



UDC 595.762

© Putchkov A.V., 2019
2019, № 2 (17): 46–56

DOI: <https://doi.org/10.15421/281913>

SOME PATTERNS IN DISTRIBUTION OF THE GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) AT THE AGROCENOSSES OF UKRAINE

A. V. Putchkov

*I.I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine
e-mail: putchkov@izan.kiev.ua*

According to the habitat layers, ground beetles of agrocenoses of Ukraine were divided on three groups: preferential inhabitants of the soil (geobios), inhabitants of the surface of the soil and plant litter (stratobios) and preferential inhabitants of the plants (phytobios). Ground beetles of geobios were represented with about 20 species, from which only five species were relatively numerous. About 370 species were registered in stratobios (about 90 are dominants or subdominants). The inhabitants of the plant layer encompassed about 10 species, but most of them were rare in agrocenoses. Most spring zoophagous species of Carabidae (mainly species of the genera *Poecilus*) are characterized by a low level of aggregation ($Ka = 0.25–0.35$). A higher degree of aggregation was recorded for small species of ground beetles (*Bembidion*, *Microlestes*) and some mixophagous (*Amara similata*, *A. aenea*, *Harpalus distinguendus*). At summer, the higher level of aggregation was registered ($Ka = 0.35–0.46$), especially for summer-autumn group of ground beetles (*Calathus ambiguus*, *C. melanocephalus*, *Harpalus rufipes*) and some multi-seasonal species (*Pterostichus melanarius*). An essential factor affecting the distribution of ground beetles on the field is the density of the plants. On the plots with rare vegetation the accumulation of thermophilous and mesoxerophilous species (*Poecilus crenuliger*, *P. koyi*, *P. puncticollis*) was observed (significant correlation). Higher number of mesophilous and mesohygrophilous Carabidae (*Bembidion properans*, *Poecilus cupreus*, *P. punctulatus*) are registered on the plots with dense vegetation, especially during reproduction period. An increase in the number and diversity of the Carabidae are observed in relatively small fields (up to 50–60 ha), bordered by forest belts or natural biotops. In large fields (more than 100 ha) surrounded by similar crops, the abundance of dominant species of Carabidae was significantly decreased.

Key words: Coleoptera, Carabidae, dominant species, spatial structure, agrocenoses, Ukraine.

Деякі особливості просторового розподілу жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах України Пучков О.В.

За ярусом перебування, туруни агроценозів України, віднесені до трьох основних груп – мешканців ґрунту (геобій), приґрунтової поверхні і рослинної підстилки (герпетобій) та надґрунтовому шару (фітобій). Туруни геобію представлені майже 20 видами, з яких не більше п'яти виявились звичайними. Група герпетобію представлена більш ніж 370 видами, з яких близько 90 є домінантами або субдомінантами. Серед мешканців рослинного ярусу зареєстровано близько 10 видів, більшість яких в агроценозах, відзначені як рідкісні. Для більшості видів турунів-зоофагів весняної групи (в основному видів роду *Poecilus*) характерний низький рівень агрегацій ($Ka = 0.25–0.35$). Більш високий ступінь скупчень відзначений для дрібних за розміром турунів (*Bembidion*, *Microlestes*) і деяких міксофагів (*Amara similata*, *Harpalus distinguendus*). У літній період підвищена агрегованість ($Ka = 0.35–0.46$) була характерна для молодих імаго літньо-осінньої групи турунів (*Calathus ambiguus*, *Harpalus rufipes*) і деяких мультисезонних видів (*Pterostichus melanarius*). Істотним чинником, що впливає на розподіл турунів на полі є щільність стеблостою. На розріджених ділянках спостерігалось скупчення термофілів і мезоксерофілів (*Poecilus crenuliger*, *P. koyi*, *P. puncticollis*), а на загущених – мезофільних та мезогігрофільних видів (*Bembidion properans*, *Poecilus cupreus*, *P. punctulatus*), особливо в період розмноження, що підтверджено достовірним коефіцієнтом кореляції. Підвищення чисельності та різноманіття карабідофауни спостерігається на порівняно невеликих і середніх за площею (до 50–60 га) полях, оточених лісосмугами або природними ценозами. На великих полях

(понад 100 га), віддалених від різноманітних стацій більш ніж на 300–400 м, але оточеними подібними культурами, дані показники істотно знижувалися.

Ключові слова: Coleoptera, Carabidae, домінантні види, просторова структура, агроценози, Україна.

Некоторые закономерности пространственного распределения жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах Украины

Пучков А.В.

По ярусу обитания, жужелицы агроценозов Украины были отнесены к трем основным группам – почвенной (геобий), напочвенной (герпетобий) и надпочвенной (фитобий). Среди жужелиц геобия отмечено около 20 видов, из которых не более пяти являлись обычными. Группа герпетобия представлена более чем 370 видами, из которых около 90 зарегистрированы как доминанты или субдоминанты. Среди обитателей растительного яруса отмечено около 10 видов, большинство которых в агроценозах, отмечены как редкие. Для большинства видов жужелиц-зоофагов весенней группы (в основном видов рода *Poecilus*) характерен незначительный уровень агрегаций ($Ka = 0.25–0.35$). Более высокая степень агрегированности отмечена для мелких жужелиц (*Bembidion*, *Microlestes*) и некоторых миксофагов (*Amara similata*, *Harpalus distinguendus*). В летний период бóльшая скученность ($Ka = 0.35–0.46$) характерна для молодых имаго летне-осенней группы жужелиц (*Calathus ambiguus*, *Harpalus rufipes*) и некоторых мультисезонных видов (*Pterostichus melanarius*). Существенным фактором, воздействующим на распределение жужелиц на поле, является густота стеблестоя. На изреженных участках наблюдалось скопление термофилов и мезоксерофилов (*Poecilus crenuliger*, *P. koyi*, *P. puncticollis*), а на загущенных – мезофильных и мезогигрофильных видов (*Bembidion properans*, *Poecilus cupreus*, *P. punctulatus*), особенно в период размножения, что подтверждено достоверным коэффициентом корреляции. Повышение численности и разнообразия карабидофауны наблюдалось на небольших и средних по площади (до 50–60 га) полях, окаймленных лесополосами или природными биотопами. На больших полях (более 100 га), удаленных от разнообразных стацій более чем на 300–400 м, но окруженными сходными культурами, данные показатели существенно снижались.

