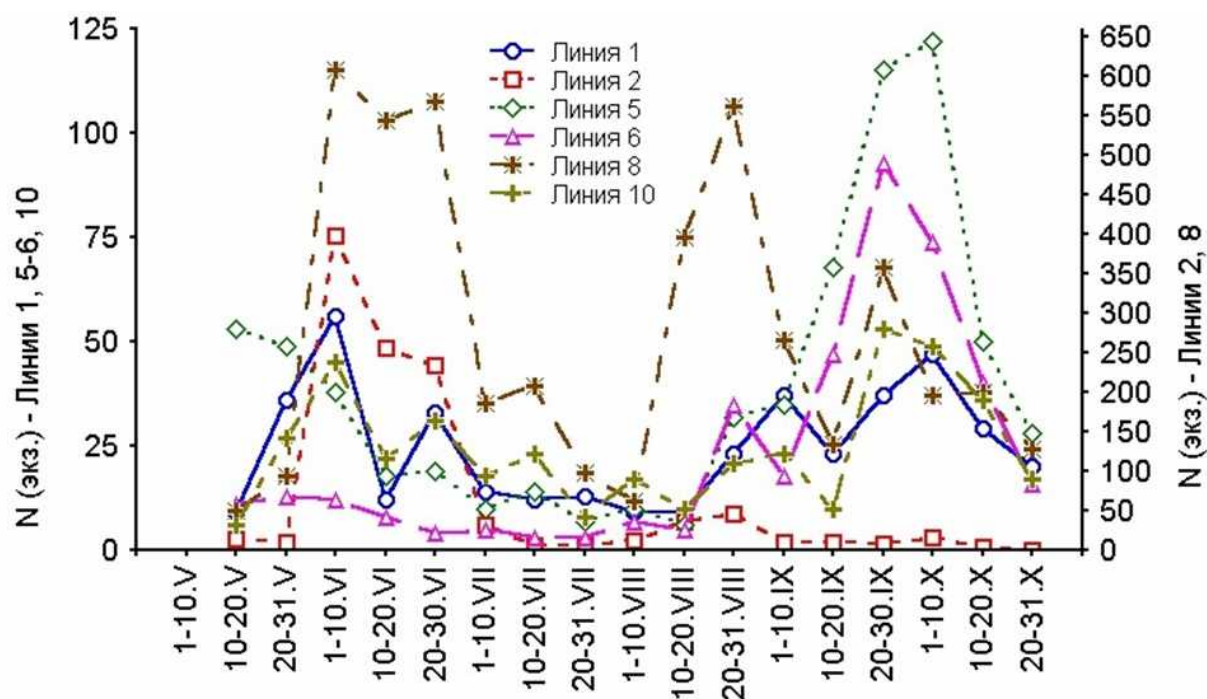
Во всех зональных биотопах прослеживаются два чётких пика активности, приходящиеся на конец весны – начало лета и конец лета – середину осени. В различных биотопах временной разрыв между ними существенно различается.



- На участках полынно-злаковых опустыненных степей водораздела р. Хары (Линии 5 и 6) и северного склона г. Улаган (Линия 10) он достигает 7-8 декад;



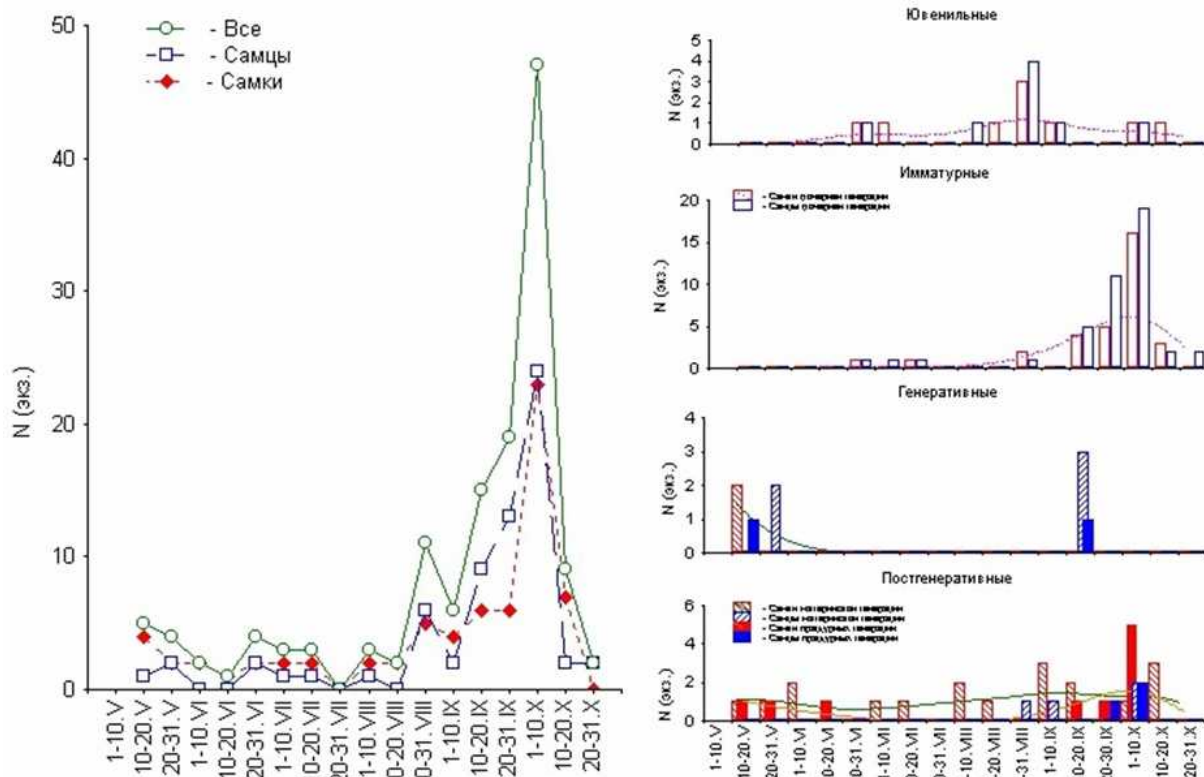
- В аналогичных сообществах на плакоре р. Большая Сморогда (Линии 1 и 2) – 5-6 декад,



- В подсклоновой западине второй пойменной террасы р. Хары (Линия 8) - 3 декад.

