

УДК 595.762.12 : 591.53(471.311)

© 1994 г.

С. Ю. Грюнталь и Т. К. Сергеева

## ЗАВИСИМОСТЬ ПИТАНИЯ ПОДСТИЛОЧНЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ОТ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ ПОЧВЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ В ЛЕСАХ ПОДМОСКОВЬЯ

[S. Yu. GRYUNTAL a. T. K. SERGHEEVA. DEPENDENCE OF FOREST LITTER CARABIDS  
(COLEOPTERA, CARABIDAE) FEEDING ON COMPOSITION AND STRUCTURE OF THE SOIL  
MESOFAUNA IN THE FORESTS OF MOSCOW PROVINCE]

Предлагаемое сообщение — продолжение наших исследований по питанию жужелиц, обитающих в лесах Подмосковья (Сергеева, 1987, 1988а, б; Грюнталь, Сергеева, 1990). Эта работа посвящена особенностям питания подстилочных стратобионтов. В лесах Подмосковья к этой группе относятся более 20 видов (Грюнталь, 1983). В статье рассмотрены особенности питания 6 видов. Из них *Agonum assimile* Pk., *Patrobis excavatus* Pk. и *Calathus micropterus* Duft. — типично лесные обитатели, нередко встречающиеся в большом количестве. Первые два вида преобладают в лиственных лесах, а *C. micropterus* — в хвойных лесах (Перель, 1964; Шарова, 1971; Грюнталь, 1983). К типично лесным видам относится также и *Leistus rufescens* F., но в подзоне широколиственно-еловых лесов он обычно не входит в число доминантов (Грюнталь, 1983). Наконец, *Agonum fuliginosum* Pz. и *Loricera pilicornis* F. тяготеют к заболоченным стациям, хотя *L. pilicornis* может доминировать и в лесах (Шарова, 1971; Грюнталь, 1983).

Сведения об особенностях питания исследуемых видов крайне недостаточны; наиболее изучен в этом отношении *L. pilicornis*. При серологическом анализе (Dennison, Hodgkinson, 1983) в пищеварительном тракте этого вида (исследовано 5 экз.) обнаружены белки нематод, клещей и коллембол. При вскрытии 100 экз. *L. pilicornis* обнаружены остатки пауков, гусениц, коллембол и растительный материал, однако чаще всего встречались коллемболы (Hengeveld, 1980). Подобные результаты при использовании той же методики получены и в дальнейшем (Logeau, 1983; Pollet, Desender, 1986). Кроме того, нередко встречаются в пищеварительном тракте тли, личинки двукрылых и клещи, отмеченные у 21.2, 17.2 и 12.1 % особей соответственно (Pollet, Desender, 1986). Эти данные показывают, что *L. pilicornis* специализируется на питании коллемболами. Это подтверждается также наблюдениями за поведением и изучением особенностей строения усиков, на которых имеются специальные ловушки из щетинок для ловли коллембол (Bauer, 1982; Hitzpeter, Bauer, 1986).

Подобная специализация отмечена и у *L. rufescens*. При анализе содержимого пищеварительного тракта этого вида обнаружены остатки пауков, тлей, но в наибольшем количестве — коллемболы (Hengeveld, 1980). Для захвата коллембол на нижней стороне головы у *L. rufescens* имеется ряд специальных щетинок (Bauer, 1985).

Один из наиболее распространенных подстилочных видов — *A. assimile* — был подробно изучен ранее (Сергеева, Грюнталь, 1988б).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили в ельнике лещиновом костянично-кисличном на территории Малинского лесничества (Подольский р-н Московской обл.) с конца апреля до конца сентября. Питание изучено с использованием серологического метода. Более подробно методика исследований описана в ранее опубликованных сообщениях (Сергеева, Грюнталь, 1988а и др.).

При анализе материала определяли трофическую активность популяции и пищевую активность особей. Первый показатель отражает процент особей в выборке, давших не менее одной положительной реакции при серологическом тестировании; второй характеризует наличие в пищеварительном тракте отдельно взятой особи определенного количества групп жертв. Этот показатель мы обозначаем как  $p/o$  — число положительных реакций на одну тестируемую особь (Сергеева, Грюнталь, 1989).

Ширину трофической ниши рассчитывали по формуле Шеннона—Уивера (Миркин, Розенберг, 1983):

$$H = - \sum_{i=1}^s p \cdot \lg p,$$

где  $p$  — обилие вида  $i$ ;  $s$  — общее число групп.

Для расчета перекрытия трофических ниш использована формула Пианки:

$$\alpha = \frac{\sum_{a,b} P_a \cdot P_b}{\sqrt{\sum P_a^2 \cdot \sum P_b^2}},$$

где  $P_a$  — обилие вида  $a$ ;  $P_b$  — обилие вида  $b$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Взаимоотношения жужелиц подстилочного комплекса с мезофауной

Анализ пищевого рациона подстилочных стратобионтов в целом показал, что в диете этих жужелиц присутствуют все группы беспозвоночных животных, для которых имелись сыворотки (табл. 1). Однако беспозвоночные, относящиеся к мезофауне, не являются основными жертвами жужелиц, на что указывают низкие показатели трофической активности популяций и пищевой активности особей (табл. 1). Это, возможно, связано с тем, что изученные виды относятся к жужелицам с небольшой индивидуальной биомассой (Грюнталь, 1988; табл. 1). Как видно из представленных данных, с возрастанием этого показателя увеличиваются значения индексов пищевого разнообразия, трофической активности популяций и пищевой активности особей (табл. 1). Исключение составляют *L. pilicornis* и *C. micropterus*, что, возможно, связано с их специализированным питанием.

В рационе подстилочных стратобионтов преобладали сеноеды, сенокосцы и дождевые черви (табл. 1), т. е. беспозвоночные преимущественно с мягкими покровами. Связано это с тем, что подстилочные стратобионты имеют слабо развитые мандибулы (Шарова, 1981).

