

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**



**Чтения
п а м я т и
Николая Александровича
Х о л о д к о в с к о г о**

Вып. 61 (2)



А. Г. Коваль

**Жужелицы (Coleoptera, Carabidae)
агроценоза картофеля европейской части
России и сопредельных территорий**

**Санкт-Петербург
2009**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

**Чтения
памяти
Николая Александровича
Холодковского**

Вып. 61 (2)

А.Г. Коваль

**Жужелицы (Coleoptera, Carabidae)
агроценоза картофеля европейской части
России и сопредельных территорий**

**Санкт-Петербург
2009**

Коваль А.Г. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий. *Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 61 (2)*. СПб, 2009. 111 с.

Koval A.G. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of potato crops in European part of Russia and adjacent territories. *Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Iss. 61 (2)*. St. Petersburg, 2009. 111 p.

Адрес автора:

ГНУ «Всероссийский НИИ защиты растений» (ВИЗР), шоссе Подбельского, 3, 196608, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия
All-Russian Institute for Plant Protection (VIZR), Podbelskogo Shosse, 3, 196608, St. Petersburg – Pushkin, Russia

Редактор С.Ю. Синёв

По постановлению Президиума Российской академии наук ежегодно в марте-апреле проводятся Чтения памяти выдающегося русского зоолога, почетного члена Русского энтомологического общества, профессора Николая Александровича Холодковского (1858-1921).

Настоящий выпуск содержит расширенное изложение доклада А.Г. Ковалья, выступившего на проводившихся 6 апреля 2008 г. 61-х Чтениях с сообщением о результатах многолетних наблюдений и исследований комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий.

ISSN 1606-8858

- © А.Г. Коваль, 2009
- © Русское энтомологическое общество, 2009
- © Зоологический институт РАН, 2009
- © Санкт-Петербургская лесотехническая академия им. С.М. Кирова, 2009

А.Г. Коваль

Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	5
Благодарности.....	7
1. Условия, материалы и методы исследований.....	8
1.1. Полевые исследования и наблюдения.....	8
1.2. Лабораторные исследования и камеральная обработка материалов.....	14
2. Видовой состав жужелиц и экологическая структура их сообществ в комплексе мезогерпетобионтов.....	18
2.1. Видовой состав.....	18
2.2. Жужелицы как элемент комплекса мезогерпетобионтов агроценоза картофеля.....	35
2.3. Обилие жужелиц и структура их доминирования.....	37
2.4. Особенности гигропреферендума жужелиц.....	48
3. Жужелицы как энтомофаги колорадского жука.....	55
3.1. Трофические связи жужелиц агроценоза картофеля.....	55
3.2. Сравнительная оценка жужелиц как энтомофагов колорадского жука на полях картофеля в различных регионах.....	57
3.3. Адаптация жужелиц к питанию колорадским жуком.....	67
4. Жужелица <i>Carabus hampei</i> Küst. и ее роль как энтомофага.....	74
4.1. Ареал, экология и трофические связи <i>C. hampei</i>	74
4.2. Значение <i>C. hampei</i> как энтомофага колорадского жука... ..	75
4.3. Биология <i>C. hampei</i>	81
5. Пути сохранения и увеличения численности жужелиц на полях картофеля при проведении агроприемов различного назначения.....	86
Заключение.....	93
Summary.....	95
Литература.....	97

**Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of potato crops
in European part of Russia and adjacent territories**

CONTENTS

Introduction.....	5
Acknowledgements.....	7
1. Conditions, materials, and methods.....	8
1.1. Field works and observations.....	8
1.2. Laboratory works and cameral treatment of results.....	14
2. Species composition of the carabid beetles and ecological structure of their assemblages in the meso-herpetobios.....	18
2.1. Species composition.....	18
2.2. Carabid beetles as an element of meso-herpetobios of potato crops.....	35
2.3. Abundance of carabid beetles and structure of domination.....	37
2.4. Peculiarities of the hygropreferendum of carabid beetles.....	48
3. Carabid beetles as entomophages of Colorado potato beetle.....	55
3.1. Trophic associations of carabid beetles of potato crops.....	55
3.2. Comparative evaluation of carabid beetles as entomophages of Colorado potato beetle in potato crops in different regions.....	57
3.3. Adaptation of carabid beetles to the feeding on the Colorado potato beetle.....	67
4. <i>Carabus hampei</i> Küst. and its role as a predatory species.....	74
4.1. Distribution, ecology, and trophic relations of <i>C. hampei</i>	74
4.2. <i>C. hampei</i> as an entomophage of Colorado potato beetle.....	75
4.3. Life history of <i>C. hampei</i>	81
5. Ways of preservation and increasing the carabid beetle populations of potato crops under various agronomical practices.....	86
Conclusion.....	93
Summary.....	95
References.....	97

Введение

Стратегия интегрированного управления фитосанитарным состоянием агроценозов, основанная на максимальной мобилизации природных механизмов биоценотической регуляции, получает все большее признание в мировой науке (Буров, Новожилов, 2001). При этом одним из основных факторов, определяющих устойчивость агроэкосистем, является обилие естественных врагов, препятствующих размножению вредных видов (Сугоняев, Столяров, 1968; Столяров и др., 1974а, 1974б). Одной из важных групп естественных врагов различных вредителей являются жужелицы (Coleoptera, Carabidae) – гигантское семейство, насчитывающее более 25 тысяч описанных видов, в том числе около 2500 видов, известных для фауны бывшего СССР (Крыжановский, 1983). По данным Международного союза биологических наук, видовое разнообразие жужелиц в мире может достигать 40 тысяч видов (Криволицкий, 1994), что делает их одной из самых больших групп среди представителей почвенной фауны.

Комплекс жужелиц – один из самых сложных компонентов наземной фауны агроценозов (The agroecology..., 2002). Большинство видов жужелиц (карабид) известны как энтомофаги, имеющие существенное значение в снижении численности многих вредителей сельскохозяйственных культур (Аверин, 1939; Григорьева, 1950, 1951; Smulkowski, 1961a, 1961b; Шуровенков, 1962, 1973; Бакасова, 1968; Жаворонкова, 1971; Куперштейн, 1974; 1979а, 1979б; Allen, Thompson, 1977; Крыжановский, 1983; Павлов, 1983; Гусева, 1988; Sunderland, 2002, и многие др.). Ряд видов являются важными энтомофагами опасного вредителя картофеля и других пасленовых культур – колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae).

Колорадский жук обладает удивительной экологической пластичностью, широкими адаптивными возможностями и способностью развиваться в различных климатических зонах. Высокая плодовитость, поливольтинность, наличие нескольких форм физиологического покоя и способность взрослых насекомых к значительным миграциям содействовали его интенсивному расселению (Feytaud, 1930; Богданов-Катков, 1947; Финаков, 1956, Ушатинская, 1958, 1966, 1981;

Пукинская, Гусев, 1967; Ижевский, 1981; Гусев, 1981, 1991; Миндер, 1981; Наумова, 2008, и др.). Было также установлено, что у современных популяций колорадского жука, заселяющих территорию России и сопредельных стран, заметно усилилась тенденция к формированию диапаузы и моновольтинизму, а фотопериодическая реакция потеряла свое доминирующее значение в контроле сезонного развития вредителя (Саулич, 1999). Большая прожорливость личинок старших возрастов и имаго определяет высокую вредоносность этого листоеда (Филиппов, Юревич, 1957; Юревич, 1962; Гусев, Юревич, 1967; Санин, 1976; Журавлев, 1981; Ижевский, 1981; Makeев, 1982, и др.). За последние годы численность и вредоносность колорадского жука на пасленовых культурах продолжает возрастать из-за фитосанитарной дестабилизации, вызванной многоукладностью форм землепользования и утратой комплексности и планомерности системы защиты растений (Коваленков, Тюрина, 2000). Связано это также с общим обострением фитосанитарной обстановки вследствие кризиса сельскохозяйственного производства и реформирования агропромышленного комплекса в России (Павлюшин, 2000). В сложившихся условиях повышается роль и значение местных энтомофагов, в том числе и энтомофагов колорадского жука.

При изучении возможностей использования энтомофагов для ограничения численности колорадского жука были заблаговременно, еще до проникновения или на первом этапе проникновения листоеда в нашу страну, составлены списки естественных врагов этого вредителя (Богданов-Катьков, 1947; Финаков, 1956; Яковлев, 1958, 1960; Гусев, 1983, 1991). Большая часть его энтомофагов относится к классу насекомых, среди которых по численности и разнообразию выделяются жужелицы. Они составляют 60% всех видов членистоногих (137 видов из 227), отмеченных как энтомофаги колорадского жука в Палеарктике (Гусев, 1983), и более половины видов (19 из 36) основных энтомофагов вредителя в России и на сопредельных территориях (Гусев, Коваль, 1990).

Изучением жужелиц как энтомофагов колорадского жука занимались многие исследователи (Scherney, 1959; Karg, 1970; Kabacik-Wasylik, 1971; Сорокин, 1977, 1981; Гусев, 1981, 1991; Шуровенков, 1982; Присный, 1984; Lira, 1985; Коваль, 1985, 1986; Гусев, Коваль, 1990, и др.). Нами работа по данной теме проводилась, начиная с 1979 года, во Всероссийском (ранее Всесоюзном) научно-исследовательском институте защиты растений (ВИЗР, Санкт-Петербург, Пушкин).

Благодарности

При подготовке настоящей работы я с особым чувством вспоминал своего дедушку и первого учителя в области энтомологии – Федора Петровича Смирницкого, закончившего в 1913 году Петербургский лесной институт (нынешнюю Лесотехническую академию) и изучавшего энтомологию у Николая Александровича Холодковского. Считаю своим долгом вспомнить научного руководителя Геннадия Владимировича Гусева (ВИЗР), который был инициатором проведения этой работы, а также Олега Леонидовича Крыжановского (Зоологический институт РАН) – моего первого учителя карабидологии, чьи постоянные советы и консультации помогали ее выполнению. Самые искренние слова благодарности направляю жене и коллеге – Ольге Геннадьевне Гусевой (ВИЗР), оказавшей большую помощь в выполнении работы и ее оформлении.

Хочу также выразить свою искреннюю признательность всем, кто помогал мне в полевых исследованиях, обработке материалов, обеспечивал разного рода поддержку: С.В. Андреевой, Н.Ф. Бакасовой, И.А. Белоусову, С.В. Васильеву, М.Г. Волковичу, В.Н. Григоренко, И.И. Кабаку, Б.М. Катаеву, А.Г. Кирейчуку, Л.П. Козлову, Б.А. Коротяеву, Л.П. Кражевой, Г.С. Медведеву, Е.И. Овсянниковой, Э.П. Овсянко, И.В. Павлову, О.В. Смирнову, Г.И. Сухорученко, С.Г. Удалову, С.Р. Фасулати и А.К. Чистяковой (Санкт-Петербург), К.В. Макарову, А.В. Маталину, Д.Н. Федоренко, И.Х. Шаровой (Москва), В.В. Воропаеву (Ленинградская обл.), А.С. Замотайлову (Краснодар), Ю.В. Заяцу (Сочи), А.М. Дубовицкому, А.А. Звереву (Ростовская обл.), Е.В. Комарову (Волгоград), С.Г. Привезенцевой, М.В. Токуновой (Иваново), А.В. Присному (Белгород), А.А. Старостину (Орел), Ф. Гике (F. Nieke, Берлин), И.К. Лопатину (Минск), А.В. Пучкову (Киев), П.В. Вайде, В.П. Чешку (Закарпатская обл.), Н.А. Филиппову, В.А. Мацюку (Тирасполь), В.Я. Руденко, Л.И. Шекете (Крым) и многим другим. Огромную благодарность приношу всему коллективу лаборатории биологической защиты растений ВИЗР, в течение многих лет возглавляемому К.Е. Ворониным, а в настоящее время – Н.А. Беляковой, а также дирекции ВИЗР за постоянный интерес к моей работе, внимание и помощь в проведении исследований.

1. Условия, материалы и методы исследований

1.1. Полевые исследования и наблюдения

Работа велась на картофельных полях девяти различных регионов бывшего СССР, ныне относящихся к территории трех стран СНГ. Географически эти регионы расположены на европейской части России, Черноморском побережье Кавказа, а также на территориях Украины и Молдавии (рис. 1).

Изучение комплексов жужелиц агроценоза картофеля проводилось на протяжении 30 лет (1979-2008 гг.). При этом в каждом из указанных ниже регионах работы велись на протяжении 3-5 сезонов. Основные полевые исследования были проведены: в трех агроклиматических зонах (чаще называемых агроклиматическими районами) Закарпатской обл. (Закарпатья), в Северном Крыму, в Центральной Молдавии, на Черноморском побережье Кавказа (на территории Краснодарского края – гор. Сочи), в Западном Предкавказье (в Ростовской области), в Нечерноземной зоне России: Центральном Нечерноземье (в Ивановской обл.) и на Северо-Западе (в Ленинградской обл.). Места проведения исследований во многом различались между собой геоморфологическими, почвенными и климатическими характеристиками (табл. 1). Кроме мест проведения основных полевых исследований отдельные сборы жужелиц, а также наблюдения, на территориях указанных выше регионов, иногда проводили и в других, не упомянутых в табл. 1 пунктах. Для почвенно-климатической и прочих характеристик мест работ использовались различные справочники и пособия (Агроклиматический справочник..., 1959; Агрокліматичний довідник..., 1960; Руднева, 1960; Агроклиматический справочник..., 1969; Даринский, 1970; Агроклиматические ресурсы Ивановской..., 1972; Агроклиматические ресурсы Ростовской..., 1972; Синицина и др., 1973; Агроклиматические ресурсы..., 1975; Агрометеорологический бюллетень..., 1980-1992; Агроклиматические ресурсы..., 1982, и др.), а также данные местных метеостанций и хозяйств.

Исследования начинались в трех агроклиматических районах (высотных зонах) Закарпатья: низинном, предгорном и горном. Эти районы различались по абсолютной высоте (от 100 до 850 м), почвенному покрову, агроклиматическим характеристикам, в том числе и по влагообеспеченности. Как известно, в агроклиматологии увлажненность (влагообеспеченность) территории часто оценивается по такому показателю влагообеспеченности, как гидротермический коэффициент Селянинова – ГТК (Селянинов, 1966; Метеорологический словарь,



Рис. 1. Места проведения основных полевых исследований и наблюдений

1974). В низинном районе Закарпатья ГТК = 1.2, что, согласно схеме агроклиматического районирования, соответствует слабо засушливой зоне, тогда как в горном районе ГТК = 3.1, что уже соответствует избыточно влажной зоне (Синицына и др., 1973). Последний регион явля-

Таблица 1

Краткая геоморфологическая, почвенная и агроклиматическая и характеристика мест основных полевых исследований

Место и период проведения исследований, годы	Геоморфологический район и абсолютная высота, м	Агроклиматический район (подрайон)	Тип почвы	Метеостанция (метеопост)	Среднегодовая температура (t), °С	Среднегодовая сумма (Σ) осадков, мм	Σ осадков за период со среднемесячными t > 10°С, мм	Показатель ресурсов тепла (Σ t за период со среднемесячными t > 10°С), °С	Показатель увлажненности - гидротермический коэффициент (ГТК) Селянинова и зона увлажнения
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Украина									
Закарпатье (Закарпатская обл.):									
А. Береговский р-н: окр. с. Великая Бакта, 1979-1981	Закарпатская (Притисенская) низменность, 100-120	Закарпатский низинный	Дерново-подзолистая глеевая	Великая Бакта	9.8	650	399	3233	1.2 слабо засушливая
Б. Свалявский р-н: окр. с. Керещки, 1979-1981	Отроги хребта Великий Дил Украинских Карпат, 250-350	Закарпатский предгорный	Буроземно-подзолистая	Керещки	8.1	700	327	2490	1.3 влажная
В. Свалявский и Воловецкий р-ны 1979-1981	Склоны Полонинского хребта Украинских Карпат, 750-850	Закарпатский горный	Бурая горно-лесная	Скотарское	5.4	1100	563	1835	3.1 избыточно влажная
Крым (Автономная Республика Крым)									
Г. Северный Крым: Красноперекопский р-н, окр. с. Новогавловка, 1990-1992	Причерноморская низменность, 10-20	Крымский степной	Кашипановая солонцеватая	Ишунь	10.2	350	192	3401	0.6 очень засушливая

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Молдавия									
Д. Центральная Молдавия: окр. гор. Кишинев, Яловеский и Оргеевский р-ны, 1982-1983, 1989	Центрально-Молдавская возвышенность (Центральные Кодры), 150-200	Молдавский центральный	Чернозем и серая лесная	Кишинев, Оргеев	9.1	500	296	3158	0.9 засушливая
Россия									
Е. Черноморское побережье Кавказа: Краснодарский край, Лазаревский и Адлерский р-ны гор. Сочи, 1984-1988	Причерноморская полоса и низовья речных долин низкогорий Северо-Западного Кавказа, 20-50	Сочинский субтропический	Горная лесная бурая и желтозем	Сочи	14.0	1500	905	4364	2.1 избыточно влажная
Ж. Западное Предкавказье: Ростовская обл., Сальский р-н, окр. пос. Гигант, 1999-2000, 2007-2008	Доно-Егорлыкская равнина, 80-100	Ростовский юго-западный	Предкавказский типичный чернозем	Гигант	9.0	450	250	3285	0.8 засушливая
З. Центральное Нечерноземье: Ивановская обл., окр. гор. Иваново, 1993-1996	Восточно-Европейская равнина (центральная часть), 100-110	Ивановский центральный	Дерново-подзолистая	Иваново	2.7	600	262	1832	1.4 влажная
И. Северо-Западное Нечерноземье: Ленинградская обл., Тосненский р-н (пос. Ушаки) и Гатчинский р-н (д. Меньково), 2003-2006	Мгинско-Тосненская равнина и Ижорская возвышенность, 50-120	Ленинградский центральный и западный	Дерново-подзолистая	Любань, Белогорка	3.5	645	326	1780	1.8 избыточно влажная

ется самым влажным среди всех, где проводилась работа. Самым сухим регионом, где мы проводили исследования, является Северный Крым. ГТК в этом регионе равен 0,6, что соответствует очень засушливой зоне. Все прочие регионы, на картофельных полях которых проводились работы, занимали по увлажненности своих территорий промежуточное положение между этими двумя крайними точками.

Регионы проведения наших полевых исследований территориально были значительно разобщены. Так, между наиболее южной точкой проведения работ (Сочи) и крайней северной (Ленинградской обл.) около 1900 км, а между крайней юго-западной (Закарпатской областью) и северо-восточной (Ивановской обл.) около 1500 км. При этом места проведения полевых исследований часто располагались и в различных природных зонах и подзонах: от южных степей в Северном Крыму и Западном Предкавказье до южной тайги на Северо-Западе России, от лесостепи в низинном Закарпатье до пояса широколиственных лесов в горном Закарпатье и зоны смешанных лесов в Центральном Нечерноземье. В связи с таким разбросом мест проведения основных работ почвенно-климатические условия часто тоже были весьма различны, о чем уже говорилось выше. Исследования на полях картофеля велись при соблюдении на них необходимого уровня агротехники принятого в данном регионе. Часто эти региональные агротехнические требования совпадали между собой. Исследования были проведены на неорошаемых (богарных) участках. И только в Северном Крыму мы работали на участках с орошением и без такового.

В наших многолетних исследованиях в различных регионах на базовых полях выращивался картофель следующих сортов: в Закарпатье и Молдавии – Темп, Огонек, в Крыму и Ивановской области – Невский, в Сочи – Невский, Огонек, в Ростовской области – Невский, Столовый 19, в Ленинградской области – Невский и Елизавета. Кроме того, в некоторых опытах были использованы и другие сорта картофеля, как-то: Искра, Липа, Гатчинский, Прикарпатский и др. Норма высадки клубней на основных полях составляла 45-65 тыс./га, при специальных исследованиях – до 70 тыс./га.

На каждом из базовых полей картофеля было установлено по 20 ловушек типа Барбера-Гейдемана (Barber, 1931; Heydemann, 1955, 1956), на 1/2-1/3 объема наполненных 4%-ным раствором формалина. В качестве ловушек использовались стеклянные банки (Heydemann, 1955; Skuhřavý, 1957) емкостью 0,5 л и диаметром отверстия 72 мм. По мнению С.Ю. Грюнталя (1982), применение в качестве ловушек таких банок, используемых многими исследователями, позволяет сопоставлять получаемые ими результаты. А в нашей работе примене-

ние их в течение длительного периода позволило сравнивать полученные результаты по различным регионам, сезонам, вариантам и пр. Ловушки устанавливали на поле (закапывали в почву в гребнях картофеля) до появления всходов этой культуры. Они равномерно были распределены по полю, за исключением краевых полос шириной 8-10 м. Стояли такие ловушки до конца вегетации картофеля. Их выборку проводили 1 раз в 6-8 дней (чаще всего – 1 раз в неделю). При выборке ловушек подсчитывали всех беспозвоночных животных – мезогерпетобionтов, то есть обитателей поверхности почвы и ее верхнего слоя, и входящих в крупную размерную группу (Догель, 1924; Яхонтов, 1969; Гиляров, 1975), к которым относятся и жуелицы. Их мы также подсчитывали и определяли. Попадание беспозвоночных в ловушки, то есть уловистость последних отражало “динамическую плотность” (Balogh, 1958) мезогерпетобия. Полученные по ловушкам данные пересчитывали на единицу уловистости – 10 ловушко-суток (Шарова, 1974). Эту единицу уловистости наиболее часто используют при изучении карабид.

В некоторых регионах для получения данных по абсолютной плотности жуелиц параллельно с выборкой ловушек проводили раскопки (метод стандартных почвенных проб), при этом бралось 16 проб по 0.25 м^2 (Гиляров, 1941).

Для изучения снижения комплексом жуелиц плотности колорадского жука на картофельных полях в низинной зоне Закарпатья (окр. с. Великая Бакта) была применена модифицированная нами методика Ф. Шернея (Scherney, 1960), с использованием ограниченных для передвижения карабид площадок (участков) поля (Коваль, 1985; Гусева, Коваль, 2000). Размер одной площадки-повторности составлял 10 м^2 ($3.33 \text{ м} \times 3.0 \text{ м}$). В качестве ограничивающего барьера (стенок) для таких участков использовалась двойная полиэтиленовая пленка шириной 0.5 м (0.30-0.35 м над поверхностью почвы и 0.15-0.20 м в почве). Эта пленка крепилась к деревянным кольшкам, вкопанным в почву. Кольшки оборачивались полиэтиленовой пленкой, которая препятствовала (как и стенки площадки) поднятию по ним крупных жуелиц из рода *Carabus*. Опыт с изолированными от карабусов участками был проведен в 10-ти вариантах и 4-х повторностях (всего было 40 площадок). Варианты по деланкам опыта были размещены методом рендомизированных повторений (блоков) (Доспехов, 1973). На каждой площадке было 60 кустов картофеля сорта Темп, что соответствовало плотности растений на поле (60 тыс./га). Проводилось искусственное заселение растений (20% кустов картофеля) свежими яйцекладками колорадского жука: 25 яиц/куст – слабая степень засе-

ления, 50 ящ/куст – средняя степень заселения, 100 ящ/куст – сильная степень заселения (Scherney, 1960). Такое заселение растений проводилось дважды, при развитии первого и второго поколений листоеда. В каждом варианте наблюдалась и разная плотность имаго жужелицы *Carabus hampei* Küst.: 0 (без жуков), 0.5 и 1.0 экз. на м² в 1980 г., 0 и 2.0 экз. на м² в 1979 г. Кроме указанного карабуса на площадках были и другие жужелицы, которые, в отличие от *C. hampei*, могли покидать площадки или появляться на них (прилет, а иногда и поднятие по пленке). Кроме того, в опытах был контроль – без карабусов и других жужелиц (удалялись ловушками и гибли при химических обработках контрольных площадок) и без колорадского жука (собирался вручную и уничтожался обработкой инсектицидами).

Перед уборкой урожая на каждой из ограниченных площадок были проведены почвенные раскопки по стандартной методике (Гиляров, 1941). При таких раскопках учитывался колорадский жук и другие насекомые. В конце опыта проведен учет урожая клубней с каждой площадки.

1.2. Лабораторные исследования и камеральная обработка материалов

Для определения видового состава жужелиц, уточнения их положения в современной системе семейства Carabidae, характера ареалов, особенностей экологии и пр. использованы работы разных исследователей (Štěrba, 1945; Csiki, 1946; Kult, 1947; Крыжановский, 1965, 1983; A checklist of the ground-beetles..., 1995; Fedorenko, 1996; Hürka, 1996; Březina, 1999; A catalogue of the ground-beetles..., 2000; The genus *Carabus*..., 2003; Die Käfer Mitteleuropas..., 2006, и др.). Названия жужелиц даны в соответствии с современным Каталогом палеарктических жесткокрылых (Catalogue of Palaearctic Coleoptera..., 2003) за исключением отдельных случаев (статус таксонов, синонимия), когда мнение автора настоящей работы не совпадало с авторами некоторых разделов Каталога. При этом в списках, за исключением отдельных комментариев, названия подвидов не приводятся.

Для выделения в составе комплексов жужелиц иерархических групп относительного обилия была использована шкала О. Ренконена (Renkonen, 1938, 1944). По этой шкале вид, относительное обилие которого составило более 5%, являлся доминантным (массовым), от 5% до 2% – субдоминантным (инфлюэнтным, или влиятельным), менее 2% – второстепенным (рецентным, или малочисленным). В нашей работе при некоторых обобщениях мы для упрощения объединяли

основные виды жужелиц из групп доминантов и субдоминантов в одну группу – доминирующих видов.

Для экологической характеристики жужелиц по гирропреферендуму использовались материалы многих исследователей-карабидологов (Lindroth, 1945, 1985, 1986; Pawłowski, 1974; Федоренко, 1988; Александрович, 1991; Карпова, Маталин, 1993; Hürka, 1996; Калюжная и др., 2000, и др.), а также наши собственные наблюдения. При этом в группу мезофилов были включены и эвригигробионтные виды, для которых мезофильность является модой. Для сравнения видового состава был использован широко применяемый в экологии и фаунистике коэффициент фаунистического сходства Жаккара (Гиляров, 1965; Чернов, 1975а; Песенко, 1982). Некоторые экологические характеристики (показатели разнообразия Шеннона и концентрации доминирования Симпсона) видовой структуры сообществ (комплексов) жужелиц рассчитаны по формулам, приведенным в монографии Ю. Одум (1975).

Учет эффективности хищников встречает целый ряд методических трудностей, связанных с тем, что они нередко не оставляют следов своей деятельности (Викторов, 1967). Одним из методов, позволяющих анализировать непосредственное взаимодействие природных популяций жертвы и связанной с ней хищников, является серологический метод (Буров и др., 1974). Нами был проведен серологический анализ особей жужелиц, собранных вручную и почвенными ловушками без фиксирующей жидкости (или с раствором поваренной соли) на полях картофеля (в регионах проведения работ, а также в Восточной Румынии – сборы В.А. Мацюка), на наличие в их пищеварительной системе белков колорадского жука. Этот анализ проведен по методикам, разработанным многими исследователями (Лабораторные методы..., 1967; Сергеева, 1970; Соболева-Докучаева, Подоплелов, 1972; Титова, 1974; Соболева-Докучаева, 1975; Титова, Куперштейн, 1976; Сорокин, 1977; Куперштейн, 1980, и др.). Суть серологического анализа заключается в том, чтобы с помощью сыворотки, содержащей антитела против определенного белка, выявить идентичные (родственные или близкородственные) белки в других объектах. Специфические антитела вырабатываются в организме теплокровных животных в ответ на введение белковых антигенов. Сыворотку крови иммунизированного определенным белком животного можно применять затем для выявления этих белков. Если использовать в качестве антигена белки жертвы то, исследуя при помощи полученной сыворотки ткани хищника, можно сделать заключение о питании исследованной особи хищника данным видом жертвы. Это связано со способностью

антигена соединяться только с теми антителами, которые возникли под его воздействием.

Для получения антигенных экстрактов из тканей жертвы использовались яйца, имаго, куколки и личинки колорадского жука в соотношении 1 : 9 : 10 : 80 по объему. Материал гомогенизировался в ступке с добавлением фосфатного буфера (0.5 М, pH 7.15) из расчета 4 мл на 1 г жертвы. Экстракция белков проводилась в течение 24 часов при температуре +4 °С, а затем гомогенат центрифугировался в течение 30 мин при скорости 10 тыс. об./мин. Надосадочная жидкость подвергалась дополнительной очистке: осаждение белков сернокислым аммонием с последующим растворением осадка фосфатным буфером и диализом через полупроницаемую мембрану. Часть экстракта полученных очищенных белков лиофилизировалась для хранения и иммунизации кроликов при дальнейших исследованиях, а часть сразу использовалась как иммуноген для инъекций животным и хранилась в холодильнике.