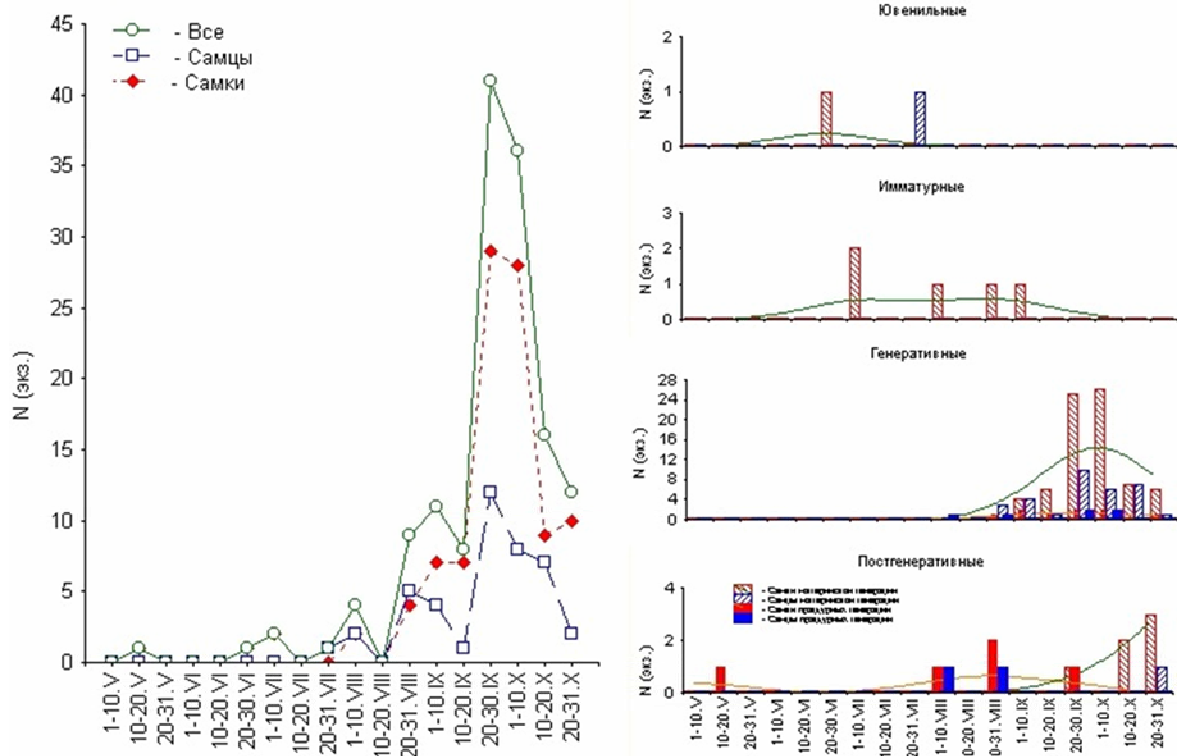
Продолжительность периода угнетённой активности определяется сезонными изменениями температуры и влажности поверхностного слоя почвы.

Демографическая структура популяций подавляющего большинства массовых видов жуелиц зональных биотопов характеризуется как полноценная, поскольку сезонными учётами выявлена чёткая смена фаз онтогенеза и строгая последовательность физиологических стадий имаго.



Демографическая структура популяции *Carabus bessarabicus concretus* - Линия 1.

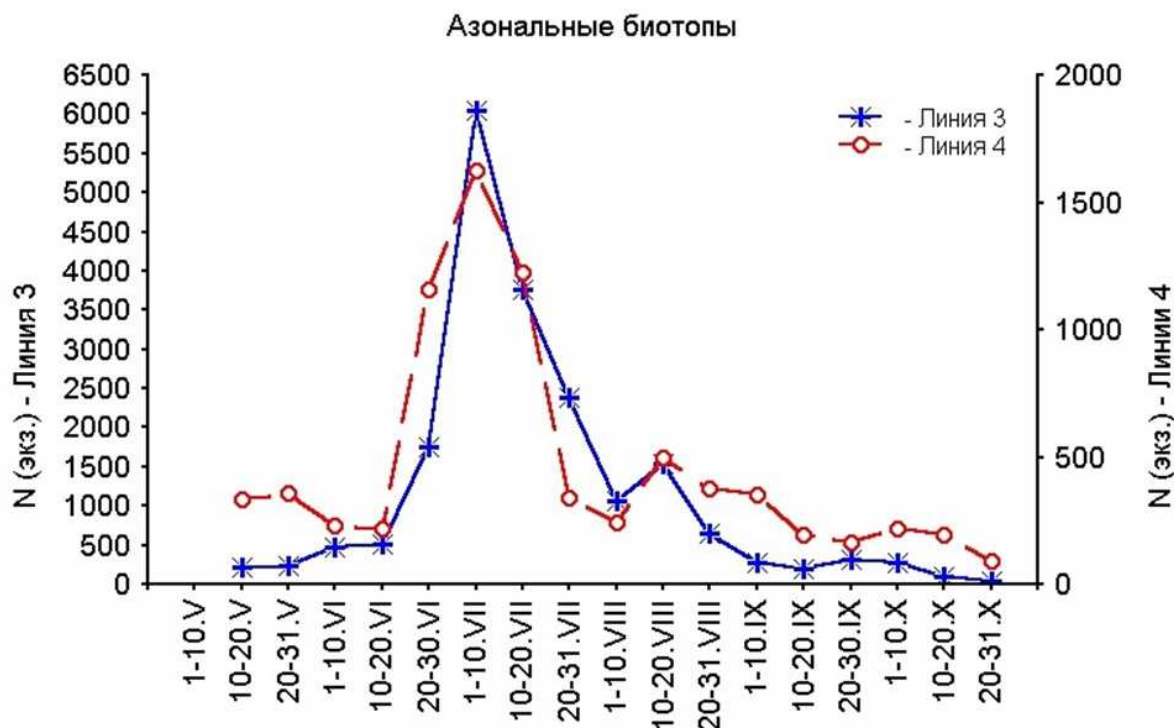
Это касается видов, размножающихся как весной (*Carabus bessarabicus concretus*), так и осенью.



Демографическая структура популяции *Pseudotaphoxenus rufitarsis major* - Линия 10.

При этом, численность аборигенных видов жуужелиц оказывается относительно невысокой - от 10 до 100 экз. на 10 ловушко/суток, а доля мигрантов (т.е. видов, с неполноценным демографическим спектром) - ничтожно мала.

Заметим, что в азональных биотопах уловистость может достигать 1000 экз. на 10 ловушко/суток. Как следствие, на долю зональных биотопов приходится лишь четверть от общего количества особей, собранных за весь период исследований.