Состав и соотношение жертв в рационе подстилочных жужелиц в значительной мере определяются индивидуальной биомассой и численностью беспозвоночных, населяющих подстилку и верхние слои почвы (Сергеева, Грюнталь, 1988а, б; Грюнталь, Сергеева, 1989). Например, сенокосцы, численность которых была значительно ниже ( $1.0 \text{ экз./}0.625 \text{ м}^2$ ), чем дождевых червей (17.7), и которые составляли лишь 3.6 % от общего количества собранных в пробах беспозвоночных, в рационе подстилочных стратобион-

Таблица I

## Состав и соотношение (в %) групп беспозвоночных в диете подстилочных стратобионтов

Вид	Значения индексов пищевого разнообразия	Сухая масса жуков, мг	Всего обследовано экз.	Число питавшихся особей, %	Группы беспозвоночных животных										Пищевая активность особей			
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
<i>Leistus rufescens</i> F.:	0	4.2	6	16.7	—	—	100.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.17
самцы		3.3	2	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
самки		5.0	4	25.0	—	—	100.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.25
<i>Agonum fuliginosum</i> Pz.:	0.673	4.4	17	35.3	14.3	14.3	28.6	28.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.41
самцы		3.8	9	44.4	—	—	40.0	40.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.55
самки		5.0	8	25.0	50.0	50.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.25
<i>Loricera pilicornis</i> F.:	0.239	5.3	38	15.8	—	—	16.7	—	50.0	16.7	—	—	16.7	—	—	—	—	0.16
самцы		5.3	13	7.7	—	—	—	—	—	100.0	—	—	—	—	—	—	—	0.08
самки		5.3	25	20.0	—	—	20.0	—	60.0	—	—	—	20.0	—	—	—	—	0.20
<i>Patrobis excavatus</i> Pk.:	0.799	7.2	224	33.6	32.4	7.6	17.1	5.7	13.3	3.8	2.8	2.8	2.8	10.5	3.8	3.8	10.5	0.47
самцы		6.5	77	27.3	28.6	7.1	17.8	3.6	17.8	3.6	—	—	3.6	10.7	3.6	3.6	10.7	0.36
самки		8.0	127	39.1	29.4	11.8	14.7	5.9	11.8	4.4	4.4	4.4	4.4	13.2	4.4	4.4	13.2	0.53
<i>Calathus micropterus</i> Duft.:	0.427	7.4	71	25.4	4.8	4.8	52.4	4.8	4.8	9.5	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	0.3
самцы		6.9	24	33.3	—	8.3	41.7	—	8.3	16.6	8.3	8.3	8.3	8.3	8.3	8.3	8.3	0.5
самки		7.9	47	17.0	11.1	—	66.7	22.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.17
<i>Agonum assimile</i> Pk.:	0.819	16.3	141	64.9	30.9	22.9	15.6	6.8	3.8	7.6	0.6	0.6	0.7	7.0	0.7	0.7	7.0	1.12
самцы		14.8	53	55.0	28.1	17.1	30.3	3.0	—	11.9	—	—	0.8	2.2	0.8	0.8	2.2	0.94
самки		17.8	88	78.2	31.9	26.5	9.6	7.8	4.2	8.2	0.6	0.6	0.8	7.0	0.8	0.8	7.0	1.22
Всего в среднем			496	32.0	13.7	8.3	38.4	6.0	16.8	6.3	1.4	1.4	4.2	3.7	4.2	4.2	3.7	0.53

При мечании: 1 — дождевые черви, 2 — слизни, 3 — сеноеды, 4 — многоножки, 5 — сенокосцы, 6 — энхитреиды, 7 — пауки, 8 — провололочники, 9 — личинки типулид, 10 — мокрицы.

тов встречались значительно чаще, чем дождевые черви, несмотря на то что последние составляли более половины всех учтенных в почве почвенных беспозвоночных — 58.9 %. По-видимому, это объясняется размерами жертв: средняя биомасса дождевых червей за сезон составляла 224.7 мг, тогда как сенокосцев — всего 10.8 мг.

Доля остальных групп жертв в рационе подстилочных стратобионтов заметно ниже. Причиной этого может быть как их низкая численность, так и высокая подвижность. В рационе подстилочных стратобионтов редко встречались мокрицы и личинки типулид, которые составляли соответственно всего 0.2 и 0.5 % от общего числа собранных беспозвоночных, но и пауки, участие которых в населении было весьма значительным (18.9 %), а средняя биомасса — низкой (0.9 %).

### Биология подстилочных стратобионтов и пути снижения межвидовой конкуренции за пищу у этих видов жужелиц

Для понимания особенностей питания изученных видов необходимо иметь представление об их биологии.

*A. assimile* — вид с весенним размножением, жуки активны с середины апреля до начала июля (Грюнталь, 1988). В популяции присутствуют особи двух-трех поколений: более 50 % составляют молодые жуки, около 40 % особей второго и около 60 % — третьего поколений (Воег, 1979).

В подзоне широколиственно-еловых лесов зимуют жуки. Особи, вышедшие из куколок, а также более старые жуки уходят на зимовку, не давая второго пика активности.

*L. pilicornis* и *A. fuliginosum* также размножаются весной; их активность приходится на весну — первую половину лета (Грюнталь, 1988).

*P. excavatus*, *C. micropterus* и *L. rufescens* — «летне-осенние» виды, активные преимущественно в июле — сентябре (Грюнталь, 1988).

Анализ диеты отдельно взятых видов показывает, что их рационы могут существенно отличаться от данных, приведенных для всей группы подстилочных стратобионтов в целом. Так, преобладание сеноедов отмечено в рационе *C. micropterus* и *A. fuliginosum* и только эти беспозвоночные обнаружены в пищеварительном тракте *L. rufescens*. У *A. fuliginosum*, кроме них, преобладали также сенокосцы (табл. 1). Наиболее обычной пищей *L. pilicornis* оказались сенокосцы. Наконец, *A. assimile* и *P. excavatus* предпочитали дождевых червей.

Преобладание одних и тех же групп беспозвоночных в диете нескольких видов является определяющим при подсчете степени перекрывания трофических ниш. Наиболее сходны рационы у следующих пар видов: *A. assimile* — *P. excavatus*, *A. fuliginosum* — *P. excavatus*, *A. fuliginosum* — *C. micropterus*, *A. assimile* — *A. fuliginosum* (табл. 2). Однако несмотря на существенное перекрывание трофических спектров, существует ряд экологических особен-

Т а б л и ц а 2  
Степень перекрывания трофических ниш подстилочных стратобионтов (в %)

<i>Agonum assimile</i> Pk.	<i>Laricera pilicornis</i> F.	<i>Agonum fuliginosum</i> Pz.	<i>Patrobus excavatus</i> Pk.	<i>Calathus micropterus</i> Duft.
<i>A. assimile</i>	63.2	70.6	90.1	52.8
<i>L. pilicornis</i>		42.6	43.7	42.3
<i>A. fuliginosum</i>			76.4	72.7
<i>P. excavatus</i>				40.6

ностей, исключая или заметно снижающих пищевую конкуренцию. Одна из них — различные сроки активности в течение сезона (Грюнталь, 1988). *A. assimile*, *A. fuliginosum* и *L. pilicornis* активны весной и в первой половине лета, а *P. excavatus*, *C. micropterus* и *L. rufescens* — во второй половине лета и осенью.

Другая особенность, снижающая межвидовую конкуренцию, — различная приуроченность к биотопам. Так, *A. fuliginosum*, имеющий сходный рацион с *A. assimile*, редок в лесах. Он обычно приурочен к болотам (Шарова, 1971).