Для проведения иммунизации использовалась по 2 кролика породы шиншилла, весом 2.5-3.0 кг. Иммуноген кроликам вводили внутримышечно в течение двух месяцев; всего было сделано по 5-7 инъекций (1 раз в 7-14 дней). Для усиления иммунного ответа организма при внутримышечном введении иммуноген вводился в смеси с адьювантом — химическим веществом, способствующим развитию иммунологических реакций за счет быстрых морфологических и биохимических изменений (Воробьева, Васильев, 1969). В нашем случае применялся классический в экспериментальной иммунологии адьювант Фрейнда (Иммунология..., 1988). Через 6-8 дней после последней инъекции у подопытных кроликов вскрывали краевую вену уха и брали кровь в стерильные пробирки. Собранная кровь выдерживалась 48 часов для ретракции. Полученная сыворотка была подвергнута очистке от альбуминов и диализу. Таким образом, нами была три раза получена иммуноспецифичная антисыворотка к белкам колорадского жука, которая испытывалась в разных разведениях с белком-антигеном (титр антисыворотки от 1 : 32 до 1 : 64). Одна часть антисыворотки хранилась в холодильнике и сразу использовалась для тестирования материала (особей жужелиц или мазков содержимого их желудков), а другая часть была разлита в ампулы, которые после лиофилизации были запаяны и использовались в дальнейшем.

Антигены хищников получали путем растирания целых высушенных особей жужелиц с добавлением физиологического раствора (0.85%, pH 7) по 0.1-1.0 мл на особь (в зависимости от размера жука). Если же мы готовили для серологического анализа мазки с содержи-

мым желудка жужелиц, то для получения антигена такие мазки на кусочке фильтровальной бумаги помещали в пробирку с 0.2-0.3 мл физиологического раствора. Экстракцию проводили при комнатной температуре в течение суток.

Для выявления видоспецифических белков колорадского жука использовали реакцию преципитации, которую проводили методом двойной диффузии в геле по Оухтерлони (Лабораторные методы..., 1967; Ройт, 1991). Реакции проводили в агаровом геле (1%-ный бактоагар "Дифко", подготовленный на 0.15 М фосфатном буфере, pH 7.2) в чашках Петри или на предметных стеклах. В застывшем агаре специальным штампом вырезались лунки диаметром 2 мм, с расстоянием между центрами лунок 6 мм. Агар из лунок удалялся пастеровской пипеткой. В центральную лунку заливалась антисыворотка, а в периферические – антигены. После заполнения лунок препараты помещали во влажную камеру на 1-2 суток. Сущность реакции преципитации заключается во взаимодействии между растворимыми антигенами и специфическими антителами, в результате которого образуется нерастворимый осадок – преципитат. По выпадению этого осадка делали заключение о наличии белков жертвы в желудке, в тканях хищника, то есть о питании жужелиц колорадским жуком. Для серологического анализа брались доминантные, субдоминантные и некоторые рецедентные виды карабид. Всего было проанализировано более 16 тыс. особей жужелиц – представителей 171 вида.

При лабораторном содержании жужелиц использовались существующие (Thiele, 1961; Бакасова, 1977; Malausa, 1977, и др.) и оригинальные методики. Жужелиц содержали в специальных садках, которые были изготовлены из пластмассовых коробок, применяемых для растительных образцов, размером 15×11×6 (см). В крышках были сделаны отверстия диаметром 3-4 см, затянутые сеткой. Субстрат для содержания жужелиц состоял из лесной или торфяной почвы, пропущенной через сито с отверстиями 2 мм и прокаленной в термостате при температуре 80 °С. На субстрат для поддержания влажности сверху помещали мох-сфагнум (*Sphagnum* sp.). Почву периодически увлажняли. В качестве пищи жужелицам давали различный корм, как-то: встречающихся на полях гусениц чешуекрылых – совок, белянок (Lepidoptera: Noctuidae, Pieridae) и др., личинок щелкунов (Coleoptera, Elateridae), колорадского жука, а также разводимых в лаборатории гусениц большой восковой огневки – *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera, Galleriidae) и мельничной огневки – *Ephestiq kuehniella* Z. (Lepidoptera, Phycitidae), а также личинок большого мучного хрущака – *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae).

Статистическая обработка данных была проведена с использованием ряда руководств и пособий (Вольф, 1966; Доспехов, 1973; Основы статистической обработки..., 1981, и др.), компьютерной программы Statistica v. 6.0. При проведении кластерного анализа в качестве мер сходства использовано евклидово расстояние (Ефимов, Ковалева, 2008).

2. Видовой состав жужелиц и экологическая структура их сообществ в комплексе мезогерпетобионтов

2.1. Видовой состав

В настоящее время накоплено много информации по видовому составу жужелиц на полях отдельных сельскохозяйственных культур в различных регионах (Бакасова, 1968; Жаворонкова, 1971; Шарова, 1981; Александрович, 1982; Душенков, 1982; Иняева, 1983; The agroecology..., 2002, и многие др.). Однако значительная часть этих материалов, полученных на различных культурах и в различных географических точках, с трудом сопоставима из-за отсутствия "общего знаменателя" (Белоусов, 1987).

Впервые на территории СССР видовой состав жужелиц на полях картофеля изучался в Латвии, где было обнаружено 19 видов этих жесткокрылых (Цинитис, 1960). В дальнейшем список карабид агроценоза картофеля был здесь расширен до 44 (Цинитис, 1962) и 54 видов (Свикле, 1970). На полях картофеля в Черновицкой области Украины в 1964-1968 гг. жужелицы изучались Ю.В. Ковалем, который обнаружил 64 вида этих жуков (Коваль, 1970). В Аксайском районе Ростовской области в агроценозе картофеля выявлено 40 видов жужелиц (Сорокин, 1977). На картофельных полях Горьковской области отмечено 10 видов (Матвеева, Мамылов, 1981), Ленинградской области – 18 (Бакасова, 1981), Тамбовской области – 20 (Касандрова, Хмырова, 1982) и Брянской области – 60 видов карабид (Васильева, 1982). В Белгородской области на полях, занятых этой культурой, зарегистрировано 69 видов жужелиц (Присный, 1984), а в условиях Башкирии – 26 видов (Матвеев, 1987).

Однако полные списки жужелиц, обнаруженных на полях картофеля в различных регионах, не всегда публиковались, как и полная информация по почвенным, агроклиматическим условиям, особенностям агротехники, месте, методам сбора насекомых и продолжительности учетов в течение вегетационного периода. Поэтому при сравнении комплексов жужелиц, обитающих на полях картофеля

в различных регионах, мы опирались прежде всего на информацию, собранную по единой методике нами.

Всего на картофельных полях 9 регионов трех европейских стран СНГ было зарегистрировано 232 вида жужелиц из 54 родов. Наибольшее число видов включали роды: *Harpalus* (33 вида), *Amara* (22), *Carabus* (16), *Bembidion* (15), *Pterostichus* (13), *Agonum* (11) и *Chlaenius* (10 видов). Остальные роды включали меньшее количество видов (табл. 2).

На основании имеющихся в нашем распоряжении публикаций региональных списков жужелиц (Эйдельберг и др., 1988; Замотайлов, 1992; Калужная и др., 2000; Утянская, 2001; Кныш, Замотайлов, 2001, 2004, и др.) было установлено, что среди карабид, обнаруженных нами в агроценозе картофеля, 10 видов для некоторых южных регионов, несмотря на относительно неплохую изученность в них этих жесткокрылых, в этих списках не приведены. Для Ростовской области (Сальский район, окр. пос. Гигант) это *Bembidion fumigatum* (Duft.), *Pterostichus fornicatus* (Kol.), *Calathus cinctus* Motsch., *Harpalus attenuatus* Steph., *H. fuscipalpis* Sturm и *Acinopus picipes* (Oliv.); для Северо-Западного Кавказа (Сочи, окр. Лазаревского) – *Amara fusca* Dej. и *Brachycellus verbasci* (Duft.); для Крыма (Красноперекопский район, окр. с. Новопавловка) – *Brachinus costatulus* Quens. и *Microlestes corticalis* (L. Duf.). Последние два вида указывались нами для Крыма и ранее (Коваль, 1995), причем для *M. corticalis* был приведен подвид *subsp. escorialensis* Bris. de Barn., в настоящее время рассматриваемый в качестве синонима номинативного (Catalogue of Palaearctic Coleoptera..., 2003).

Виды жужелиц представлены на картофельных полях различных регионов очень неравномерно. Минимальное число видов (30) зарегистрировано на картофельных полях Северного Крыма, а максимальное (111) – в низинном агроклиматическом районе Закарпатья (рис. 2). Промежуточные цифры между этими крайними значениями получены для агроценоза картофеля других точек. При этом большое видовое разнообразие карабид – 76 было отмечено для картофельных полей Центральной Молдавии. В предгорном районе Закарпатья было найдено 66 видов и в Западном Предкавказье (Ростовской области) – 61 вид.

Анализируя полученные данные по числу видов и сравнивая их с влагообеспеченностью соответствующих регионов, можно заметить, что максимальное количество видов жужелиц приходится на картофельные поля, находящиеся в регионах с показателем увлажнения в диапазоне от 0.8 до 1.2. Такие значения соответствуют засушливой и

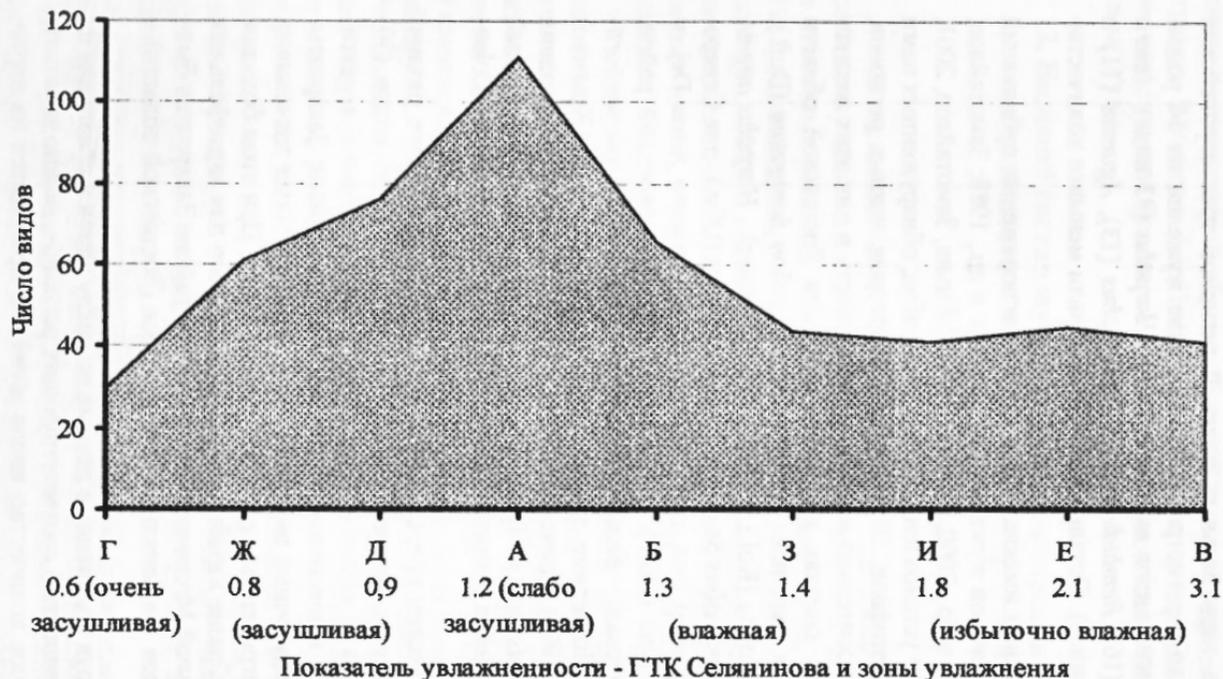


Рис. 2. Влияние влагообеспеченности различных регионов на видовое разнообразие жужелиц агроценоза картофеля.

А, Б и В - низинный, предгорный и горный агроклиматический район (зона) Закарпатья; Г - Северный Крым;
 Д - Центральная Молдавия; Е - Черноморское побережье Кавказа; Ж - Западное Предкавказье;
 З - Центральное Нечерноземье; И - Северо-Запад

Таблица 2

Видовой состав, экологическая характеристика и распространение жука-щитика агроценоза картофеля различных регионов

Вид	Группа гитро-преферендума	Закарпатье, агроклиматический район			Северный Крым, участок		Центральная Молдавия	Западное Предкавказье	Черноморское побережье Кавказа	Нечерноземная зона России		
		низинный	предгорный	горный	богарный	орошаемый				Центр	Северо-Запад, почва	
											суглинок	супесь
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Cylindera germanica</i> (L.)	МГ	+	+	+		+	+	+	+	+		
<i>Cicindela hybrida</i> L.	К											+
<i>Calosoma auropunctatum</i> (Hbst.)	М				+	+	+	+				
<i>C. denticolle</i> Gebl.	М				+	+		+				
<i>Carabus arcensis</i> Hbst.	М			+			+					
<i>C. besseri</i> F.-W.	МК						+					
<i>C. cancellatus</i> Ill.	М	+	+	+						+	+	+
<i>C. convexus</i> F.	М						+					
<i>C. coriaceus</i> L.	М			+			+					
<i>C. cumanus</i> F.-W.	М								+			
<i>C. exaratus</i> Quens.	М							+				
<i>C. granulatus</i> L.	Г	+	+	+						+	+	
<i>C. hampei</i> Küst.	М	+	+	+								
<i>C. nemoralis</i> O.F. Müll.	М									+		+

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>C. obsoletus</i> Sturm	MI			+								
<i>C. scabriusculus</i> Oliv.	MK						+					
<i>C. septemcarinatus</i> Motsch.	M								+			
<i>C. ullrichi</i> Germ.	M	+	+									
<i>C. violaceus</i> L.	M	+	+	+								
<i>C. zawadzskii</i> Kr.	MI	+	+	+								
<i>Leistus ferrugineus</i> (L.)	M	+										
<i>L. piceus</i> Fröl	MI			+								
<i>L. rufomarginatus</i> (Duft.)	M		+									
<i>L. terminatus</i> (Hellw. in Pz.)	MI									+		
<i>Notiophilus biguttatus</i> (F.)	M		+	+								
<i>N. laticollis</i> Chd.	MK						+					
<i>N. palustris</i> (Duft.)	MI	+					+				+	
<i>N. rufipes</i> Curt.	M	+										
<i>N. substriatus</i> G.R. Waterh.	M								+			
<i>Elaphrus riparius</i> (L.)	Г	+										
<i>Loricera pilicornis</i> (F.)	Г	+	+	+								
<i>Scarites terricola</i> Bon.	MI								+			
<i>Clivina collaris</i> (Hbst.)	Г	+							+			
<i>C. fossor</i> (L.)	MI	+	+	+		+	+		+	+	+	+
<i>Dyschiriodes aeneus</i> (Dej.)	Г	+										
<i>D. globosus</i> (Hbst.)	MI	+								+	+	+

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>D. rufipes</i> (Dej.)	M				+	+	+	+				
<i>Brosicus cephalotes</i> (L.)	MK	+		+			+	+		+		+
<i>B. semistriatus</i> (Dej.)	MK				+	+						
<i>Blemus discus</i> (F.)	Г	+								+	+	
<i>Trechus quadristriatus</i> (Schrnk.)	M	+	+		+	+	+	+		+		+
<i>T. secalis</i> (Pk.)	MГ		+								+	+
<i>Tachys bistratus</i> (Duft.)	MГ	+					+		+			
<i>Tachyura diabrachys</i> (Kol.)	Г								+			
<i>T. parvula</i> (Dej.)	M						+					
<i>T. thoracica</i> (Kol.)	Г								+			
<i>Asaphidion flavipes</i> (L.)	MГ	+								+		+
<i>A. pallipes</i> (Duft.)	Г	+										+
<i>Bembidion biguttatum</i> (F.)	Г	+										
<i>B. bruxellense</i> Wesm.	Г										+	
<i>B. dentellum</i> (Thunb.)	Г	+										
<i>B. femoratum</i> Sturm	MГ											+
<i>B. fumigatum</i> (Duft.)	MГ	+						+				
<i>B. gilvipes</i> Sturm	MГ										+	+
<i>B. guttula</i> (F.)	MГ	+								+	+	+
<i>B. lampros</i> (Hbst.)	M	+	+	+			+			+	+	+
<i>B. minimum</i> (F.)	MГ					+						
<i>B. properans</i> (Steph.)	M	+	+		+	+	+	+		+	+	+

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>B. quadrimaculatum</i> (L.)	M	+	+	+			+		+	+	+	+
<i>B. tenellum</i> (Er.)	MГ	+										
<i>B. testaceum</i> (Duft.)	MГ	+										
<i>B. tetracolum</i> Say	MГ		+									
<i>B. varium</i> (Oliv.)	Г	+										
<i>Patrobus assimilis</i> Chd.	MГ									+		
<i>P. atrofus</i> (Strøm)	MГ		+							+	+	
<i>P. quadricollis</i> L. Mill.	Г			+								
<i>Stomis pumicatus</i> (Pz.)	M	+					+					+
<i>Poecilus crenuliger</i> Chd.	M				+	+		+				
<i>P. cupreus</i> (L.)	M	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. lepidus</i> (Leske)	MK			+						+		
<i>P. puncticollis</i> (Dej.)	MK				+	+	+	+				
<i>P. sericeus</i> F.-W.	MK				+	+	+	+				
<i>P. versicolor</i> (Sturm)	M	+	+	+						+	+	+
<i>Pedius longicollis</i> (Duft.)	M	+					+					
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Ill.)	Г	+	+							+		
<i>P. chameleon</i> (Motsch.)	Г	+										
<i>P. fornicatus</i> (Kol.)	M							+				
<i>P. macer</i> (Marsh.)	MK	+					+					
<i>P. melanarius</i> (Ill.)	M	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>P. melas</i> (Creutz.)	M	+	+				+					

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>P. minor</i> (Gyll.)	Г	+										
<i>P. niger</i> (Schall.)	МГ	+	+	+		+	+			+	+	+
<i>P. nigrita</i> (Pk.)	МГ	+	+									
<i>P. oblongopunctatus</i> (F.)	М		+									
<i>P. ovoideus</i> (Sturm)	МГ	+	+									
<i>P. strenuus</i> (Pz.)	МГ	+	+	+					+		+	
<i>P. vernalis</i> (Pz.)	МГ	+	+	+			+				+	+
<i>Abax carinatus</i> (Duft.)	М		+									
<i>Platymus assimilis</i> (Pk.)	МГ		+	+								
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.)	М	+	+	+			+		+			
<i>Agonum dufschmidii</i> J. Schmidt	МГ	+	+									
<i>A. gracilipes</i> (Duft.)	М	+					+					
<i>A. lugens</i> (Duft.)	Г	+										
<i>A. marginatum</i> (L.)	МГ	+							+			
<i>A. micans</i> (Nic.)	Г	+	+									
<i>A. monachum</i> (Duft.)	МГ						+					
<i>A. muelleri</i> (Hbst.)	МГ									+	+	+
<i>A. piceum</i> (L.)	Г	+										
<i>A. sexpunctatum</i> (L.)	МГ			+							+	
<i>A. versutum</i> Sturm	Г	+										
<i>A. viridicupreum</i> (Gz.)	МГ	+	+									
<i>Synuchus vivalis</i> (Ill.)	М	+	+	+			+			+	+	+

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>A. fusca</i> Dej.	M								+			
<i>A. ingenua</i> (Duft.)	M						+	+		+	+	
<i>A. littorea</i> C.G. Thoms.	M										+	+
<i>A. lucida</i> (Duft.)	M								+			
<i>A. majuscula</i> (Chd.)	MK				+	+					+	+
<i>A. ovata</i> (F.)	MΓ	+	+	+			+					
<i>A. plebeja</i> (Gyll.)	MΓ										+	+
<i>A. sabulosa</i> (Aud.-Serv.)	K	+					+					
<i>A. similata</i> (Gyll.)	M	+				+	+	+		+	+	+
<i>Zabrus spinipes</i> (F.)	MK						+					
<i>Z. tenebrioides</i> (Gz.)	MK	+			+	+		+				
<i>Stenolophus abdominalis</i> Gené	Γ								+			
<i>S. mixtus</i> (Hbst.)	Γ	+										
<i>S. skrimshiranus</i> Steph.	Γ								+			
<i>S. teutonius</i> (Schrnk.)	Γ	+	+									
<i>Acupalpus elegans</i> (Dej.)	Γ						+					
<i>A. exiguus</i> Dej.	Γ	+									+	
<i>A. interstitialis</i> Rtt.	MΓ					+			+			
<i>A. luteatus</i> (Duft.)	Γ	+										
<i>A. meridianus</i> (L.)	M	+	+	+			+			+	+	+
<i>A. parvulus</i> (Sturm)	Γ	+	+								+	
<i>Anthracus consputus</i> (Duft.)	Γ	+										

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Bradycellus csikii</i> Laczó	МГ	+										
<i>B. verbasci</i> (Duft.)	МК								+			
<i>Anisodactylus binotatus</i> (F.)	М	+	+	+							+	+
<i>A. nemorivagus</i> (Duft.)	МГ		+	+					+			
<i>A. signatus</i> (Pz.)	М	+	+	+			+	+	+			
<i>Diachromus germanus</i> (L.)	МГ	+							+			
<i>Ophomus azureus</i> (F.)	МК				+	+	+	+				
<i>O. diffinis</i> (Dej.)	М	+						+				
<i>O. laticollis</i> Mnnh.	М						+					
<i>O. puncticeps</i> Steph.	МК						+					
<i>O. rufibarbis</i> (F.)	МК	+					+	+				
<i>O. rupicola</i> (Sturm)	МК	+										
<i>O. schaubergerianus</i> (Puel)	М	+										
<i>O. stictus</i> Steph.	М						+		+			
<i>Harpalus affinis</i> (Schrnk.)	М	+	+	+			+	+	+	+	+	+
<i>H. akinini</i> Tschitsch.	МГ							+				
<i>H. albanicus</i> Rtt.	МК							+				
<i>H. anxius</i> (Duft.)	МК								+			
<i>H. atratus</i> Latr.	М		+									
<i>H. attenuatus</i> Steph.	МК							+				
<i>H. calathoides</i> Motsch.	МК							+				
<i>H. calceatus</i> (Duft.)	МК				+	+	+					

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>H. cephalotes</i> Fair. et Lab.	M						+					
<i>H. cupreus</i> Dej.	MI	+										
<i>H. distinguendus</i> (Duft.)	M	+	+	+			+	+	+	+		
<i>H. froelichii</i> Sturm	K						+					
<i>H. fuscicornis</i> Mén.	K							+				
<i>H. fuscipalpis</i> Sturm	MK							+				
<i>H. griseus</i> (Pz.)	M	+				+	+	+	+			
<i>H. hirtipes</i> (Pz.)	K						+					
<i>H. honestus</i> (Duft.)	MK		+									
<i>H. hospes</i> Sturm	MK	+					+					
<i>H. latus</i> (L.)	M		+							+		
<i>H. laevipes</i> Zett.	MK											+
<i>H. picipennis</i> (Duft.)	K						+					
<i>H. pumilus</i> Sturm	MK							+				
<i>H. pygmaeus</i> Dej.	MK	+										
<i>H. rubripes</i> (Duft.)	M	+				+	+	+				
<i>H. rufipalpis</i> Sturm	K		+									
<i>H. rufipes</i> (DeGeer)	M	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. serripes</i> (Quens.)	K				+			+				
<i>H. signaticornis</i> (Duft.)	MK							+				
<i>H. smaragdinus</i> (Duft.)	K						+	+				+
<i>H. steveni</i> Dej.	M								+			

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>B. sodalis</i> (Duft.)	МГ						+					
<i>Licinus depressus</i> (Pk.)	МК	+										
<i>Lebia chlorocephala</i> (J.J. Hoff.)	М	+										
<i>Microlestes corticalis</i> (L. Duf.)	МК				+	+						
<i>M. fissuralis</i> (Rtt.)	МК				+							
<i>M. maurus</i> (Sturm)	МК				+	+	+					
<i>M. minutulus</i> (Gz.)	М	+					+	+	+	+	+	
<i>M. negrita</i> (Woll.)	М					+		+				
<i>M. plagiatus</i> (Duft.)	МК				+							
<i>Syntomus obscuroides</i>	МК	+						+				
<i>S. pallipes</i> (Dej.)	М					+						
<i>Cymindis cingulata</i> Dej.	МГ		+	+								
<i>C. humeralis</i> (Geoff.)	К	+										
<i>C. miliaris</i> (F.)	К							+				
<i>Brachinus costatulus</i> Quens.	М				+	+		+				
<i>B. crepitans</i> (L.)	М	+	+				+	+	+			
<i>B. ejaculans</i> F.-W.	М				+	+		+				
<i>B. explodens</i> Duft.	М	+						+	+			
<i>B. ganglbaueri</i> Apf.	МГ	+	+				+	+	+			
<i>B. psophia</i> Aud.-Serv.	МГ	+				+		+	+			
Всего видов		111	66	41	30	38	76	61	45	44	41	42

Примечание. Группы гидропреферендума: К – ксерофилы, МК – мезоксерофилы, М – мезофилы, МГ – мезогигрофилы, Г – гигрофилы.

слабо засушливой зонам увлажнения, и эти две зоны увлажнения в местах с хорошо выраженной широтной зональностью совпадают со степной и лесостепной природными зонами, а также зоной перехода между ними. Данные по картофельным полям коррелируют с материалами, полученными в середине прошлого века известным энтомологом К.В. Арнольди (1965), изучавшим энтомофауну, в том числе и жужелиц, различных природных зон Русской равнины. По данным этого исследователя, максимальные количественные характеристики комплекса насекомых, равно как и наибольшая фаунистическая насыщенность ценозов, свойственны степной и особенно лесостепной зонам. Это было подтверждено в дальнейшем и другими исследователями, причем как в европейской части России, так и в Сибири (Чернов, 1975б; Любечанский, 1998; Мордкович, 2007). По мнению В.Г. Мордковича (2007), лесостепь, и в особенности ее энтомокомплекс, представляют собой не конгломерат лесных, степных и других самостоятельных сообществ, а целостную, очень гибкую систему, которую резонно считать бореальной саванной – прямой наследницей саванны перигляциальной. Низинная зона Закарпатья и Центральная Молдавия, где нами в агроценозе картофеля и зарегистрировано максимальное количество видов жужелиц (соответственно 111 и 76), как раз и находятся в лесостепной зоне или на границе лесостепной и степной зон. С последним мы сталкиваемся в центральной части Молдавии, в районе Центральных Кодр. Кроме того, следует отметить, что сообщества жужелиц низинной зоны Закарпатья имеют свою специфику формирования, о чем будет сказано ниже.

При аридизации климата (снижении увлажненности территорий по сравнению с указанными выше регионами), наблюдаемой в зоне типичных степей на черноземах Западного Предкавказья, было отмечено снижение на картофельных полях и количества видов карабид (до 61). Дальнейшая аридизация в зоне степей на каштановых почвах Северного Крыма приводит к резкому снижению (до 30) видового разнообразия карабид в агроценозе картофеля (богарного участка).

При гумидизации климата (росте увлажненности территорий), наблюдаемой в Закарпатье при передвижении от лесостепи низинной зоны к поясу широколиственных лесов горной зоны, проявляется аналогичная тенденция – снижение на полях картофеля числа видов жужелиц. Так, если в низинной зоне было отмечено 111 видов этих жесткокрылых, в предгорной – 66, то в горной – уже только 41 вид. Именно в Закарпатье мы встречаемся с высотной поясностью – дериватом горизонтальной зональности (Чернов, 1975б). Близкая тенденция наблюдается и при перемещении в широтном направлении

на север. При таком перемещении параллельно с гумидизацией климата идет и снижение видового разнообразия карабид в агроценозе картофеля. Так, в зоне смешанных лесов Центрального Нечерноземья в указанном ценозе отмечено 44 вида жужелиц, а в зоне южной тайги на Северо-Западе – 41 вид на суглинистой и 42 вида супесчаной почве. К числу регионов с повышенной увлажненностью относится и Черноморское побережье Кавказа, значительная часть территории которого лежит в пределах лесной зоны. Список карабид картофельных полей тут тоже невелик и насчитывает 45 видов.

Для сравнения комплексов жужелиц агроценоза картофеля различных регионов были проведены подсчеты коэффициентов фаунистического сходства Жаккара и проведен кластерный анализ. Расчеты проводились на основе данных по видовому составу жужелиц на богарных участках, представленных в таблице 2. Дендрограмма сходства видового состава жужелиц полей картофеля различных регионов, построенная по методу дальнего соседа, представлена на рисунке 3. Особый интерес представляет большое сходство видового состава жужелиц картофельных полей горной и предгорной зон Закарпатья и Нечерноземья. Здесь, видимо, имеет место некоторая синхронность изменения видового состава карабид, связанная с высотной зональностью, что мы и видим в Закарпатье, с изменением видового состава этих жуков, связанная с широтной зональностью на территории Восточно-Европейской равнины.

Обособленными оказались комплексы жужелиц полей картофеля самых сухих регионов наших исследований – Северного Крыма и Западного Предкавказья (рис. 3). Это объясняется тем, что данные регионы наиболее значительно отличаются как по климатическим условиям, так и по типам почв, во многом связанными с этими условиями. Особенно заметно это отличие по количеству осадков за период вегетации сельскохозяйственных культур (в основном это период со среднесуточными температурами выше 10 °С) и показателю увлажнения территорий (ГТК Селянинова).