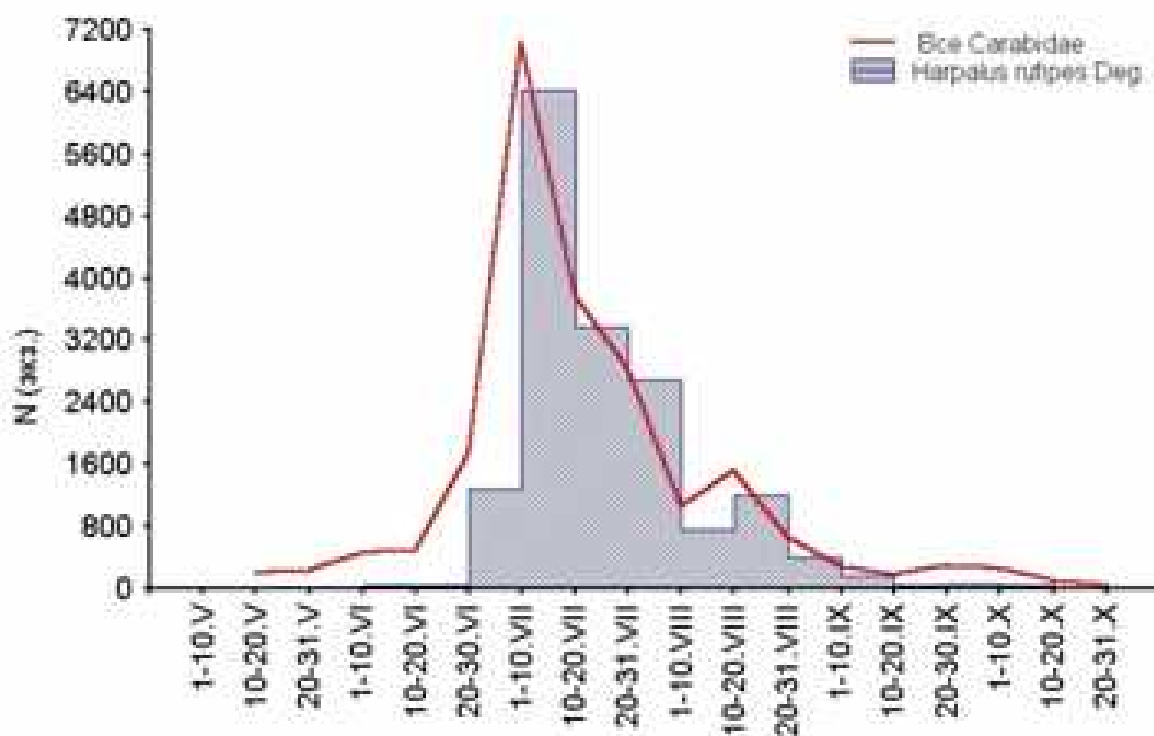


Сезонная динамика численности Carabidae в азональных биотопах Приэльтонья.

В большинстве аazonальных биотопов регистрируется только один пик напочвенной активности, приходящийся на начало июля.

При этом значительную, нередко – преобладающую, роль здесь играют виды с неполноценной демографической структурой популяций, поскольку в ней отсутствуют преимагинальные фазы и/или отдельные стадии физиологического развития имаго. Ущербная демографическая структура характерна для мигрирующей, не размножающейся части популяции этих видов. Доля видового разнообразия мигрантов во время пика активности достигает половины от общего видового состава, а их численность может превышать численность аборигенных видов более чем в 20 раз.

Наиболее показателен в этом отношении карабидокомплекс тростниковых зарослей поймы р. Хары. Среди 85 видов, отмеченных в данном биотопе, аборигенными могут быть признаны лишь 36.

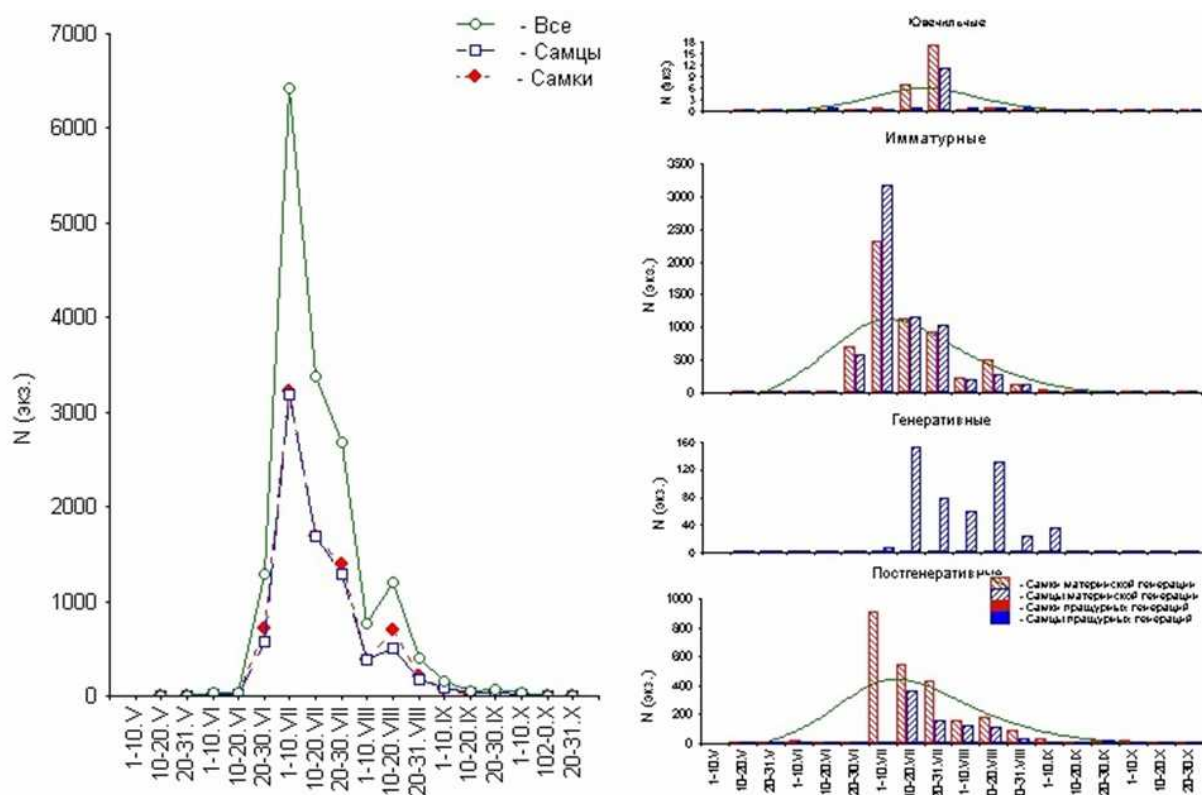


Сезонная динамика активности Carabidae на Линии 3.

Более того, из 20 тыс. собранных за сезон особей более 80% пришлось на долю единственного вида - *Harpalus rufipes*.