### Сезонный ритм пищевой активности доминантных видов жужелиц

Сезонная динамика питания проанализирована на примере трех массовых видов: *A. assimile*, *P. excavatus* и *C. micropterus*. Выход *A. assimile* из зимней диапаузы (конец апреля) совпадает с началом пищевой активизации самок (рис. 1, а), причем это наблюдалось у большинства исследованных особей (3 р/о). Первый пик пищевой активности самок этого вида приходится на начало мая (учет II), а к концу мая трофическая активность популяции снизилась до первоначального уровня. Затем наметился новый подъем, особенно резко выраженный во второй половине июня — начале июля. Наибольшее разнообразие рациона у самок наблюдается в начале июля (4.0 р/о), а наиболее однообразна пища у них — в конце мая (1.08 р/о).

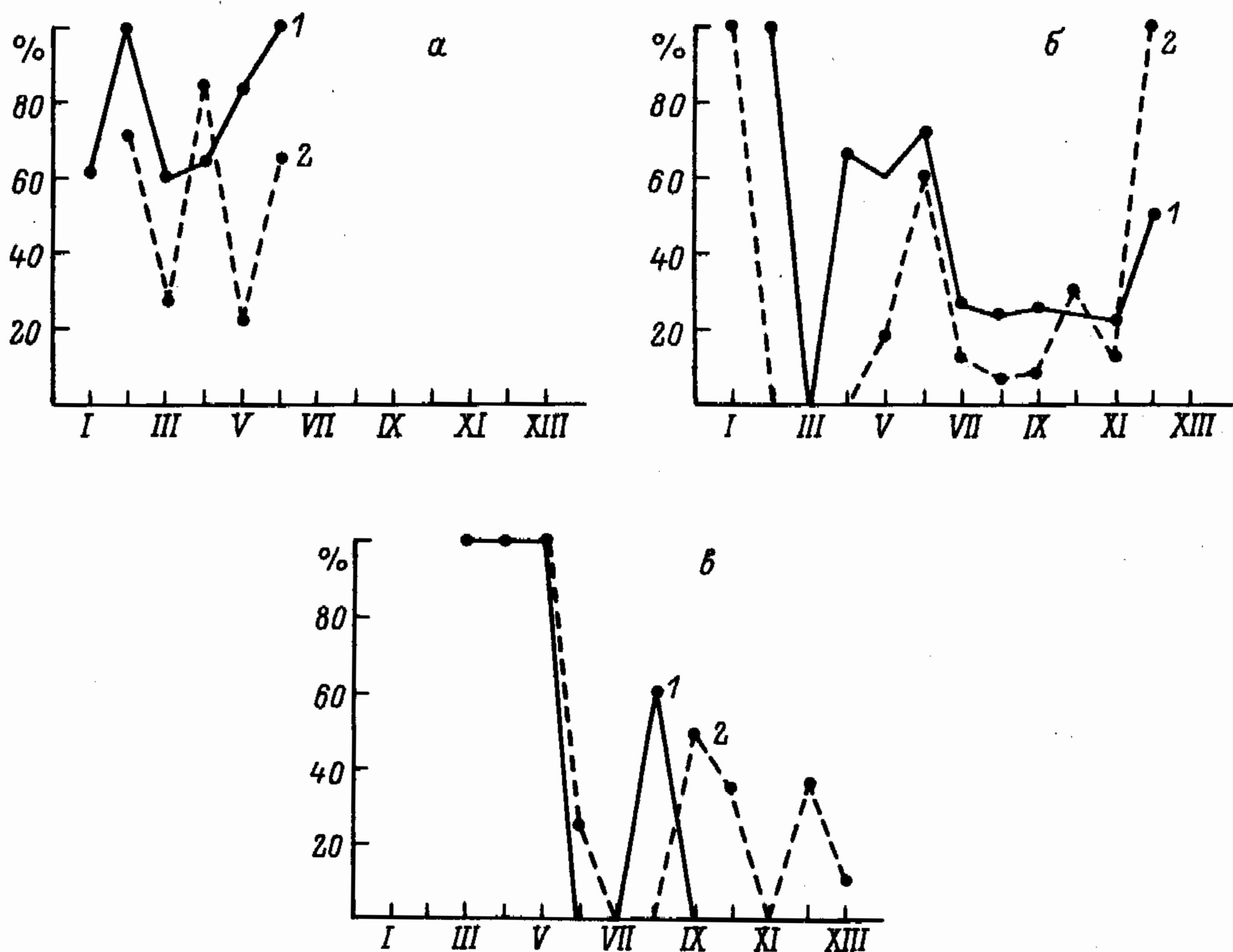


Рис. 1. Трофическая активность популяций некоторых подстилочных видов жужелиц. а — *Agonum assimile* Pk., б — *Patrobus excavatus* Pk., в — *Calathus micropterus* Duft. 1 — самки; 2 — самцы. По оси абсцисс — сроки учетов: I — 28 IV, II — 5—6 V, III — 23—24 V, IV — 2—3 VI, V — 8—18 VI, VI — 6—8 VII, VII — 13—16 VII, VIII — 25—28 VII, IX — 4—5 VIII, X — 15—17 VIII, XI — 26—28 VIII, XII — 5—6 IX, XIII — 26 IX. По оси ординат — трофическая активность популяций (в %).

Самцы *A. assimile* активизировались несколько позже самок, но первый максимум их трофической активности наблюдался в те же сроки, что и у самок (рис. 1, а). Однако в отличие от последних у самцов выявлены еще два (начало июня и начало июля), а не один, как у самок, максимумы пищевой активности. Другой отличительной чертой в питании самцов является меньшее разнообразие рациона — 0.66—1.72 р/о.

Пики пищевой активности могут быть связаны с возрастной неоднородностью популяции. Например, у самок характер трофической активности явно связан с различными сроками выхода из диапаузы особей разных возрастов (Грюнталь, 1990).

Таким образом, это ведет к снижению внутривидовой конкуренции в пределах одной популяции. Этому способствуют также различия в характере питания самок и самцов, отмеченные у этого вида (Сергеева, Грюнталь, 19886).