Обособленность комплекса жужелиц, сложившегося на полях картофеля в низинной зоне Закарпатья, как и высокое число видов карабид в этой зоне объясняется, на наш взгляд, еще и тем, что в этом регионе в связи с большой пересеченностью местности происходит наложение зонального и интразонального типов ландшафтов. Последний представляет собой огромную сеть дренажных каналов и заболоченных мест, возникающих вследствие высокого уровня грунтовых вод в Закарпатской (Притисенской) низменности. По мнению известного энтомолога и зоогеографа И.К. Лопатина (2004), интразональные

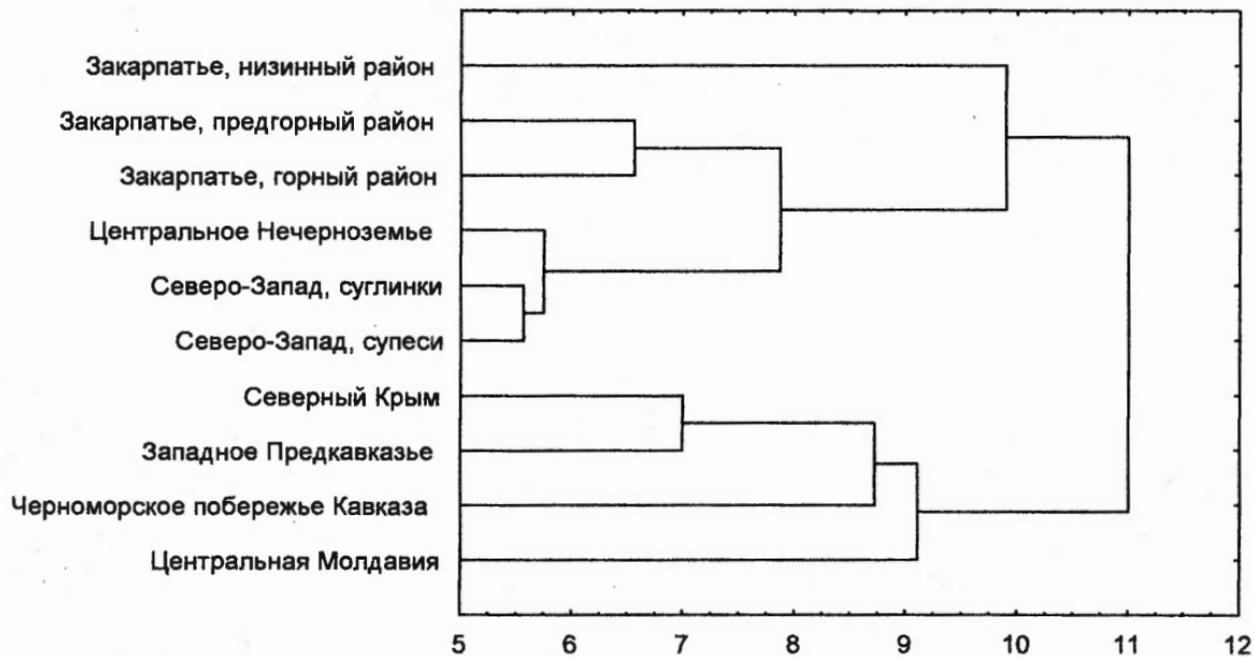


Рис. 3. Дендрограмма сходства комплексов жуужелиц картофельных полей различных регионов по видовому составу. Евклидово расстояние, метод дальнего соседа.

участки фаунистически гораздо богаче и разнообразнее плакорных, иногда в 4-5 раз. Именно с интразональных гидрофитных биотопов происходит обогащение жужелицами (в основном гидрофильными и мезогигрофильными видами) различных агроценозов, в том числе и картофеля, в низинной зоне Закарпатья.

Кроме 232 видов жужелиц, обнаруженных нами на полях картофеля в различных регионах (табл. 2), при других экологических условиях на посадках этой культуры могут быть отмечены и некоторые другие виды. Например, в Аксайском районе Ростовской области на полях картофеля встречались отсутствующие в нашем списке галофильные виды *Poecilus laevicollis* Chd. (= *P. lissoderus* Chd.) и *P. puncticollis* (Dej.), причем первый из них относился к числу массовых (Сорокин, 1977, 1981).

Сравнение полученных нами данных и результатов аналогичных исследований в Прибалтике (окр. гор. Риги) показало сходство фауны жужелиц картофельных полей Латвии и Нечерноземной зоны России (максимальный коэффициент общности видового состава отмечен для Латвии и Гатчинского района Ленинградской области – 57.7%). При этом в Латвии на полях картофеля было обнаружено 4 вида жужелиц, не зафиксированных на полях картофеля в районах проведения наших исследований: *Bembidion obliquum* Sturm, *Dyschiriodes politus* Dej., *Amara spreta* Dej. и *Harpalus luteicornis* (Duft.) (Цинитис, 1962).

Таким образом, зеркалом, отражающим взаимодействие климата, растительных, животных организмов и прочих факторов [по образному выражению выдающегося географа и почвоведа В.В. Докучаева (1948)], является не только почва, но и ее население, в том числе и карабидофауна агроценозов. При этом ведущим фактором является климат. Комплексы жужелиц агроценозов подвержены зональным (широтным и вертикальным) изменениям, как и другие животные сообщества. Однако, по мнению известного отечественного энтомолога И.Х. Шаровой (1982), из-за доминирования на полях различных зон эврибионтных видов жужелиц, а также сходных условий их обитания, зональные изменения карабидокомплексов агроценозов по сравнению с естественными ландшафтами выражены не столь четко.

2.2. Жужелицы как элемент комплекса мезогерпетобионтов агроценоза картофеля

Во всех регионах проводилось изучение комплекса беспозвоночных (мезогерпетобионтов) агроценоза картофеля. За все годы работ таких беспозвоночных на картофельных полях было собрано

более 500 тыс. экз., из них жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – более 270 тыс. экз., то есть 54%.

Представляет интерес изучение соотношения на полях картофеля жужелиц и других мезогерпетобионтов, главным образом из числа насекомых. Это в основном представители отряда жесткокрылых (Coleoptera): стафилины (Staphylinidae), мертвоеды (Silphidae), скрытники (Lathridiidae), карапузики (Histeridae), лейодиды (Leiodidae), пластинчатоусые (Scarabaeidae), чернотелки (Tenebrionidae), кожееды (Dermestidae), пилюльщики (Byrrhidae), скрытноеды (Cryptophagidae), ошупники (Pselaphidae), быстрянки (Anthicidae) и некоторые другие. В состав мезогерпетобия агроценоза картофеля также входят прямокрылые (Orthoptera) – сверчки (Gryllidae) и саранчовые (Acrididae), перепончатокрылые (Hymenoptera) – муравьи (Formicidae), а также паукообразные – пауки и сенокосцы (Arachnida: Aranei, Opiliones), ракообразные – мокрицы (Crustacea, Isopoda), различные многоножки (Myriapoda: Diplopoda, Chilopoda) и прочие.

При учете жужелиц и других мезогерпетобионтов ловушками отлавливались насекомые и прочие беспозвоночные и из других экологических групп (хортобионты, тамнобионты и пр.). В настоящей работе мы не приводим информацию по этим группам. Необходимо только отметить один вид – *Glischrochilus qudrisignatus* (Say) (Coleoptera, Nitidulidae) – неарктический вид жуков-блестянок, собранный нами в основном на картофельных полях Закарпатья, а также в Молдавии. С начала 70-х годов прошлого столетия этот вид неоднократно был отмечен в Европе. В СССР он был обнаружен впервые (Коваль, 1987).

Относительное численное обилие комплексов видов жужелиц от общей динамической плотности всех мезогерпетобионтов картофельных полей низинных зон различных регионов зависит от климатических особенностей. Так, установлена сильная корреляционная зависимость ($r = 0.79$) между долей жужелиц в комплексе мезогерпетобионтов и ГТК (коэффициентом Селянинова) региона. Наименьшая доля жужелиц в комплексе мезогерпетобионтов зафиксирована в Северном Крыму, самом засушливом регионе наших исследований (ГТК = 0.6) – 10.2%, а наибольшая – на Черноморском побережье Кавказа (ГТК = 2.1) – 87.7% (табл. 3).

В условиях Закарпатья проведен анализ влияния высотной зональности на относительное численное обилие комплексов видов жужелиц от общей динамической плотности всех мезогерпетобионтов агроценоза картофеля (табл. 3). Отмечено увеличение доли жужелиц с увеличением высоты над уровнем моря и ростом ГТК.

При этом максимальная доля жуужелиц от общей динамической плотности всех мезогерпетобионтов (83.4%) отмечена в горном районе. Такие закономерности связаны с особенностями гигропреферендума жуужелиц, которые подробно рассмотрены в отдельной главе.

Таблица 3

Относительное численное обилие жуужелиц от общей динамической плотности всех мезогерпетобионтов картофельных полей различных районов

Агроклиматический район		ГТК	Доля жуужелиц (%) от общей динамической плотности всех мезогерпетобионтов
Закарпатье, район	низинный	1.2	52.6 ± 6.74
	предгорный	1.3	55.8 ± 6.03
	горный	3.1	83.4 ± 6.17
Северный Крым, богарный участок		0.6	10.2 ± 0.76
Центральная Молдавия		0.9	39.8 ± 4.00
Западное Предкавказье		0.8	21.6 ± 3.10
Черноморское побережье Кавказа		2.1	87.7 ± 9.01
Центральное Нечерноземье		1.4	79.6 ± 6.62
Северо-Запад		1.8	74.8 ± 7.17

2.3. Обилие жуужелиц и структура их доминирования

Важным показателем карабидокомплексов картофельных полей является не только их видовое разнообразие, но и плотность населения. Мы сравнивали комплексы жуужелиц картофельных полей различных регионов по динамической плотности. Отдельно рассматривались материалы по низинным зонам различных регионов и по Закарпатью, где наблюдалось влияние высотной зональности.

Из общего количества видов жуужелиц агроценоза картофеля каждого из регионов лишь немногие представлены большим количеством особей, а остальные немногочисленны или единичны. Так, из 232 видов жуужелиц, зарегистрированных нами на картофельных полях, лишь 38 являются доминантами или субдоминантами в одном

или нескольких регионах. Число таких видов на полях картофеля по различным регионам колеблется от 8 до 11, в том числе количество доминантов – от 3 до 8. Удельное обилие всего комплекса доминирующих видов жужелиц колебалось от 84.9% в предгорной зоне Закарпатья до 96.8% на Черноморском побережье Кавказа.

В таблице 4 представлены значения средней динамической плотности (уловистости) доминирующих видов жужелиц (доминантов и субдоминантов), а также некоторые показатели структуры карабидо-комплексов. Для Северо-Запада Нечерноземной зоны представлены данные по динамической плотности жужелиц на полях картофеля на супесчаных почвах.

Во всех регионах наших исследований доминировали только два вида – *Poecilus cupreus* и *Harpalus rufipes*. При этом средняя динамическая плотность *P. cupreus* на богарном участке в Северном Крыму составляла лишь 0.07, а в горном районе Закарпатья достигала 21.40 экз. на 10 ловушко-суток. Минимальная уловистость *H. rufipes* также наблюдалась на богарном участке в Степном Крыму (0.33), а максимальная – в том же регионе, но на орошаемом участке (11.32 экз. на 10 ловушко-суток).

На рисунке 4 представлены результаты анализа влияния влагообеспеченности низинных зон различных регионов на число видов и динамическую плотность комплексов жужелиц картофельных полей. Максимальное число видов и наибольшие показатели средней динамической плотности наблюдались в низинной зоне Закарпатья, что соответствует слабо засушливой зоне увлажнения (ГТК = 1.2). При росте ГТК от 0.6 до 1.2 синхронно растут динамическая плотность и число видов жужелиц. При дальнейшем увеличении увлажнения эти показатели резко снижаются. Наименьшая средняя динамическая плотность жужелиц отмечена в самом сухом и в самом влажном низинных регионах наших работ – на полях картофеля Северного Крыма и Черноморского побережья Кавказа.

Влияние высотной зональности и связанной с ней влагообеспеченности на среднюю динамическую плотность комплексов жужелиц картофельных полей Закарпатья можно проследить на рисунке 5. Из него следует, что в низинной зоне высоко как общее число видов жужелиц (111), так и значение их динамической плотности (23.44 экз. на 10 ловушко-суток). В предгорной зоне число видов падает до 66, а динамическая плотность снижается до 19.23 экз. на 10 ловушко-суток. В горной зоне наблюдается сокращение количества видов карабид до 41, а динамическая плотность возрастает до 35.49 экз. на 10 ловушко-суток. Такая высокая динамическая плотность жужелиц на картофель-

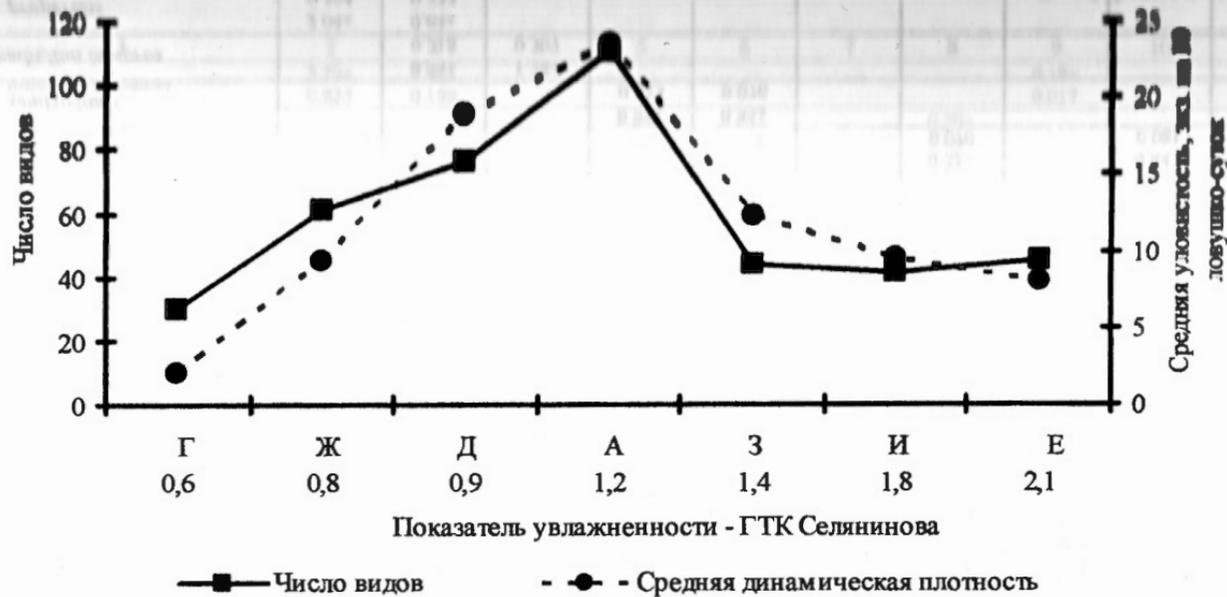


Рис. 4. Влияние влагообеспеченности различных регионов на число видов и среднюю динамическую плотность комплексов видов жулици агроценоза картофеля низинных районов.

А – низинный агроклиматический район Закарпатья; Г – Северный Крым; Д – Центральная Молдавия; Е – Черноморское побережье Кавказа; Ж – Западное Предкавказье; З – Центральное Нечерноземье; И – Северо-Запад.

Таблица 4

Средняя динамическая плотность (уловистость, экз. на 10 ловушко-суток) доминирующих видов жуужелиц агроценоза картофеля различных регионов и некоторые показатели структуры карабидокомплексов

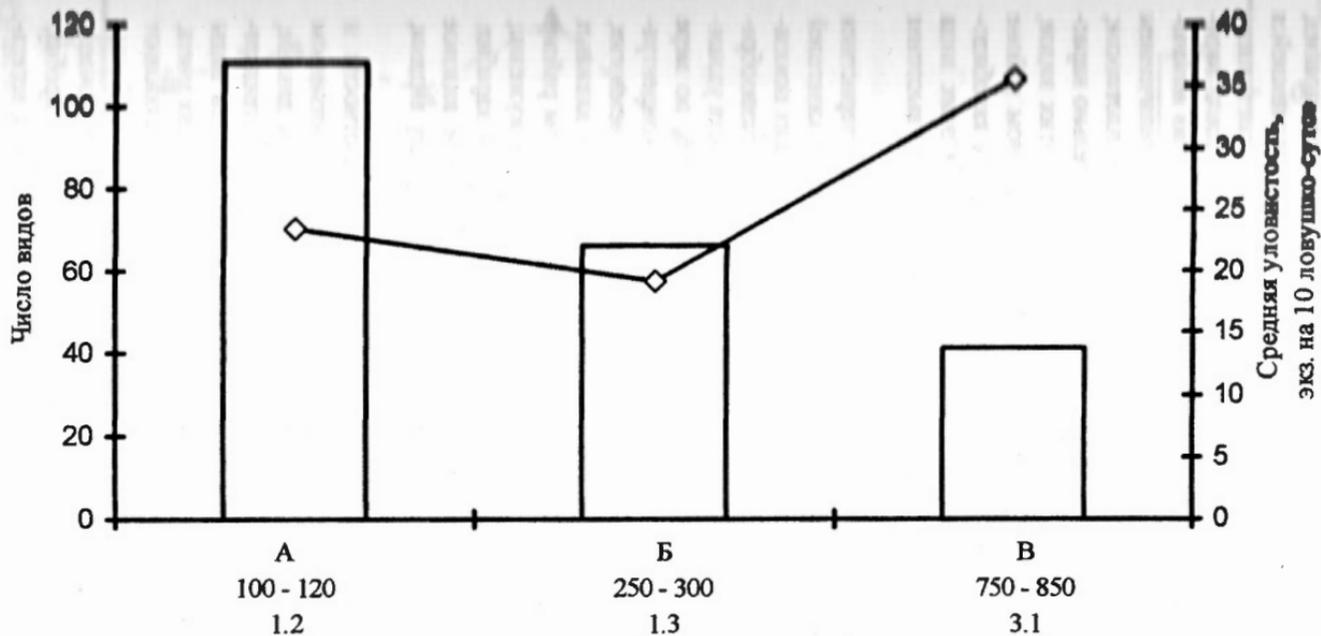
Вид	Закарпатье, агроклиматический район			Северный Крым, участок		Центральная Молдавия	Западное Предкавказье	Черноморское по-бережье Кавказа	Нечерно- земная зона России	
	низин- ный	предгор- ный	горный	богарный	орошае- мый				Центр	Северо- Запад
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Calosoma auropunctatum</i>						1.18± 0.242	0.39± 0.101			
<i>Carabus granulatus</i>		0.44± 0.089	1.11± 0.148							
<i>C. hampei</i>	4.68± 0.870									
<i>C. scabriusculus</i>						0.41± 0.065				
<i>Clivina fossor</i>										0.43± 0.079
<i>Broscus cephalotes</i>							0.32± 0.070		0.44± 0.081	0.29± 0.43
<i>B. semistriatus</i>				0.25± 0.053	0.35± 0.076					
<i>Bembidion lampros</i>		0.63± 0.218	1.74± 0.307							0.76± 0.161
<i>B. properans</i>	2.04± 0.524	0.64± 0.233								2.23± 0.397

Таблица 4 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>B. quadrimaculatum</i>	2.79± 0.825	0.41± 0.159						0.18± 0.017		2.22± 0.426
<i>Poecilus crenuliger</i>				0.06± 0.012	0.63± 0.108		0.29± 0.055			
<i>P. cupreus</i>	3.37± 0.706	9.25± 1.874	21.40±2. 254	0.07± 0.014	1.04± 0.219	4.72± 0.629	0.61± 0.112	2.00± 0.255	5.15± 0.827	1.59± 0.266
<i>P. puncticollis</i>				0.39± 0.055	0.39± 0.047		0.83± 0.147			
<i>P. sericeus</i>				0.52± 0.127	0.52± 0.105	0.96± 0.188	2.48± 0.426			
<i>P. versicolor</i>			2.53± 0.331							
<i>Pterostichus melanarius</i>	1.41± 0.371	1.65± 0.415	3.53± 0.236		0.36± 0.069	1.64± 0.307			3.39± 0.746	
<i>P. niger</i>									0.53± 0.065	
<i>Anchomenus dorsalis</i>	1.44± 0.270							0.32± 0.041		
<i>Agonum muelleri</i>									0.25± 0.028	
<i>Symuchus vivalis</i>										0.86± 0.153
<i>Calathus ambiguus</i>				0.09± 0.015						
<i>C. melanocephalus</i>									0.27± 0.036	1.43± 0.192
<i>Dolichus halensis</i>						0.81± 0.147				
<i>Anisodactylus signatus</i>	1.58± 0.422	1.51± 0.391	0.77± 0.089			0.79± 0.105		0.16± 0.022		

Таблица 4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Harpalus affinis</i>		0.64± 0.156	0.72± 0.103			0.50± 0.106		0.26± 0.026	0.31± 0.035	0.93± 0.184
<i>H. calceatus</i>				0.10± 0.018						
<i>H. distinguendus</i>	0.55± 0.129	0.42± 0.137				0.62± 0.124	0.46± 0.098	0.17± 0.019		
<i>H. griseus</i>								0.44± 0.067		
<i>H. rufipes</i>	0.92± 0.226	0.74± 0.205	0.99± 0.138	0.33± 0.058	11.32 ±1.454	6.04± 0.823	1.67± 0.224	4.08± 0.598	1.41± 0.393	1.44± 0.213
<i>H. serripes</i>				0.05± 0.008						
<i>Chlaenius cruralis</i>							0.64± 0.135			
<i>Brachinus costatus</i>					0.40± 0.089		0.65± 0.097			
<i>B. crepitans</i>	0.52± 0.143									
<i>B. ganglbaueri</i>	1.94± 0.536							0.19± 0.0203		
Динамическая плотность всех доминирующих видов жужелиц	21.24± 2.073	16.33± 2.847	32.79± 3.147	1.86± 0.290	15.01± 2.923	17.67± 2.587	8.34± 0.714	7.80± 1.107	11.75± 1.619	12.18± 2.001
Динамическая плотность комплекса всех видов жужелиц	23.44± 2.291	19.23± 2.998	35.49± 3.015	2.04± 0.313	17.20± 2.502	18.92± 1.636	9.38± 0.794	8.06± 1.125	12.36± 1.522	13.83± 2.607
Показатель разнообразия Шеннона	2.31	1.76	1.44	2.03	1.28	1.98	2.16	1.53	1.61	1.08
Показатель концентрации доминирования Симпсона	0.10	0.27	0.39	0.16	0.45	0.17	0.12	0.32	0.26	0.21



Абсолютная высота (м) и показатель увлажненности - ГТК Селянинова

Рис. 5. Влияние высотной зональности и влагообеспеченности на число видов и среднюю динамическую плотность комплексов видов жуэлиц агроценоза картофеля Закарпатя.

▭ Число видов

—◇— Средняя уловистость

А, Б и В - низинный, предгорный и горный агроклиматический район (зона)

ных полях в горах Карпат связана, на наш взгляд, с двумя причинами. По мере подъема в горы снижается как общее число видов карабид, что согласуется с материалами В.И. Пономарчук (1964), занимавшейся эколого-фаунистическим изучением жужелиц Закарпаття, так и плотность большинства из них. Однако у некоторых, чаще всего эврибионтных видов, например у *Poecilus cupreus* и *Pterostichus melanarius*, являющихся доминантами и в низинной зоне, с увеличением абсолютной высоты наблюдается инверсия динамической плотности; она не падает, как у большинства других видов, а стремительно нарастает в 4-5 и более раз. За счет же высокой плотности этих видов, суммарная доля которых на картофельных полях в горном районе Закарпаття превышает 70%, резко возрастает и плотность карабидо-комплекса картофельного поля всей зоны. Так как оба этих вида являются активными энтомофагами колорадского жука, то высотная инверсия их плотности имеет особое значение.

В экологии, в том числе и в агроэкологии, для характеристики группы или сообщества широко применяется расчет показателей видового разнообразия. В нашей работе используются 2 таких показателя – концентрации доминирования Симпсона и общего разнообразия Шеннона (рис. 6 и табл. 4), рассматриваемых в ряду роста увлажненности различных территорий. Как видно из рисунка 6, по мере роста ГТК выше 1.2 наблюдается резкий рост показателя концентрации доминирования, что связано со сверхдоминированием немногих, как правило, эврибионтных видов. Например, в двух самых влажных регионах – на Черноморском побережье Кавказа и в горном районе Закарпаття на картофельных полях доминируют по 3 вида жужелиц, которые концентрируют, соответственно, 81 и 77% особей карабид. Показатель Шеннона, объединяющий в своем выражении видовое разнообразие и равномерность распределения особей между видами, при ГТК более 1.2 снижается.

Сравнение показателей средней динамической плотности и численности жужелиц на полях картофеля проводилось в низинном районе Закарпаття (Коваль, 1999). В таблице 5 представлены данные, полученные при помощи почвенных ловушек и при разборе стандартных почвенных проб (Гиляров, 1941). В большинстве случаев виды являются доминантами или субдоминантами при обоих методах учета, и лишь в некоторых – при одном. Именно эти жужелицы составляют ядро карабидокомплекса картофельных полей низинной зоны Закарпаття, так как на их долю приходится 92.0% от собранных почвенными ловушками особей и 81.6% от всех особей в почвенных пробах. Плотность доминантных и субдоминантных видов за период вегета-

Таблица 5

Средние плотности (динамическая и абсолютная) доминирующих видов жуужелиц картофельных полей низинной зоны Закарпатья (Великая Бакта, 1979–1981 гг.)

Вид	Почвенные ловушки		Почвенные пробы	
	уловистость, экз. на 10 ловушко-суток	доля от общего количества жуужелиц, %	средняя плотность, экз. на м ² ($\bar{x} \pm S_x$)	доля от общего количества жуужелиц, %
<i>Carabus hampei</i>	4.68±0.870	19.97	0.29±0.123	4.24
<i>Bembidion properans</i>	2.04±0.524	8.70	0.65±0.211	9.50
<i>B. quadrimaculatum</i>	2.79±0.825	11.90	1.14±0.415	16.67
<i>Poecilus cupreus</i>	3.37±0.706	14.38	0.49±0.162	7.16
<i>Pterostichus melanarius</i>	1.41±0.371	6.02	0.36±0.155	5.26
<i>Anchomenus dorsalis</i>	1.44±0.270	6.14	0.32±0.128	4.68
<i>Anisodactylus signatus</i>	1.58±0.422	6.74	0.58±0.260	8.48
<i>Harpalus affinis</i>	0.33±0.076	1.41	0.15±0.064	2.19
<i>H. distinguendus</i>	0.55±0.129	2.35	0.21±0.076	3.07
<i>H. rufipes</i>	0.92±0.226	3.92	1.26±0.322	18.42
<i>Brachinus crepitans</i>	0.52±0.143	2.22	0.04±0.015	0.58
<i>B. ganglbaueri</i>	1.94±0.536	8.27	0.09±0.041	1.32
Всего:				
по доминирующим видам	21.57±2.129	92.02	5.58±0.921	81.58
по комплексу жуужелиц	23.44±2.291	100.00	6.84±1.516	100.00

ции картофеля в среднем составляла 5.58 ± 0.921 экз./м², а всех видов жужелиц – 6.84 ± 1.516 экз./м² (Коваль, 1999).

О значении жужелиц в агроценозе картофельного поля можно судить по данным о биомассе наиболее многочисленных видов этих жуков, непосредственно связанной с их пищевыми потребностями. В низинной зоне Закарпатья средняя биомасса живых особей доминантных и субдоминантных видов жужелиц картофельных полей за период с 1979 по 1981 гг. в среднем составила 583.7 ± 96.37 мг/м², а по всему комплексу жужелиц – 716.5 ± 158.78 мг/м² (Коваль, 1999). При этом наибольшей биомассой обладал *Carabus hampei* – 256.9 ± 108.95 мг/м², что связано с его большими размерами и средним весом одной особи 885.8 мг. Кроме этого вида, важнейшими энтомофагами являются *Pterostichus melanarius*, *Harpalus rufipes* и *Poecilus cupreus*, также обладающие большим весом (170.8, 111.1 и 84.7 мг). Средняя биомасса этих жужелиц составляла 140.0 ± 96.37 , 61.5 ± 26.47 и 41.5 ± 13.72 мг/м², соответственно

В условиях Ленинградской области было проведено изучение структуры комплексов жужелиц агроценоза картофеля при различных почвенных условиях (Коваль, Гусева, 2008). Средняя динамическая плотность комплекса жужелиц на супесчаных почвах превысила этот показатель на глинистых почвах почти в 1.5 раза. Видимо, меньшая уловистость жужелиц на суглинистых почвах объясняется последствием избыточного увлажнения, в частности, затоплением борозд картофеля. Динамические плотности отдельных видов жужелиц на полях картофеля на различных по механическому составу почвах значительно различаются. Например, уловистость жужелицы *Bembidion lampros* на полях картофеля на супесчаной почве в среднем за 3 года составила 0.8 экз. на 10 ловушко-суток, тогда как на суглинистой почве этот показатель был в 10 раз ниже. Другой представитель этого рода – *B. gilvipes* предпочитает суглинистые почвы; его уловистость на полях картофеля здесь в среднем за 3 года составила 0.6 экз. на 10 ловушко-суток, а на супесчаных почвах – только 0.2. На суглинистых почвах чаще встречается и жужелица *Pterostichus melanarius*. На полях картофеля на суглинистых почвах в среднем за 3 года наблюдений уловистость этого вида составила 0.6 экз. на 10 ловушко-суток, а на супесчаных – только 0.05. Эти данные подтверждают выводы об особенностях биотопического распределения карабид, полученные ранее другими исследователями (Heydemann, 1955; Lindroth, 1945, 1985, 1986; Pawłowski, 1974; Александрович, 1982, 1991, и др.).