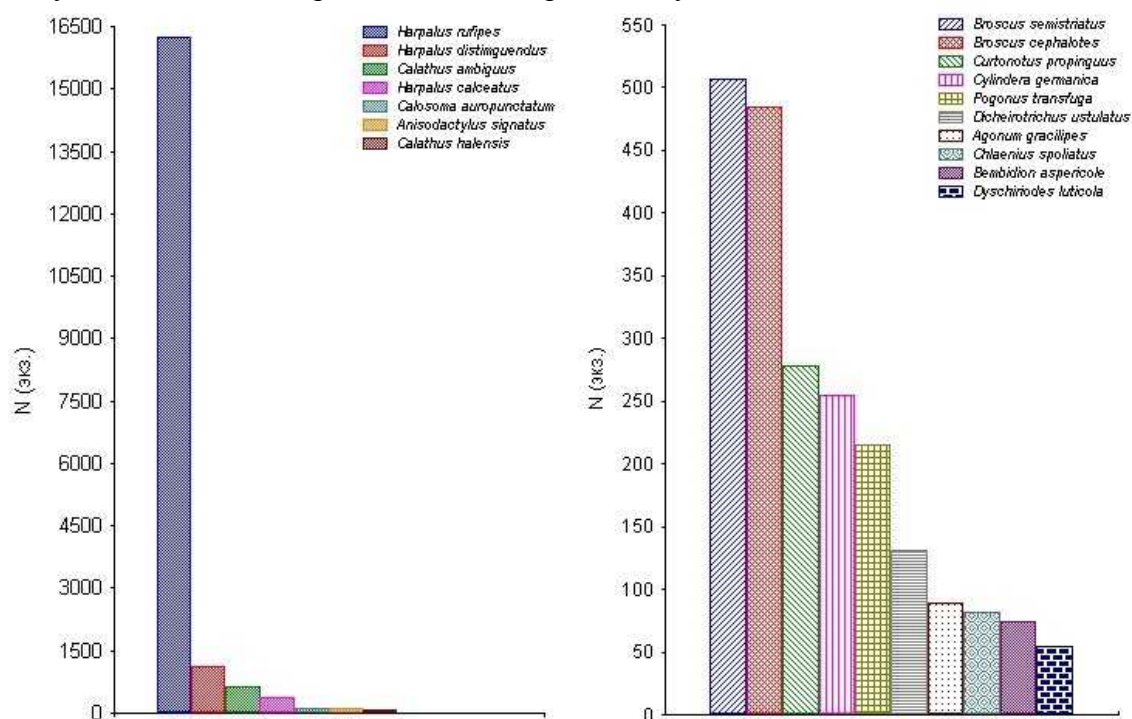
Улов *Harpalus rufipes* за первую декаду июля 2006 г. - Линия 3.



Демографическая структура популяции *Harpalus rufipes* - Линия 3.

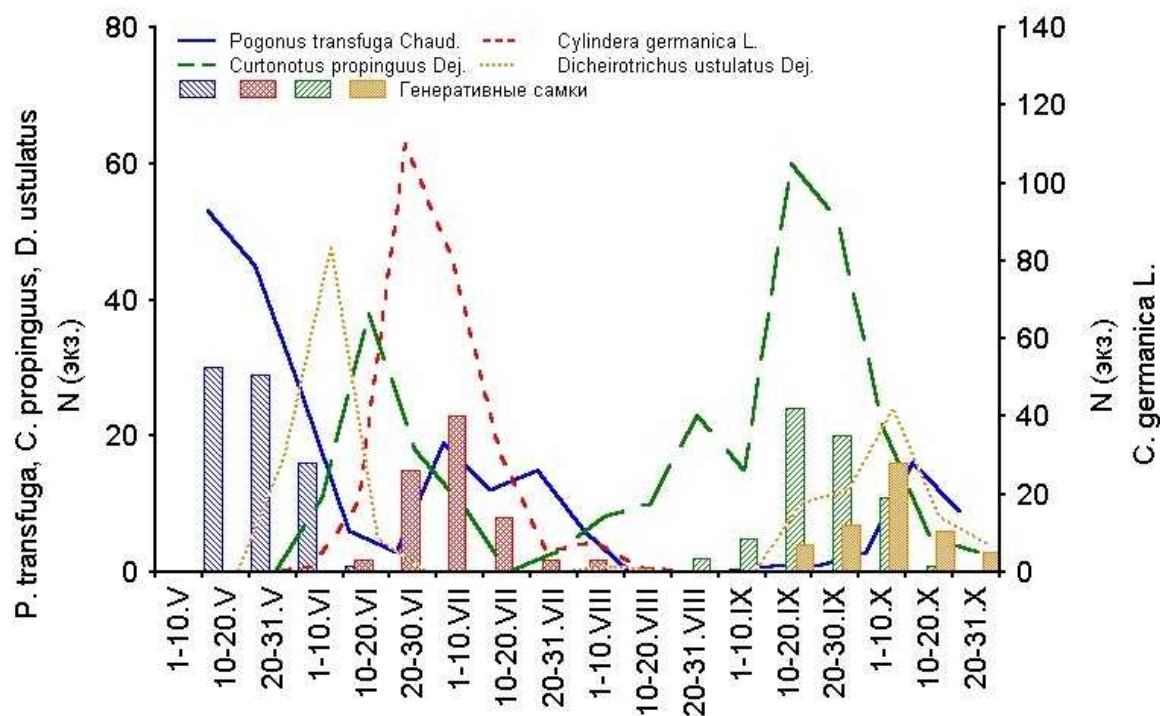
В его демографическом спектре имматурные особи последовательно сменялись постгенеративными. Однако генеративных самок не было отмечено вовсе, а численность половозрелых самцов была очень низкой.

Это указывает на то, что размножение *H. rufipes* происходит в других стадиях, о чём свидетельствует смена имматурных жуков постгенеративными. Более 16 тыс. особей, собранных здесь, являются всего лишь мигрантами. Существенно, что они представлены либо не размножавшимися особями нового поколения, либо жуками, уже участвовавшими в размножении в предшествующих сезонах.



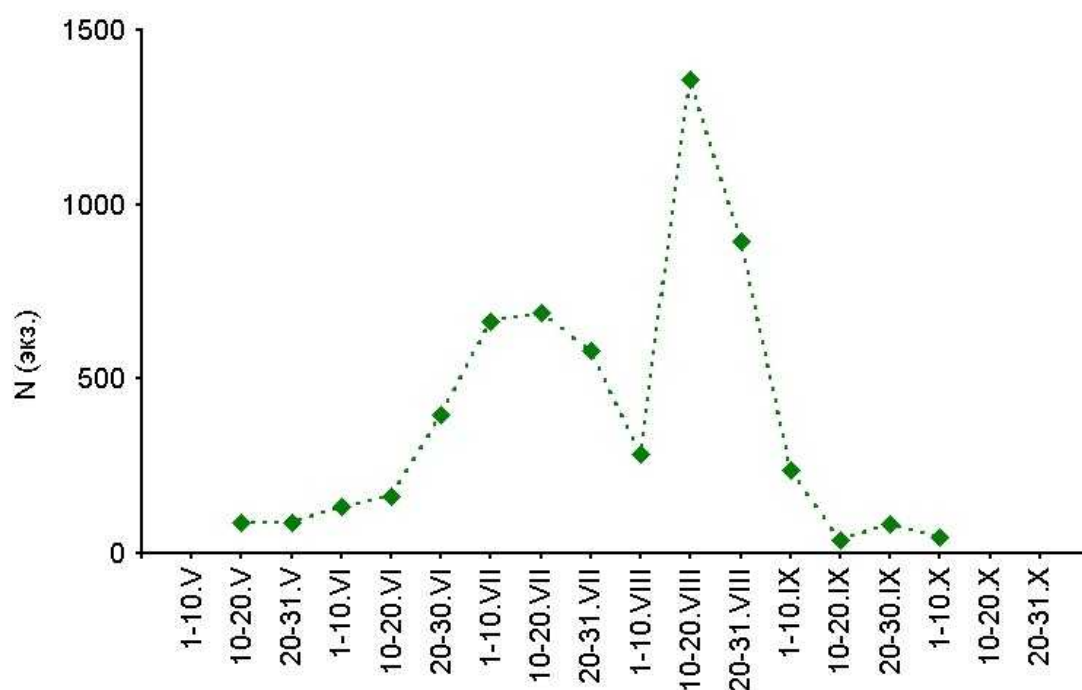
Структура доминантного комплекса Carabidae тростниковых зарослей р. Хара с учетом мигрирующих (слева) и только для аборигенных (справа) видов.