Ключевые слова: Coleoptera, Carabidae, доминантные виды, пространственная структура, агроценозы, Украина.

Введение

Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) являются одним из наиболее многочисленных и постоянных представителей отряда жесткокрылых, как важного компонента любого ценоза. С точки зрения более детального познания биологических, этологических и экологических особенностей этих жуков, характера формирования карабидофаун в отдельных ценозах, а также классификации их жизненных форм, особое значение имеет изучение особенностей пространственной структуры доминантных видов. Одной из слагаемой этой структуры является вертикальное (ярусное) и горизонтальное размещение видов в том или ином биотопе. При этом целесообразно рассматривать жужелиц в комплексе, выделяя группы, сходные по характеру местообитания, образа жизни и активности особей. Специальные исследования, посвященные характеру пространственного распределения жужелиц в том или ином биотопе, немногочисленны и касаются в основном агроценозов (Skuhravy et al., 1971; Soboleva-Dokuchaeva and Soldatova, 1983; Soldatova et al., 1983; Nazarenko and Chernyakhovskaya, 1990; Honek, 1997; Sharova et al., 1998; Guseva and Koval', 2011), меньше других биотопов (Grüm. 1962; Emetz, 1983). Отдельные работы посвящены и распределению на полях и других семейств жуков (Putchkov, 1988a; 1988b).

Цель настоящей работы – выявление закономерностей пространственной структуры жуков-жужелиц в агроценозах Украины, на основе как собственных данных, так и обобщения ряда литературных сведений.

Материал и методы

Исследования проводили в разнообразных агроценозах (но в основном на посевах озимой пшеницы) в ряде областей степной зоны Украины в период 1982–1988 гг., а также в

ряде агроценозов Лесостепи (Киевская, Харьковская области) в 1995–1998 гг. Взрослых жуков учитывали одновременно: почвенными ловушками (стеклянные банки или пластиковые стаканчики, заполненные 4% формалином на 1/4 объема; раскопками на площадках 0,25 м², глубиной до 20 см; кошением стандартным энтомологическим сачком. Всего на разных полях располагали по 10–30 ловушек; отбирали по 8–10 почвенных проб и проводили 50 двойных взмахов сачком в 5 кратной повторности. Ловушки проверяли с интервалом в 10–15 дней, раскопки проводили раз в месяц, а кошения — подекадно. При этом, учеты проводили не на сходных, близкорасположенных участках поля, а по всей его площади. Кроме того, при анализе пространственной структуры жужелиц, широко использованы фаунистические данные по жужелицам агроценозов Украины, приведенные в ряде монографий (Sumarokov, 2009; Putchkov, 2018).

Применение двух методов учета (почвенных ловушек и раскопок) позволило сравнить массовые и обычные виды жужелиц по степени их двигательной активности на поверхности почвы. Для ее оценки использовали коэффициент активности K (Kasual, 1970; Soldatova et al., 1983), который вычисляли по формуле $K = Q/N$, где Q — уловистость /особей на 10 ловушко-суток; N — плотность /особей на м². Этот коэффициент отражает долю активных на поверхности почвы особей каждого вида жуков от их общей численности. По этому показателю жужелиц условно разделили на три группы: 1. Виды группы А, с низкой плотностью и высокой активностью ($K > 2.0$); 2. Виды группы С — с высокой плотностью и низкой активностью ($K < 0.5$); 3. Виды промежуточной группы В ($K = 0.8–2.0$).

В качестве показателя степени скученности вида определяли коэффициент его агрегированности — K_a (Смуров, 1975), который вычисляли по формуле: $K_a = 1 - M/M^*$. Этот показатель учитывает как среднюю динамическую плотность вида (M), так и среднюю плотность скоплений (M^*) и рассчитывается по формуле $M^* = M + S^2/M^* - 1$, где M — средняя плотность жуков на поле, а S^2 — дисперсия. Величина этого коэффициента мало зависит от размера пробы и меняется от нуля (распределение случайное) до величины, близкой к единице (скученность сильная).

Классификация таксонов приведена по каталогу жуков Палеарктики (Catalogue of Palearctic Coleoptera, 2017), а перечисление видов в тексте — по алфавиту.

Результаты и их оюсуждение

В соответствии с вертикальным распределением и местообитанием насекомых (Arnoldi and Arnoldi, 1963; Yakhontov, 1969), жужелицы были отнесены к трем основным ярусам — почвенному (геобий), напочвенному (герпетобий) и надпочвенному (фитобий), в пределах которых выделено несколько подгрупп. Такое разделение несколько условно, но не субъективно, так как основано на экологических особенностях всех рассмотренных видов жужелиц.

Число видов *Sarabidae* почвенного яруса не превышало 20, из которых не более пяти являются обычными. В почвенных пробах, представители геобия составляли около 30–40%, тогда как в ловушках доля их редко превышала 5% общего числа учтенных жужелиц. Это, в основном представители родов *Clivina*, *Broscus*, *Dyschirius*, большинство видов которых являются хорошими копателями. Другие виды жужелиц-геобионтов используют для передвижения естественную скважность почвы (например, *Tachys bistriatus* Duftschmid, 1812) или часто связаны с норами грызунов, то есть являются факультативными ботриобионтами (*Laemostenus terricola* Herbst, 1784, *Taphoxenus gigas* Fischer von Waldheim, 1823). Среди геобия, группа с низкой активностью, представлена жужелицами родов *Clivina* и *Dyschirius* (0.24–0.36). Относительно высоким уровнем двигательной активности характеризовались только виды рода *Broscus* ($K = 0.58$). Средний уровень (около 0.50) отмечен у отдельных видов-скважников и норников (*Tachys*, *Taphoxenus*).