В условиях Ленинградской области наибольшие показатели динамической плотности жужелиц на полях картофеля на суглинистой

почве отмечены для *Poecilus cupreus*, *Harpalus rufipes* и *Bembidion gilvipes*, а на супесчаной почве – для *Bembidion properans*, *B. quadrimaculatum* и *P. cupreus*. Суглинистые почвы в условиях Северо-Запада России в целом являются менее благоприятными для комплекса жужелиц. На полях картофеля с такими почвами наблюдается как более низкая суммарная динамическая плотность этих жесткокрылых, так и более низкие показатели общего видового разнообразия Шеннона (0.88 для суглинков и 1.08 для супесей).

2.4. Особенности гигропреферендума жужелиц

Подробное изучение особенностей почвы как среды обитания насекомых впервые было проведено М.С. Гиляровым (1949). В этой работе почва рассматривается как возможная среда перехода от водного образа жизни к наземному. При переходе из воды к обитанию в почве организм оказывается подверженным не только тем же физическим факторам, которые влияют на него и в воде, но и такому изменяющемуся жизненно важному фактору как влажность. Как было показано Э.К. Гринфельдом (1948), именно влажность играет ведущую роль при распределении по биотопам насекомых-герпетобионтов – жужелиц, мертвоедов и др. В дальнейшем для жужелиц это было показано и другими исследователями (Белусов, 1987; Любечанский, 1998, и др.). Характеристики отдельных видов жужелиц по предпочитаемой ими влажности (гигропреферендуму) представлены в таблице 2.

Значительная часть видов жужелиц (37.9% от зарегистрированных на полях картофеля в европейской части России и на сопредельных территориях) по своему гигропреферендуму относится к группе мезофилов (рис. 7). Среди видов жужелиц, доминирующих на полях картофеля в одном или нескольких регионах, к группе мезофилов относится большинство – 60.6%. При этом необходимо учитывать, что к группе мезофилов нами были отнесены и более или менее эврибионтные виды карабид с широким спектром требований к условиям окружающей среды: *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*, *Harpalus rufipes*.

Второй по величине группой жужелиц на полях картофеля являются мезогигрофилы. Вместе с гигрофилами они составляют 37.9% от общего количества видов и 18.4% от числа доминирующих видов жужелиц. Доля ксерофилов и мезоксерофилов на полях картофеля составляет только 25.8% от общего числа видов и 21.0% от числа доминирующих видов жужелиц (рис. 7).

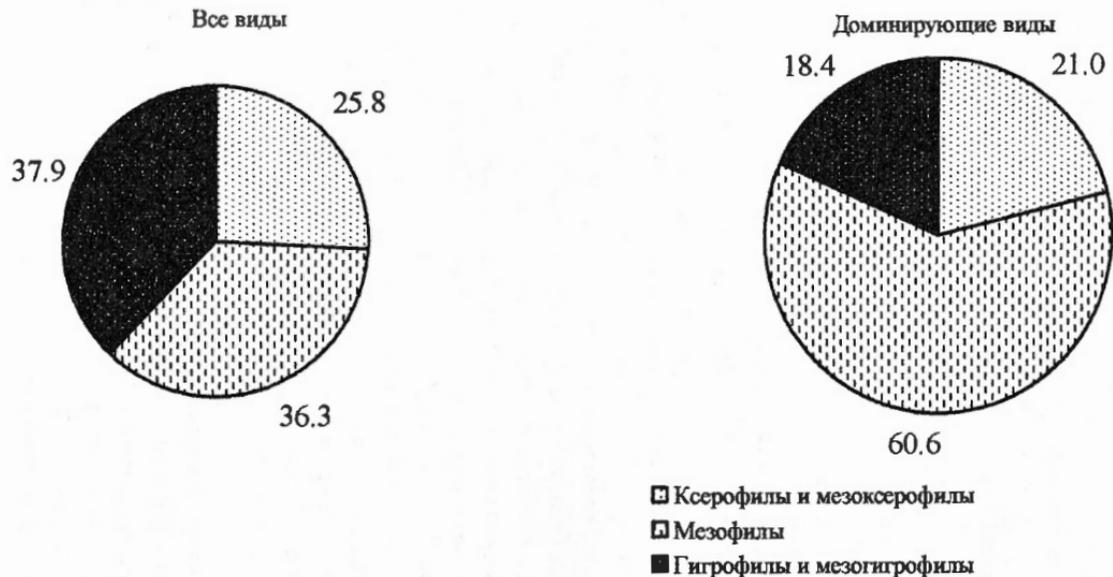


Рис. 7. Экологическая структура (в %) по гигропреферендуму комплексов видов жуелиц агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий (обобщенные данные по всем регионам).

Рассмотрим результаты исследований, проведенных в низинных зонах различных регионов (рис. 8). По мере роста увлажненности (от 0.6 до 2.1) происходит увеличение доли видов жукелиц гидрофильного комплекса (гидрофилов и мезогидрофилов) с 0 в Крыму до 37.8% в Сочи. В наиболее сухом регионе наших исследований – предгорной части Крыма – жукелицы гидрофильного комплекса встречались только на орошаемых участках. Доля видов ксерофильного комплекса по мере роста увлажненности сокращается, соответственно, с 50.0 до 6.6%, а доля мезофилов изменяется незначительно – с 45.8 до 55.6%.

Ситуация в Закарпатье имеет свои особенности (рис. 9). Резких отличий в экологической структуре по гидропреферендуму между комплексами жукелиц отдельных агроклиматических районов мы не наблюдали, однако с поднятием в горы происходит небольшое уменьшение доли видов ксерофильного комплекса (с 12.6 до 7.3%). В низинном районе, являющемся частью Притисенской низменности, имеется большое количество гидрофитных биотопов, что отражается на экологической структуре комплексов жукелиц. Доля гидрофильных видов достигает здесь 50%, что выше, чем в районах Закарпатья с более влажным климатом – предгорном и горном. Доля мезофилов в низинном районе необычно низкая (37%), а в предгорьях и в горах она находится на уровне большинства других регионов (46.3-50.0%).

Одним из существенных факторов, влияющих на влажность почвы, является гранулометрический (механический) состав, определяющий ее влагоудерживающую способность (Estimating..., 1989). Так, песчаные почвы по сравнению с глинистыми характеризуются меньшей влажностью и низкой влагоудерживающей способностью. На различных типах почв, при различных почвенных условиях формируются и различные системы биоценозов. Это было показано Гейдемано (Heydemann, 1955) при сравнении видового разнообразия жукелиц полей с глинистыми и песчаными почвами на территории Германии.

На Северо-Западе России (в Ленинградской области) в агроценозе картофеля нами за 4 года исследований обнаружено 58 видов жукелиц. Несмотря на сходное общее число видов, обитающих на полях картофеля с различными почвенными условиями (41 и 42 вида), наблюдаются значительные отличия в экологической структуре комплексов жукелиц по гидропреферендуму (Коваль, Гусева, 2008). Комплекс жукелиц, обитающих на супесчаных почвах, является более ксерофильным, а комплекс жукелиц, обитающих на суглинистых почвах – более гидрофильным. Коэффициент фаунистического сход-

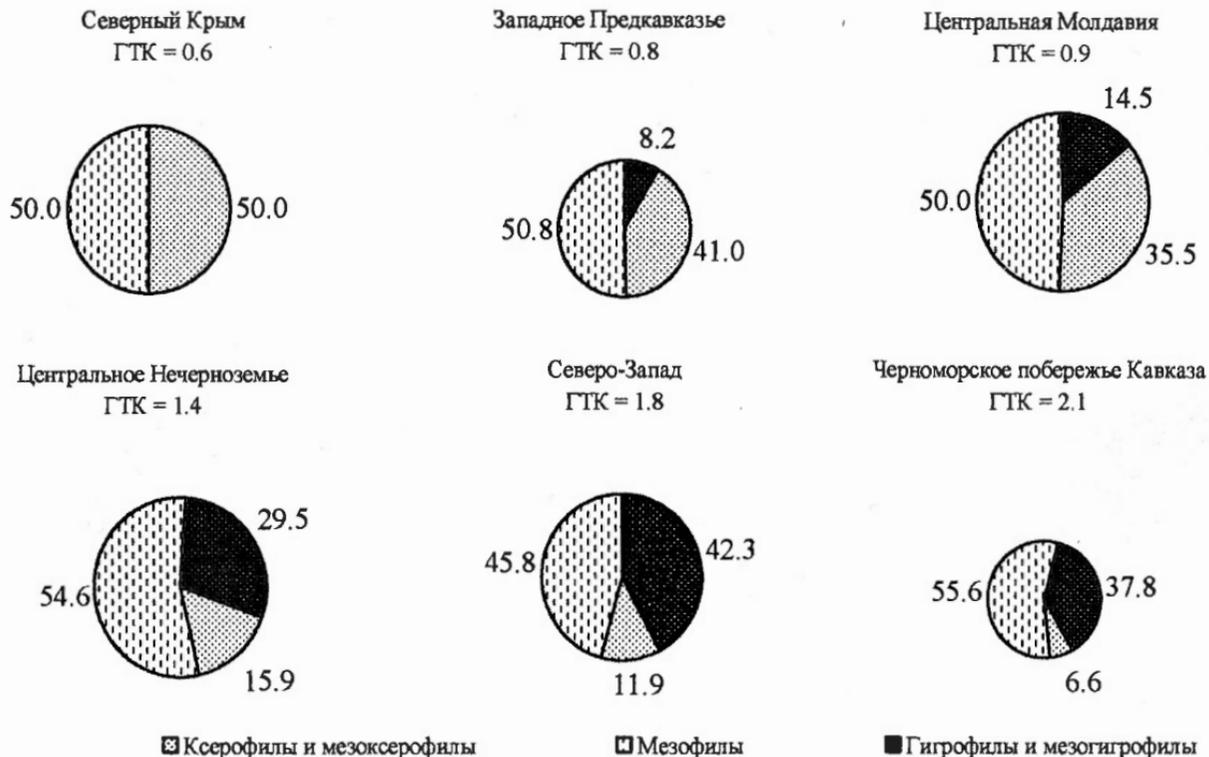


Рис. 8. Экологическая структура (в %) по гигропреферендуму комплексов видов жужелиц агроценоза картофеля низинных зон различных регионов.

Агроклиматические районы



Рис. 9. Экологическая структура (в %) по гигропреферендуму комплексов видов жуужелиц картофельных полей различных агроклиматических районов (зон) Закарпатья.

ства Жаккара между комплексами жуужелиц на полях с различными по механическому составу почвами составил только 43.1%. Анализ структуры комплексов жуужелиц таких полей показал, что состав мезофилов является наиболее стабильным; 14 видов жуужелиц этого комплекса (60.9%) регистрировались на полях картофеля с различными почвами. Наибольшие отличия выявлены в видовом составе гигрофилов, ксерофилов и мезоксерофилов (рис. 10). Большинство видов жуужелиц-гигрофилов, обитающих в агроценозах Ленинградской области, предпочитает суглинистые почвы. Типичные ксерофилы, предпочитающие легкие почвы (*Cicindela hybrida* и *Harpalus tardus*), встречались только в агроценозе картофеля на супесчаных почвах. Там же отмечен достаточно богатый по видовому составу комплекс мезоксерофилов – 7 видов.

На полях картофеля в Ленинградской области было проведено сравнение уловистости жуужелиц, относящихся к различным группам гидропреферендума (Коваль, Гусева, 2008). Оказалось, что большинство пойманных жуужелиц относится к группе мезофилов (табл. 6), основу которой (по своему обилию) составляли относительно эврибионтные виды: *Harpalus rufipes*, *H. affinis*, *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*, *Calathus melanocephalus*, *Bembidion properans*, *B. lampros* и

Таблица 6
Обилие жуужелиц с различным гидропреферендумом на полях картофеля (Ленинградская область, 2003–2006 гг.)

Группа гидропреферендума	Средняя уловистость, особей на 10 ловушко-суток	
	суглинистая почва (пос. Ушаки)	супесчаная почва (д. Меньково)
Ксерофилы	0	0.03/0.2
Мезоксерофилы	0.01/0.1	0.77/5.6
Мезофилы	7.60/82.4	12.02/86.7
Мезогигрофилы	1.70/15.6	1.04/7.5
Гигрофилы	0.18/1.9	0

Примечание. Данные по экологической структуре представлены в виде дроби, в числителе которой – уловистость жуужелиц, а в знаменателе – их доля от всех жуужелиц (в % от общего количества собранных особей).

V. quadrimaculatum. Превалирование эврибионтных видов среди доминирующих жуужелиц агроценоза картофеля характерно и для других регионов.



Рис. 10. Экологическая структура (в %) по гигропреферендуму комплексов видов жуужелиц картофельных полей при различных почвенных условиях (Ленинградская обл., 2003–2006 гг.)

Гигрофильные виды, встречающиеся на полях картофеля Северо-Запада только на суглинистой почве, составляли менее 2% от общего количества пойманных жулициц. Доля мезогигрофилов на суглинистой почве в 2 раза превышала аналогичный показатель на супесчаной почве. Доля ксерофилов и мезоксерофилов на полях картофеля на супесчаных почвах (д. Меньково) составляла существенную часть карабидокомплекса – 5.8%, а на суглинистых почвах (пос. Ушаки) – только 0.1% (табл. 6). На суглинистых почвах наблюдается более высокое обилие некоторых видов жулициц, в частности таких важных энтомофагов колорадского жука (см. гл. 3), как *Pterostichus melanarius* и *Poecilus cupreus*. Различия по влажности и влагоудерживающей способности почвы приводят к изменению стациального распределения видов карабид с узким диапазоном требований к условиям окружающей среды. Так, некоторые гигрофильные и мезогигрофильные виды жулициц встречаются на полях картофеля на суглинистых почвах, а на супесчаных почвах предпочитают поля многолетних трав.

Таким образом, при различных почвенных условиях (по механическому составу, влажности, влагоудерживающей способности) на картофельных полях Северо-Запада России формируются комплексы жулициц, отличающиеся не только видовым составом и динамической плотностью, но и структурой доминирования, что связано с особенностями гигропреферендума отдельных видов.

3. Жулицицы как энтомофаги колорадского жука

3.1. Трофические связи жулициц агроценоза картофеля

Всех жулициц картофельных полей по пищевой специализации можно разделить на три группы: хищные виды (зоофаги), виды со смешанным типом питания (миксофаги) и растительноядные виды (фитофаги). Каждая из этих групп в свою очередь подразделяется на несколько подгрупп (Крыжановский, 1983). В настоящей работе более мелкое дробление указанных трех групп, на наш взгляд, вряд ли целесообразно, так как мы рассматриваем трофические связи жулициц на картофельных полях, а большинство видов жулициц в данном агроценозе играют положительную хозяйственную роль. По нашим данным, даже жулицицы-фитофаги никогда (даже в экстремальных условиях при отсутствии влаги) не используют в пищу растения картофеля, а только поедают отдельные органы (вегетативные или генеративные) сорных растений. Значительная же часть остальных жулициц (зоофагов и миксофагов) может питаться колорадским жуком.

Говоря о пищевой специализации жужелиц, необходимо отметить способность отдельных (возможно, что и многих) особей растительноядных жужелиц питаться животной пищей не только в личиночной фазе, в которой сдвиг в сторону зоофагии у всех жужелиц более значительный по сравнению с имаго, но и во взрослой фазе (Шуровенков, 1962; Коваль, 1999). Так, мы наблюдали поедание личинок младших возрастов колорадского жука жужелицей *Amara similata* Gyll., относимой некоторыми авторами (Кочетова, 1936) к “чистым” фитофагам. На наш взгляд, представители рода *Amara*, во всяком случае большинство из них, должны быть отнесены к миксофагам. Следует отметить и зарегистрированный нами на картофельном поле в Молдавии (окрестности гор. Кишинева, лето 1983 г.) факт поедания жужелицей-фитофагом *Zabrus spinipes* F. личинки IV возраста колорадского жука. Это подтверждает мнение о том, что фитофагия таких растительноядных жужелиц не является облигатной. Впрочем, сходная ситуация наблюдается и в группе “облигатных хищников” (Шуровенков, 1973). Отмечено, например, надкусывание стеблей растений жужелицей *Calosoma auropunctatum* Hbst. (Адашкевич, 1972), а также питание представителей рода *Carabus* кусочками яблока, сочными плодами вишни и земляники (Scherney, 1959; Malausa, 1977). В наших опытах с *Carabus hampei* Küst. жуки тоже охотно поедали падалицу яблок, правда, при обязательном ее предварительном разрезании. Таким образом, старое мнение о том, что хищные жужелицы вовсе не питаются растительной пищей и не могут перейти на нее даже при полном отсутствии своих жертв (Аверин, 1939), не совсем верно. Возможно, при наличии животного корма (особенно при его избытке) хищники действительно не переходят на растительный корм. Но при отсутствии животной пищи, особенно при дефиците влаги, даже такие хищники, как представители родов *Carabus*, *Calosoma* и др., могут перейти на растительный корм, находящийся в приемлемой для них форме (например, поврежденные сочные плоды). В этом случае растительный материал является для жужелиц запасной или аварийной пищей (Scherney, 1959).

Рассматривая трофическую специализацию жужелиц, необходимо отметить, что границы между типами питания этих жуков весьма расплывчаты и условны не только у разных видов, но даже в пределах отдельных видов. Например, пищевую специализацию *Poecilus cupreus* надо рассматривать в сезонном аспекте, так как ранней весной в его рационе преобладает растительная пища, а летом – животная (Skuhravý, 1959). Мы рассматриваем данный вид в качестве зоофага, так как на полях картофеля в период вегетации этой культуры почти

вся его пища была животного происхождения. Если же рассматривать трофические связи некоторых миксофагов из подтрибы *Stenolophina* (представители родов *Stenolophus*, *Acupalpus* и др.), то можно отметить их большую склонность к зоофагии, сапрофагии и некрофагии (Шарова, 1981).

На основании вышеизложенного, 232 вида жужелиц картофельных полей европейской части России и сопредельных территорий были разделены нами на три основных группы. Фитофагами являются представители родов *Ophonus*, *Zabrus* и *Acinopus* (всего 12 видов), миксофагами – представители родов *Amara*, *Stenolophus*, *Acupalpus*, *Anthraxus*, *Anisodactylus*, *Diachromus*, *Harpalus* и *Microderus* (51 вид), а зоофагами – представители родов *Cylindera*, *Cicindela*, *Calosoma*, *Carabus* и др. (всего 43 рода, включающие 169 видов). Таким образом, на долю фитофагов приходится 5.2% обнаруженных видов жужелиц, миксофагов – 22.0% и зоофагов – 72.8%, то есть хищничество или смешанный тип питания характерны для подавляющего большинства видов, отмеченных на картофельных полях.

3.2. Сравнительная оценка жужелиц как энтомофагов колорадского жука на полях картофеля в различных регионах

Для изучения роли жужелиц как энтомофагов колорадского жука на полях картофеля во всех регионах исследований был проведен серологический анализ особей карабид на наличие белков колорадского жука (табл. 7). Всего проанализирован 171 вид жужелиц, из которых 106 дали положительную реакцию на белки колорадского жука. Самая большая доля видов жужелиц, питавшихся вредителем, отмечена в Западном Предкавказье – 81.4% и в горном районе Закарпатья – 79.5% от числа анализируемых видов. Наименьшая доля видов жужелиц, питавшихся колорадским жуком, отмечена в Ленинградской области – 26.5%.

Как показали результаты серологического анализа, активно питались колорадским жуком крупные хищники из родов *Calosoma*, *Carabus* и *Broscus*. Именно для них характерна самая большая доля особей, потреблявших этого листоеда в полевых условиях (табл. 8). Так, в Западном Предкавказье колорадским жуком питались 95.4% особей *Calosoma auro-punctatum* и 98.3% особей *Broscus cephalotes*, а в низинной зоне Закарпатья – 92.6% особей *Carabus hampei*. Однако эти виды являлись массовыми на полях картофеля лишь в одном или нескольких регионах наших исследований.

Таблица 7

Результаты серологического анализа жужелиц картофельных полей различных регионов России и сопредельных территорий на наличие белков колорадского жука (сводные данные)

Регион		Виды жужелиц			Жужелицы, давшие положительные реакции на белки колорадского жука		
		всего	число анализи- рованных	доля анализи- рованных от всех, %	число видов	доля видов, %	
						от числа анализированных	от всех
Закарпатье, р-н	низинный	111	86	77.5	53	61.6	47.7
	предгорный	66	53	80.3	38	71.7	57.6
	горный	41	39	95.1	31	79.5	75.6
Сев Крым, участок	богарный	30	23	76.7	12	52.2	40.0
	орошаемый	38	26	68.4	17	65.4	44.7
Центральная Молдавия		76	65	85.5	48	73.8	63.2
Западное Предкавказье		61	43	70.5	35	81.4	57.4
Черноморское побережье Кавказа		45	32	72.7	21	65.6	46.7
Центральное Нечерноземье		44	34	77.3	14	41.2	31.8
Северо-Запад		42	34	81.0	9	26.5	21.4
Все регионы (обобщенные данные)		232	171	73.7	106	62.0	45.7

Таблица 8

Доля (%) особей доминирующих видов жувелиц полей картофеля различных регионов, питавшихся колорадским жуком (данные серологического анализа)

Вид	Закарпатье, агроклиматический район			Северный Крым, участок		Центральная Молдавия	Западное Предкавказье	Черноморское побережье Кавказа	Нечерно- земная зона России	
	низи- нный	предгор- ный	горный	богар- ный	орошае- мый				Центр	Северо- Запад
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Calosoma auropunctatum</i>						81.8	95.4			
<i>Carabus granulatus</i>		43.1	27.5							
<i>C. hampei</i>	92.6									
<i>C. scabriusculus</i>						77.4				
<i>Clivina fossor</i>										0
<i>Broscus cephalotes</i>							98.3		64.7	42.3
<i>B. semistriatus</i>				82.5	86.7					
<i>Bembidion lampros</i>		10.3	6.4							0
<i>B. properans</i>	15.7	9.1								0
<i>B. quadrimaculatum</i>	5.8	8.0						2.21		0
<i>Poecilus crenuliger</i>				44.8	39.7		62.3			
<i>P. cupreus</i>	74.3	59.1	40.6	54.7	43.8	85.2	91.4	54.6	32.9	21.0
<i>P. puncticollis</i>				42.9	24.3		57.6			

Таблица 8 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>P. sericeus</i>				69.1	45.5	78.6	84.4			
<i>P. versicolor</i>			27.8							
<i>Pterostichus melanarius</i>	86.2	77.4	69.3		61.6	93.5			47.6	
<i>P. niger</i>									53.1	
<i>Anchomenus dorsalis</i>	51.7							41.2		
<i>Agonum muelleri</i>									34.5	
<i>Synuchus vivalis</i>										0
<i>Calathus ambiguus</i>				73.4						
<i>C. melanocephalus</i>									29.4	11.9
<i>Dolichus halensis</i>						89.8				
<i>Anisodactylus signatus</i>	28.8	21.6	15.3			43.7		16.9		
<i>Harpalus affinis</i>		21.5	15.9			29.8		21.3	11.7	0
<i>H. calceatus</i>				0						
<i>H. distinguendus</i>	24.2	17.1				39.0	35.2	15.1		
<i>H. griseus</i>								25.0		
<i>H. rufipes</i>	63.5	54.9	34.6	79.7	38.3	72.0	86.2	43.4	27.8	15.2
<i>H. serripes</i>				0						
<i>Chlaenius cruralis</i>							53.4			
<i>Brachinus costatulus</i>					12.8		27.3			
<i>B. crepitans</i>	9.8									
<i>B. ganglbaueri</i>	5.6							16.4		

Средние по размеру жужелицы-зоофаги (представители родов *Pterostichus*, *Poecilus*, *Calathus*) также питались колорадским жуком на полях картофеля, баклажанов и томатов во всех местах проведения наших исследований (Коваль, 1999, 2007). Среди доминирующих видов, относящихся к перечисленным родам, как правило, большая часть особей питалась колорадским жуком. К этой группе относится, в частности, *Poecilus cupreus*, являющийся массовым в агроценозах всех изученных нами географических районов (Коваль, Белоусов, 2001); доля его особей, питавшихся колорадским жуком, в зависимости от региона изменялась от 21.0% до 91.4% (табл. 8).

Среди средних по размеру жужелиц-миксофагов наиболее активными энтомофагами колорадского жука, по результатам серологического анализа, оказались два вида – *Harpalus rufipes* и *Anisodactylus signatus* (табл. 8). Первый из них заслуживает первостепенного внимания, так как широко распространен в агроценозах, и доля его особей, питавшихся колорадским жуком на полях картофеля в Западном Предкавказье, достигала 86.2%. Результаты серологического анализа материала, собранного в 1998 г. на полях картофеля в Восточной Румынии, показали, что колорадским жуком там питались 91.7% особей *H. rufipes*. Жужелицы этого вида активно питались колорадским жуком и на других пасленовых культурах. в Центральной Молдавии на полях баклажанов это делали 67.9% проанализированных особей, а на полях томатов – 53.8% (Коваль, 2007).

Следует отметить способность некоторых жужелиц-миксофагов подниматься вверх по различным растениям (Scherney, 1959; Пучков, 1988, и др.). При работе на картофельных полях и на полях овощных пасленовых культур нами было отмечено поднятие жужелиц на растениях картофеля, баклажанов и томатов, где они питались яйцами или личинками колорадского жука. Чаще всего на растения семейства пасленовых поднимались представители триб Harpalini (из родов *Harpalus*, *Anisodactylus* и др.) и Carabini (из родов *Carabus* и *Calosoma*). Но иногда можно было наблюдать поднятие на растения (особенно на листья нижнего и среднего ярусов) и представителей родов *Poecilus*, *Pterostichus*, *Anchomenus*, *Calathus*, *Dolichus*, *Synuchus*, *Amara* и пр., относящихся к другим трибам.

Все мелкие жужелицы (представители родов *Bembidion*, *Clivina* и др.), хотя и относятся к зоофагам, питаются колорадским жуком менее активно. Это связано с тем, что они редко поднимаются на растения и могут поедать яйца колорадского жука, лишь смытые водой при поливах и естественных осадках, или же отложенные на лежащую ботву. Из этой группы энтомофагов наиболее высокий

показатель доли жужелиц, питавшихся колорадским жуком, отмечен для *Bembidion properans* – 15.7% в низинной зоне Закарпатья (табл. 8). В то же время на картофельных полях Ленинградской области фактов питания этих жужелиц колорадским жуком отмечено не было. В лабораторных условиях отмечалось активное уничтожение яиц колорадского жука жужелицами *Bembidion quadrimaculatum* (Перспективы использования..., 1975).

Необходимо учитывать, что доля жужелиц, питавшихся колорадским жуком, зависит от плотности популяции этого вредителя. Так, для *Poecilus cupreus* отмечена существенная корреляционная зависимость ($r = 0.55$) между долей особей, питавшихся вредителем, и плотностью яиц и личинок младших возрастов колорадского жука. Для *Pterostichus melanarius* существенной ($r = 0.71$) оказалась связь между долей особей, давших положительные реакции на белки листоеда, и плотностями личинок старших возрастов вредителя. Для *Harpalus rufipes* самая высокая корреляция ($r = 0.66$) была отмечена между долей особей, питавшихся вредителем, и плотностями личинок III и IV возрастов листоеда (Коваль, 2007).

Для сравнительного анализа интенсивности воздействия комплекса жужелиц на популяции колорадского жука на полях пасленовых культур в различных регионах был проведен подсчет условных коэффициентов значимости (как произведение доли питавшихся колорадским жуком особей на их среднюю динамическую плотность) доминирующих видов жужелиц и их комплексов (табл. 9). Подобный подсчет проводился и ранее, например, для оценки трофической связи пауков с вредной черепашкой (Титова, Егорова, 1978).

Проведенные нами расчеты показали (рис. 11), что наибольшее воздействие на популяции колорадского жука жужелицы оказывали в Центральной Молдавии (условный коэффициент равен 1341), а также в Закарпатье (низинном и горном агроклиматических районах). Минимальное воздействие на популяцию колорадского жука жужелицы оказывали в Северо-Западном регионе (условный коэффициент – 84).