Прямая трактовка полученных результатов характеризовала бы изученный таксоценоз как олигодоминантный со сверхдоминированием *Harpalus rufipes*. В действительности это — полидоминантное сообщество, ядро которого образуют 10 видов: *Broscus semistriatus*, *B. cephalotes*, *Curtonotus propinguus*, *Cylindera germanica*, *Pogonus transfuga*, *Dicheirotichus ustulatus*, *Agonum gracilipes*, *Chlaenius spoliatus*, *Bembidion aspericorne* и *Dyschiriodes luticla*. Для них характерна не только полноценная демографическая структура популяций, но и чёткая сезонная смена репродуктивных аспектов.



Сезонная смена репродуктивных аспектов аборигенных видов Carabidae тростниковых зарослей берега р. Хара.

Ещё одним интересным примером является сообщество жуужелиц солончака коренного берега оз. Эльтон.



Сезонная динамика активности Carabidae на Линии 9.

В течение сезона здесь регистрируется два пика напочвенной активности жужелиц, меньший из которых приходится на начало - конец июля, а больший – на середину - конец августа.

Специфические условия этого местообитания позволяют существовать здесь очень ограниченному комплексу гидро-галофилов, легко выявляющихся ручным сбором.

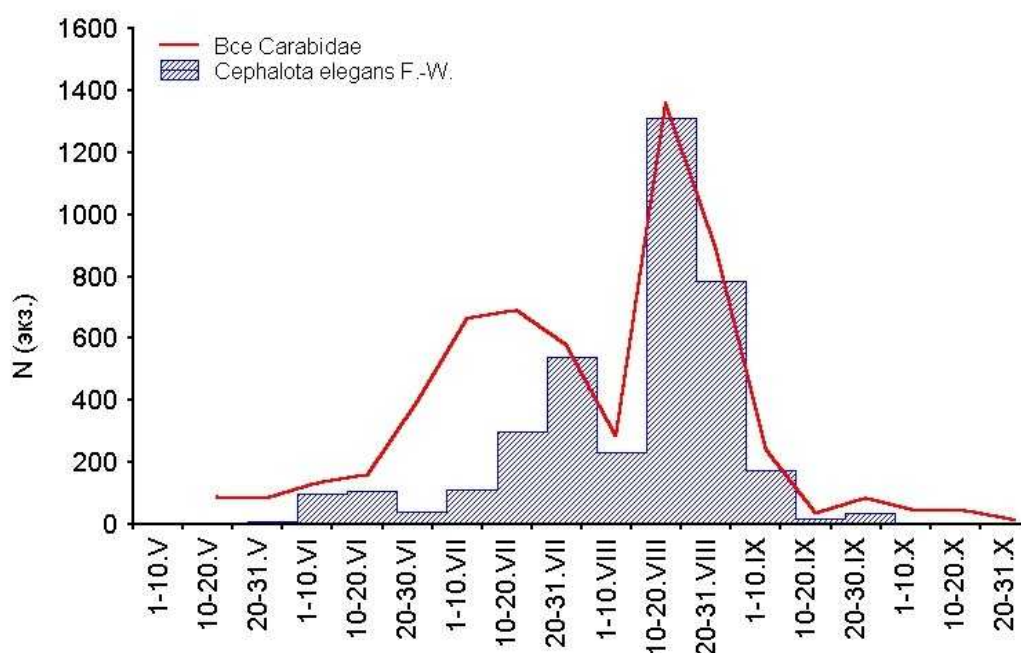


Сообщество Carabidae
солончака коренного берега
оз. Эльтон



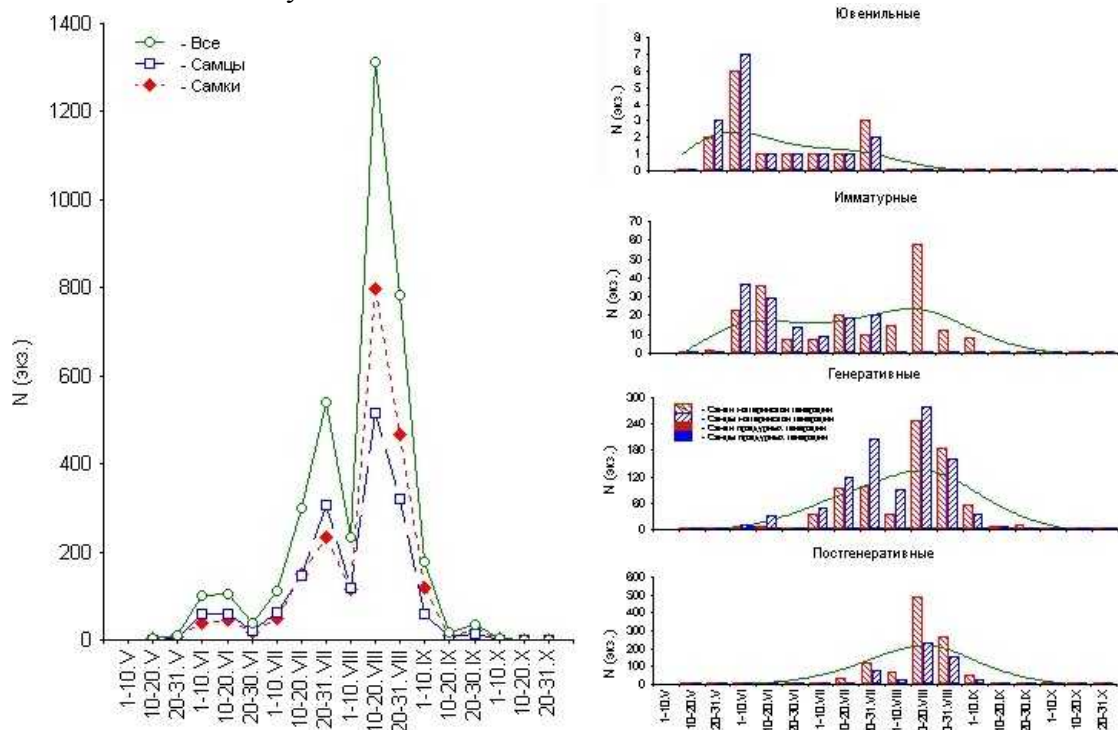
Сообщество Carabidae солончака коренного берега оз. Эльтон.

Это 17 видов из родов *Cephalotha*, *Tachys*, *Bembidion*, *Pogonus*, *Pogonistes*, *Cardiaderus*, *Dyschiriodes*, *Poecilus*, *Daptus*, *Dicheirotichus* и *Harpalus*.



Сезонная динамика активности Carabidae на Линии 9.