Группа жуžелиц герпетобия, в условиях агроландшафта, является преобладающей среди карабидофауны. В целом, в агроценозах всей Украины, она представлена более чем 370 видами, из которых около 90 относятся к массовым и обычным (т.е. почти в 10 раз больше, чем гео- и фитобионтов вместе взятых). В почвенных пробах и ловушках, жуžелицы-герпетобионты составляли от 80 до 96% общей численности учтенных Carabidae. При этом, некоторые напочвенные жуžелицы способны подниматься и на растения, а в кошениях на долю таких видов иногда приходилось до 5.2–6.7 % от пойманных жесткокрылых (в основном видов родов *Amara*, *Zabrus*, *Harpalus*).

Все жуžелицы-герпетобионты относятся к группе А, представители которой основную часть жизни проводят на поверхности почвы, способны незначительно проникать вглубь пахотного горизонта (до 10–20 см), но на растения поднимаются в редких исключениях. По уровню динамической плотности и абсолютной численности представителей этой группы целесообразно разделить на три подгруппы.

К первой отнесен комплекс видов, доминирующий в ловушках (т.е. с высокой активностью), но в почвенных пробах встречающийся единично. Среди них существенно преобладали все представители триб Cicindelini, Carabini, Pterostichini, Agonini, Brachinini, многие Sphodrini (например, виды рода *Calathus*). Коэффициент активности для этих видов составлял 2.08–8.12).

Виды второй подгруппы, также были многочисленны в ловушках, но не редко отмечены и при раскопках. Они могут легко передвигаться по скважинам почвы, активно зарываться и укрываться в верхнем слое грунта, но иногда поднимаются на растения. Основную часть этой подгруппы составляют жуžелицы трибы Harpalini (рода *Acupalpus*, *Anisodactylus*, *Harpalus*, *Ophonus*), некоторые Lebiini (*Microlestes*, *Syntomus*), виды родов *Trechus* и *Bembidion*. В зависимости от конкретных экологических условий биотопа, эти виды (особенно мелкие), могут проявлять как высокую, так и низкую поверхностную активность. Так, более высокая активность была характерна для видов рода *Harpalus*, *Anisodactylus*, *Amara*, *Acupalpus*, *Trechus*, *Microlestes*, хотя в зависимости от конкретных экологических условий многие из этих видов (особенно мелкие), могут проявлять и пониженную поверхностную активность, которая в среднем составляла 0.78–1.56.

Третья подгруппа жуžелиц напочвенного яруса характеризуется видами, свободно проникающими не только в почву, но и заползающими на растения. Это виды рода *Zabrus*, некоторые *Amara* и *Harpalus* (например, виды подрода *Pseudophonus*). Для большинства видов этой подгруппы характерен средний уровень активности, реже — высокий (0.82–1.58).

На долю факультативных обитателей растительного яруса приходится около 15 видов. Это некоторые представители рода *Calosoma* и трибы Lebiini, многие из которых в агроценозах, отмечены как редкие или случайные. Только в древесных ассоциациях (сады, ягодники) обычными иногда бывают *Calosoma inquisitor* Linnaeus, 1758, *Dromius agilis* Fabricius, 1787, *D. quadrimaculatus* A. Morawitz, 1862, *Lebia cyanocephala* Linnaeus, 1758, *Paradromius linearis* Olivier, 1795. В отношении жуков-фитодендробионтов, коэффициент активности не рассчитывался, так как этот показатель был предложен для обитателей почвенного и напочвенного ярусов. Однако, по-видимому, правомерно отождествить активность на растениях (для фитобионтов) или деревьях (дендробионты) как вертикальную с таковой в почве (для геобионтов). Учитывая это, и сравнив данные учетов на площадках и в почвенных ловушках, можно выделить среди обитателей надпочвенного яруса, аналогичные подгруппы жуžелиц с разным уровнем двигательной активности. Например, стратодендробионт *Calosoma inquisitor* является представителем первой подгруппы, часто встречаясь в почвенных ловушках и на деревьях. Виды трибы Lebiini – могут характеризоваться как представители промежуточной или второй подгруппы, не редко попадаясь в кошениях, но не часто в почвенных ловушках.

Предложенное разделение комплекса жуков по типу активности и ярусу обитания во многом согласуется с литературными данными о жизненных формах, экологической и поведенческой характеристикой жужелиц (Sharova, 1981; Makarov, 1994; Matalin and Makarov, 2011). Так, жужелицы-геобионты роющие (*Clivina*, *Dyschirius*) и эндогеи (*Tachys*), отнесены к обитателям почвы с низкой двигательной активностью. Высокая активность характерна для подвижных хищников – эпигеобионтов (*Calosoma*, *Carabus*), подстилично-почвенных (*Poecilus*, *Pterostichus*) и бегающих геобионтов (*Broscus*), но в меньшей (однако существенной) степени – некоторым миксофагам способным к зоофагии (*Ophonus*, *Harpalus*). Виды с промежуточным типом активности представлены в основном гео- и стратохортобионтами (*Amara*, *Anisodactylus*, *Zabrus*), подстилочными видами (*Calathus*, *Trechus*) и скважниками (*Acupalpus*, *Microlestes*, *Syntomus*). При этом, они чаще представлены миксофагами или преимущественными зоофагами.