В рационе *P. excavatus* выявлены все изученные группы мезофауны, но их набор менялся в течение сезона. Наиболее разнообразен пищевой рацион в начале июля, когда в диете хищника зарегистрированы все изучаемые группы беспозвоночных, кроме проволочников; в другие сроки число выявленных жертв было не более 6 (табл. 3). Менялся также и состав предпочитаемых групп в течение одного сезона. В диете *P. excavatus* преобладали дождевые черви, а участие сеноедов и сенокосцев было заметно ниже (табл. 1). Максимум питания червями приходится на конец мая. Отмеченная зависимость связана скорее с изменениями средней биомассы червей, а не с общей численностью, которая в течение сезона была довольно постоянной (от  $208.5 \pm 16.7$  до  $311.6 \pm 30.2$  экз./ $0.625 \text{ м}^2$ ). В то же время доля мелких червей (до 50 мг) менялась более чем в 6 раз (рис. 2). В периоды снижения численности коконов дождевых червей и увеличения средней массы червей *P. excavatus* использовал в качестве дополнительного питания другие группы беспозвоночных, главным образом сенокосцев и сеноедов.

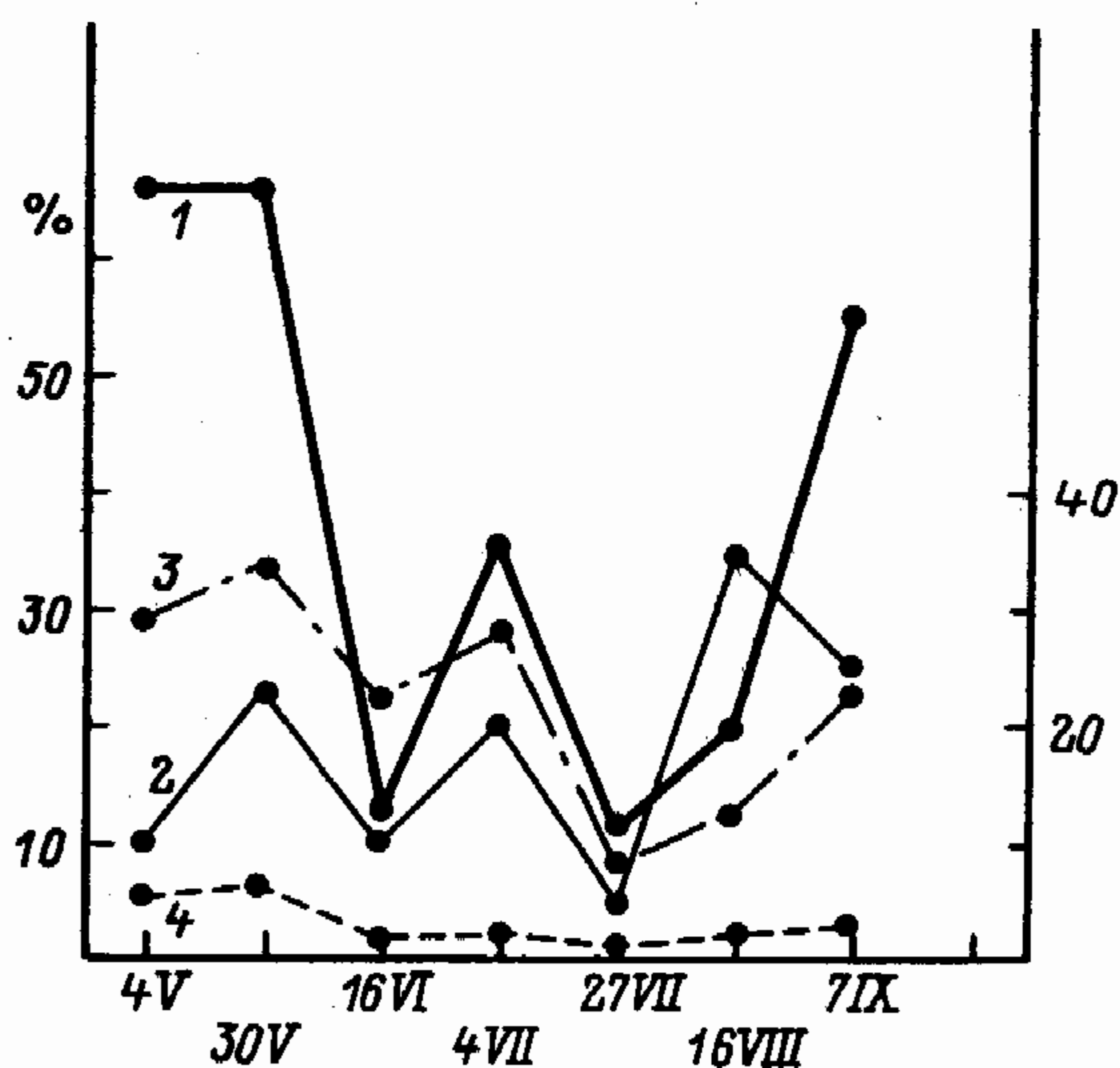


Рис. 2. Зависимость между весовой структурой дождевых червей, численностью их коконов и участием червей и коконов в рационе *Patrobius excavatus* Pk.

1 — участие дождевых червей и их коконов в рационе (в %); 2 — численность коконов дождевых червей на  $1 \text{ м}^2$ ; 3 — участие дождевых червей с биомассой до 50 мг в населении червей (в %); 4 — участие дождевых червей с биомассой до 10 мг в населении дождевых червей (в %). По оси абсцисс — сроки учетов; по осям ординат: слева — трофическая активность популяции *P. excavatus* и участие разных весовых групп в населении дождевых червей (в %); справа — численность коконов дождевых червей, экз./ $\text{м}^2$ .

Таблица 3

Сезонные изменения пищевого рациона *Patrobis excavatus* Pk.

Дата	Число экземпляров	% питающихся особей	Включение разных групп жертв в рацион (в %)										Сумма положительных реакций (100 %)			
			Дождевые черви	Слизни	Сеноеды	Многоножки	Сенокосцы	Энхитреиды	Пауки	Проволочники	Типулы	Мокрицы				
28 IV	0/1	0/100.0	0/33.3	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/33.3	0/0	0/0	0/0	0/0	0/33.3	0/3
5 V	1/0	100.0/0	100.0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
2—3 VI	3/1	66.7/0	66.6/0	33.3/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/0
8—15 VI	10/6	60.0/16.7	0/0	0/100.0	50.0/0	16.7/0	16.7/0	16.7/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	16.7/0	6/1
6—8 VII	22/10	72.7/60.0	40.7/22.2	11.1/11.1	14.8/33.3	7.4/11.1	7.4/11.1	7.4/11.1	7.4/0	3.7/0	3.7/0	0/0	0/0	11.1/11.1	3.7/0	27/9
13—16 VII	23/7	26.1/14.3	0/0	50.0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	50.0/0	4/1
25—28 VII	16/15	25.0/6.7	0/0	0/0	0/0	25.0/0	25.0/0	25.0/100.0	12.5/0	12.5/0	12.5/0	0/0	0/0	25.0/0	0/0	8/1
4—5 VIII	15/13	26.7/7.7	0/0	0/0	20.0/0	20.0/0	20.0/0	20.0/0	0/0	0/0	20.0/0	0/0	0/0	0/0	0/100.0	5/1
15—17 VIII	21/10	23.8/30.0	28.6/0	28.6/0	14.3/33.3	0/0	0/0	28.6/66.7	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	7/3
26—27 VIII	9/8	22.2/12.5	50.0/100.0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/1
5—6 IX	8/6	50.0/100.0	60.0/50.0	0/0	0/12.5	0/0	0/0	0/12.5	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	40.0/25.0	0/0	5/8

Примечание. В числителе — самцы, в знаменателе — самки.