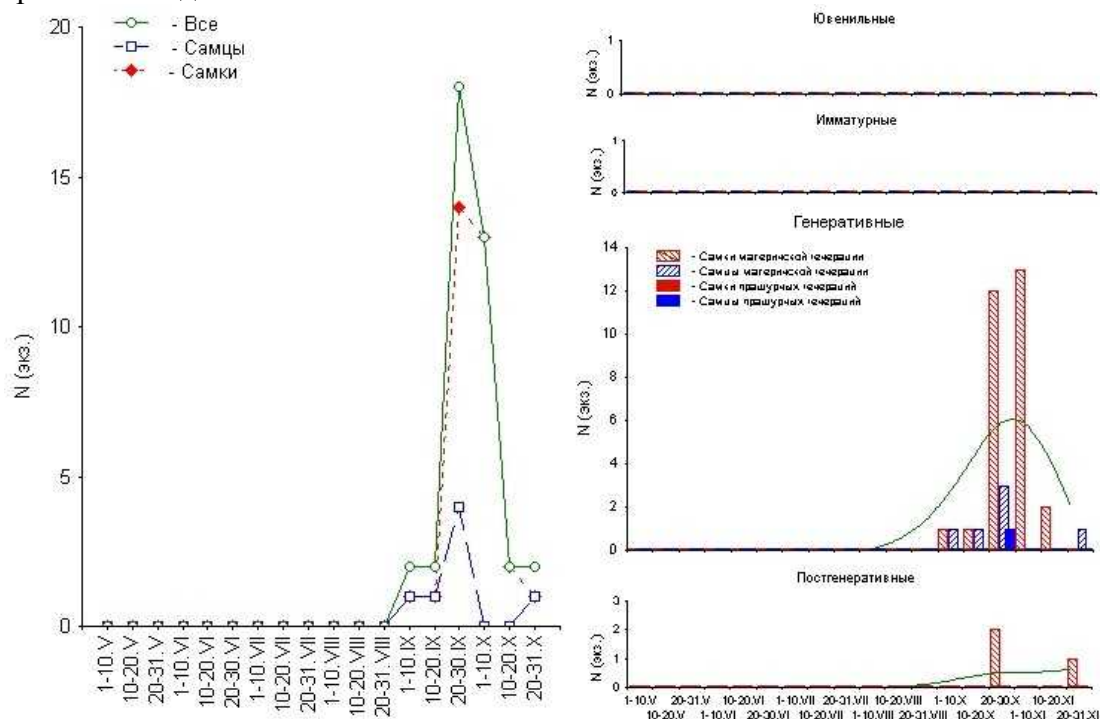
Абсолютным доминантом является *Cephalotha elegans*, определяющая более 65% общей численности жуужелиц данного местообитания.



Демографическая структура популяции *Cephalotha elegans* - Линия 9.

Демографическая структура популяции этого вида сбалансирована и полноценна. В ней прослеживается чёткая смена всех возрастных состояний имаго, а также преимагинальных фаз развития.

Между тем, учёты почвенными ловушками выявляют почти в 4 раза больше видов - 62. Однако подавляющее большинство из них являются аборигенными в окружающих биотопах. На солончаке они представлены особями одной, редко двух возрастных стадий.

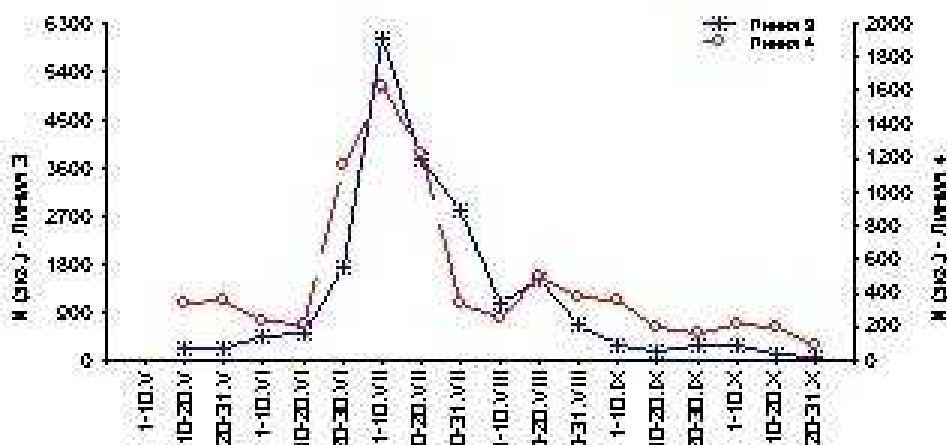
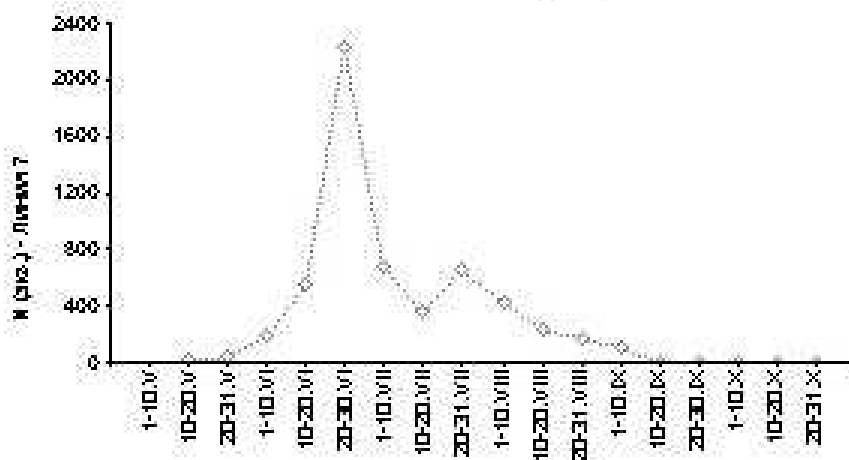
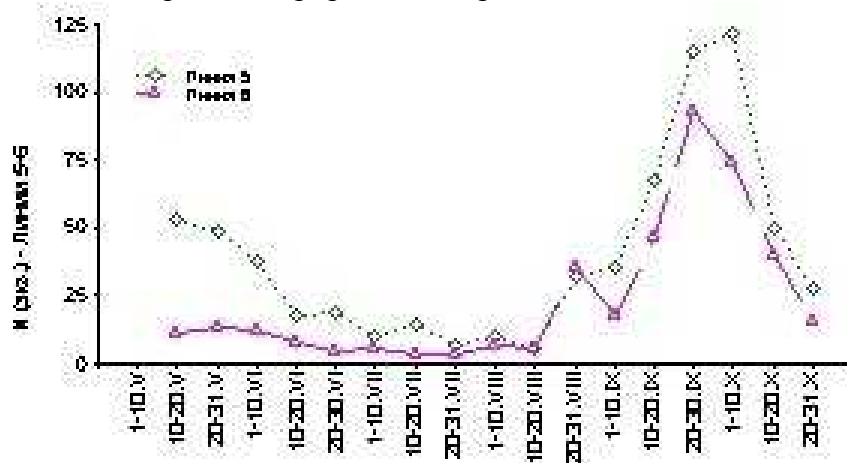


Демографическая структура популяции *Pseudotaphoxenus rufitarsis major* - Линия 9.