Рассматривая особенности предложенной структуры вертикального распределения комплекса жужелиц и уровень их двигательной активности, следует отметить, что резких различий и переходов между отдельными группами и подгруппами не наблюдается. Во многом это обусловлено видовым многообразием и широким спектром экологических реакций большинства видов жужелиц. Так, промежуточное положение среди типичных обитателей почвенного и напочвенного ярусов, занимает жужелица *Broscus cephalotes* Linnaeus, 1758, часто охотящийся на поверхности почвы. Виды родов *Bembidion* и *Pterostichus*, отнесенные к первой подгруппе герпетобия, по образу жизни во многом близки к представителям второй подгруппы. Часть жужелиц-миксофагов (некоторые *Amarini* и *Harpalini*) в целом являясь поверхностно-подстилочными видами, иногда обычны и на растениях. В то же время многие обитатели растительного яруса (например, некоторые *Calosoma* и *Lebia*), значительную часть времени проводят и на поверхности почвы, что связано с суточной и сезонной активностью, биологией видов, наличием пищи, особенностями погоды и т.п.

Резких градаций не наблюдается и в ряду двигательной (горизонтальной) активности комплекса жужелиц. В соответствии с местообитанием и поведением видов, их активность на поверхности почвы (горизонтальная) может переходить в активность в глубину почвы или на растения (вертикальная). Особенно это характерно для жуков промежуточной группы В. Многие ее представители, в зависимости от ряда экологических факторов (погодные условия, характер биотопа и др.) и особенностей развития, могут проявлять как низкий, так и высокий уровень двигательной горизонтальной активности (Soldatova and Soboleva-Dokuchaeva, 1986; Soldatova et al., 1986; Matalin, 1998). Однако решение этого широкого вопроса требует специальных разносторонних исследований в изучении уровня активности в разные периоды развития видов (размножение, поиск пищи, миграции) и их биоценотических взаимоотношений в разных типах трансформированных ценозов.

В результате изучения степени распределения и относительной численности (динамической плотности) доминантных видов жужелиц в агроландшафтах отмечены определенные закономерности и в степенях агрегированности видов (главным образом родов *Bembidion*, *Clivina*, *Poecilus*, *Pterostichus*) в определенном биотопе (Emetz, 1983; Soldatova et al., 1983; Dushenkov and Chernyakhovskaya, 1984; Nazarenko and Chernyakhovskaya, 1990). Для видов с высокой численностью чаще наблюдалась слабая агрегированность, но при уменьшении динамической плотности вида, уровень их скученности в биотопе обычно возрастал. При этом степень агрегированности в некоторой степени зависела от мезо- и микрорельефа поля, т.е. с разной влажностью на отдельных его участках, их экспозицией в пределах поля, густотой растений и даже наличием сорняков.

В обследованных агроценозах (в основном озимой пшенице), для большинства жужелиц характерна разная степень агрегированности особей отдельных видов, колеблющаяся от случайного до среднескученного. Это в значительной степени определялось целым рядом

абиотических и антропоических факторов – биологическими и экологическими особенностями видов, характером биотопа и другими условиями, часто взаимосвязанными друг с другом. Повышение скученности наблюдалось в начале появления жуков на полях после зимовки, в период выхода имаго нового поколения и во время размножения, когда основная масса жуков скапливалась в местах, благоприятных для дальнейшего развития яиц и личинок. Так, в апреле–мае способность образовывать агрегации отмечена у большинства весенних видов жужелиц ($Ka = 0.18–0.45$) (табл. 1). Для видов рода *Poecilus* чаще отмечена невысокая агрегированность ($0.12–0.31$), хотя для степного *P. crenuliger* Chaudoir, 1876 в южной подзоне иногда наблюдался средний уровень скученности особей (до 0.45). Относительно высокий уровень агрегированности (до 0.53) был характерен для мелких жужелиц (*Bembidion properans* Stephens, 1828, *Microlestes minutulus* Goeze, 1777). Это, возможно, обусловлено повышенной зависимостью таких видов от микроклиматических условий биотопа. Явная тенденция к образованию скоплений ($Ka = 0.35–0.53$) также отмечена для многих обычных (чаще мультисезонных) видов жужелиц (*Amara aenea* De Geer, 1774, *A. similata* Gyllenhal, 1810, *Harpalus distinguendus* Duftschmid, 1812, *Pterostichus melanarius* Illiger, 1798). Сходные результаты для видов *Bembidion quadrimaculatum* Linnaeus, 1761 и *Clivina fossor* Linnaeus, 1758 отмечены на кукурузных полях в Подмоскowie (Soldatova et al., 1986).

Таблица 1

Коэффициент агрегированности доминантных видов жужелиц на озимой пшенице в поздневесенний период (степная зона)

Table 1

Aggregation coefficient of dominant ground beetle species on winter wheat in the late spring (steppe zone)

Виды жужелиц	Северная подзона	Южная подзона
<i>Poecilus cupreus</i> Linnaeus, 1758	0,19–0,20	0,11–0,13
<i>Poecilus koyi</i> Germar, 1823	0,16–0,31	0,14–0,22
<i>Poecilus crenuliger</i> Chaudoir, 1876	0,12–0,22	0,16–0,45
<i>Bembidion properans</i> Stephens, 1828	0,20–0,51	0,22–0,53

В летний период бóльшая скученность ($Ka = 0.35–0.46$) была характерна для молодых имаго нового поколения летне-осенней группы жужелиц (*Calathus ambiguus* Paykull, 1790, *C. melanocephalus* Linnaeus, 1758, *Harpalus affinis* Schrank, 1781, *H. griseus* Panzer, 1796, *H. rufipes* DeGeer, 1774), локализовавшихся в первые дни в местах выхода из куколок.