Сезонная динамика питания самок и самцов *P. excavatus* оказалась очень сложной (рис. 1, б и табл. 3). Возможно, что эти мелкие жужелицы в значительной мере используют в пищу беспозвоночных, относящихся к микрофауне, сыворотки для выявления которых у нас почти полностью отсутствовали. Вместе с тем ход кривых трофической активности популяций в отличие от *A. assimile* у самок и самцов *P. excavatus* был сходным.

Изучение сезонных особенностей питания самок удалось связать с физиологическим состоянием особей. Изучение состояния половой системы в течение сезона (с использованием вскрытия) показало, что можно выделить четыре группы самок (рис. 3). В начале лета в популяции отмечены особи без желтых тел, т. е. молодые жуки, недавно вышедшие из куколок. В это время самки питались преимущественно дождевыми червями и слизнями. Основная масса самок со зрелыми яйцами отмечена в начале и особенно в конце июля, т. е. в период наибольшей половой активности. Однако наиболее разнообразен пищевой рацион в начале июля, когда в диете хищника отсутствовали только многоножки и личинки щелкунов (табл. 3). Однако и в этот период в их рационе преобладали дождевые черви. В конце июля большинство самок имело зрелые яйца; причем у половины из них были обнаружены и желтые тела, т. е. яйцекладка была в полном разгаре. В это время отмечено сужение пищевого спектра (5 групп мезофауны), и самки не оказывали предпочтения какой-либо группе почвенных животных.

К середине августа у всех вскрытых самок обнаружены желтые тела, но большая часть особей была без яиц, т. е. яйцекладка заканчивалась. В этот период отмечено дальнейшее сокращение числа потребляемых групп жертв, при этом их набор менялся. В начале сентября все собранные особи имели желтые тела, яйца отсутствовали. Пищевой рацион ограничивался дождевыми червями и тигрулидами.

Таким образом, в течение периода активности у *P. excavatus*, как и у других жужелиц (Сергеева, Грюнталь, 1988а, б; Грюнталь, Сергеева, 1989), выявлена определенная смена пищевого рациона и предпочитаемых групп жертв.

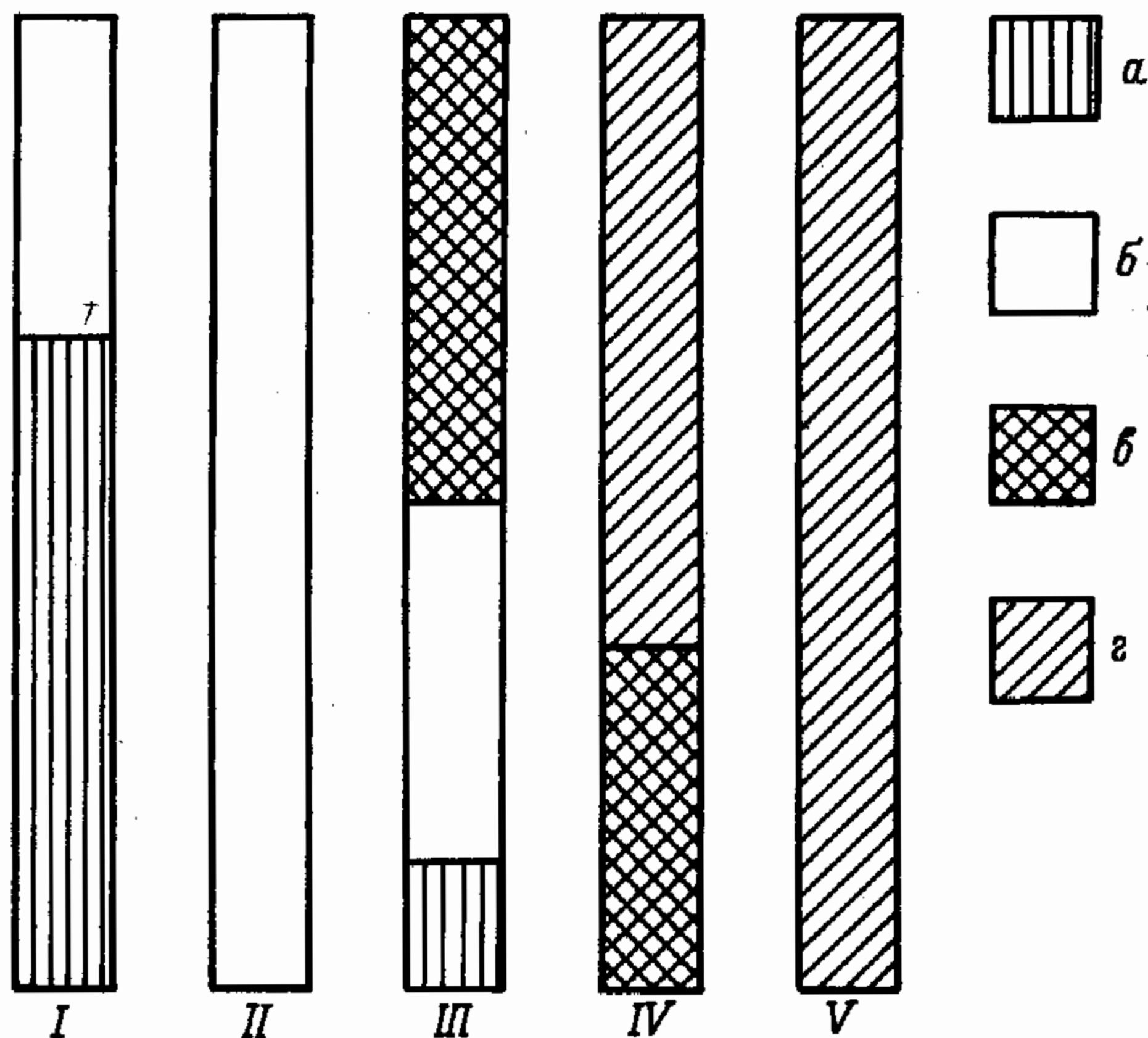


Рис. 3. Состав и соотношение (в %) самок *Patrobis excavatus* Pk. по физиологическому состоянию половой системы.