Подсчет суммы условных коэффициентов для отдельных видов по всем зонам исследований позволил выявить наиболее активных энтомофагов колорадского жука (рис. 12). Ими оказались *Poecilus cupreus* (сумма условных коэффициентов равна 2485), *Harpalus rufipes* (1409), а также *Pterostichus melanarius* (831) и *Carabus hampei* (433). Другие виды карабид, такие как *Broscus cephalotes*, *B. semistriatus*, *Carabus granulatus*, *C. scabriusculus*, хотя и активно питаются колорадским жуком, но из-за низкой плотности в большинстве регионов или

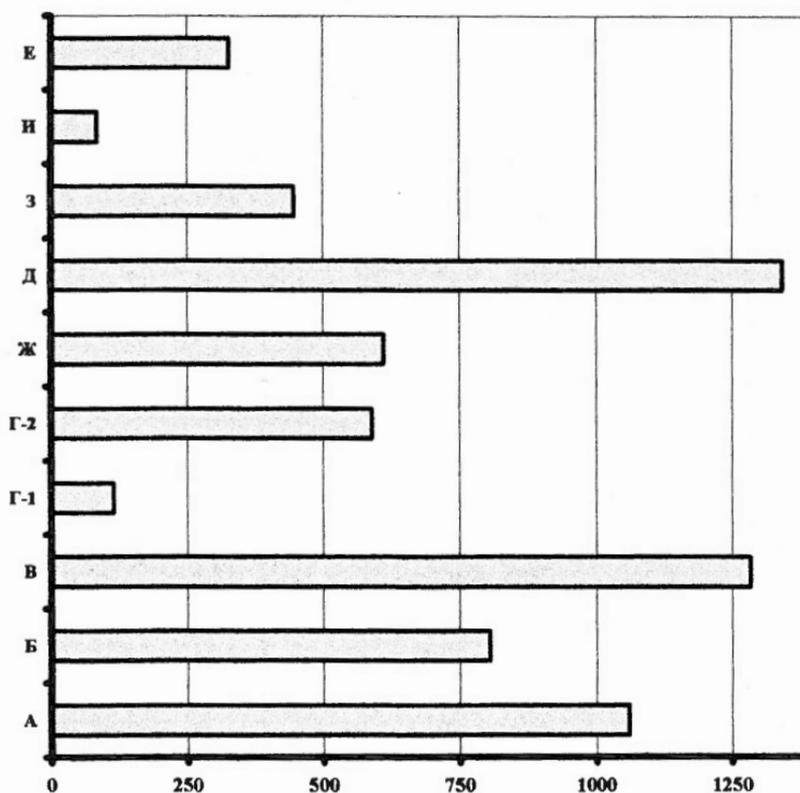


Рис. 11. Сравнительная оценка доминирующих видов жужелиц полей картофеля различных регионов по условному коэффициенту значимости как энтомофагов колорадского жука.

А, Б и В – низинный, предгорный и горный агроклиматический район (зона) Закарпатья; Г-1, Г-2 – Северный Крым (богарный и орошаемый участки); Ж – Западное Предкавказье; Д – Центральная Молдавия; З – Центральное Нечерноземье; Е – Черноморское побережье Кавказа; И – Северо-Запад.

Таблица 9

Сравнительная оценка по условному коэффициенту значимости как энтомофагов колорадского жука доминирующих видов жужелиц полей картофеля различных регионов

Вид	Закарпатье, агроклиматический район			Северный Крым, участок		Центральная Молдавия	Западное Предкавказье	Черноморское по- бережье Кавказа	Нечерно- земная зона России	
	низин-ный	предгор-ный	горный	богарный	орошае-мый				Центр	Северо- Запад
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Calosoma auropunctatum</i>						97	37			
<i>Carabus granulatus</i>		19	31							
<i>C. hampei</i>	433									
<i>C. scabriusculus</i>						32				
<i>Broscus cephalotes</i>							31		28	12
<i>B. semistriatus</i>				21	30					
<i>Bembidion lampros</i>		6	11							0
<i>B. properans</i>	32	6								0
<i>B. quadrimaculatum</i>	16	3						2		0
<i>Poecilus crenuliger</i>				3	25		18			
<i>P. cupreus</i>	250	547	869	4	46	402	56	109	169	33
<i>P. puncticollis</i>				17	8		48			

Таблица 9 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>P. sericeus</i>				36	20	75	209			
<i>P. versicolor</i>			70							
<i>Pterostichus melanarius</i>	122	128	245		22	153			161	
<i>P. niger</i>									28	
<i>Anchomenus dorsalis</i>	74							13		
<i>Agonum muelleri</i>									9	
<i>Calathus ambiguus</i>				7						
<i>C. melanocephalus</i>									8	17
<i>Dolichus halensis</i>						73				
<i>Anisodactylus signatus</i>	46	33	12			35		3		0
<i>Harpalus affinis</i>		14	11			15		6	4	0
<i>H. distinguendus</i>	13	7				24	16	3		
<i>H. griseus</i>								11		
<i>H. rufipes</i>	58	41	34	26	433	435	144	177	39	22
<i>Chlaenius cruralis</i>							34			
<i>Brachinus costatulus</i>					5		18			
<i>B. crepitans</i>	5									
<i>B. ganglbaueri</i>	11							3		
Итого по комплексу доминирующих видов	1060	804	1283	114	589	1341	611	327	446	84

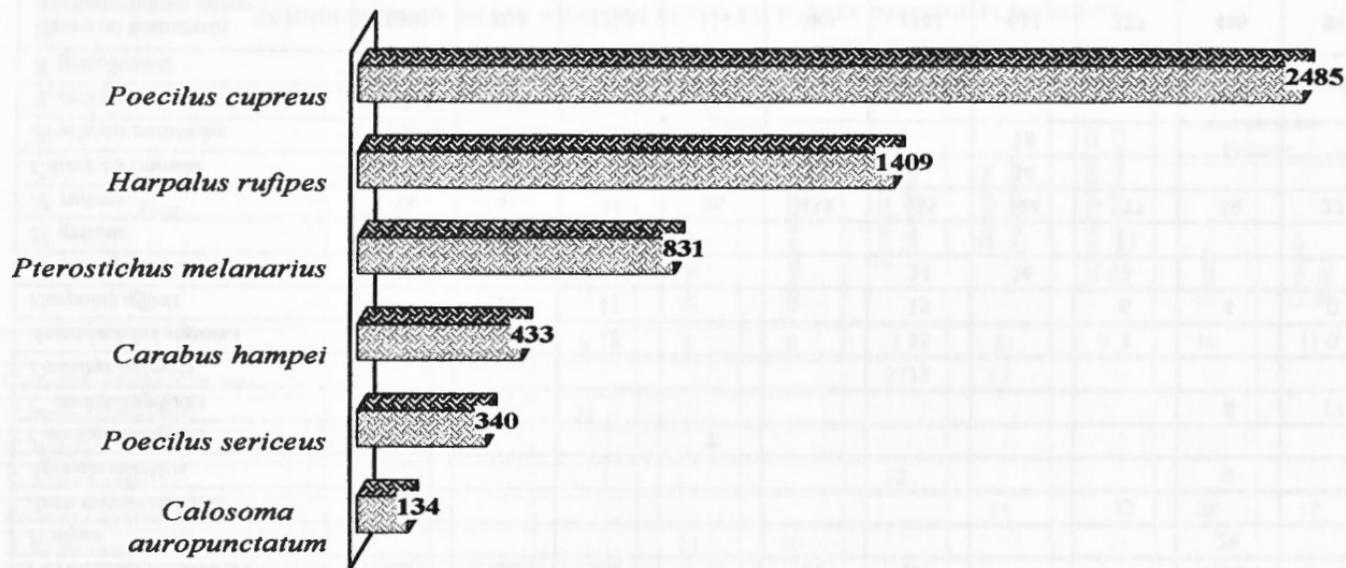


Рис. 12. Сравнение основных видов жужелиц – энтомофагов колорадского жука по сумме условных коэффициентов значимости в агроценозе картофеля всех регионов.

ограниченности распространения имеют небольшое суммарное значение как энтомофаги этого вредителя.

3.3. Адаптация жужелиц к питанию колорадским жуком

Как было показано Н.Ф. Мейер и З.А. Мейер (1946) для специализированного хищника тлей *Chrysoperla carnea* Steph. (= *Chrysopa vulgaris* Schr.), при появлении в Средней Азии нового для этой златоглазки корма – червеца Комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.) происходит дивергенция биологических форм внутри этого вида. При этом появляются формы, личинки которых адаптированы к питанию новым для них видом жертвы. В дальнейшем была показана адаптация указанного вида златоглазки и к питанию проникшим в Европу колорадским жуком (Шувахина, 1975). По мнению Г.В. Гусева (1991), аборигенные европейские виды энтомофагов, принадлежащие к различным систематическим группам, приспособляются к питанию колорадским жуком, когда этот вид жертвы оказывается массовым и доступным для нападения.

Адаптируются к питанию новым вредителем и широкие полифаги – жужелицы. По мнению А.В. Присного (1984), многоядность карабид характеризуется отсутствием предпочтения определенных жертв, их последовательной сменой в рационе, а также пространственным разнообразием доминирующих в рационе жужелиц жертв. Этим автором получены интересные данные о ходе процесса привыкания хищников, в том числе и жужелиц, к питанию колорадским жуком. Он считает, что на всех стадиях своего развития колорадский жук является для жужелиц “непривлекательным” кормовым объектом, благодаря средствам как пассивной (прочная кутикула имаго, выделение гемолимфы на сочленениях и в местах повреждений), так и активной защиты (захватывание челюстями ног и усиков хищника, выпускание слюны и пр.). Способность питаться колорадским жуком приобретает этими хищниками в процессе индивидуального этологофизиологического привыкания к нему, как доминирующему в агроценозе виду из числа потенциальных жертв. В агроценозе картофеля процесс такого привыкания длится у жужелиц 15-30 дней и проходит следующие периоды: неспецифичного питания (одинаковое отношение ко всем потенциальным жертвам); формирования рациона (постепенный переход к питанию доминирующим видом жертвы, то есть колорадским жуком); сформированного рациона (предпочтение доминирующего вида жертвы) (Присный, 1984). Опыты, проведенные в

1980 г. в Белгородской области, показали, что при питании личинками колорадского жука прожорливость жуков *Poecilus cupreus*, собранных во второй половине лета на картофельном поле, была на 23% выше, чем прожорливость жуков того же вида, собранных на поле кукурузы (Гусев, 1991).

Кроме онтогенетической адаптации жужелиц к питанию колорадским жуком, отбор и адаптация различных видов карабид к новому для них виду жертвы идет и на популяционном уровне. Однако это процесс длительный. Дело в том, что указанный вредитель, кроме средств пассивной и активной защиты (см. выше), обладает и ядовитой для беспозвоночных и позвоночных животных гемолимфой, содержащей токсичный высокомолекулярный белок β -лептинотарзин (Орлов и др., 1990). По нашему мнению, именно из-за токсичной гемолимфы происходила гибель или снижение плодовитости особей некоторых видов жужелиц при их принудительном питании колорадским жуком. Так, при содержании в лаборатории имаго *Poecilus cupreus* (Воронежская обл., конец 1970-х годов) и питании их преимагинальными фазами вредителя смертность жужелиц составила 65% (Лынов, 1982). В регионе, откуда происходили подопытные особи этого вида, колорадский жук на тот момент обитал не более 10-14 лет; при таком относительно кратковременном контакте популяций жужелиц с инвазионным фитофагом хищник не мог достаточно хорошо адаптироваться к питанию новой для них жертвой.

Исследования, проведенные нами с использованием серологического анализа в течение многолетнего периода адаптации местных энтомофагов к питанию колорадским жуком, позволили выявить изменения в количестве (доле) особей жужелиц, питавшихся этим вредителем в полевых условиях. Пробы для серологического анализа были получены в период с 1981 по 2005 гг.; при этом продолжительность периода обитания вредителя составляла, в зависимости от региона, от 8 лет до 41 года. Кроме того, регионы, где проводились наши исследования, различались по суммарному числу полных, то есть успевших завершить свое развитие поколений вредителя (табл. 10).

Впервые антисыворотка, позволяющая выявить в организме жужелиц белки колорадского жука и тем самым установить факт питания им в полевых условиях, была применена в 1975 г. в Аксайском районе Ростовской области (Сорокин, 1977, 1981). По материалам, собранным нами в 1999 г. в Сальском районе той же области, был проведен серологический анализ особей жужелиц на наличие белков колорадского жука. Сопоставление результатов анализов, проведенных на материале из одной области с интервалом 24 года, позволило

Таблица 10

Продолжительность периода обитания колорадского жука и суммарное число его полных поколений в различных регионах на момент проведения исследований

Регион	Год появления вредителя	Год отбора проб (особей жужелиц) для серологического анализа	Продолжительность периода обитания вредителя, лет	Число полных поколений колорадского жука	
				за год	за весь период нахождения вредителя в регионе
Закарпатье, низинная и предгорная зоны	1956	1981	26	2	52
Закарпатье, горная зона	1958	1981	24	1	24
Северный Крым	1965	1991	27	2	54
Западное Предкавказье	1967	1999	33	2	66
Центральная Молдавия	1960	1989	30	2	60
Центральное Нечерноземье	1972	1993	22	1	22
Черноморское побережье Кавказа	1971	1985	15	3	45
Северо-Запад	1998	2005	8	1	8

сделать вывод о значительном увеличении доли особей жужелиц, питавшихся вредителем в агроценозе картофеля (табл. 11). Такое явление оказалось характерным для всех видов, по которым удалось провести сравнительный анализ.

Таблица 11

Изменение интенсивности питания жужелиц колорадским жуком в условиях Ростовской области в различные годы

Вид	Доля особей карабид, давших положительную реакцию на наличие белков колорадского жука	
	1975 г.	1999 г.
<i>Broscus cephalotes</i>	85.5	98.3
<i>Poecilus cupreus</i>	34.3	91.4
<i>Pterostichus melanarius</i>	53.0	90.8
<i>Harpalus rufipes</i>	54.0	86.2
<i>H. distinguendus</i>	18.5	35.2

На основании полученных нами данных, для наиболее распространенных и активных энтомофагов колорадского жука был проведен анализ зависимости доли питавшихся им особей от числа поколений этого фитофага, развившихся в регионе на момент проведения исследований. Коэффициенты корреляции между обеими величинами оказались очень высокими и составили 0.91 для *P. melanarius*, 0.94 для *P. cupreus* и 0.96 для *H. rufipes*. Они были значительно выше коэффициентов корреляции между долей особей, питавшихся вредителем, и плотностью его популяции в период взятия проб. Соответствующие уравнения регрессии представлены на рисунках 13 и 14. Доля особей каждого из перечисленных видов, питавшихся колорадским жуком, нарастает с увеличением числа поколений вредителя, развившихся за период его нахождения в регионе, на 0.9-1.1% за одно поколение фитофага (коэффициенты регрессии изменяются от 0.9 до 1.1).

Для видов жужелиц-миксофагов, не входящих в число активных энтомофагов колорадского жука, таких как *Anisodactylus signatus* и *Harpalus affinis*, характерно менее активное питание животной пищей, в том числе и колорадским жуком, и более медленная адаптация к питанию этим вредителем. Так, в Северо-Западном регионе (Ленинградская область), где на момент проведения наших исследований успели завершить развитие только 8 полных поколений листоеда, серологический анализ не зафиксировал ни одного факта питания *H. affinis* колорадским жуком на полях картофеля. Максимальная доля

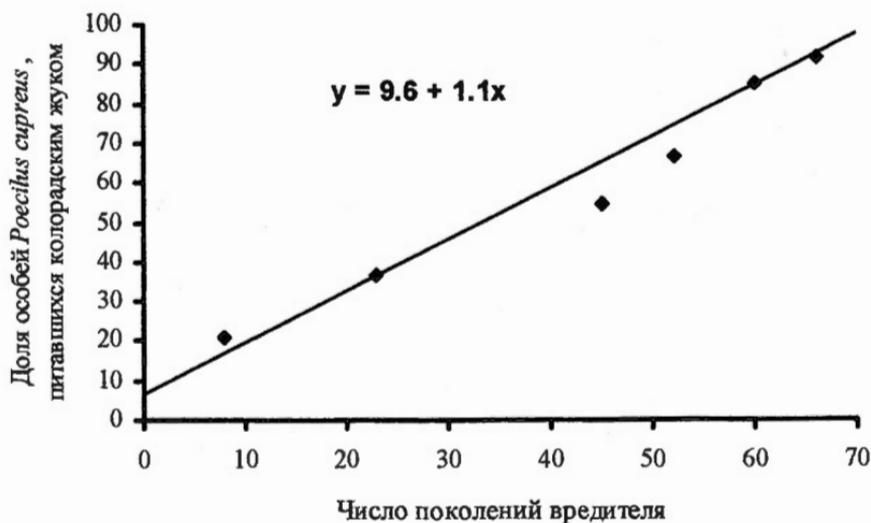
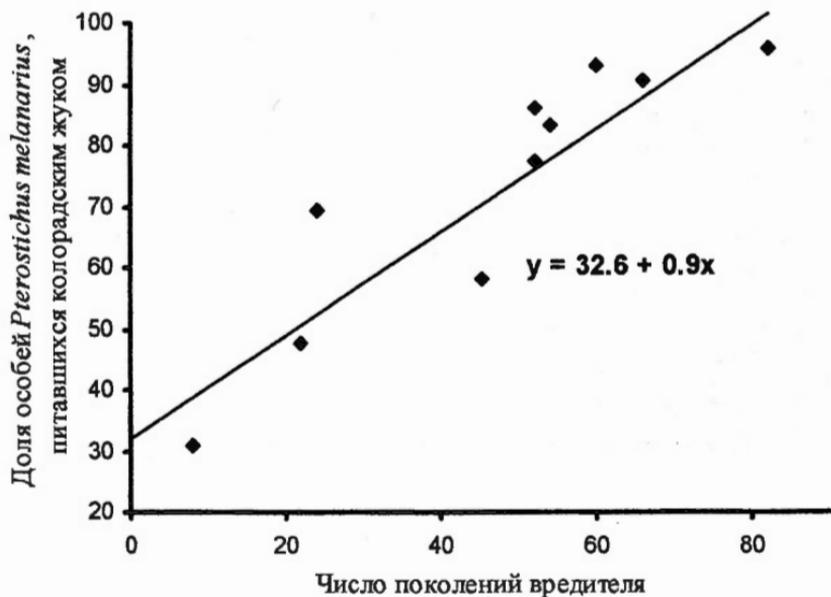


Рис. 13. Зависимость доли (в %) жужелиц-зоофагов, питающихся колорадским жуком, от числа поколений вредителя, развившихся в регионах на момент проведения исследований.

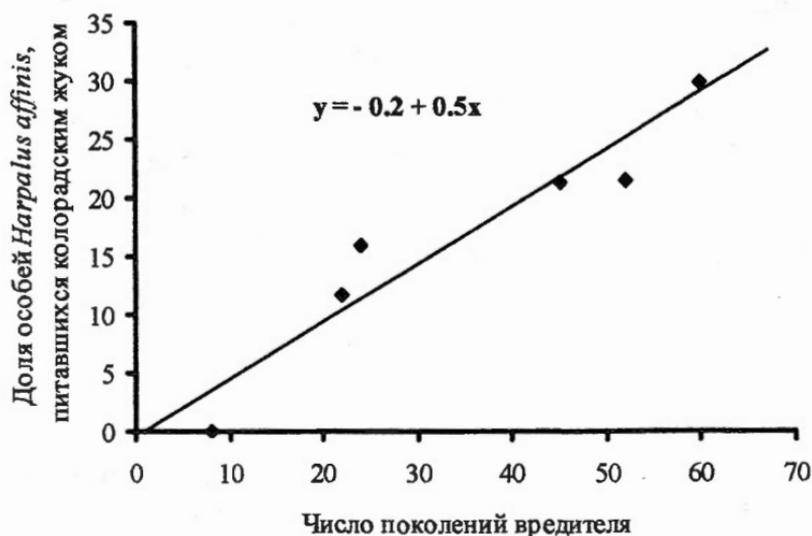
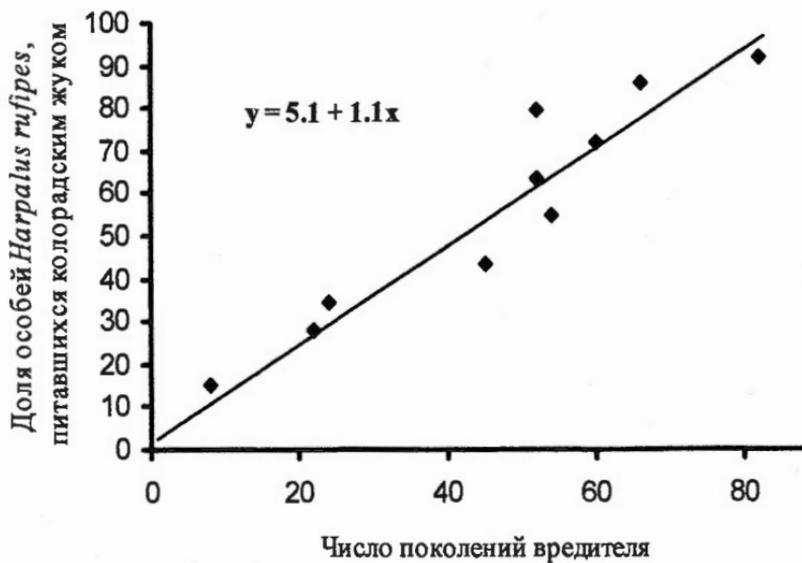


Рис. 14. Зависимость доли (в %) жулици-миксофагов, питающихся колорадским жуком, от числа поколений вредителя, развившихся в регионах на момент проведения исследований.

жужелиц этого вида, питавшихся вредителем в полевых условиях, отмечена в Центральной Молдавии (29.8%), где на момент проведения исследований успели завершить развитие 60 поколений фитофага. Для *H. affinis* также установлена статистически значимая корреляционная зависимость между долей особей, питавшихся листоедом, и числом поколений вредителя, завершивших развитие в регионе на момент проведения исследований ($r = 0.95$). Уравнение регрессии представлено на рисунке 14. Привыкание *H. affinis* к питанию колорадским жуком идет медленнее по сравнению с более хищными видами карабид (зоофагами и некоторыми миксофагами). Коэффициент регрессии в уравнении зависимости доли питавшихся особей от числа поколений вредителя, завершивших развитие в регионе на момент проведения исследований, оказался равным 0.5; иными словами, в среднем доля особей этого вида жужелицы, питающихся колорадским жуком, за период развития одного поколения последнего увеличивается только на 0.5%.

Отдельные виды жужелиц агроценоза картофеля по-разному реагируют на появление нового вида фитофага. В условиях Гатчинского района Ленинградской области, где колорадский жук акклиматизировался сравнительно недавно, из 10 доминирующих видов карабид только 4 питались им в полевых условиях (табл. 8). При этом наиболее высокой доля особей жужелиц, питавшихся этим вредителем, оказалась у наиболее хищного вида *Broscus cephalotes* – 42.3%. Из видов, не относящихся к числу доминирующих на полях картофеля Гатчинского района, наиболее активно питались колорадским жуком жужелицы-зоофаги *Pterostichus niger* – 37.1% и *P. melanarius* – 30.8%. Среди жужелиц-миксофагов в условиях Ленинградской области лишь особи *Harpalus rufipes* дали положительную реакцию (15.2%) на анти-сыворотку, позволяющую выявить белки колорадского жука.

При подразделении ареала колорадского жука на агробиоцено-тические зоны отмечалось, что зона стабилизации и саморегуляции агробиоценозов возникает при продолжительности обитания вредителя в регионе более 30 лет (Биологические факторы..., 2001). В такой зоне происходит снижение численности и вредоносности инвазионного фитофага. Во многом это явление может быть объяснено многолетней адаптацией местных видов энтомофагов к питанию колорадским жуком. Как было показано выше на примере жужелиц, процесс адаптации к питанию вредителем зависит не только от времени его нахождения в регионе, но и от количества поколений, развившихся со времени его проникновения в регион, то есть от длительности контакта хищника с жертвой.

4. Жужелица *Carabus hampei* Küst. и ее роль как энтомофага

4.1. Ареал, экология и трофические связи *C. hampei*

Комплекс хищных жужелиц подвержен значительной географической изменчивости, и многие виды жужелиц-зоофагов являются массовыми лишь в одном, реже в двух регионах (Коваль, Белоусов, 2001). Среди таких видов выделяется вид *Carabus hampei* – эндемик восточной части Карпатской дуги, встречающийся на Украине (Закарпатье, бассейн р. Тисы), на северо-востоке Венгрии (область Саболч-Сатмар) и на северо-западе Румынии (Трансильвания, уезды Сату-Маре и Марамуреш) (Roubal, 1930; Breuning, 1932; Csiki, 1946; Коваль, 1989, 1993).

Имаго этой жужелицы, по нашим данным (Коваль, 1989), питаются гусеницами различных совок (Lepidoptera, Noctuidae), личинками жуков-щелкунов и долгоносиков (Coleoptera: Elateridae, Curculionidae), ложногусеницами рапсового пилильщика *Athalia colibri* Christ (Hymenoptera, Tenthredinidae), дождевыми червями (Oligochaeta, Lumbricidae), различными наземными моллюсками (Mollusca, Gastropoda terrestria) и другими беспозвоночными. При лабораторном содержании *C. hampei* имаго и личинки этой жужелицы поедали гусениц большой восковой огневки *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera, Galleriidae), мельничной огневки *Ephestia kuehniella* Z. (Lepidoptera, Phycitidae) и личинок большого мучного хрущака *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae). Охотно поедал этот карабус и колорадского жука на различных фазах его развития.

C. hampei – мезофильный вид, встречающийся на открытых и полуоткрытых местах: на пустырях, обочинах дорог, среди разнотравья, кустарников, в разреженных лесополосах. Он прекрасно приспособился к обитанию в агроценозах (где часто происходит его питание и размножение) и в этом близок к *Carabus scheidleri* Panz., относящемуся к тому же подроду *Morphocarabus*, но живущему преимущественно в лесах (Mandl, 1965). Важно отметить, что плотность вида в агроценозах обычно намного выше его плотности в окружающих биотопах. Тенденция увеличения численности некоторых насекомых (не являющихся вредителями) в агроценозах, то есть как результат хозяйственной деятельности человека, была показана для одиночных пчел – опылителей люцерны (Артохин, 2000, 2007) и других членистоногих, например для пауков (Сейфулина, 2005). На картофельных полях Закарпатской сельскохозяйственной опытной станции (ныне Закарпатский институт агропромышленного производства, с. Великая Бакта) за вегетационные периоды трех сезонов (1979-1981 гг.) средняя плотность

C. hampei составила 0.29 ± 0.123 экз./м², а на некоторых участках в отдельные периоды достигала 1.75 экз./м². На этот вид приходится 20.0% общей численности всех жужелиц, учтенных за три сезона на полях почвенными ловушками (Коваль, 1989). Такие высокие показатели плотности представителя рода *Carabus* сопоставимы только с данными, полученными в агроценозах Баварии (Германия), где численность некоторых карабусов доходила до 0.6 экз./м², а их доля от всех отловленных жужелиц достигала 26.7% (Scherney, 1962).

4.2. Значение *C. hampei* как энтомофага колорадского жука

Для определения эффективности энтомофага в полевых условиях была использована модифицированная нами методика Ф. Шернея (Scherney, 1960). На ограниченных полиэтиленовой пленкой площадках картофельного поля Закарпатской сельскохозяйственной опытной станции создавалась различная плотность *C. hampei*. На этих площадках были также другие жужелицы (*Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*, *Harpalus rufipes*, *Anisodactylus signatus*, *Anchomenus dorsalis*, *Bembidion properans*, *B. quadrimaculatum* и др.), способные, в отличие от нелетающих и тяжелых карабусов, покидать делянки или перемещаться на них (перелет или уход через пленочные барьеры). Перечисленные выше виды жужелиц (карабидокомплекс), как и *C. hampei*, являются энтомофагами колорадского жука, хотя в большей или меньшей мере уступают по эффективности карабусу.

На модельных растениях создавалась различная плотность вредителей (от 25 до 100 яиц на куст). Учеты численности проводились с интервалом от 3 до 7 суток в период до окукливания личинок. Было показано, что в период развития I генерации колорадского жука при низкой его плотности (25 яиц/куст картофеля) хищники снижали численность вредителя до хозяйственно неощутимых размеров (рис. 15 и табл. 12). При средней плотности вредителя (50 яиц/куст) такой же эффект достигался только при плотности *C. hampei* в 1.0 экз./м² и присутствии других видов жужелиц. При высокой плотности колорадского жука (100 яиц/куст) *C. hampei* не мог снизить плотность вредителя до хозяйственно неощутимого уровня даже в присутствии других представителей карабидокомплекса. В период развития II генерации вредителя эффективность жужелиц возрастает в связи с полеганием ботвы картофеля, что обеспечивает большую доступность личинок листоеда для хищников. При этом даже при высокой плотности яиц (100 яиц/куст) и заселенности фитофагом 20% растений *C. hampei* вместе с другими жужелицами существенно снижали его численность.