Особое значение в распределении жуков имеют особенности самого биотопа, проявляющиеся например, в мозаичности микроклиматических условий на поле. Так, в весенне-летний период вегетации той или иной культуры, очень существенным фактором, воздействующим на распределение жужелиц на поле через изменение микроклиматических условий, являлась густота стеблестоя. На изреженных участках наблюдалось скопление мезотермо- и мезоксерофилов, а на загущенных – некоторых тенелюбивых, мезофильных и мезогигрофильных видов жуков, особенно в период размножения. Численность большинства видов, общих для всего поля, была выше на загущенных участках по сравнению с изреженными в 1.5–6.0 раза. При этом характер распределения жужелиц по участкам в значительной мере зависел и от погодных условий. Например, при жаркой и сухой погоде карабидофауна изреженных участков была значительно беднее. Сходная картина отмечена и под влиянием орошения, особенно в степной зоне (Putchkov, 2019).

Результаты корреляционного и регрессионного анализов позволили установить зависимость уловистости некоторых массовых видов жужелиц от густоты стеблестоя

культуры. Неравномерное распределение жуков наблюдалась по участкам одного поля, где средняя густота стеблестоя различалась уже на уровнях в 10–20%. Достоверный коэффициент корреляции ($r = +0.44-0.83$; $P < 0.05$) свидетельствовал о значительном повышении уровня численности многих видов жужелиц (*Bembidion properans*, *Poecilus cupreus*, *P. punctulatus* Schaller, 1783) на загущенных участках (рис. 1, 2). Однако, для степных и некоторых луго-степных видов (*Poecilus crenuliger*, *P. koyi*) отмечена обратная зависимость ($r = -0.75$, $P < 0.01$).

Сходная картина отмечена и при изучении зон максимальной активности жужелиц в агроценозах Нечерноземья. Так, для *Pterostichus melanarius* наблюдалась повышение численности на загущенных участках, а для видов *Bembidion quadrimaculatum*, *Clivina fossor*, *Poecilus cupreus*, *Trechus quadristriatus* Schrank, 1781 зарегистрирована обратная зависимость — численность жуков повышалась на участках с изреженным травостоем или она различалась незначительно (Soldatova et al., 1986).

То есть, при сравнении вышеприведенных данных, в зависимости от географической зоны, ее почвенно-климатических условий, преференция в агрегированности вида изменяется, что согласуется с правилом смены стадий видов и, соответственно, биотопической приуроченностью видов. Такая зависимость от зональности в распределении жужелиц на полях приведена и в ряде других работ (Sharova, 1981, 1984).

Определенная разница в распределении жужелиц, даже в пределах одного поля, прослеживается в отношении характера микрорельефа участка, особенно в степной зоне. Пониженные места характеризуются повышением численности более влаголюбивых видов, но главным образом мезофилов (*Amara similata*, *Bembidion properans*, *Harpalus distinguendus*, *H. rufipes*, *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*). Соответственно в повышенных местах численность большинства таких видов снижалась, хотя значительного повышения встречаемости здесь сухолюбивых видов жужелиц тоже не прослеживалось.

Важную роль в распределении жуков по массиву поля играют и прилегающие станции, в частности лесополосы. Четкая зависимость по этому признаку была характерна для отдельных

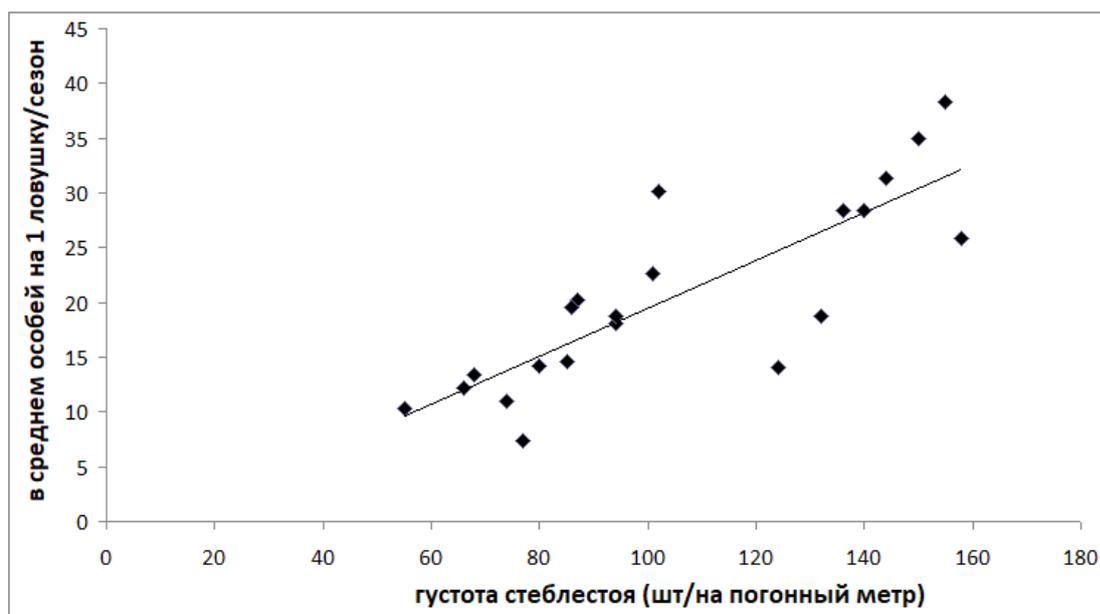


Рис. 1. Изменение динамической плотности вида *Poecilus cupreus* на поле озимой пшеницы, в зависимости от густоты стеблестоя ($y = 6.1 + 0.095 x$; $r = +0.44$; $P < 0.05$).