а — яиц и желтых тел нет; б — яйца зрелые, желтых тел нет; в — яйца зрелые, есть желтые тела; г — желтые тела есть, яиц нет. Сроки вскрытий: I — 8—15 VI, II — 6—8 VII, III — 25—28 VII, IV — 15—17 VIII, V — 5—6 IX.



Подъемы и спады в использовании в пищу мезофауны у *P. excavatus* совпадают с определенным физиологическим состоянием особей. Первый пик был связан с пищевой активизацией жуков, вышедших после зимовки; следующий приурочен к началу половой активности *P. excavatus*; наконец, последний был вызван подготовкой жуков к зимовке. Возможно, что у особей этого вида, как и у *P. oblongopunctatus* F. и *A. assimile* (Boer, 1979), популяция состоит из особей разных возрастов, и наряду с личинками зимует часть имаго, участвовавших в яйцекладке. Можно предположить, что именно такие перезимовавшие жуки и были собраны нами в конце апреля — начале мая (табл. 3).

Характер кривой трофической активности самцов в общих чертах сходен с активностью самок (рис. 1, б). Наибольших значений она достигла в конце апреля, в начале июля и в начале сентября. На эти же сроки приходились наибольшие значения пищевой активности особей и пики разнообразия пищевого рациона (табл. 3). Изучение состояния половой системы самцов не проводилось. Однако сходство кривых трофической и пищевой активности самок и самцов позволило предположить, что у последних физиологическое состояние изменяется синхронно с самками.

В питании самок отмечено большее участие мезофауны, чем у самцов (табл. 3). Для особей разных полов характерны сезонные изменения предпочитаемых групп мезофауны, однако у самцов они выражены более ярко, чем у самок. Самцы в течение всего вегетационного сезона предпочитали 6 групп мезофауны, а самки — только 2 (табл. 3). В начале сентября самцы и самки питались главным образом дождевыми червями, в остальное время особи разных полов предпочитали разные группы почвенных беспозвоночных (табл. 3).

Таким образом, различия в питании самок и самцов у *P. excavatus* подобны описанным для *A. assimile*; вероятно, они способствуют снижению внутривидовой конкуренции.

Из трех наиболее изученных видов наименьшая трофическая активность популяции отмечена у *C. micropterus*. Это указывает на то, что этот вид еще менее связан в питании с мезофауной, хотя в целом в диете *C. micropterus* отсутствуют только мокрицы (табл. 1). Набор жертв, зарегистрированных у этого вида в течение сезона, весьма скуден, и наибольшее их число отмечено в начале сентября (табл. 4).

У *C. micropterus* в отличие от *A. assimile* и *P. excavatus* в наибольшей степени выражены различия в пищевом рационе самок и самцов; у самок зарегистрированы только белки дождевых червей, сенокосцев и многоножек, а у самцов обнаружены все группы беспозвоночных, кроме дождевых червей, многоножек и мокриц. Таким образом, самцы в своем питании больше связаны с мезофауной, чем самки. Общими для диеты обоих полов являются только сенокосцы. В связи с этим перекрытие у них трофических ниш (81.4 %) — наименьшее по сравнению с *A. assimile* (85.2 %) и *P. excavatus* (96.4 %).

Низкая трофическая активность популяции относительно рассматриваемого круга жертв указывает на то, что мезофауна является случайным кормом для *C. micropterus*. В связи с этим трофическая активность самок и самцов в течение сезона имеет прерывистый характер, но при этом у самок намечаются два максимума: с конца мая до середины июня (наибольший) и в конце июля (рис. 1, в). Для этих же сроков характерны и наибольшие значения пищевой активности особей (1.0 и 0.5 р/о соответственно) в целом для популяции.

Сроки трофической активности самок и самцов не совпадают. Если ее начало у самок приходится на конец мая, то у самцов — на середину июня. К началу августа самки не питаются беспозвоночными из группы мезо-

Сезонные изменения пищевого рациона *Calathus micropterus* Duft.

№№ учета	Дата	Число экземпляров	% питающихся особей	Включение разных групп жертв в рацион (в %)				
				Дождевые черви	Слизни	Сеноеды	Многоножки	Сенокосцы
I	19 IV	4	0	—	—	—	—	—
II	24 V	1	100.0	100.0	—	—	—	—
III	9—18 VI	7	100.0	—	—	100.0	—	—
IV	6—15 VII	5	20.0	—	—	50.0	—	—
V	25—26 VII	8	37.5	—	—	33.3	66.6	—
VI	4—5 VIII	6	16.7	—	—	—	—	100.0
VII	15—27 VIII	5	20.0	—	—	50.0	—	—
VIII	5—6 IX	15	20.0	—	25.0	25.0	—	—
IX	26 IX	20	5.0	—	—	—	—	—

Т а б л и ц а 4 (продолжение)

№№ учета	Дата	Включение разных групп жертв в рацион (в %)					Сумма положительных реакций (100 %)
		Энхитреиды	Пауки	Проволочники	Типулиды	Мокрицы	
I	19 IV	—	—	—	—	—	0
II	24 V	—	—	—	—	—	1
III	9—18 VI	—	—	—	—	—	7
IV	6—15 VII	—	—	—	50.0	—	2
V	25—26 VII	—	—	—	—	—	3
VI	4—5 VIII	—	—	—	—	—	1
VII	15—27 VIII	—	—	50.0	—	—	2
VIII	5—6 IX	25.0	25.0	—	—	—	4
IX	26 IX	100.0	—	—	—	—	1

фауны, тогда как в пищеварительном тракте самцов белки изучаемых жертв отмечены даже в конце сентября. Различны также и максимумы трофической активности у обоих полов, которые совпадают лишь однажды: в середине июня (рис. 1, в). У самцов два других максимума (в начале августа и в начале сентября) приходятся на те сроки, когда самки не питаются этими беспозвоночными. Один из двух пиков трофической активности самок приходится на конец июля, когда в пищеварительном тракте самцов белки изучаемых групп жертв не обнаружены.

Таким образом, набор жертв, сроки начала и конца трофической активности самок и самцов *C. micropterus* и ее максимальные значения не совпадают. Таким образом, мы видим те же механизмы снижения внутривидовой конкуренции, что и у двух других изученных видов.

### Сезонная стратегия питания жужелиц подстилочного комплекса

Своеобразие рациона и его различия в течение вегетационного сезона у изученных видов в сочетании с разными сроками их активности определяют суммарное воздействие жужелиц на почвенных беспозвоночных. Как уже подчеркивалось, представители мезофауны не являются основной пищей подстилочных стратобионтов. Однако есть основание предполагать, что выявленные закономерности могут характеризовать в целом питание исследованных видов.