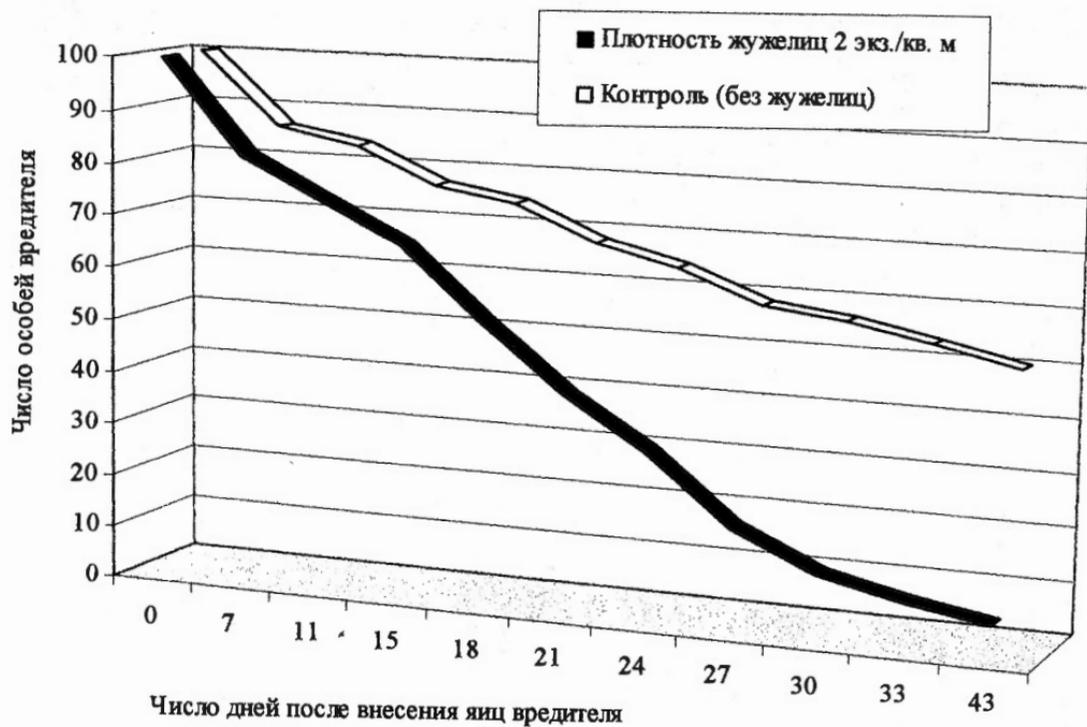


Рис. 15. Влияние жужелиц на выживаемость колорадского жука на поле картофеля (Закарпатье, 1979 г.)

Таблица 12

Снижение жужелицами *Carabus hampei* численности колорадского жука при различной плотности вредителя (Закарпатье, Великая Бакта, 1980 г.)

Исходное число яиц вредителя, экз./куст	Плотность жужелиц, экз./м ²	I генерация вредителя		II генерация вредителя	
		Численность личинок на 1 куст перед окукливанием			
		экз.	снижение, %	экз.	снижение, %
25	0	5.1 ± 0.2	—	3.7 ± 0.4	—
25	0.5	3.3 ± 0.1	35.3	0.5 ± 0.1	86.5
25	1.0	2.1 ± 0.1	58.8	0.3 ± 0.1	91.9
50	0	15.8 ± 0.4	—	9.6 ± 0.5	—
50	0.5	11.5 ± 0.1	27.2	3.2 ± 0.2	66.7
50	1.0	8.4 ± 0.3	46.8	2.4 ± 0.1	75.0
100	0	38.2 ± 0.8	—	26.7 ± 0.1	—
100	0.5	30.3 ± 0.3	20.6	11.4 ± 0.3	57.3
100	1.0	18.6 ± 0.1	51.3	9.5 ± 0.1	64.4

Результаты учетов урожая клубней картофеля с делянок, на которых в течение периода развития двух поколений колорадского жука создавалась определенная численность вредителя и жужелиц, представлены на рисунке 16. Максимальная урожайность – 14.7 кг на 10 м²

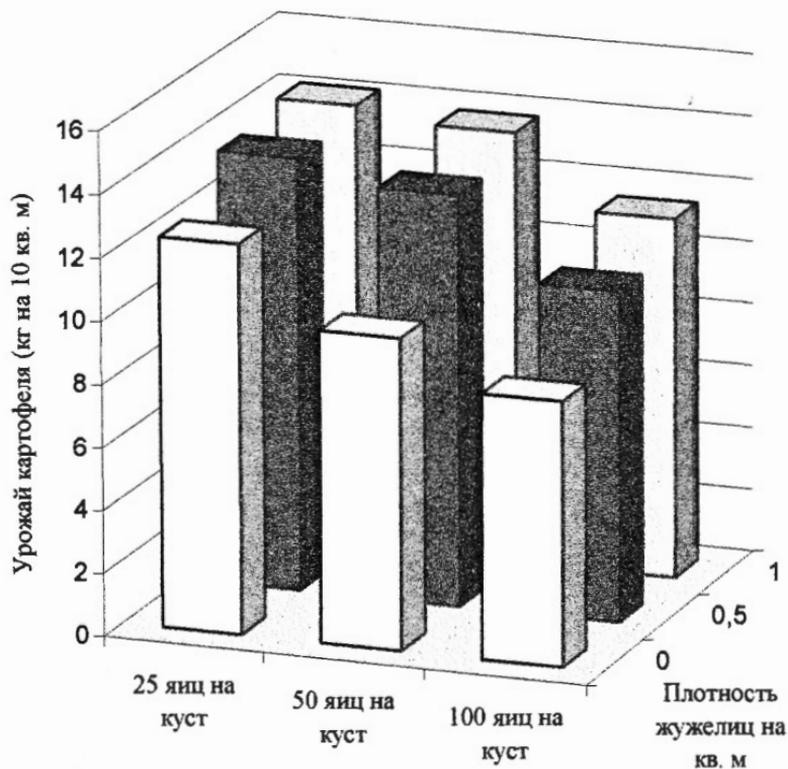


Рис. 16. Урожай картофеля при различных значениях плотности жукелиц и колорадского жука (Закарпатье, Великая Бакта, 1980 г.).

отмечена на контроле (без колорадского жука и жукелиц). Наиболее близкой к этому показателю и не имеющей статистических различий с контролем оказалась урожайность в варианте с плотностью вредителя 25 яиц/куст и плотностью *S. hampei* 1.0 экз./м² и присутствием других карабид – 14.2 кг на 10 м². Статистически достоверным оказалось снижение урожая в вариантах с плотностью вредителя 50 яиц/куст без доступа карабусов и 100 яиц/куст как с доступом, так и без доступа жукелиц. Наибольшая прибавка урожая в результате деятельности *S. hampei* (4 кг на 10 м²) наблюдалась при исходной плотности колорадского жука 50 яиц/куст и плотности карабуса 1.0 экз./м².

В целом можно констатировать, что при низкой плотности вредителя (25 яиц/куст) комплекс жужелиц, как вместе с *C. hampei*, так и без него, обеспечивает сохранность урожая. При средней плотности листоеда (50 яиц/куст) комплекс жужелиц вместе с *C. hampei* (при его плотности от 0.5 до 1.0 экз./м²) также предотвращает потери урожая клубней. В отсутствие карабуса остальные виды карабидокомплекса при указанной средней плотности фитофага не могут обеспечить снижение его плотности до хозяйственно неощутимого уровня. При высокой плотности вредителя (100 яиц/куст) жужелицы картофельных полей даже вместе с *C. hampei* и при его плотности 1.0 экз./м² не могут обеспечить необходимое снижение численности колорадского жука и сохранить урожай текущего года (рис. 16). Однако даже при таких условиях они съедают значительное количество особей вредителя, уничтожая при этом большую часть (до 90.5%) зимующего запаса колорадского жука (рис. 17).

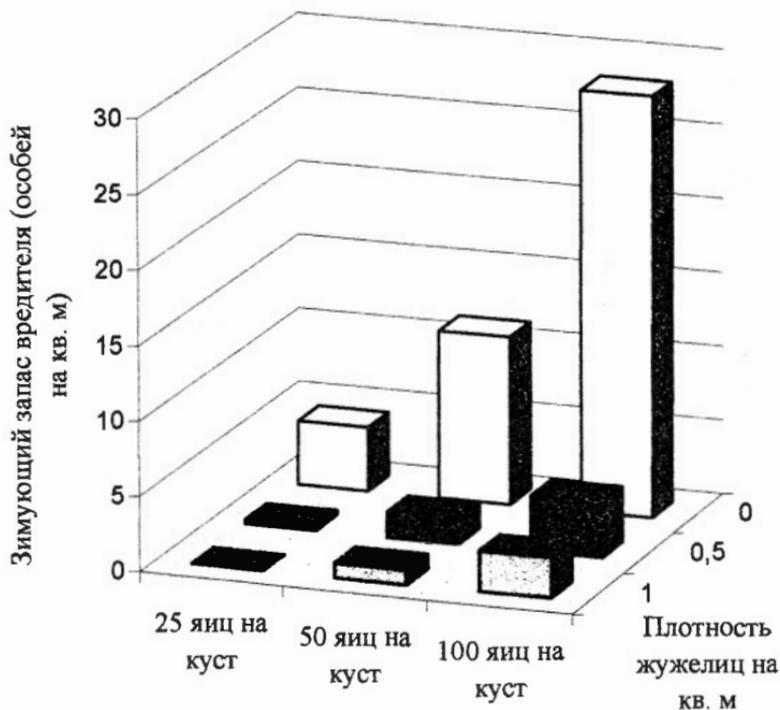


Рис. 17. Влияние жужелиц на величину зимующего запаса колорадского жука (имаго и куколок), по результатам разбора почвенных проб (Закарпатье, Великая Бакта, сентябрь 1980 г.).

Доля вредителей, погибших в результате питания жужелиц, зависела от плотности популяции хищников и их жертв. Зависимость доли особей колорадского жука, уничтожаемых хищниками, соответствует III типу функциональной реакции по К. Холлингу (Holling, 1965). При низкой плотности популяции и с увеличением плотности добычи доля уничтоженных особей сначала возрастает до достижения максимума, а при дальнейшем росте плотности популяции вредителя пропорция уничтожаемой добычи снижается. При этом количество уничтоженных одним хищником особей вредителя увеличивается в интервале значений его плотности до 100 яиц на 1 куст в соответствии с уравнением, представленным на рисунке 18. Это уравнение состав-

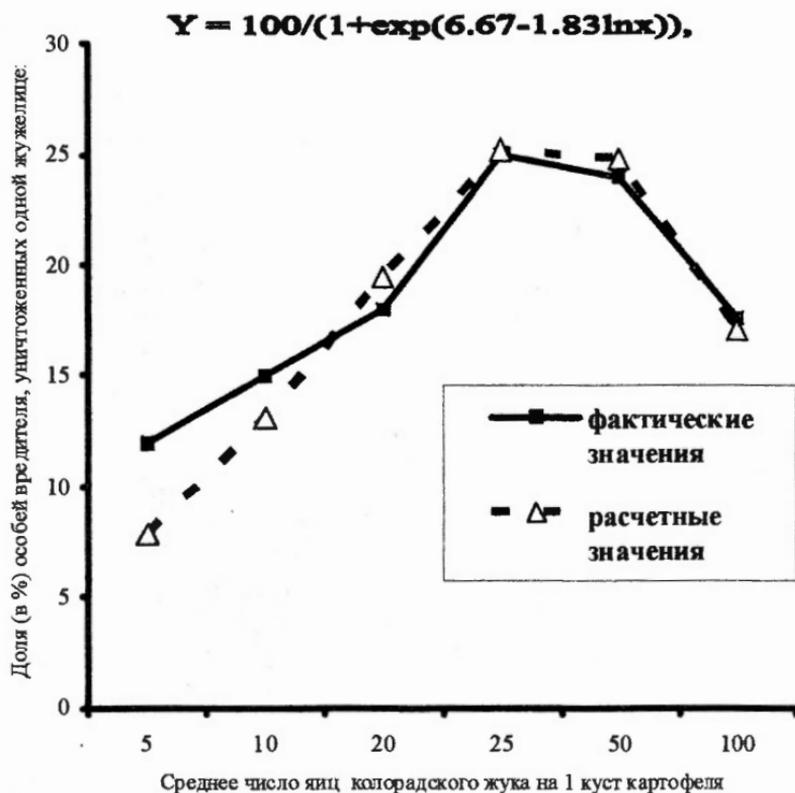


Рис. 18. Доля особей колорадского жука, уничтоженных одной жужелицей *Carabus hampei* на м² за весь период развития яиц и личинок вредителя
 X — начальная численность яиц на 1 куст;
 Y — число особей вредителя, уничтоженных одной жужелицей на м²

лено на основе данных, полученных на ограниченных площадках в 1979 и 1980 гг. Регуляторное значение имеет рост доли погибших особей жертвы в интервале ее плотности до 25-50 яиц на 1 куст картофеля. Именно при такой плотности вредителей важно избегать экономически необоснованных обработок инсектицидами для сохранения регулирующего воздействия многоядных хищников (Гусева, Коваль, 2000).

Полученные нами данные согласуются с выводами Г.А. Викторова (1967), согласно которым те или иные механизмы регуляции численности насекомых действуют в пределах различных интервалов их плотности. При этом для многоядных энтомофагов характерен низкий порог и относительно узкая зона активности.

Хищник, для которого характерен III тип функциональной реакции на плотность жертвы, заслуживает особого внимания как фактор ограничения численности фитофагов. Именно поэтому Г.В. Гусевым (ВИЗР) высказывалась идея о возможности акклиматизации *C. hampei* на территории России, например, в Предкавказье. Однако, в отличие от многих других видов жуужелиц, информация по особенностям биологии этого вида до наших исследований практически отсутствовала.

4.3. Биология *C. hampei*

Нами впервые были получены данные по биологии *C. hampei* и проведено описание его преимагинальных стадий (Коваль, 1989, 1993). На рисунке 19 представлены детали строения личинок этого вида. Описание составлено на основе материала, собранного в окрестностях гор. Берегово Закарпатской области и полученного в лаборатории при разведении (всего изучено 63 экземпляра личинок разных возрастов). Описание личинок составлено по схеме, близкой к предложенной ранее К. Гуркой (Hürka, 1971).

Длина тела личинок III возраста 25-42 мм, ширина головной капсулы 3.2-3.6 мм, ширина грудных сегментов 3.8-5.0 мм. Голова поперечная; ширина лобной пластинки в 1.2-1.4 раза превышает ее длину. Назале в 3 раза шире своей высоты, с сильно развитым срединным зубцом и широкими боковыми, часто ассиметричными лопастями. Усики короче мандибул. Мандибулы относительно длинные; ретинакулум широкий с почти прямым краем. Голени и лапки всех ног приблизительно равной длины. Личинки II возраста сходны с личинками III возраста, отличаясь размерами, а также пропорциями раз-

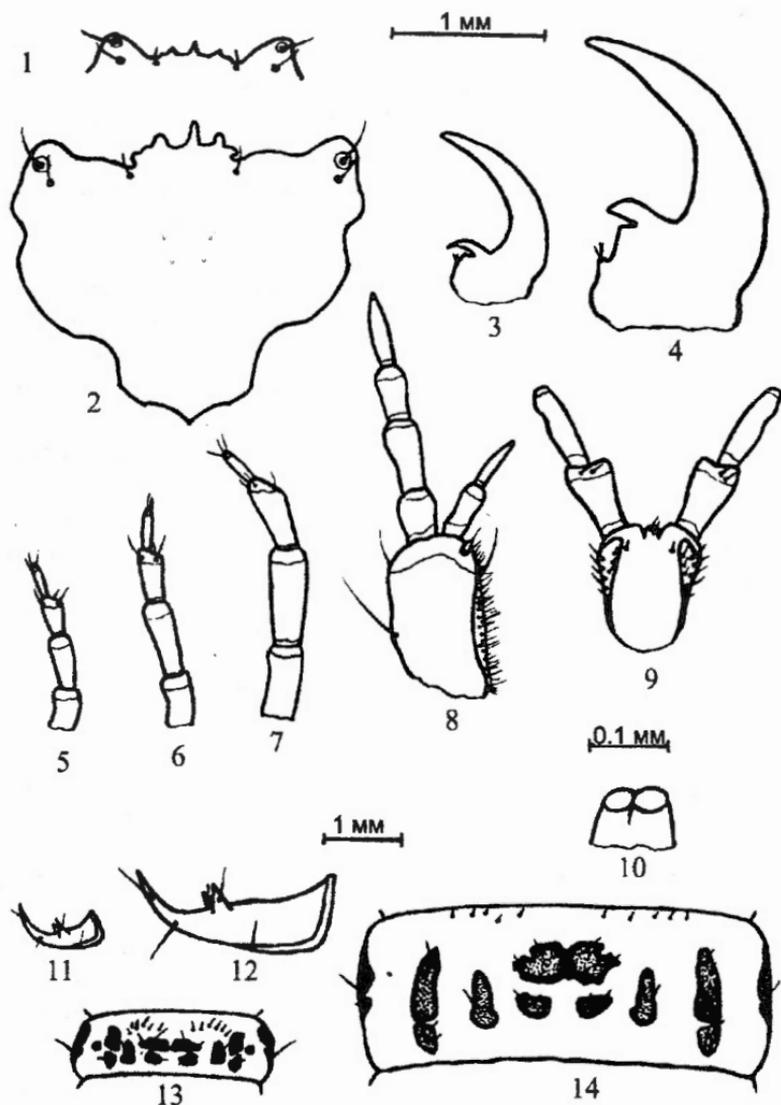


Рис. 19. Детали строения личинок *Carabus hampei* Küst.:

1 - назале личинки I возраста; 2 - лобный склерит личинки III возраста; 3, 4 - мандибулы личинок I и III возрастов; 5-7 - антенны личинок I-III возрастов; 8-10 - личинка III возраста: 8 - максилла, 9 - нижняя губа, 10 - вершина последнего членика губных щупиков; 11-14 - личинки I и III возрастов: 11, 12 - церки; 13, 14 - стерниты брюшка 1-го сегмента.

личных частей. Длина тела личинок II возраста 17-28 мм, ширина головной капсулы 2.2-3.0 мм, ширина грудных сегментов 2.5-3.8 мм.

У личинки I возраста длина тела 11-17 мм, ширина головной капсулы 1.7-2.1 мм, ширина грудных сегментов 1.9-2.7 мм. Мандибулы длинные с острым саблевидным ретинакулумом. Лапки всех пар ног немного длиннее голеней. Вентрит 1-го сегмента полностью раздвоен. Церки довольно острые.

Более подробное описание личинок можно найти в публикации автора (Коваль, 1989). Использованные для описания экземпляры переданы на хранение в Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург).

Была также уточнена географическая изменчивость *C. hampei* (Коваль, 1989, 1993). Из-за сильной изменчивости окраски этот вид был описан под различными названиями, которые позже были синонимизированы. Так как вид является важным энтомофагом колорадского жука и других вредителей, знание цветовых вариантов окраски имаго и их изменений в ареале может иметь существенное значение для предварительной диагностики.

Согласно Э. Чики (Csiki, 1946), вид образует 11 форм (вариететов), 2 из которых (*mendax* Csiki и *ormayi* Rtt.) должны встречаться в Закарпатье. Вопрос о статусе этих форм может быть решен только при изучении обширного материала со всего ареала вида. При этом необходимо заметить, что еще С. Бройнинг (Breuning, 1932), сравнивая форму *ormayi* с номинативной *hampei*, не нашел существенных различий между ними и рассматривал их названия в качестве синонимов. Просмотр нами большого материала из Закарпатской области не показал принципиальных отличий между особями из разных популяций. К варьирующим признакам, как правило, относятся только окраска переднеспинки и надкрылий жуков. Так, при продвижении с северо-запада на юго-восток от окрестностей гор. Мукачева к окрестностям гор. Рахова окраска жужелиц изменяется от латунно-красной и медно-красной до черной. В промежуточных же пунктах она очень изменчива (рис. 20). Для приведенных точек были подсчитаны доверительные интервалы генеральных долей окрасок жука. При их расчете исходные данные (доли окрасок в выборке) преобразовывали через угол, синус которого является квадратным корнем из доли, в процентах (Основы статистической обработки..., 1981). Теперь долю особей с той или иной окраской в популяциях данного вида из этих точек можно определить с вероятностью 95%. Например, в окрестностях гор. Берегова доля экземпляров с черной окраской максимально составит 5.8%, а в окрестностях гор. Тячева – 96.9%.

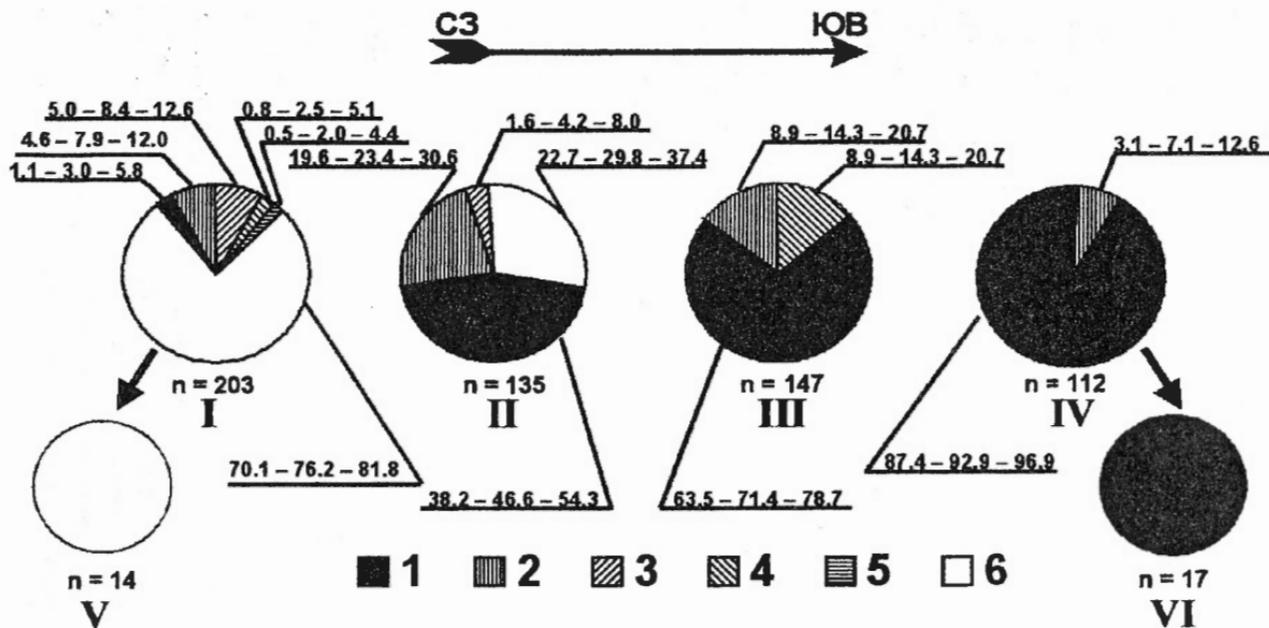


Рис. 20. Изменчивость окраски надкрылий и переднеспинки *Carabus hampei* Küst. в Закарпатье.

На верхних диаграммах (большой объём выборки) указаны 95%-ые доверительные интервалы (средние проценты и их колебания) генеральных долей окрасок жука в популяциях из: I – окрест. гор. Берегово, II – окрест. пос. Виллок,

III – окрест. гор. Виноградово, IV – окрест. гор. Тячев, V – окрест. гор. Мукачешо, VI – окрест. гор. Рахов.

Стрелками соединены эти пограничные для ареала точки с ближайшими. n – количество просмотренных экземпляров карабуса с окраской: 1 – черная; 2 – темно-синяя; 3 – синие- и голубовато-фиолетовая; 4 – фиолетовая; 5 – медно-зеленая; 6 – медно-латунная и медно-красная.

Можно предположить, что изменение окраски от латунно-красной до черной в градиенте (векторе) от северо-западного до юго-западного Закарпатья связано с изменениями ряда климатических показателей. В частности, в этом градиенте возрастает гумидность климата (в 1.3 раза увеличивается годовое количество осадков) и в 1.3 раза снижается среднегодовая температура местности.

Сравнение средней величины как самцов, так и самок из разных пунктов сбора не дало достоверных различий между популяциями. А вот разница в средней величине между самками и самцами в каждой из популяций была статистически достоверна, хотя в целом изменчивость размера особей обоих полов во всех популяциях оказалась незначительной (коэффициент вариации колебался в пределах от 4.1 до 7.8%). По всему ареалу на территории Закарпатья средний размер тела самцов составляет 28-29 мм (при редких отклонениях от 24 до 32 мм), а самок – 30-31 мм (при отклонениях от 25 до 35 мм).

Зимуют у *C. hampei* имаго и личинки III возраста в почве среди разнотравья, зарослей кустарников, на полях многолетних злаковых и бобовых трав, а также озимых зерновых культур. В апреле жуки выходят из мест зимовки и в начале июня приступают к откладке яиц (это делают самки, которые уже откладывали яйца во второй половине лета или осенью предыдущего сезона). Плодовитость таких самок невысока (от 5 до 34 яиц), хотя некоторые из них могут откладывать яйца вплоть до сентября. После завершения яйцекладки жуки обычно погибают, однако в наших опытах две самки зимовали в лабораторных условиях дважды и прожили в стадии имаго по 26 месяцев; впрочем, после второй зимовки яйца они уже не откладывали. Молодые самки откладывают от 18 до 67 яиц в период с августа по октябрь. При зимовке в естественных условиях количество отложенных яиц на одну самку достигало 81, а одна особь отложила даже 100 яиц.

Яйца продолговатой формы, слегка изогнутые, иногда неправильной формы, размером 5.3-6.4×2.1-3.0 мм. Свежеотложенные яйца полупрозрачные, белые с зеленоватым отливом. В процессе развития они желтеют и темнеют.

Развитие яиц у *C. hampei* при температуре 22-24 °С продолжалось 5-7 суток, личинок I возраста – 15-17 суток, II возраста – 19-27 суток. Личинки III возраста зимуют в почве, причем даже те из них, которые достигли этой стадии во второй половине лета. По всей видимости, зимующие личинки III возраста находятся в состоянии облигатной диапаузы, и для них необходима продолжительная холодовая реактивация. Перезимовавшие в садках при естественных условиях низинной зоны Закарпатья личинки окукливались в течение апреля–

мая. Куколки свободные, длиной 26-27 мм, вначале почти белые, со временем желтеющие. Фаза предкуколки/куколки продолжается 25-35 дней, и в июне–июле появляются молодые имаго, которые со второй половины лета приступают к размножению.

Имаго *C. hampei* ведут сумеречный и ночной образ жизни. Они активны примерно с 19 до 3 часов пополуночи, но максимальная активность продолжается до 23 часов. Однако в основной период размножения (в конце июля–августе) некоторые особи проявляют двухфазную активность с главным пиком в вечернее и ночное время и со второстепенным – в дневное (с 13 до 16 часов). Знание периодов суточной активности *C. hampei* имеет важное прикладное значение, так как применение на картофельных полях в такое время суток инсектицидов для борьбы с колорадским жуком губительно скажется на численности этого важного энтомофага (Коваль, 1985, 1986).

5. Пути сохранения и увеличения численности жужелиц на полях картофеля при проведении агроприемов различного назначения

Определение путей сохранения жужелиц при проведении агроприемов различного агротехнического и фитосанитарного назначения является весьма актуальным.

Агротехнические мероприятия оказывают опосредованное воздействие на агроэкосистему через изменение как почвенных условий, так и фитоценоза. Согласно выводам В.И. Танского (1997), технология возделывания в агроценозе является, наряду с климатом, почвой и фитоценозом, средообразующим фактором. Средообразующие факторы определяют видовой состав и средний уровень плотности популяций различных насекомых, в том числе и жужелиц как важных компонентов агроценоза и основных энтомофагов колорадского жука. Охрана энтомофагов – многогранная и сложная проблема, которая должна строиться на сочетании знаний об их экологии и применения широкого технологического комплекса в растениеводстве (Воронин, 1977). При этом очень важно учитывать влияние на полезную энтомофауну тех или иных агротехнических мероприятий (Ижевский, 1996).