Fig. 1. Change in the dynamic density of the species *Poecilus cupreus* in the field of winter wheat, depending on the vegetation density ($y = 6.1 + 0.095 x$; $r = +0.44$; $P < 0.05$)

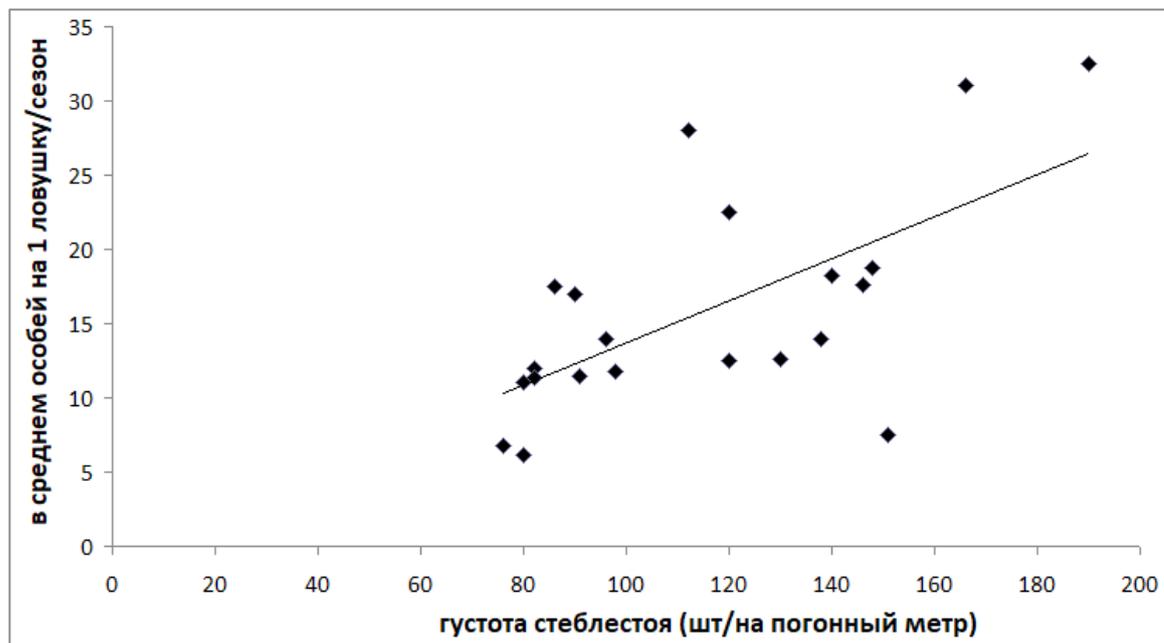


Рис. 2. Изменение динамической плотности вида *Bembidion properans* на поле озимой пшеницы, в зависимости от густоты стеблестоя ($y = 1.4 + 0.12 x$; $r = +0.59$; $P < 0.01$).

Fig. 2. Change in the dynamic density of the species *Bembidion properans* in the field of winter wheat, depending on the vegetation density ($y = 1.4 + 0.12 x$; $r = +0.59$; $P < 0.01$)

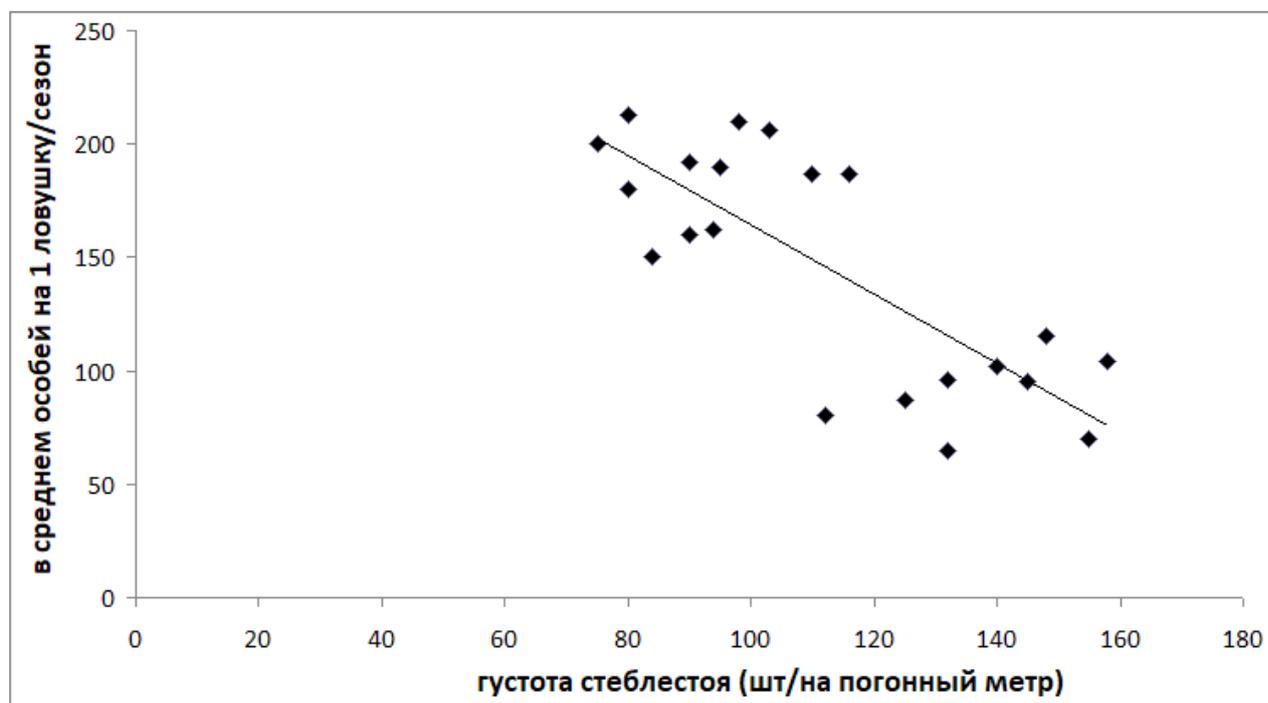


Рис. 3. Изменение динамической плотности вида *Poecilus koyi* на поле озимой пшеницы, в зависимости от густоты стеблестоя ($y = 284.0 - 1.29 x$; $r = -0.75$; $P < 0.01$).

