

- Meek R. Observations on the amphibians and reptiles of southern Morocco // Bull. Brit. Herpetol. Soc. 1983. № 12. P. 28–36.
- Mosely S.M. Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia, Lacertidae). Diss. Doct. Ph. (Zool.). Univ. Mich. 1980. 373 pp.
- Nader J.A., Jawad S.Z. Taxonomic study of the geckos of Iraq (Reptilia: Gekkonidae) // Bull. Biol. Res. Comm. Bull. 1976. № 5. P. 1–41.
- Nozari S., Blanck C.P. Le peuplement en reptiles au sud du Chir et Djerid // Arch. Inst. Pasteur Tunis. 1986. V. 63. № 4. P. 553–566.
- Nozari S., Blanck C. Biodiversité et biogéographie des reptiles du Sud Tunisien // Biogeography. 1993. V. 6. № 3. P. 89–104.
- Pantzar G. A survey of the species group of the Old World scincid genus *Chalcides* // J. Herpetol. 1981. V. 15. № 1. P. 1–16.
- Pantzar G., Bouček J. Catalogue des reptiles actuels de Maroc. Revision de formes d'Afrique, d'Asie et d'Australie // Trav. Inst. Scient. Cherif. Ser. Zool. 1960. № 21. 134 p.
- Reed C.H., Marx H. A herpetological collection from northeastern Iraq // Trans. Kans. Acad. Sci. 1959. V. 62. № 1. P. 91–122.
- Saharoff A. A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae) // Bonn. Zool. Monogr. 1982. № 1. 168 pp.
- Schleicher H.-H. Distributional range of reptiles of Iran // Herpetol. Rec. 1977. V. 8. № 4. P. 126–129.
- Schleicher H.-H. Felddierbiologische Beobachtungen auf Iranischen, nebst herpetologischen Daten zur den agamen Agavidae, A. caspiana und A. erythrogaster (Kriptia: Sauria: Agamidae) // Salamandra. 1979. V. 15. № 4. P. 237–253.
- Schleicher H.-H., Kausik W., Kubitsch K. Amphibians and Reptiles of North Africa. Koeltz Scientific Books. 1990. 630 p.
- Schenk K.P. Reptiles and amphibians from Southwestern Asia // Zool. Ser. Field Mus. Natur. Hist. 1939. V. 24. № 7. P. 49–92.
- Schweiger M. Herpetologische Beobachtungen im Gebiet von Qasrwanat (Marokko) // Herpetozoa. 1992. V. 5. № 1–2. P. 13–31.
- Schöckerl N.N. Grundzüge einer herpetogeographischen Gliederung der Paratethys // Vertete. Hungar. 1982. V. 21. P. 227–239.
- Stommer O. Bericht über eine zweite herpetologische Sammelleise nach Marokko im Juli und August 1970 // Monit. Zool. Ital. NS. Suppl. IV. 1972. № 6. P. 123–158.
- Sova P. Wzajemna herpetozoofagia z Algierii // Przegląd Zoologiczny. 1983. V. 27. T. I. P. 69–79.
- Taylor E.R. A taxonomic study of the congeneric scincoid lizards of the genus *Eusecota* // Univ. Kans. Sci. Bull. 1956. V. 23. P. 1–643.
- Wallace A.R. The geographical distribution of animals. 1876. London: Macmillan. V. 1. 503 pp. V. 2. 607 pp.
- Werner F. Die Amphibien und Reptilien von Syrien // Abb. Mus. Mat. Magdeburg. 1939. V. 7. T. 21. 211–223.
- Werner F. Lizards and snakes from Transjordan recently acquired by the British Museum (Natural History) // Bull. Brit. Mus. Zool. 1971. V. 21. № 6. P. 233–256.
- Werner F. Herpetological survey of Israel (1950–85), with comments on Syria and Jordan and on zoogeographic heterogeneity // Zoogeogr. Israel. Dordrecht. 1988. P. 355–388.
- Werner F. Herpetological records from Transjordan // Zoology in Middle East. 1991. V. 5. P. 37–41.
- Werner F. Amphibians and Reptiles on Palastina and Syria // Sauria. Akad. Wissenschaft. Wien. Abt. I. 1928. V. 137. P. 773–783.