В отечественной и зарубежной литературе неоднократно отмечалось благоприятное влияние отдельных агротехнических приемов на повышение численности жужелиц (Григорьева, 1951, 1972; Жаворонкова, 1975; Hance, 2002, и др.). Так, на полях картофеля немаловажную роль играет система подготовки почвы для посадки клубней. В условиях Закарпатья предварительная (за несколько недель до по-

садки) весенняя нарезка почвенных гребней увеличивала среднюю (за три года) численность жуужелиц за вегетационный период в 1.4 раза. Еще эффективнее оказалась заблаговременная нарезка почвенных гребней осенью, при которой средняя численность карабид возрастала в 1.8 раза (рис. 21). За весь период вегетации картофеля на опытных делянках без предварительной нарезки почвенных гребней средняя уловистость жуужелиц составила 15.2 ± 2.41 экз. на 10 ловушко-суток, а на участках с заблаговременной осенней нарезкой гребней – 27.5 ± 3.02 экз. на 10 ловушко-суток. Такие различия в численности карабид связаны, видимо, с тем, что температура почвенных гребней выше, чем гладкой поверхности. Известно, что на гребнях температура в среднем на 1°C выше, чем на ровной поверхности (Сапожникова, 1950). При этом в гребнях почва более рыхлая, а температура рыхленной почвы на $2-4.5^\circ\text{C}$ превышает температуру ее уплотненного участка (Жочегаров, Шиндеров, 1983). Повышенная скважность гребней и их аэрация способствуют более свободному проникновению и продвижению внутри гребня имаго и личинок жуужелиц. Кроме того, вследствие лучшего обдувания, гребни увеличивают скорость испарения влаги с поверхности почвы (Рябова, 1957). Показано, что вершины гребней осенней нарезки увлажняются меньше (Козырева, 1984), что исключает гибель личинок и имаго жуужелиц от избытка влаги в осенне-зимний и ранневесенний периоды. Поэтому жуужелицы предпочитают гребни гладкой поверхности и накапливаются на картофельном поле с осенней нарезкой гребней, оставаясь на нем на весь период вегетации культуры.

Благоприятное воздействие заблаговременной обработки почвы (вспашки) на жуужелиц было отмечено и в агроценозе яровой пшеницы в лесостепи Самарской области, где максимальная динамическая плотность жуужелиц отмечена в вариантах с осенней вспашкой почвы (Каплин, Кирдяшев, 2007).

Динамическая плотность жуужелиц зависит также от микроклиматических условий на поле, которые определяются нормой высадки клубней и сортовыми особенностями картофеля (рис. 22). Увеличение густоты растений от 50 до 70 тыс. на 1 га повышало динамическую плотность жуужелиц в 1.3-1.5 раза (в зависимости от сорта). Рост плотности жуужелиц при повышении густоты растений связан с изменением микроклиматических условий. Как известно, под густым травостоем температура почвы ниже во все сроки вегетации, а суточные колебания температуры в летний период уменьшаются (Сапожникова, 1950). Подавляющее же большинство видов жуужелиц предпочитают умеренные температуры и летом в дневные часы прячутся, используя

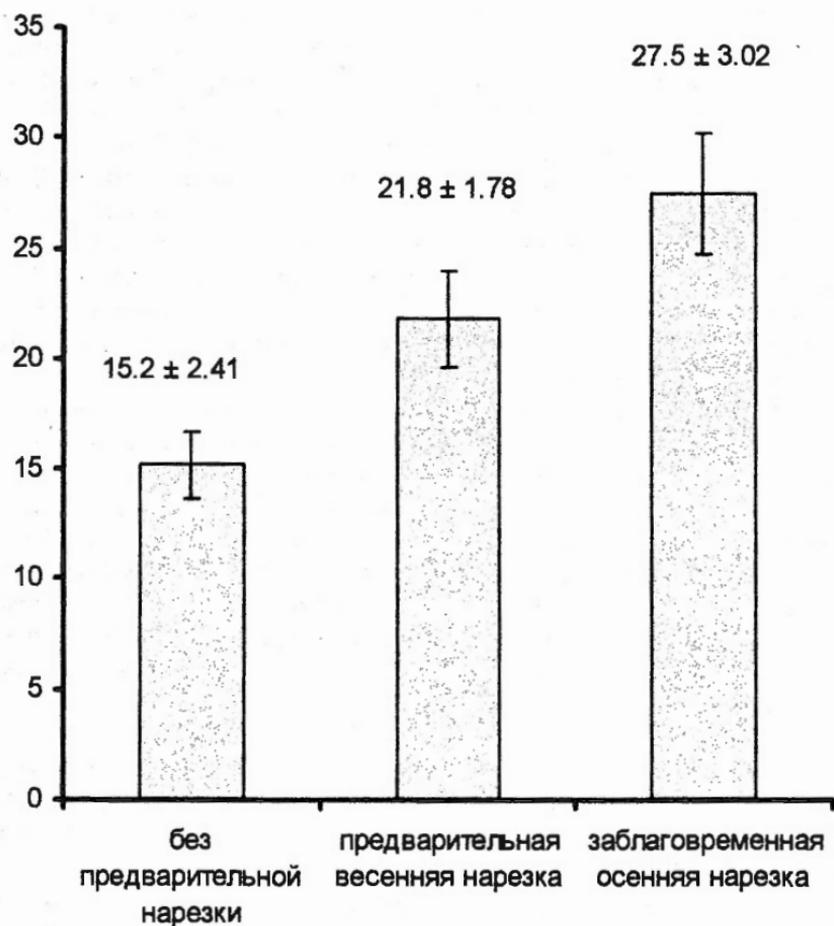


Рис. 21. Средняя динамическая плотность (экз. на 10 ловушко-суток) жуужелиц картофельных полей при различных сроках нарезки почвенных гребней для посадки клубней.

всевозможные укрытия. Увеличивая густоту растений, мы тем самым изменяем микроклиматические условия (повышается влажность, снижается освещенность и температура воздуха), так что среди мощной сомкнутой ботвы, особенно среди листьев нижнего и среднего ярусов картофеля, создаются менее благоприятные условия для колорадского жука (Юревич, 1976). Но именно такие микроклиматические условия (понижение температуры почвы, уменьшение ее суточных колебаний) благоприятны для большинства видов жужелиц, снижающих численность этого опасного вредителя.

Растения различных сортов картофеля являются разными средообразующими факторами. Поэтому для участков картофеля, занятых более ранними и менее облиственными сортами (Искра, Огонек и др.), характерна более низкая динамическая плотность жужелиц, чем для участков, занятыми сортами картофеля с более длительными сроками вегетации и более густой ботвой (Гатчинский, Темп и др.). При этом динамическая плотность жужелиц на участках с одинаковой нормой высадки клубней картофеля, но с различными сортами, различалась в 1.5-1.6 раз. Так, при норме высадки клубней 50 тыс. на 1 га на опытных посадках картофеля сорта Огонек средняя за сезон уловистость жужелиц составила 9.2 ± 1.10 экз. на 10 ловушко-суток. При такой же норме высадки клубней на картофеле сорта Гатчинский этот показатель достигал 13.9 ± 1.53 экз. на 10 ловушко-суток, и разница в численности жужелиц статистически была достоверна лишь при изменении густоты посадки на 20 тыс./га (рис. 22).

Для агробиоценоза, охватывающего агроценозы всех полей севооборота с сопредельными участками, характерен общий комплекс членистоногих (Зубков, 1975, 1995). При этом на отдельных полях в результате миграции складываются своеобразные сообщества беспозвоночных, в том числе и жужелиц. Большое значение для увеличения численности этих жесткокрылых на картофельных полях имеет размещение их около полей озимых зерновых культур и многолетних трав, с которых в летний период идет их миграция (Коваль, 1985, 1986; Гусев, Коваль, 1990). На рисунке 23 представлены сезонные изменения среднемесячной динамической плотности жужелиц в полевом севообороте низинной зоны Закарпатья. Очевидно, что в мае-июне поля многолетних трав и озимых зерновых культур характеризуются максимальной уловистостью (динамической плотностью) жужелиц. После уборки пшеницы и укосов на полях многолетних трав в июле, жужелицы мигрируют на поля пропашных культур, в том числе и картофеля. В августе на полях картофеля складываются наиболее благоприятные для жужелиц микроклиматические условия (полегание ботвы,

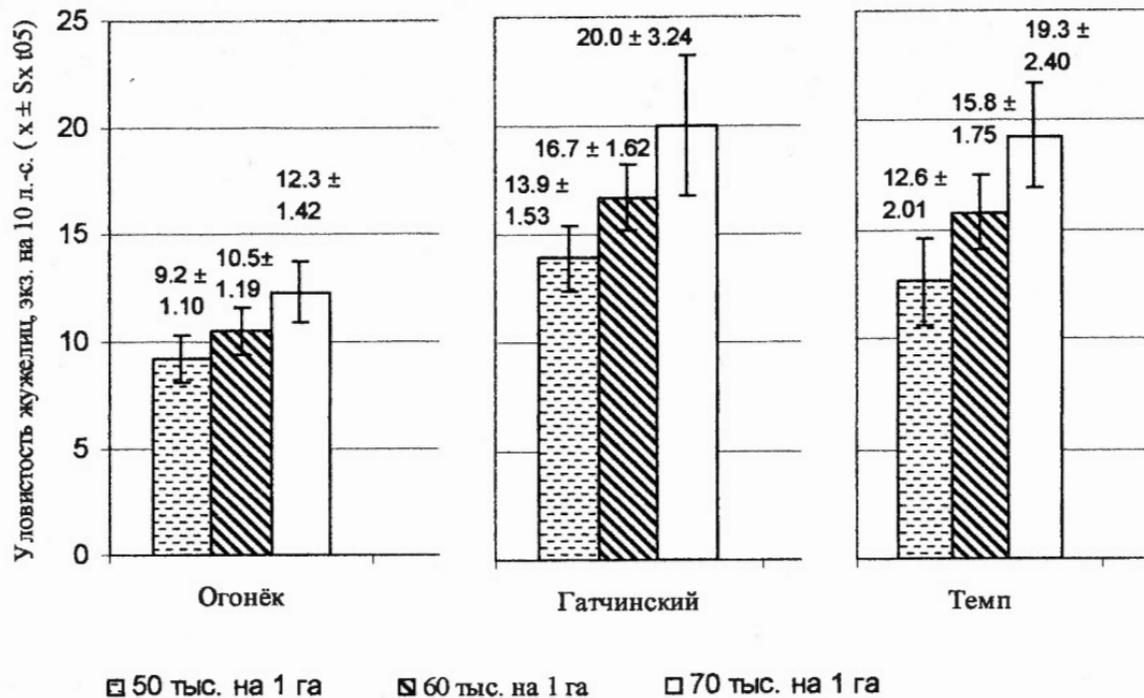


Рис. 22. Средняя динамическая плотность жужелиц полей картофеля различных сортов при изменении нормы высадки клубней (Закарпатье, Великая Бакта, 1980 г.).

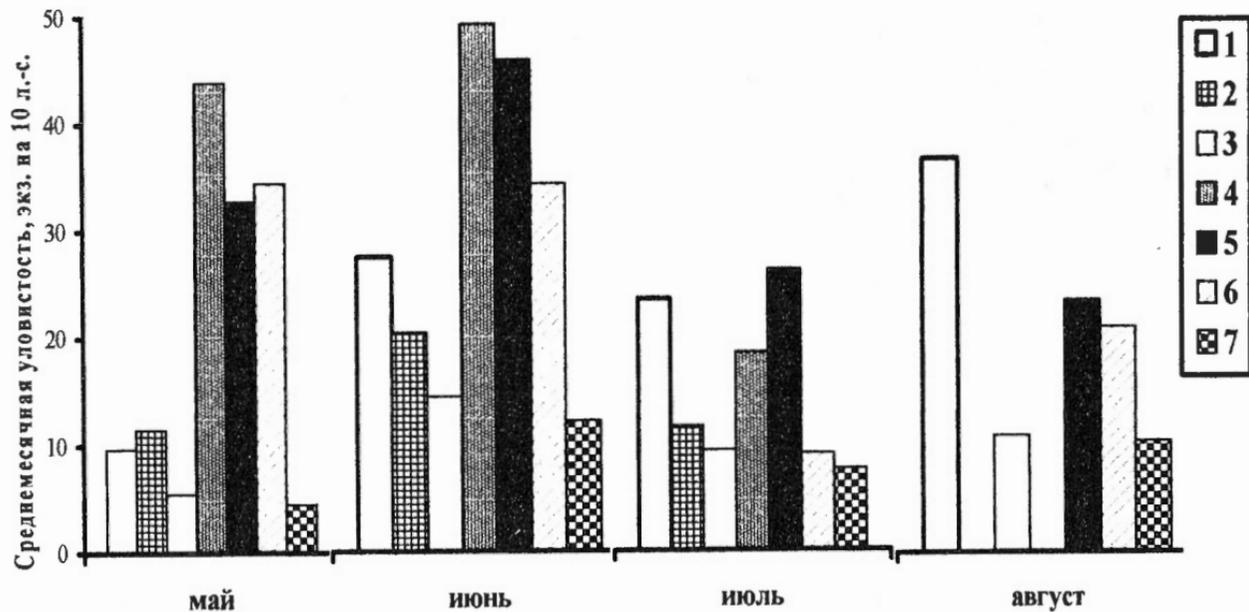


Рис. 23. Сезонные изменения среднemesячной динамической плотности жужелиц в полевом севообороте низинного агроклиматического района Закарпатья (Великая Бакта, 1979–1980 гг.). Поля севооборота: 1 – картофель; 2 – вика с овсом на зелёный корм; 3 – кукуруза на зерно; 4 – озимая пшеница; 5 – клевер; 6 – озимая пшеница с подсевом клевера (май-июль) и клевер после уборки озимой пшеницы (август); 7 – кукуруза на силос.

отсутствие обработок почвы), и более доступным становится жертва – колорадский жук на различных фазах своего развития. Динамическая плотность жужелиц на полях картофеля при этом возрастает.

При недостатке влаги на полях картофеля в некоторых южных регионах используют такой важный агроприем, как полив. Проведенные нами в Северном Крыму исследования показали, что при орошении изменяется экологическая структура комплекса жужелиц картофельных полей (без орошения жужелицы-мезогигрофилы полностью отсутствовали, а при поливе их доля составляла 15.8%) и существенно повышается доля жужелиц среди всех мезогерпетобионтов (с 10.2% до 38.6%). Заметно увеличивается также видовое разнообразие карабид (с 30 до 38 видов) и резко (в 34 раза) возрастает их динамическая плотность. По данным Н.С. Сорокина (1982), еженедельное дождевание картофельных полей в Ростовской области способствовало увеличению численности жужелиц в 4.5 раза, а энтомофагов-хортобионтов (особенно хищных кокцинеллид и златоглазок) – более чем в 3 раза. В той же области на полях свеклы полив способствовал увеличению численности жужелиц с 2.3 до 4.9 экз. на м² в 1968 году и с 5.4 до 17.3 экз. на м² в 1971 году (Миноранский, 1989).

Кроме того, увеличению численности жужелиц на полях картофеля могут способствовать обработки наименее токсичными для этих насекомых инсектицидами, в том числе и биопрепаратами, а также другими относительно безопасными для них пестицидами (Коваль, 2004). Как отмечалось ранее, такие обработки следует проводить в периоды минимальной суточной активности жужелиц (Коваль, 1985, 1986), однако в настоящей работе эти вопросы не рассматриваются.

Применение отмеченных выше агроприемов может существенно повысить плотность жужелиц на полях картофеля; при этом может быть сокращено количество обработок инсектицидами против колорадского жука, сохранен урожай и уменьшен зимующий запас вредителя.

По мнению Г.А. Викторова (1974), широкое применение агротехнических методов повышения эффективности природных популяций естественных врагов вредных видов станет возможным только в том случае, если их разработка станет органической частью усовершенствования систем возделывания сельскохозяйственных растений. Предложенные нами агроприемы хорошо вписываются в современные технологии возделывания картофеля и способствуют повышению плотности жужелиц – энтомофагов колорадского жука в агроценозе этой важной продовольственной культуры.

Заключение

На картофельных полях 9 регионов России, Молдавии и Украины зарегистрировано 232 вида жуужелиц из 54 родов. Доминирующими в одном или нескольких регионах оказались 38 видов. Впервые для южных регионов приведены 10 видов карабид: для Ростовской области – *Bembidion fumigatum*, *Pterostichus fornicatus*, *Calathus cinctus*, *Harpalus attenuatus*, *H. fuscipalpis* и *Acinopus picipes*; для Северо-Западного Кавказа – *Amara fusca* и *Bradycellus verbasci*; для Крыма – *Brachinus costatulus* и *Microlestes corticalis*.

Минимальное число видов жуужелиц (30) найдено на картофельных полях Северного Крыма, а максимальное (111) – в низинной зоне Закарпатья. Большое видовое разнообразие карабид (76) было отмечено также для картофельных полей Центральной Молдавии. В предгорном районе Закарпатья зарегистрировано 66 видов и в Западном Предкавказье (Ростовская область) – 61 вид. При этом наибольшее количество видов жуужелиц было обнаружено на картофельных полях, находящихся в регионах засушливой и слабо засушливой зон увлажнения (ГТК = 0.8-1.2), что соответствует степной и лесостепной природным зонам.

Установлена сильная корреляционная зависимость между долей жуужелиц в комплексе мезогерпетобионтов агроценоза картофеля и гидротермическим коэффициентом (ГТК) региона. Наименьшей (10.2%) эта доля оказалась в Северном Крыму (ГТК = 0.6), а наибольшей (87.7%) – на Черноморском побережье Кавказа (ГТК = 2.1). Отмечено также увеличение доли жуужелиц в указанном комплексе с увеличением абсолютной высоты местности и ростом ГТК.

При росте ГТК от 0.6 до 1.2 синхронно увеличивалась динамическая плотность и число видов жуужелиц в низинных регионах, но при дальнейшем росте увлажнения эти показатели резко снижаются. Наименьшая средняя динамическая плотность карабид отмечена в наиболее сухом и в наиболее влажном низинных регионах наших работ – на картофельных полях Северного Крыма и Черноморского побережья Кавказа. В горной зоне Закарпатья наблюдалось сокращение количества видов карабид и рост динамической плотности комплекса жуужелиц по сравнению с низинной зоной. Проведенные нами расчеты показали, что по мере роста ГТК выше 1.2 наблюдается стремительный рост показателя концентрации доминирования Симпсона и снижение показателя общего разнообразия Шеннона.

Продемонстрировано влияние на карабидокомплекс и почвенных условий. Так, на территории Северо-Запада России (Ленинград-

ская область) суглинистые почвы в целом оказались менее благоприятными для представителей этого комплекса. На полях картофеля с суглинистыми почвами, при сравнении с супесчаными, наблюдалась как более низкая суммарная динамическая плотность жужелиц, так и более низкие показатели общего видового разнообразия Шеннона.

Значительная часть видов жужелиц, встречающихся на полях картофеля в европейской части России и на сопредельных территориях, по гигропреференту относится к группе мезофилов (37.9%, среди доминантов – 60.6%). Подавляющее большинство отмеченных здесь видов являются хищниками или имеют смешанный тип питания (зоофаги – 72.8%, миксофаги – 22.0%, фитофаги – 5.2%).

Сравнительная оценка роли жужелиц в уничтожении опасного вредителя картофеля – колорадского жука – в различных регионах проводилась по материалам серологического анализа. Доля видов жужелиц, питавшихся указанным листоедом, оказалась зависящей от региона и была максимальной в Западном Предкавказье (81.4%) и минимальной в Северо-Западном регионе (26.5%).

Для сравнительного анализа интенсивности воздействия комплекса жужелиц на популяции колорадского жука на полях картофеля в различных регионах проводился подсчет условных коэффициентов значимости. Было показано, что наибольшее воздействие на популяции колорадского жука жужелицы оказывали в Центральной Молдавии и в Закарпатье, а наименьшее – на Северо-Западе России. Подсчет суммы условных коэффициентов для отдельных видов по всем зонам исследований позволил выделить группу жужелиц, являющихся наиболее активными энтомофагами колорадского жука: *Poecilus cupreus*, *Harpalus rufipes*, *Pterostichus melanarius* и *Carabus hampei*.

Исследования, проведенные нами с использованием серологического анализа в течение многолетнего периода адаптации местных видов энтомофагов к питанию колорадским жуком, позволили выявить изменения в количестве (доле) особей жужелиц, уничтоживших этого вредителя в полевых условиях. На примере жужелиц показано, что процесс адаптации к питанию колорадским жуком зависел не только от времени его нахождения в регионе, но и от количества поколений фитофага, развившихся со времени его проникновения в регион, то есть от длительности контакта хищника с жертвой.

В условиях Закарпатья показано, что при низкой плотности колорадского жука (25 яиц/ куст) комплекс жужелиц, как включая эндемичный вид *Carabus hampei*, так и без него, обеспечивал хорошую сохранность урожая картофеля. При средней плотности листоеда

(50 яиц/ куст) комплекс жужелиц вместе с *C. hampei* также успешно предотвращал потери урожая клубней. Получены новые данные по экологии и биологии *C. hampei*, описаны преимагинальные фазы развития этого вида жужелицы.

Установлена зависимость динамической плотности жужелиц агроценоза картофеля от нормы высадки клубней, сортовых особенностей культуры, характера окружающих полей, особенностей предпосадочной обработки почвы и поливов. При соответствующей направленности этих агроприемов может быть существенно повышена плотность жужелиц-энтомофагов колорадского жука в агроценозе важной продовольственной культуры – картофеля.

Summary

Carabid beetles were studied over 30 years (1979-2008) on potato crops of 9 geographic regions from 3 countries. Research work was conducted in three altitudinal zones of the Transcarpathian Region and in the northern Crimea within Ukraine; in the central part of Moldavia; and in the following parts of Russia: on the Black Sea Coast of the Caucasus (Sochi), in the western Ciscaucasia (Rostov Region), in the central Non-Chernozem Province (Ivanovo Region) and in the North-West of Russia (Leningrad Region). Research sites differed greatly in their geomorphological, soil and climate conditions.

Pitfall trapping was the main method used for sampling carabids. Altogether 232 carabid species were found on potato crops in all the above listed areas. Among these, 38 were considered as dominant species and 10 species were recorded from potato crops for the first time.

The carabid species abundance in potato crops varies significantly according to the area. A minimum abundance of 30 carabid species was reported for potato crops in the northern Crimea while a maximum abundance of 111 species was found in the lowland part of the Transcarpathian Region. Maximum species diversity has been shown to correlate with the Selyaninov's hydrothermal coefficient (HTC) equal to 0.8-1.2. This range corresponds to dry and insufficiently wet conditions in the steppe and forest-steppe zones. Yet the same zones are distinct in having the highest activity-density of ground beetles. In mountains, carabids demonstrate a decrease in activity-density with altitude.

The fraction of carabids within the meso-herpetobios has been found to be related to HTC. This fraction was minimal in the northern Crimea (10.2% for HTC 0.6) and was maximal on the Black Sea coast of the Caucasus (87.7% for HTC 2.1).

The structure of carabid assemblages in potato crops was examined in relation to their humidity preference. The complex of mesophilous carabid species is proven to be the most stable.

Data of serological analysis revealed that 106 carabid species from potato crops feed on the Colorado potato beetle. The maximum effect of carabids on pest populations was observed in Moldavia and Transcarpathia. Among the most active entomophagous species were *Poecilus cupreus*, *Harpalus rufipes*, *Pterostichus melanarius* and *Carabus hampei*. Within each carabid species, the fraction of the carabid population with positive serological reaction to the Colorado potato beetle increases as the time span since the pest establishment in the area increases.

The life cycle of *Carabus hampei* has been studied and preimaginal stages of this species were described.

It has been shown that density activity of carabids in potato crops depends on the following factors: planting rate of potato, cultivar characteristics, adjacent fields, preplanting treatment of the soil and water supply. By modifying the above factors in an appropriate manner it becomes possible to significantly increase the carabid density in potato crops.

Литература

- Аверин В.Г. 1939.** Хищные жужелицы УССР и вопрос об использовании их для борьбы с вредителями: Предварительное сообщение // *Зап. Харьк. с.-х. ин-та*, 1 [1938](4): 3-37.
- Агрокліматичний довідник по Закарпатській області. 1960.** Київ: Держсільгоспвидав УРСР. 120 с.
- Агроклиматические ресурсы Ивановской области. 1972.** Л.: Гидрометеиздат. 108 с.
- Агроклиматические ресурсы Краснодарского края. 1975.** Л.: Гидрометеиздат. 276 с.
- Агроклиматические ресурсы Молдавской ССР. 1982.** Л.: Гидрометеиздат. 199 с.
- Агроклиматические ресурсы Ростовской области. 1972.** Л.: Гидрометеиздат. 252 с.
- Агроклиматический справочник по Крымской области. 1959.** Л.: Гидрометеиздат. 136 с.
- Агроклиматический справочник по Молдавской ССР. 1969.** Кишинев: Картя Молдовеняскэ. 200 с.
- Агрометеорологический бюллетень по Ленинградской области. 1980–1992.** Л.: Б. и.
- Адашкевич Б.П. 1972.** Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на овощных полях. Сообщение 1 // *Защита овощных растений: Молд. НИИ орошаемого земледелия и овощеводства*, 12 [1971] (3): 52-71.
- Александрович О.Р. 1982.** Экологическая структура фауны жуужелиц зерновых полей Белоруссии и ее изменение под влиянием интенсификации сельскохозяйственного производства. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 20 с.
- Александрович О.Р. 1991.** Жуки жужелицы (Coleoptera, Carabidae) фауны Белоруссии // *Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии*. Минск: Навука і тэхніка: 37-78.
- Арнольди К.В. 1965.** Лесостепь Русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых // *Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповед. им. проф. В.В. Алехина*, 8: 138-166.
- Артохин К.С. 2000.** Энтомоценоз люцерны: мониторинг и управление. Ростов-на-Дону. 200 с.
- Артохин К.С. 2007.** Оценка численности одиночных пчел и принятие экологически значимых решений // *Проблемы и перспективы общей энтомологии: Тез докл. XIII съезда Русск. энтомол. о-ва*. Краснодар, 9-15 сент. 2007 г. Краснодар: 17.

- Бакасова Н.Ф.** 1968. Биологические особенности хищных жуужелиц (*Carabidae*) Кустанайской области и их потенциальное значение в динамике численности серой зерновой совки (*Hadena sordida* Bkh.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 26 с.
- Бакасова Н.Ф.** 1977. Ведение лабораторной культуры жуужелиц // Биологическая защита овощных культур: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Кишинев: 7-9.
- Бакасова Н.Ф.** 1981. Биологические особенности наиболее распространенных в Ленинградской области хищных жуужелиц // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений, 51: 34-38.
- Белоусов И.А.** 1987. Факторы, определяющие карабидокомплексы в агроценозах и пути их обогащения // Интродукция, акклиматизация и селекция энтомофагов: Сб. науч. тр. Л.: Всесоюз. НИИ защиты растений: 55-64.
- Биологические факторы экспансии колорадского жука. 2001** / Н.А. Вилкова, С.Р. Фасулати, Н.В. Кандыбин, А.Г. Коваль // Защита и карантин растений, 1: 19-23.
- Богданов-Катьков Н.Н.** 1947. Колорадский картофельный жук (*Lepidotarsa decemlineata* Say) и его карантинное значение. М.; Л.: Сельхозгиз. 198 с.
- Буров В.Н., Заева И.П., Титова Э.В.** 1974. Выявление трофических связей хищных членистоногих с вредной черепашкой с помощью серологического и радиоизотопного методов // Чтения памяти Н.А. Холодковского, 21: 69-81.
- Буров В.Н., Новожилов К.В.** 2001. Семиохемики в защите растений от сельскохозяйственных вредителей // Тр. Русск. энтомол. о-ва, 72: 3-15.
- Васильева Р.М.** 1982. Жуужелицы на картофельных полях Брянской области // Формирование животного и микробного населения агроценозов: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Пушино, 14-16 сент. 1982 г. М.: Наука: 53-54.
- Викторов Г.А.** 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука. 271 с.
- Викторов Г.А.** 1974. Принципы и методы интегрированной борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур // Биологические средства защиты растений. М.: Колос: 11-20.
- Воробьева А.А., Васильев Н.Н.** 1969. Адьюванты (неспецифические стимуляторы иммуногенеза). М.: Медицина. 206 с.
- Воронин К.Е.** 1977. Использование в биометодe природных популяций энтомофагов // Защита растений, (9): 20-21.

- Вольф В.Г.** 1966. *Статистическая обработка опытных данных*. М.: Колос. 255 с.
- Гиляров М.С.** 1941. Методы количественного учета почвенной фауны // *Почвоведение*, 4: 48-77.
- Гиляров М.С.** 1949. *Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых*. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 279 с.
- Гиляров М.С.** 1965. *Зоологический метод диагностики почв*. М.: Наука. 275 с.
- Гиляров М.С.** 1975. Условия обитания беспозвоночных животных разных размерных групп в почве // *Методы почвенно-зоологических исследований*. М.: Наука: 7-11.
- Григорьева Т.Г.** 1950. Пути использования агротехнических мероприятий в борьбе с проволочниками // *Тез. II экологич. конф., ч. 1*. Киев: Изд-во Киев. ун-та: 40-45.
- Григорьева Т.Г.** 1951. *Закономерности динамики почвенной фауны в зависимости от смен растительного покрова*. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л. 14 с.
- Григорьева Т.Г.** 1972. Влияние обработки почвы на фауну пшеничного поля // *Проблемы почв. зоол.: Материалы IV Всесоюз. совещ., Баку, 1972 г.* М.: Наука: 42.
- Гринфельд Э.К.** 1948. Наблюдения над распределением жужелиц (Carabidae), мертвоедов (Silphidae) и некоторых наземных насекомых по биотопам // *Энтомол. обзор.*, 30 (1-2): 154-156.
- Грюнталь С.Ю.** 1982. К методике количественного учета жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // *Энтомол. обзор.*, 61 (1): 201-205.
- Гусев Г.В.** 1981. Естественные враги колорадского жука: 1. Энтомофаги – насекомые, паукообразные, черви и др. // *Колорадский картофельный жук, Leptinotarsa decemlineata Say*. М.: Наука: 262-298.
- Гусев Г.В.** 1983. Аннотированный список энтомофагов колорадского жука // *Информ. бюл. ВПС МОББ*, 7: 6-34.
- Гусев Г.В.** 1991. *Энтомофаги колорадского жука*. М.: Агропромиздат. 174 с.
- Гусев Г.В., Коваль А.Г.** 1990. *Биологический метод борьбы с колорадским жуком*. М.: Агропромиздат. 65 с.
- Гусев Г.В., Юревич И.А.** 1967. Вредоносность колорадского жука в условиях низинной зоны Закарпатской области // *Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений*, 27: 92-106.
- Гусева О.Г.** 1988. Хищники и ЭПВ весенней капустной мухи // *Защита растений*, (1): 33-34.