Участие мезофауны в рационе жужелиц в заметной степени зависит от соотношения мелких (до 50 мг) и крупных форм (более 50 мг) в почвенном

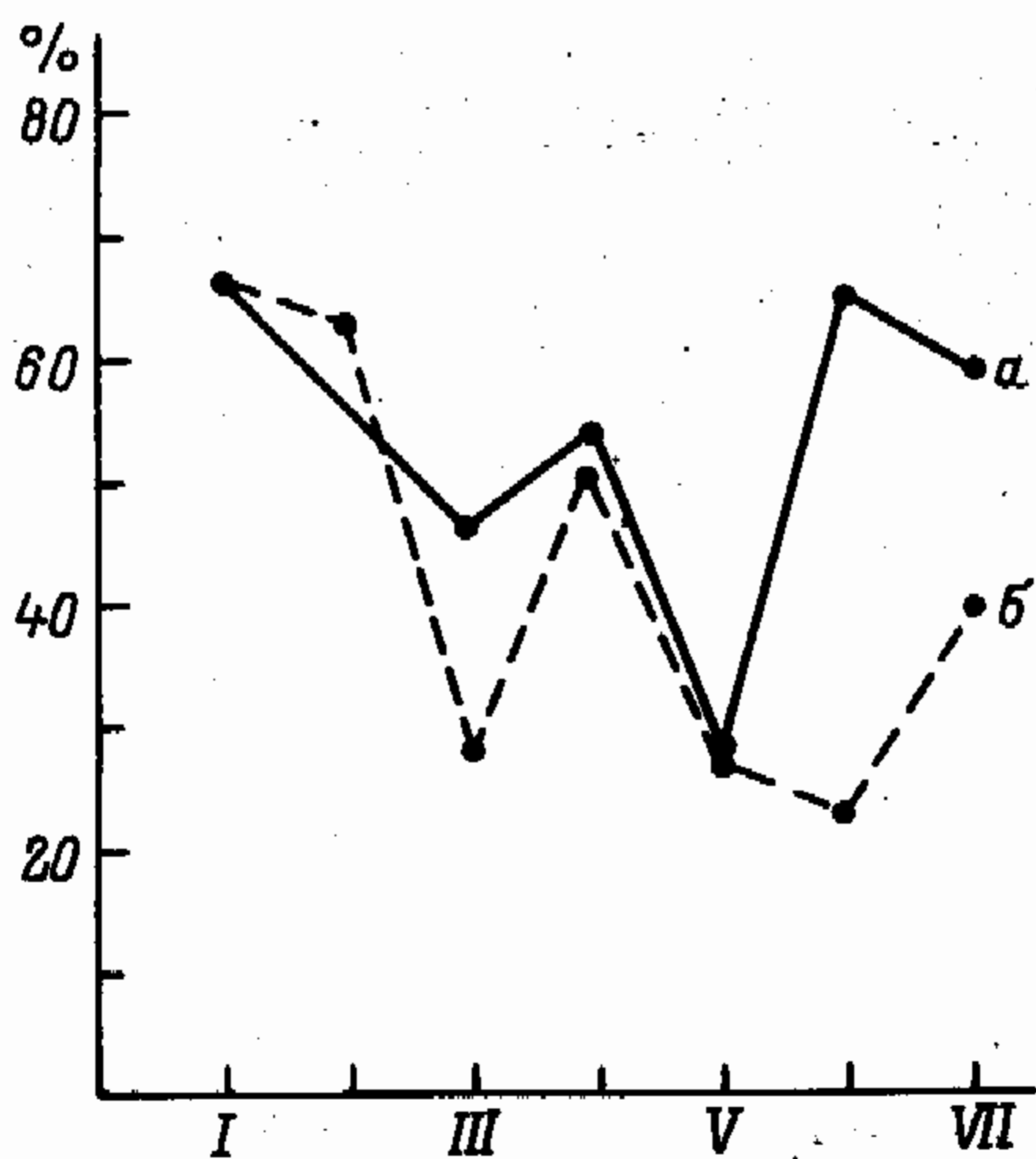


Рис. 4. Доля мелких форм мезофауны (до 50 мг) в почвенном населении и их участие в рационе подстилочных стратобионтов.

а — участие в населении почвенных беспозвоночных с биомассой до 50 мг (в %); б — трофическая активность популяций подстилочных стратобионтов (в %). Сроки учетов: I — 5, II — 30 V, III — 17 VI, IV — 4 VII, V — 25 VII, VI — 16 VIII, VII — 5 IX.

населении. Особенно четко эта зависимость прослеживается с начала мая до конца июля (рис. 4). В начале мая абсолютное большинство жуужелиц подстилочного комплекса питалось мезофауной, когда среди почвенного населения мелкие формы составляли 67 %. Начало мая — период максимальной встречаемости мезофауны в диете этих жуужелиц. В дальнейшем наблюдалось резкое снижение участия почвенных беспозвоночных в рационе жуужелиц, особенно ярко выраженное в середине июня. В это время представители мезофауны отмечены менее чем у 30 % особей хищников. К этому времени заметно снизилась и доля мелких форм в населении животных. В дальнейшем подъем (начало июля) и спад (конец июля) участия мелких форм среди мезофауны сопровождалось аналогичными изменениями диеты жуужелиц подстилочного комплекса. Колебания в использовании мезофауны жуужелицами в этот период мы связываем как с изменениями доли мелких форм (до 10 мг) в почвенном населении (рис. 2), так и с сезонными изменениями численности коллембол (Борисов, 1967) и почвенных клещей (Криволицкий и др., 1982) в ельниках Подмосковья. Как отмечается в других исследованиях, в рационе мелких жуужелиц, относящихся к подстилочным стратобионтам (*Pterostichus strenuus* Pz., *P. vernalis* Pz., *Notiophilus biguttatus* F., *Trechus obtusus* Er.), преобладают коллемболы, почвенные клещи и нематоды (Ersting et al., 1974; Сергеева, 1982; Dennison, Hodkinson, 1983; Bryan, Wratten, 1984). Наблюдения за сезонными изменениями численности коллембол в ельнике-кисличнике показали, что у этих микроартропод в течение года наблюдаются два пика — в июне и в ноябре (Борисов, 1967). Учеты численности почвенных клещей, проведенные с мая по сентябрь, показали, что ее максимум приходится на июнь (Криволицкий и др., 1982). Таким образом, наши данные по сезонным изменениям характеристик питания подстилочных стратобионтов согласуются с изменениями численности микроартропод.

Кратковременное увеличение участия мезофауны в рационе хищников, которое наблюдается в начале июля, мы связываем с возрастанием в это время роли мелких червей, их коконов (рис. 2), а также косянок *Monotarso-bius curtipes* C. L. Koch, численность которых в середине июня составляла 2.0 экз./0.625 м<sup>2</sup>, а к началу июля увеличилась почти в два раза. Кроме того, к середине лета заметно снижается численность коллембол и почвенных клещей (Борисов, 1967; Криволицкий и др., 1982).