Fig. 3. Change in the dynamic density of the species *Poecilus koyi* in the field of winter wheat, depending on the vegetation density ($y = 284.0 - 1.29 x$; $r = -0.75$; $P < 0.01$).

видов жужелиц-миксофагов (некоторые *Amara*, *Harpalus*), а иногда и хищных подстилочных видов (*Calathus ambiguus*, *C. melanocephalus*, *Trechus quadristriatus*) в южной подзоне Степи. В краевой полосе поля, численность и активность таких жуков оказалась достоверно выше, чем в центре поля ($P < 0.05$), что, по-видимому, обусловлено меньшей сухостью почвы, близостью более благоприятных стаций или лучшей кормовой базой в краевой полосе поля для этих видов. В пользу последнего, свидетельствует определенная зависимость (в отдельных случаях) в численности жужелиц-миксофагов и обилия сорных растений на полях. Так, большинство таких видов жужелиц тяготели к участкам поля, заросших преимущественно крестоцветными сорняками. На этих участках доля видов со смешанным питанием, составляла более половины всех отловленных представителей семейства, тогда как численность жужелиц-зоофагов (многие *Bembidion*, *Poecilus*) была выше на относительно чистых от сорняков, участках поля. Вместе с тем, на полях северной подзоны Степи, по мере удаления от лесополос, не наблюдалось существенных изменений численности обычных, в большинстве агроценозов, видов-зоофагов (*Bembidion properans*, *Calosoma auropunctatum* Herbst, 1784, *Microlestes minutulus*, некоторые виды родов *Pterostichus* и *Poecilus*) (табл. 2).

В отдельных случаях в центральной части поля иногда наблюдалось даже повышенная численность этих видов, в сравнении с краевой полосой. Однако обилие большинства жужелиц-миксофагов (рода *Amara*, *Harpalus*, *Anisodactylus*) в краевой части поля почти всегда была в 5–10 раз выше, особенно в условиях засушливой погоды. При этом (особенно в середине лета), многие жужелицы концентрировались на участках, граничащих с оросительными каналами, скирдами соломы и т.п., где почва была менее иссушенной. Здесь часто встречались многие подстилочные виды родов *Calathus*, *Microlestes* и *Trechus quadristriatus*.

Особенности численности многих видов в агроценозе, зависели не только от прилегающих стаций, но и от размеров и окружения поля. Повышение численности и разнообразия карабидофауны наблюдалось на сравнительно небольших и средних по площади (до 50–60 га) полях, окаймленных лесополосами или природными стациями. На крупных по площади полях (более 100 га), удаленных от разнообразных стаций более чем на 300–400 м, но окруженными сходными культурами, данные показатели существенно снижались.

Выводы

Таким образом, несмотря на относительную выравненность микроклиматических условий в агроценозах, размещение большинства доминантных видов жужелиц на посевах обычно неравномерное, но чаще слабо- и среднеагрегационное. Способность жуков образовывать

Таблица 2

Динамическая плотность жужелиц (особей на 10 ловушко-суток) на разных полях озимой пшеницы в зависимости от удаленности лесополос

Table 2

Dynamic density of ground beetles (specimen per 10 trap-days) in different fields of winter wheat, depending on the distance of forest belts

Группы	Южная подзона Степи				Северная подзона Степи			
	Расстояние от лесополосы (м)							
	5–20	50–100	100–200	Среднее	5–20	50–100	100–200	Среднее
Зоофаги	56,1	61,7	41,3	55,1*	17,8	53,7	21,0	30,8
Миксофаги	30,5	5,9	3,0	13,1*	1,6	1,7	0,8	1,4

* $P < 0,05$

скопления была непостоянна и относительна, что обусловлено как рядом взаимосвязанных экологических факторов (густота стеблестоя, особенности рельефа, расположение лесополос и других стадий, засоренность, погодные условия и т.п.), так и соответственной экологической характеристикой, поведением и биологическими особенностями отдельных видов.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность канд. биол. наук А.В. Мартынову (Национальный природооведческий музей НАН Украины) за помощь в построении графиков.