- Гусева О.Г., Коваль А.Г. 2000. *Оценка влияния плотности популяций вредителей на эффективность многоядных хищников*. СПб: Всерос. НИИ защиты растений. 16 с.
- Даринский А.В. 1970. *Ленинградская область*. Л.: Лениздат. 280 с.
- Догель В.А. 1924. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе. Исследования по количественному анализу наземной фауны // *Русск. зоол. журн.*, 4 (1-2): 115-154.
- Докучаев В.В. 1948. *Учение о зонах природы*. М.: Географгиз. 64 с.
- Доспехов Б.А. 1973. *Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований)*. М.: Колос. 336 с.
- Душенков В.М. 1982. Основные закономерности сложения комплексов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах // *Докл. АН СССР*, 264 (1): 250-252.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. 2008. *Многомерный анализ биологических данных. Учебное пособие*. СПб. 87 с.
- Жаворонкова Т.Н. 1971. *Кормовые адаптации жуков Carabidae пшеничных агробиоценозов в Кустанайской области*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 23 с.
- Жаворонкова Т.Н. 1975. Влияние обработки почвы на обилие жуков Carabidae на полях пшеницы // *Проблемы почвенной зоологии*. Вильнюс: 152-153.
- Журавлев В.Н. 1981. Проблемы борьбы с колорадским жуком // *Защита растений*, 2: 36-38.
- Замотайлов А.С. 1992. *Фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Западного Кавказа. Методическое пособие*. Краснодар: Кубан. гос. аграр. ун-т. 77 с.
- Зубков А.Ф. 1975. Консорсионный уровень изучения агробиоценоза // *Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши: Тез. докл. Второй биоценол. конф., Ленинград 20-22 янв. 1976 г.* Л.: Наука: 30-31.
- Зубков А.Ф. 1995. *Агробиоценологическая фитосанитарная диагностика*. СПб: Всерос. НИИ защиты растений. 386 с.
- Ижевский С.С. 1981. Вредоносность колорадского жука // *Колорадский картофельный жук, Leptinotarsa decemlineata Say*. М.: Наука: 262-298.
- Ижевский С.С. 1996. Сохранение природных энтомофагов в агроценозах // *Защита и карантин растений*, (1): 12-15.
- Иммунология: Словарь. Пер. с нем. 1988 / К. Дреслер. Киев: Выща школа. 224 с.

- Иняева З.И.** 1983. Видовой состав и распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) полей // *Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области*. М.: Наука: 98-107.
- Калюжная Н.С., Комаров Е.В., Черезова Л.Б.** 2000. *Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Нижнего Поволжья*. Волгоград: Регион. центр по изучению и сохранению биоразнообразия. 204 с.
- Каплин В.Г., Кирдяшев Д.С.** 2007. Влияние агротехнических приемов на почвенных жужелиц в агроценозе яровой пшеницы в лесостепи Самарской области // *Агротехнический метод защиты растений от вредных организмов: Материалы IV Междунар. науч.-практ. конф.* Краснодар: 171-174.
- Карпова В.Е., Маталин А.В.** 1993. Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae) юга Молдовы // *Энтомол. обзор.*, 72 (3): 570-585.
- Касандрова Л.И., Хмырова Т.Н.** 1982. Жужелицы на полях пропашных культур // *Формирование животного и микробного населения агроценозов: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Пушино, 14-16 сент. 1982 г.* М.: Наука: 50-51.
- Кныш В.Г., Замотайлов А.С.** 2001. Дополнения к фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Западного Кавказа. Первое сообщение // *Тр. Кубан. гос. аграр. ун-та*, 390 (418): 193-199.
- Кныш В.Г., Замотайлов А.С.** 2004. Дополнения к фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Западного Кавказа. Второе сообщение // *Тр. Кубан. гос. аграр. ун-та*, 409 (437): 127-129.
- Коваленков В.Г., Тюрина Н.М.** 2000. Распространение, вредоносность и методы подавления колорадского жука на пасленовых культурах (в условиях Ставрополя) // *Современные системы защиты и новые направления в повышении устойчивости картофеля к колорадскому жуку*. М.: Наука: 11-13.
- Коваль А.Г.** 1985. Карabus прикарпатский – энтомофаг колорадского жука // *Защита растений*, (6): 25-26.
- Коваль А.Г.** 1986. Хищные жужелицы – энтомофаги колорадского жука // *Защита растений*, (11): 45-46.
- Коваль А.Г.** 1987. *Glischrochilus (Librodor) quadrisignatus* (Say) – новый для фауны СССР вид жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) // *Энтомол. обзор.*, 66 (2): 351-352.
- Коваль А.Г.** 1989. К изучению биологических особенностей *Carabus (Morphocarabus) hampei* Küst. из Закарпатья // *Экология и таксономия насекомых Украины: Сб. науч. тр., Т. 3*. Киев; Одесса: Выща школа: 29-36.

- Коваль А.Г. 1993.** О распространении и изменчивости *Carabus hampei* Küst. (Coleoptera, Carabidae) // *Вид и его продуктивность в ареале: Материалы VI совещания, Санкт-Петербург, 23-26 нояб. 1993 г.* СПб: Гидрометеиздат: 238-240.
- Коваль А.Г. 1995.** К изучению видового состава жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – энтомофагов колорадского жука в Крыму // *Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность: Тез. докл. Всерос. съезда по защите растений, Санкт-Петербург, дек. 1995 г.* СПб: Всерос. НИИ защиты растений: 323.
- Коваль А.Г. 1999.** К изучению жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – энтомофагов колорадского жука картофельных полей Закарпатье // *Энтомол. обозр.*, 78 (3): 527-536.
- Коваль А.Г. 2004.** Изучение влияния инсектицидов на жужелиц полей овощных пасленовых культур // *Химический метод защиты растений: Состояние и перспективы повышения экологической безопасности: Материалы междунар. науч.-практ. конф., 6-10 дек. 2004 г.* СПб: Всерос. НИИ защиты растений: 160-163.
- Коваль А.Г. 2007.** Роль жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как энтомофагов колорадского жука на полях картофеля и овощных пасленовых культур // *Информ. бюл. ВПРС МОББ*, 38: 133-136.
- Коваль А.Г., Белоусов И.А. 2001.** Возможность применения в защите растений местных видов энтомофагов // *Энтомол. обозр.*, 80 (4): 823-829.
- Коваль А.Г., Гусева О.Г. 2008.** Структура комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля при различных почвенных условиях на Северо-Западе России // *Энтомол. обозр.*, 87 (2): 303-312.
- Коваль Ю.В. 1970.** *Энтомофаги колорадского жука в агробиоценозе картофельного поля Черновицкой области УССР.* Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.
- Козырева Л.В. 1984.** Иссушение гребнистой поверхности поля // *Науч.-техн. бюл. по агр. физике*, 58: 31-36.
- Кочегаров С.Ф., Шиндеров Б.Л. 1983.** Определение термического состояния пахотного слоя почвы по дистанционно измеренной температуре поверхности // *Науч.-техн. бюл. по агр. физике*, 52: 34-37.
- Кочетова А.Н. 1936.** Жужелица *Amara similata* Gyll. – вредитель семенников крестоцветных и меры борьбы с ней // *Тр. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева*, 1 (3): 41-56.

- Криволюцкий Д.А.** 1994. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. 272 с.
- Крыжановский О.Л.** 1965. Сем. Carabidae – жужелицы // *Определитель насекомых европейской части СССР*, 2: 29-77. (Определители по фауне СССР, 89)
- Крыжановский О.Л.** 1983. Жуки подотряда Aderphaga: семейства Rhysodidae, Trachyrachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР) // *Фауна СССР: жесткокрылые, Т. 1, выт. 2*. Л.: Наука. 341 с.
- Куперштейн М.Л.** 1974. Использование реакции преципитации для количественной оценки влияния *Pterostichus cremuliger* (Coleoptera, Carabidae) на динамику численности вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Hemiptera, Scutelleridae) // *Зоол. журн.*, 53 (4): 557-562.
- Куперштейн М.Л.** 1979а. Изучение роли хищных членистоногих на основе серологического анализа и учета их численности // *Зоол. журн.*, 58 (10): 1574-1581.
- Куперштейн М.Л.** 1979б. Питание жужелиц (Coleoptera, Carabidae) вредной черепашкой *Eurygaster integriceps* Put. в лаборатории // *Энтомолог. обзор.*, 58 (4): 742-750.
- Куперштейн М.Л.** 1980. Метод серологической оценки роли хищных членистоногих // *Защита растений*, (1): 33-35.
- Лабораторные методы исследования в неинфекционной иммунологии.** 1967 / Под ред. О.Е. Вязова. М.: Медицина. 356 с.
- Лопатин И.К.** 2004. Интразональность как способ преодоления климатических рубежей и расширения ареалов насекомых // *Динамика биологического разнообразия фауны, проблемы и перспективы устойчивого использования и охраны животного мира Беларуси: Тез. докл. IX Зоол. науч. конф.* Минск: НАН Беларуси и др.: 53-54.
- Лынов А.В.** 1982. Некоторые аспекты питания жужелиц // *Формирование животного и микробного населения агроценозов: Тез. докл., Пуцзино, 14-16 сент. 1982 г.* М.: Наука: С. 81-82.
- Любечанский И.И.** 1998. Экологическая ординация жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в системе глобальных и локальных природных градиентов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.
- Макеев Г.И.** 1982. Экологическое обоснование прогноза численности, вредоносности колорадского жука и мер борьбы с ним на Северном Кавказе. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 25 с.

- Матвеев А.Б.** 1987. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) картофельных полей в условиях Башкирской АССР // *Проблемы почв. зоол.: Материалы докл. IX Всесоюз. совещ.* Тбилиси: Мецниереба: 179-180.
- Матвеева М.И., Мамылов Н.Н.** 1981. Жужелицы в агроценозе картофельного поля Горьковской области и их роль как потенциальных энтомофагов колорадского жука // *Тр. Горьков. с.-х. ин-та*, 153: 16-21.
- Мейер Н.Ф., Мейер З.А.** 1946. Об образовании биологических форм у *Chrysopa vulgaris* Schr. (Neuroptera, Chrysopidae) // *Зоол. журн.*, 25 (2): 115-120.
- Метеорологический словарь.** 1974 / сост. С.П. Храмов, Л.И. Мамонтова. Л.: Гидрометеиздат. 568 с.
- Миндер И.Ф.** 1981. Экология колорадского жука – основные параметры реакций на абиотические факторы внешней среды // *Колорадский картофельный жук, Leptinotarsa decemlineata Say*. М.: Наука: 262-298.
- Миноранский В.А.** 1989. *Защита орошаемых полевых культур от вредителей*. М.: Агропромиздат. 208 с.
- Мордкович В.Г.** 2007. Феномен лесостепи с энтомологических позиций // *Евразийский энтомолог. журн.*, 6 (2): 123-128.
- Наумова Н.И.** 2008. *Колорадский жук (Leptinotarsa decemlineata Say) и защита картофеля от вредителя в различных условиях земледелия на Северо-Западе Российской Федерации*. Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб. 19 с.
- Одум Ю.** 1975. *Основы экологии: Пер. с 3-го англ. изд.* М.: Мир. 742 с.
- Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К.** 1990. *Ядовитые животные и растения СССР*. М.: Высш. школа. 272 с.
- Основы статистической обработки результатов опытов в биологической защите растений (Методические указания).** 1981 / Э.М. Менчер. Кишинев: Всесоюз. НИИ биол. методов защиты растений. 31 с.
- Павлов И.Ф.** 1983. *Защита полевых культур от вредителей*. М.: Россельхозиздат. 224 с.
- Павлюшин В.А.** 2000. Проблемы биологической защиты растений от колорадского жука // *Современные системы защиты и новые направления в повышении устойчивости картофеля к колорадскому жуку*. М.: Наука: 45-48.
- Перспективы использования энтомофагов колорадского жука в различных географических зонах СССР.** 1975 / Г.В. Гусев, М.Я. Свикле, Ю.В. Коваль, Ю.В. Заяц, А.И. Лахидов, Н.С. Соро-

кин // VIII Междунар. конгр. по защите растений: Докл. на секциях. Т. 3. М.: 35-39.

- Песенко Ю.А. 1982.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 281 с.
- Пономарчук В.И. 1964.** Эколого-фаунистический обзор жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Закарпатской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ужгород. 16 с.
- Присный А.В. 1984.** Оценка комплекса почвенных хищных жуков как энтомофагов колорадского жука на примере юга Центрально-Черноземного района РСФСР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.
- Пукинская Г.А., Гусев Г.В. 1967.** Миграция колорадского жука и его внутривидовое расселение // Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений, 27: 82-91.
- Пучков А.В. 1988.** Особенности вертикального размещения и двигательная активность жесткокрылых в агроценозе (на примере пшеничного поля) // Вестн. зоол., (5): 57-62.
- Ройт А. 1991.** Основы иммунологии: Пер. с англ. М.: Мир. 328 с.
- Руднева Е.Н. 1960.** Почвенный покров Закарпатской области. М.: Изд-во АН СССР. 229 с.
- Рябова Е.П. 1957.** Гребневая культура как тепломелиоративный прием выращивания растений // Вопросы агрономической физики. Л.: Сельхозгиз: 155-165.
- Санин В.А. 1976.** Колорадский жук. М.: Колос. 112 с.
- Сапожникова С.А. 1950.** Микроклимат и местный климат. Л.: Гидрометеиздат. 242 с.
- Саулич А.Х. 1999.** Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб: Изд-во СПбГУ. 248 с.
- Свикле М.Я. 1970.** Жуужелицы агробиоценоза картофельных полей в условиях Латвийской ССР и их роль как потенциальных энтомофагов колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Материалы VII Прибалтийского совещ. по защите растений: Вредители с.-х. и лесных растений и меры борьбы с ними. Ч. I. Елгава: 94-97.
- Сейфулина Р.Р. 2005.** Пауки-герпетобонты (Arachnida, Aranei) в агроэкосистемах Подмосковья (видовой состав, пространственное размещение и сезонная динамика) // Зоол. журн., 84 (3): 330-346.
- Селянинов Г.Т. 1966.** Агроклиматическая карта мира. Л.: Гидрометеиздат. 12 с.

- Сергеева Т.К. 1970. Фиксация и обнаружение белков вредной черепашки (*Eurygaster integriceps*) в желудках хищных членистоногих // Зоол. журн., 49 (11): 1715-1719.
- Синицина Н.И., Гольцберг И.А., Струнников Э.А. 1973. *Агроклиматология*. Л.: Гидрометеиздат. 344 с.
- Соболева-Докучаева И.И. 1975. Использование серологического метода для определения роли жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозах // Журн. общ. биол., 36 (5): 749-761.
- Соболева-Докучаева И.И., Подоплелов И.И. 1972. Изучение специфических антисывороток к растворимым белкам некоторых кормовых объектов жуужелиц (Carabidae) // Зоол. журн., 51 (2): 280-286.
- Сорокин Н.С. 1977. *Энтомофаги колорадского жука (Leptinotarsa decemlineata Say) и их влияние на численность вредителя в Ростовской области*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 25 с.
- Сорокин Н.С. 1981. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) – естественные враги колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata Say* // Энтомол. обзор., 60 (2): 282-289.
- Сорокин Н.С. 1982. Орошение и энтомофаги // *Защита растений*, (2): 30.
- Столяров М.В., Сугоняев Е.С., Умаров Ш.А. 1974а. Динамика сообщества членистоногих хлопкового поля в Северном Афганистане (обоснование интегрированной системы защиты хлопчатника от вредителей). I // *Энтомол. обзор.*, 53 (2): 245-257.
- Столяров М.В., Сугоняев Е.С., Умаров Ш.А. 1974б. Динамика сообщества членистоногих хлопкового поля в Северном Афганистане (обоснование интегрированной системы защиты хлопчатника от вредителей). II // *Энтомол. обзор.*, 53 (3): 481-494.
- Сугоняев Е.С., Столяров М.В. 1968. Значение естественных врагов в регулировании численности популяций вредителей полевых культур // *Биол. метод борьбы с вредителями растений*. Рига: Зинанте: 199-203.
- Танский В.И. 1997. Биоценотический подход к интегрированной защите растений от вредных насекомых // *Энтомол. обзор.*, 76 (2): 251-264.
- Титова Э.В. 1974. О продолжительности выявления антигенов жертвы в теле хищника // *Энтомол. обзор.*, 53 (4): 726-731.
- Титова Э.В., Егорова Н.С. 1978. Оценка трофической связи пауков с вредной черепашкой *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) путем использования серологического метода исследования // *Энтомол. обзор.*, 57 (2): 284-289.

- Титова Э.В., Куперштейн М.Л. 1976. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) биоценоза пшеничного поля степной зоны Северного Кавказа и оценка их трофической связи с вредной черепашкой путем использования реакции преципитации // *Энтомолог. обзор.*, 55 (2): 265-276.
- Утянская С.В. 2001. Спектры жизненных форм жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Нижнего Дона // *Russian Entomol. J.*, 10 (3): 231-240.
- Ушатинская Р.С. 1958. Некоторые физиологические и биохимические особенности диапаузы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // *Колорадский жук и меры борьбы с ним. Т. 2.* М.: Изд-во АН СССР: 150-185.
- Ушатинская Р.С. 1966. Многообразие форм физиологического покоя у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) как одна из причин расширения его ареала // *Экология и физиология диапаузы колорадского жука.* М.: Наука: 5-22.
- Ушатинская Р.С. 1981. Размножение и индивидуальное развитие колорадского жука // *Колорадский картофельный жук, Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука: 54-71.
- Федоренко Д.Н. 1988. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области // *Насекомые Московской области: Проблемы кадастра и охрана.* М.: Наука: 20-46.
- Филиппов Н.А., Юревич И.А. 1957. Вредоносность колорадского жука // *Защита растений от вредителей и болезней*, (1): 38-39.
- Финаков В.К. 1956. *Колорадский жук и меры борьбы с ним.* Киев: Изд-во АН УССР. 124 с.
- Цинигис Р.[Я.]. 1960. Видовой состав жужелиц (Carabidae) в картофельном поле // *Краткие итоги науч. исслед. по защите растений в Прибалтийской зоне СССР в 1960 г.* Рига: 54.
- Цинигис Р.Я. 1962. Жужелицы в агробиоценозе картофельного поля // *Latvijas Entomologs*, 5: 25-28.
- Чернов Ю.И. 1975а. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // *Методы почвенно-зоологических исследований.* М.: Наука: 160-216.
- Чернов Ю.И. 1975б. *Природная зональность и животный мир суши.* М.: Мысль. 224 с.
- Шарова И.Х. 1974. *Жизненные формы жужелиц.* Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 36 с.
- Шарова И.Х. 1981. *Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae).* М.: Наука. 360 с.
- Шарова И.Х. 1982. Зональные закономерности формирования комплексов жуков-жужелиц в агроценозах // *Формирование жи-*

вотного и микробного населения агроценозов: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Пуццоно, 14-16 сент. 1982 г. М.: Наука: 6-8.

- Шувакина Е.Я.** 1975. Обыкновенная златоглазка как хищник колорадского жука и возможности ее применения на картофеле // Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений, 44: 154-161.
- Шуровенков Б.Г.** 1962. Полевые хищные энтомофаги (Coleoptera, Carabidae и Diptera, Asilidae) и факторы определяющие их эффективность // Энтотомол. обзор., 41 (4): 763-780.
- Шуровенков Б.Г.** 1973. Органы питания полевых жужелиц (Coleoptera, Carabidae) и их трофические связи // Науч. тр. / Воронеж. с.-х. ин-т, 54: 86-93.
- Шуровенков Б.Г.** 1982. Местные энтомофаги колорадского жука – жужелицы и другие насекомые европейской лесостепи // Науч. тр. / Воронеж. с.-х. ин-т, 118: 103-121.
- Эйдельберг М.М., Мальцев И.В., Перваков В.П.** 1988. Видовой состав жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Крыма // Экология и таксономия насекомых Украины: Сб. науч. тр. Киев: Наукова думка: 61-68.
- Юревич И.А.** 1962. Обоснование и разработка методов ликвидации очагов колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л. 20 с.
- Юревич И.А.** 1976. Роль элементов интенсификации картофелеводства в ограничении численности и вредоносности колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений, 48: 46-55.
- Яковлев Б.В.** 1958. Новое в борьбе с колорадским жуком. М.: Изд-во МСХ РСФСР. 64 с.
- Яковлев Б.[В.]** 1960. Колорадский картофельный жук. Рига: Гос. инспекция по карантину с.-х. растений. 152 с.
- Яхонтов В.В.** 1969. Экология насекомых. М.: Высш. школа. 488 с.

A catalogue of the ground-beetles of the republic of Moldova (Insecta, Coleoptera: Carabidae). 2000 / Z.Z. Neculiseanu, A.V. Matalin. Sofia; Moscow: Pensoft. 168 p.

A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). 1995 / O.L. Kryzhanovskij, I.A. Belousov, I.I. Kabak, B.M. Kataev, K.V. Makarov, V.G. Schilenkov. Sofia; Moscow: Pensoft. 271 p.

Allen R.T., Thompson R.G. 1977. Faunal composition and seasonal activity of Carabidae (Insecta: Coleoptera) in three different woodland communities in Arkansas // Ann. Entomol. Soc. Amer., 70 (1): 31-34.

- Balogh J. 1958.** *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Berlin: Akad.-Verl.; Budapest: Verl. der Ungar. Akad. der Wissenschaften. 560 S.
- Barber H.S. 1931.** Traps for cave-inhabiting insects // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, **46**: 259-266.
- Breuning S. 1932.** Monographie der Gattung *Carabus* L. // *Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren*, **105**: 239-496.
- Březina B. 1999.** *World catalogue of the genus Carabus L.* Sofia; Moscow: Pensoft. 170 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1: Archostemata – Myxophaga – Adephaga. 2003** / Ed. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books. 820 p.
- Csiki E. 1946.** *Die Käferfauna des Karpaten-Beckens. Bd. I. Allgemeiner Teil und Caraboidea*. Budapest. 798 S.
- Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 2. Adephaga 1: Carabidae (Laufkäfer). Auflage 2. 2006** / Hrsg. G. Müller-Motzfeld. Heidelberg; Berlin: Spektrum. 521 S.
- Estimating the soil moisture retention characteristic from texture, bulk density, and carbon content. 1989** / H. Vereecken, J. Maes, J. Feyen, P. Darius // *Soil. Sci.*, **148** (6): 389-403.
- Fedorenko D.N. 1996.** *Reclassification of world of Dyschiriini, with a revision of the Palaearctic fauna (Coleoptera, Carabidae)*. Sofia etc.: Pensoft. 224 p.
- Feytaud J. 1930.** Recherches sur le doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Say // *Ann. Epiphyt. (N. S.)*, **15** (6): 1-390.
- Hance Th. 2002.** Impact of cultivation and crop husbandry practices // *The agroecology of carabid beetles* / Ed. J.M. Holland. Andover: Intercept: 231-249.
- Heydemann B. 1955.** Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren // *Wanderversammlung Deut. Entomol.: Ber. über die 7, Berlin, 8-10 Sept. 1954*. Berlin: 172-185.
- Heydemann B. 1956.** Über die Bedeutung der «Formalinfallen» für die zoologische Landesforschung // *Faun. Mitt. N. Dtsch.*, **6**: 19-24.
- Holling C.S. 1965.** The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // *Mem. Entomol. Soc. Can.*, **45**: 5-60.
- Hůrka K. 1971.** Die Larven der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*- Arten. Morphologisch-taxonomische Studie // *Rozpr. Čsl. Akad. Věd. Řada MPV*, **80** (8): 1-137.
- Hůrka K. 1996.** *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Zlín: Kabourek. 566 p.

- Kabacik-Wasylik D.** 1971. Studies on the diet of three field species of Carabidae // *Ekol. Pol., Ser. A*, **19** (3): 501-508.
- Karg J.** 1970. Elimination of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) by Carabidae // *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. sci. biol.*, **18** (7): 397-400.
- Kult K.** 1947. *Klíč k určování brouků čeledi Carabidae Československé republiky. II. č. Praha*. 199 s. (Entomol. příručky. **20**)
- Lindroth C.H.** 1945. *Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. I. Spezieller Teil*. Göteborg: Kgl. Vet. Vitterh. Samh. Handl. 709 S.
- Lindroth C.H.** 1985. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // *Fauna Entomol. Scand.*, **15** (1): 1-227.
- Lindroth C.H.** 1986. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // *Fauna Entomol. Scand.*, **15** (2): 228-500.
- Lipa J.J.** 1985. Progress in biological control of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) in Eastern Europe // *Bull. OEPP / OEPO*, **15**: 207-211.
- Malausa J.-C.** 1977. L'élevage des coléoptères Carabidae: dans la perspective d'une multiplication de masse // *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9** (3): 497-505.
- Mandl K.** 1965. *Carabus scheidleri* Panzer und sein Formenkreis // *Entomol. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden.*, **31** (13): 415-457.
- Pawłowski J.** 1974. Biegaczowate – Carabidae. Podrodziny Bembidiinae, Trechinae // *Klucze do oznaczania owadów Polski*, **29** (3b): 1-94.
- Renkonen O.** 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // *Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*, **6** (1): 1-231.
- Renkonen O.** 1944. Die Carabiden und Staphyliniden bestände eines Seeufers in SW-Finland. Ein Beitrag zur Theorie der statistischen Insectsynecologie // *Ann. Entomol. Fenn.*, **10** (1-2): 33-104.
- Roubal J.** 1930. *Katalog Coleopter (brouků) Slovenska a Podkarpatska. Dil. I. Praha: Učeně Spol. šafářikový v Bratislavě*. 527 s.
- Scherney F.** 1959. *Unsere Laufkäfer: ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung*. Wittenberg; Lutherstadt: A. Ziemsen. 80 S.
- Scherney F.** 1960. Kartoffelkäferbekämpfung mit Laufkäfern (Gattung *Carabus*) // *Pflanzenschutz*. **12** (3): 34-36.
- Scherney F.** 1962. Untersuchungen über das Vorkommen für die biologische Schädlingsbekämpfung wichtiger Laufkäfer-Arten (Col., Carabidae) in Bayern // *Bayer. Landwirtschaftlichen JhrB.*, **2**: 193-218.
- Skuhrový V.** 1957. Metoda zemních pastí // *Čas. Čs. Spol. entomol.*, **54** (1): 27-40.

- Skuhrový V. 1959.** Potrava polních střevlíkovitých // *Čas. Čs. Spol. entomol.*, **56** (1): 1-18.
- Smulkowski J. 1961a.** Rola biegaczowatych (Carabidae) w biologicznej walce ze szkodnikami. Cz. 1 // *Ochrona roślin*, **5** (3): 3-6.
- Smulkowski J. 1961b.** Rola biegaczowatych (Carabidae) w biologicznej walce ze szkodnikami. Cz. 2 // *Ochrona roślin*, **5** (4): 20-24.
- Sunderland K.D. 2002.** Invertebrate pest control by carabids / Ed. J.M. Holland // *The agroecology of carabid beetles*. Andover: Intercept: 165-214.
- Štěrba F. 1945.** *Klíč k určování brouků čeledi Carabidae Československé republiky. I. Tribus Carabini*. Praha: Vesmír. 28 s.
- The agroecology of carabid beetles. 2002** / Ed. J.M. Holland. Andover: Intercept. 356 p.
- The genus *Carabus* in Europe. A synthesis. 2003** / Ed. H. Turin, L. Penev, A. Casale. Sofia; Moscow: Pensoft. 511 p.
- Thiele H.-U. 1961.** Zuchtversuche an Carabiden, ein Beitrag zu ihrer Ökologie // *Zool. Anz.*, **167** (9-12): 431-442.

Александр Георгиевич Коваль

**Жужелицы (Coleoptera, Carabidae)
агроценоза картофеля европейской части
России и сопредельных территорий**

Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 61 (2).
Доклад на шестьдесят первых ежегодных чтениях
6 апреля 2008 г.

Утверждено к печати
Президиумом Русского энтомологического общества
25.02.2009

Изготовитель оригинал-макета *С.Ю. Синёв*

Подписано к печати
Печать офсетная. Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Формат 60x84 1/16. Печ. л. 7.0. Тираж 250 экз.

Русское энтомологическое общество
Зоологический институт РАН, 199034, СПб, Университетская наб., 1