Несовпадение доли мелких форм в населении почвенных беспозвоночных с их участием в целом в рационе всех исследованных жуужелиц во второй

половине лета и в начале осени объясняется, на наш взгляд, тем, что в этот период времени среди них преобладает *C. micropterus*, который, как было сказано выше, отличается, вероятно, специфическими особенностями рациона, что уже обсуждалось выше. Суммарный эффект воздействия подстилочных стратобионтов на почвенное население (мезофауна) весной и в начале лета определяется главным образом воздействием *A. assimile*, который в значительной степени питается крупными беспозвоночными (Сергеева, Грюнталь, 1988б).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что для изученных видов жужелиц мезофауна не является основой диеты, хотя ее участие в рационе хищников возрастает с увеличением индивидуальной биомассы хищника. Неодинаково участие этих жертв в рационе и в течение сезона: наибольшая связь жужелиц подстилочного комплекса с мезофауной наблюдается с начала мая до конца июля, после чего синхронность не прослеживается.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов А. И. Видовой состав и сезонная динамика численности *Collembola* в ельнике-кисличнике // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 4. С. 501—510.
- Грюнталь С. Ю. Комплексы жужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) в лесах подзоны широколиственно-еловых лесов // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 85—98.
- Грюнталь С. Ю. Сезонная динамика активности жужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) в лесах Подмосковья // Экология. 1988. № 6. С. 37—42.
- Грюнталь С. Ю. О некоторых особенностях популяций жужелиц *Agonum assimile* в лесных почвах // Экология. 1990.
- Грюнталь С. Ю., Сергеева Т. К. Особенности пищевых связей лесных жужелиц родов *Carabus* и *Cychrus* // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 1. С. 45—51.
- Криволуцкий Д. А., Чугунова М. Н., Гордеева Е. В., Тарба З. М. Фауна панцирных клещей (*Acariformes*, *Oribatei*) Московской и сопредельных областей // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 55—71.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. С. 3—133.
- Перель Т. С. Комплексы почвенных беспозвоночных в некоторых типах леса Серебряноборского опытного лесничества // Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука, 1964. С. 183—194.
- Сергеева Т. К. Методы и современное состояние изучения трофических связей хищных почвообитающих беспозвоночных: серологический анализ питания // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 1. С. 109—119.
- Сергеева Т. К., Грюнталь С. Ю. Комплекс плотоядных жужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) и их связь с кормовым ресурсом // Проблемы почвенной зоологии. Материалы IX Всесоюз. совещ. Тбилиси. 1987. С. 258—259.
- Сергеева Т. К., Грюнталь С. Ю. Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (*Coleoptera*, *Carabidae*) // Зоол. журн. 1988а. Т. 67, вып. 4. С. 548—556.
- Сергеева Т. К., Грюнталь С. Ю. Сезонные изменения питания жужелицы *Agonum assimile* (*Coleoptera*, *Carabidae*) // Зоол. журн. 1988б. Т. 67, вып. 10. С. 1589—1592.
- Сергеева Т. К., Грюнталь С. Ю. Жужелицы рода *Pterostichus* и их связь с кормовыми ресурсами ценоза. Зоол. журн. 1989. Т. 68.
- Шарова И. Х. Особенности биотопического распределения жужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) в зоне смешанных лесов // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина. 1971. С. 61—86.
- Шарова И. Х. Жизненные формы жужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Bauer Th. Predation by a carabid beetle specialized for catching *Collembola* // Pedobiologia. 1982. Bd 24. S. 169—179.
- Bauer Th. Beetles which use a setal trap to hunt springtails: The hunting strategy and apparatus of *Leistus* (*Coleoptera*, *Carabidae*) // Pedobiologia. 1985. Bd 28. S. 275—287.
- Boer P. J. The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forest // On the evolution of behaviour in carabid beetles. Amsterdam, 1979. P. 151—166.
- Bryan K. M., Wratten S. D. The responses of polyphagous predators to prey spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey // Ecol. Ent. 1984. Vol. 9, N 3. P. 251—259.

- Dennison D. F., Hodkinson I. D. Structure of the predatory beetle community in a woodland soil ecosystem. I. Prey selection // *Pedobiologia*. 1983. Bd. 25. P. 109—115.
- Ernsting G., Els N. G. Joosse. Predation on two species of surface dwelling Collembola // *Pedobiologia*. 1974. Bd 14. S. 222—231.
- Hengeveld R. Polyphagy, oligophagy and food specialization in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // *Neth. J. of Zoology*. 1980. Vol. 30, N 4. P. 564—584.
- Hintz peter U., Bauer Th. The antennal setal trap of the ground beetle *Loricera pilicornis*: a specialization for feeding on Collembola // *J. Zool.* 1986. Vol. A 208, N 4. P. 615—630.
- Loreau M. Le regime alimentaire de huit carabides (Coleoptera) communs en milieu forestier // *Acta Oecol. Gener.* 1983. Vol. 4, N 4. P. 331—343.
- Pollet M., Desender K. Prey selection in carabid beetles (Col., Carabidae): are diel activity patterns of predators and prey synchronized? // *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gen.* 1986. Vol. 51, N 3A. Deel. 3. P. 957—971.

Поступила 28 I 1990.

Лаборатория лесоведения РАН,  
 Московская обл., Одинцовский р-н;  
 Институт эволюционной морфологии  
 и экологии животных им. А. Н. Северцова РАН,  
 Москва.

### SUMMARY

Feeding of 6 species of carabids (*Agonum assimile* Pk., *A. fuliginosum* Pz., *Patrobus excavatus* Pk., *Calathus micropterus* Duft., *Loricera pilicornis* F., *Leistus rufescens* F.) from forest litter in the complex fir tree forests of Moscow province is studied. Serological method was applied with the use of 10 diagnostic sera which enable identification of the *Lumbricidae*, *Gastropoda*, *Chilopoda*, *Enchytraeidae*, *Onyscoidea*, *Opiliones*, *Aranei*, *Psocoptera*, larvae of the crane-flies (*Tipulidae*) and elaterid beetles in the gut content of the studied carabids. The above mentioned groups of invertebrates comprise 90 % of biomass and 95 % of the individuals inhabiting soil in the investigated forests. Mesofauna does not constitute the bulk of the diet of the studied carabids, and proportion of the invertebrates in the diet reduced parallel to the decrease of the biomass of one individual of the carabid. Seasonal and sexual differences of *A. assimile*, *P. excavatus* and *C. micropterus* feeding are analysed in detail.