Литература

- Arnoldi, K.V. and Arnoldi, L.V.*, 1963. About biocenosis, as one of the basic concepts of ecology; its structure and size. *Zool. Journal*, 42(2): 161–183 (in Russian: *Арнольди, К.В. и Арнольди, Л.В.* О биоценозе, как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме).
- Catalogue of Palearctic Coleoptera*, 2017. Vol. 1. Archostemata – Mухophaga – Adephaga. I. Lobl & D. Lobl (eds.). Leiden/Boston: Brill. 1443 p. doi 10.6084/mg.figshare.5240644.
- Dushenkov, V.M.*, 1982. The influence of soil conditions on the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) rye field. In: *Anthropogenic influence on the fauna of soils (biology)*, М.: 81–86 (in Russian: *Душенков, В.М.* Влияние почвенных условий на население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) ржаного поля).
- Dushenkov, V.M. and Chernyakhovskaya, T.A.*, 1984. The influence of the mesorelief on the distribution of ground beetles. *Fauna and ecology of invertebrate animals. Intercollegiate scientific research*. М.: 77–82 (in Russian: *Душенков, В.М. и Черняховская, Т.А.* Влияние мезорельефа на распределение жужелиц).
- Emets, V.M.*, 1983. Changes in the density and structure of the population of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) under the influence of reaction. *Zool. Journal*, 62 (10): 1505–1509 (in Russian: *Емец, В.М.* Изменение плотности и структуры популяции *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) под влиянием реакции).
- Grüm, L.*, 1962. Horizontal distribution of larvae and imagines of some species of Carabidae. *Ecologia Polska*, 14: 73–74.
- Guseva, O.G. and Koval', A.G.*, 2011. Regional distribution of Carabidae and Staphylinidae in agroecosystem. *Agriculture Biology*, 1: 118–123 (in Russian: *Гусева О.Г. и Коваль А.Г.* Пространственное распределение жужелиц и стафилинид в агроэкосистеме).
- Honek, A.*, 1997. The effect of plant cover and weather on the activity density of ground surface arthropods in fallow field. *Biological Agriculture and Horticulture (Cambridge, UK)*, 15: 203–210.
- Kasual, F.K.*, 1970. Field studies on the life histories of *Othius* (*Gyrophypnus* auct.) *punctulatus* and *O. myrmecophilus*. *Proc. Roy. Entomol. Society. London*, 45 A(4/6): 57–67.
- Makarov, K.V.*, 1994. Annual reproduction rhythm of ground beetles: a new approach to the old problem // In: *Carabid Beetles. Ecology and Evolution*. Kluwer Academic Publisher: 177–182.
- Matalin, A.V.*, 1998. The influence of weather conditions on the migratory activity of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the steppe zone. *Izvestiya of RAS. Biological Series*, 5: 591–601 (in Russian: *Маталин, А.В.* Влияние погодных условий на миграционную активность жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях степной зоны).
- Matalin, A.V. and Makarov, K.V.*, 2011. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches. In: *Kotze, D.J., Assmann, Th., Noordijk, J., Turin and H., Vermeulen R. (eds)*. “Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies. *ZooKeys*, Special issue, 100: 223–254.
- Nazarenko, N.V. and Chernyakhovskaya, T.A.*, 1990. Analysis of the spatiotemporal structure of populations of dominant species of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in one agroecocenosis. The structure and dynamics of populations of soil and terrestrial invertebrates. *Proceedings of scient. articles*, 1: 99–114 (in Russian: *Назаренко Н.В. и Черняховская Т.А.* Анализ пространственно-временной структуры популяций массовых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в одном агроценозе).
- Puchkov, A.V.*, 1988a. Features of vertical distribution and motor activity of beetles in agroecenoses (on the example of a wheat field). *Vestnik zoologii*, 5: 57–62 (in Russian: *Пучков, А.В.* Особенности вертикального размещения и двигательная активность жесткокрылых в агроценозах (на примере пшеничного поля).
- Puchkov, A.V.*, 1988b. Some features of the spatial distribution of beetles in a wheat field. *Ecology*, 6: 66–69 (in Russian: *Пучков А.В.* Некоторые особенности пространственного распределения жесткокрылых на пшеничном поле).
- Puchkov, A.V.*, 2018. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of transformed cenoses of Ukraine. Kyiv. Doi:

- 10.15421/511802 (in Russian: Пучков, А.В. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) трансформированных ценозов Украины).
- Putchkov, A.V., 2019. Some changes of the caradidofauna structure (Coleoptera, Carabidae) of field crops during irrigation in the steppe zone of Ukraine. Abstract of All-Ukrainian conference "Entomological reading of memory of V.P. Vasiliev and N.P. Dyadichko", Kyiv: С. 50–52 (in Russian: Пучков, А.В. Некоторые особенности изменения структуры карабидофауны (Coleoptera, Carabidae) полевых культур при орошении в условиях степной зоны Украины).
- Sharova, I.Kh., 1981. Life forms of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). М.: Nauka (in Russian: Шарова, И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae)).
- Sharova, I.Kh., 1984. Zonal patterns of ecological-faunistic distribution of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in field agrocenoses. Fauna and ecology of invertebrate animals. Intercollegiate scientific research, М.: 62–69. (in Russian: Шарова, И.Х. Зональные закономерности эколого-фаунистического распределения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в полевых агроценозах).
- Sharova, I.Kh., Popova, A.A. and Romankina, M.Yu., 1998. Ecological differentiation of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in agrocenoses. Zool. Journal, 77(2): 1377–1382 (in Russian: Шарова, И. Х., Попова, А.А. и Романкина, М.Ю. Экологическая дифференциация жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах).
- Skuhrary, V., Louda, J. and Sykora, J., 1971. Zur Verteilung der Laufkafer in Feldmonokulturen. Beitrage zur Entomol., 21(3–6): 539–546.
- Smurov, A.V., 1975. A new type of statistical spatial distribution and its application in environmental studies. Zool. Journal. 54(2): 283–294 (in Russian: Смуров, А.В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях).
- Soboleva-Dokuchaeva, I.I. and Soldatova, T.A., 1983. The influence of the environmental conditions of the crop on predatory soil beetles (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae). Fauna and ecology of soil invertebrates of the Moscow region, М.: Nauka: 120–130 (in Russian: Соболева-Докучаева, И.И. и Солдатова, Т.А. Влияние экологических условий сельскохозяйственной культуры на хищных почвенных жесткокрылых (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae)).
- Soldatova, T.A., Soboleva-Dokuchaeva, I.I. and Cherezova, L.B., 1983. Spatio-temporal structure of a complex of predatory soil beetles (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae) of one agrocenosis (in sowing corn as example). In: Fauna and Ecology of Soil Invertebrates of the Moscow Region. М.: Science: 130–137 (in Russian: Солдатова, Т.А., Соболева-Докучаева, И.И. и Черезова, Л.Б. Пространственно-временная структура комплекса хищных почвенных жесткокрылых (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae) одного агроценоза (на примере посева кукурузы)).
- Sumarokov, A.S., 2009. Rehabilitation of the biotic potential of biocenoses with a decrease of the pesticide loads. Donetsk: Weber (in Russian: Сумароков, А.С. Восстановление биотического потенциала биогеоценозов при изменении пестицидных нагрузок).
- Yakhontov, V.V., 1969. Ecology of insects. М.: Higher School (in Russian: Яхонтов, В.В. Экология насекомых).

ORCID

Putchkov A.V.: 0000-0002-0652-3211

Отримано 3.11.2019

Підписано до друку 20.11.2019

Received 3.11.2019

Accepted 20.11.2019