Среди явных мигрантов сколько-нибудь значительной численности достигают только *Harpalus rufipes*, *Calathus ambiguus* и *Pseudotaphoxenus rufitarsis major*. Но и они представлены исключительно особями нового поколения, при чём *H. rufipes*, *C. ambiguus* - неполовозрелыми, а *P. rufitarsis major* – половозрелыми, что указывает на явную ущербность их демографической структуры.

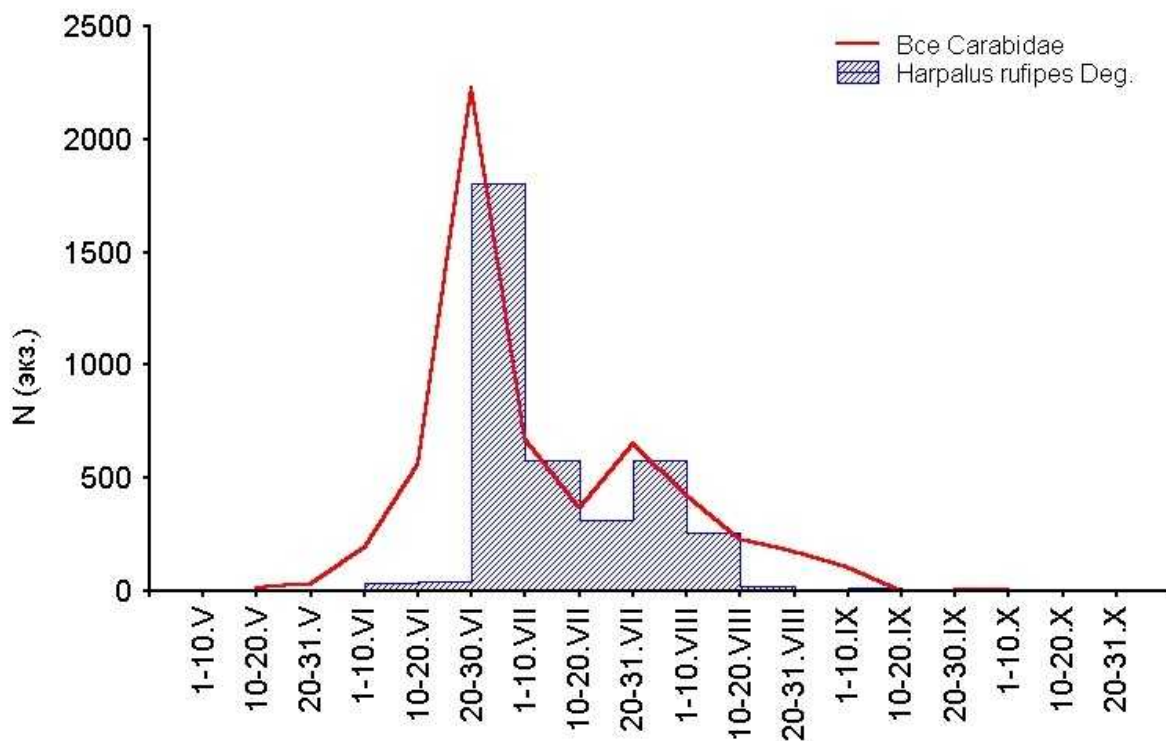
В данном случае любая оценка структуры видового разнообразия сообщества по данным почвенных ловушек без учёта демографии видов также оказалась бы ложной.

Особый случай представляет картина, наблюдающаяся в т.н. “байрачном лесу”, расположенном в балке “Биологической” на правом берегу р. Хары. Это самая крупная залесённая балка в пределах природного парка.

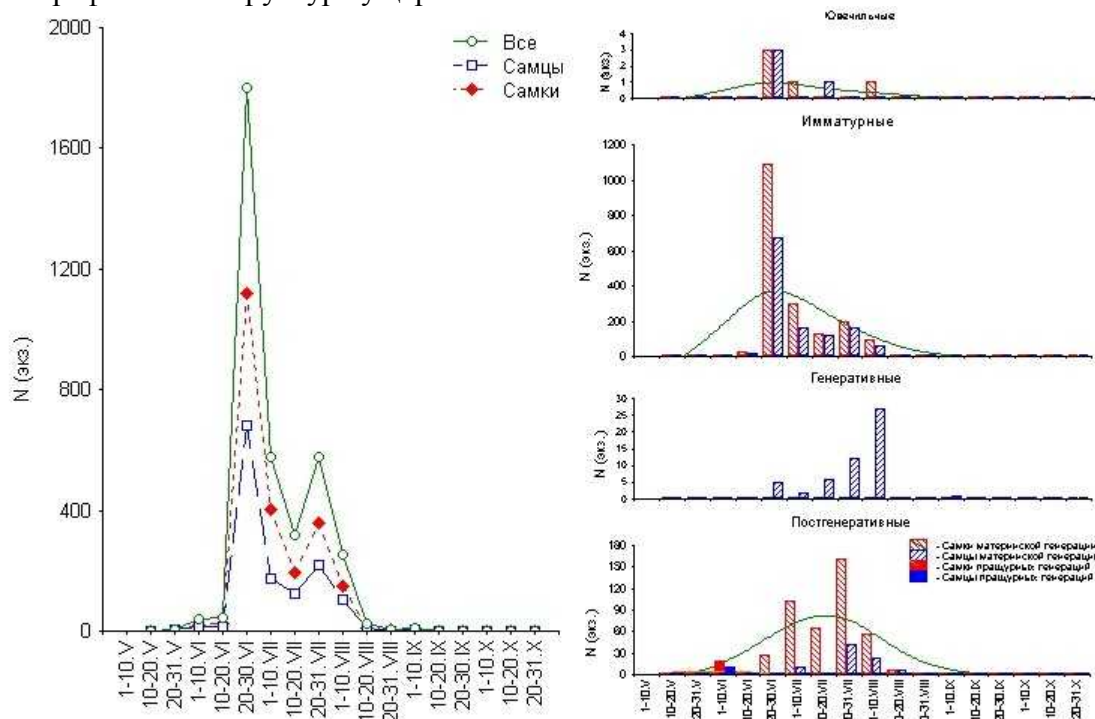


Сезонная динамика активности Carabidae на Линиях 5-6 (зональная степь), 7 (балка) и 3-4 (азональные приводные биотопы).

В течение сезона здесь прослеживается только один пик активности жуужелиц, приходящийся на конец июня. Он регистрируется на 4 декады позже по сравнению с весенним максимумом уловистости в близлежащих зональных станциях (Линии 5 и 6) и на 1 декаду опережает пик численности, наблюдающийся в ближайших а зональных биотопах (Линии 3 и 4).



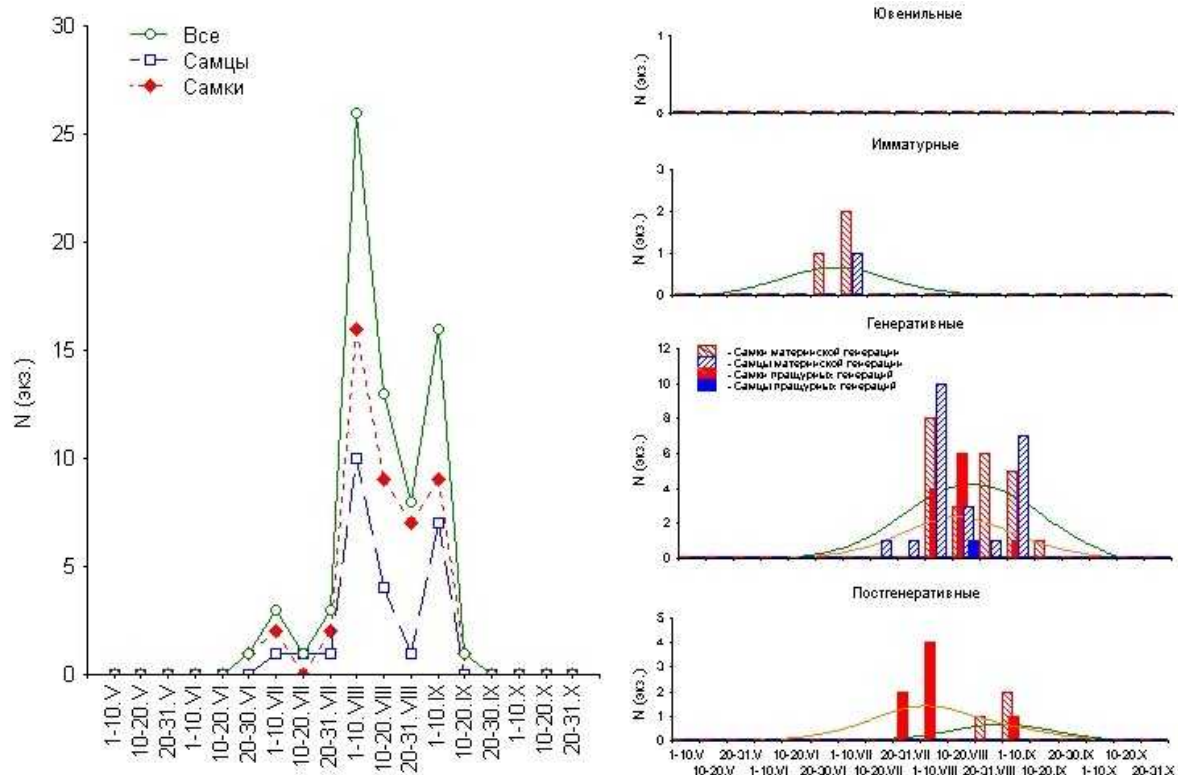
В период максимума активности более половины уловов приходится на долю одного вида - *Harpalus rufipes*. Однако, как и в тростниковых зарослях на берегу р. Хары, его демографическая структура ущербна.



При явном доминировании имматурных особей полностью отсутствуют генеративные самки, а численность половозрелых самцов очень низка – в 20 раз ниже, чем неполовозрелых.

Это указывает на то, что в данном биотопе *Harpalus rufipes* не размножается.

Интересно, что из 63 видов жукелиц, отмеченных здесь, нет ни одного лесного. Только у 12 видов были зарегистрированы генеративные самки, однако у восьми из них (*Harpalus distinguendus*, *H. zabroides*, *H. calathoides*, *Taphoxenus gigas*, *Broscus cephalotes*, *Anchomenus dorsalis*, *Calathus melanocephalus* и *Stenolophus mixtus*) их количество не превышало 1-2 экз., а демографическая структура популяций была явно неполноценной.



Демографическая структура популяции *Calathus distinguendus* - Линия 7.

Только четыре вида: *Broscus semistriatus*, *Calathus ambiguus*, *C. distinguendus* и *Ophonus azureus*, доминирующие в расположенных по соседству биотопах, отличались относительно высокой численностью генеративных самок и более или менее сбалансированной демографической структурой популяций.

Это даёт основания полагать, что только для них Биологическая балка является жилым биотопом, тогда как все остальные виды используют её лишь как стацию переживания перед размножением или после него, а также как проходной биотоп во время миграций.

Таким образом, по составу населения жужелиц Биологическая балка может быть охарактеризована **не как экстразональный** биотоп (которым являются настоящие байрачные леса), а, скорее, как сильно трансформированный зональный.

Полученные данные заставляют по-новому взглянуть на наши представления о закономерностях формирования населения жужелиц, как искусственно созданных, так и естественных, в том числе нарушенных местообитаний.

Пространственное распределение Carabidae, с одной стороны, определяется пригодностью как отдельных биотопов, так и ландшафта в целом для полноценной реализации жизненного цикла, а с другой — сложными межвидовыми взаимодействиями. Анализ полученных ранее данных, а также результаты проведённого нами исследования показывают, что виды одной жизненной формы, со сходным типом питания и близкими размерами максимально разобщены либо в пространстве (занимая различные биотопы), либо во времени (обладавая разными жизненными циклами).

Из приведённых примеров следуют, по меньшей мере, три очень важных вывода.

1. Во-первых, **высокая численность вида в учётах почвенными ловушками ещё не означает, что данный вид реально входит в состав населения изучаемого сообщества**, поскольку для него исследуемый биотоп может быть всего лишь проходным. **Корректная оценка структуры населения жуужелиц конкретных сообществ возможна только на основе анализа демографической структуры популяций отдельных видов.**
Разумеется, жилые биотопы могут быть выявлены при обнаружении в них яиц, личинок или куколок, однако сборы всех преимагинальных стадий развития Carabidae менее стандартизуемы в силу большей неравномерности их пространственного и временного распределения.
2. Во-вторых, **в обсуждении результатов пространственного распределения жуужелиц явно недооценивается роль миграций.**
Кроме хорошо известных лётных возможностей, надо отметить существенные возможности пеших перемещений. По данным Н.Г. Козлова (1986) даже относительно мелкие и коротконогие подстилочные формы в течение суток могут преодолевать сотни метров сложного рельефа, а в опытах Бургесса личинки *Calosoma* пробегали за сутки более километра. Высокая подвижность жуужелиц сопровождается значительной избирательностью путей миграций, что может приводить к крайним формам биотопической специализации. Резонно полагать, что способность перемещаться на значительные расстояния является одним из важнейших условий выживания вида.
3. В-третьих, **заключение о том, является тот или иной вид мигрантом, можно сделать только на основании изучения демографической структуры его популяций.**
Выпадение как отдельных фаз онтогенеза, так и стадий физиологического развития имаго однозначно свидетельствует об ущербности демографического спектра. При этом, мигранты могут представлять как не размножающуюся, так и размножающуюся часть популяции. Примером первого являются все рассмотренные ранее случаи с *Harpalus rufipes*, а второго – ситуация с *Pseudotaphoxenus rufitarsis major*, наблюдавшаяся на солончаке коренного берега оз. Эльтон.

Благодарности

Пользуясь случаем, мы выражаем искреннюю признательность всем сотрудникам ГУ “Природный парк Эльтонский” и, особенно, директору парка Ю.А. Некруткиной, а также аспиранту кафедры зоологии и экологии МПГУ А.А. Зайцеву за всестороннюю помощь в проведении исследований.

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (03-04-49251, 06-04-49456) и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ–2154.2003.4).