On the Boundary between the Mediterranean and Sahara Gobi Faunistic Areas of the Palearctic with Special Reference to the Distribution of Lizards (Reptilia, Sauria)

V. V. Bobrov

Severtian Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskiy pr. 53, Moscow, 117071 Russia

In order to determine the boundary between the Mediterranean and Saharo-Gobi areas of the Palearctic, a proposed transitional zone between them was studied, which was limited by the northern and western boundaries of the ranges of the desert lizards (*Acanthodactylus*, *Eremias*, and *Tropidurus*), which penetrate far to the north and east, on the one hand, and by the southern and eastern boundaries of the range of the Mediterranean lizard *Lacerta* on the other. According to similarity of the ranges and origin, all species occurring within these limits were assigned to four groups: desert species (their ranges extend only east and south of the zone), Mediterranean species (their ranges extend only west and north of the zone), widespread species (their ranges extend on all sides of the zone), and endemic species of the zone. A territory was assigned to one of the faunistic areas based on the predominance (50% or more of the number of species) of Mediterranean or desert species. The regions where none of the above groups exceeded the 50% level were assigned to the transitional zone.

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА МИГРАЦИОННУЮ АКТИВНОСТЬ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ

© 1998 г. А. В. Матвиин

Московский педиатрический университет им. В. И. Ленина. 129278 Москва, ул. Кильбальчича, д. 6, кор. 5
Поступила в редакцию 19.06.96 г.

В условиях степей Восточной Европы изучалось влияние погодных условий на летнюю миграционную активность жужелиц лягушачьей активности всегда совпадает с периодом разрыва сезона размножения и в отрыве лета и приходит на период атмосферной засухи. При этом летняя активность, в отличие от явлений насекомых перенесенных, является циклическим процессом, повторяющимся по годам с определенными перерывами. Диктуется она прежде всего физиологическими факторами, действующими в различные периоды жизненного цикла. Являясь частично колеблющимися, эти факторы определяют не только время, но и продолжительность отдельных этапов из наступающих отдельных временах в сезоне. Ход сезона насекомых перенесенных, напротив, определяется главным образом влиянием конкретных погодных условий. В данном случае они играют скорее регуляторную роль, когда от значимых отдельных факторов во многом зависят как сроки максимальной и минимальной изолированной активности, так и численность активных в эти сроки видов. Критически значения отдельных погодных факторов в различных сезонах значительно варьируют. Однако закономерности их сезонных изменений характеризуются постоянством – с мая по июль отмечается увеличение значений погодных факторов, определяющих максимальную и максимальную летнюю активность, а с июля по сентябрь, напротив, наблюдается их спад. Минимум летней активности соответствует наихудшим температурным условиям – первым заморозкам осенью, сильному ветру и дождю, особенно в сочетании с поливом почвы. Максимальная летняя активность отмечается в теплые безздуные и безветренные ночи, часто с морозным дождем, когда количество осадков за ночь не превышает 0.5 мм.

ВВЕДЕНИЕ

Рассматривая такую жизненно важную для насекомых процессы, как миграция, самое пристальное внимание следует уделять факторам внешней среды. Их влияние очень сложно, поскольку оно отражается как на формировании самого миграционного поведения, так и на характере уже возникшего перемещения (Горностаев, 1984; McMains, 1988; Smith, 1988; Чернышев, 1989; Матвиин, 1992).

Подавляющее большинство исследователей, изучающих особенности летней миграционной активности насекомых, отмечают четкую зависимость ее от meteorологических условий. Факторами, наиболее сильно влияющими на ход и характер летних перемещений, являются фазы Луны (Vanevjev *et al.*, 1981; Shrivastava *et al.*, 1986; Lipa, 1983) и связанные с ними освещенность (Чернышев, 1976; Noxon, McIntyre, 1985; Toth, Nowinszky, 1985, 1988; Addison, 1988) и поляризация солнечного света (Kirschfeld, 1988; Schwind, 1989); температура воздуха (Жантиев, Чернышев, 1967; Кличко, Франциев, 1962; Мазура, Франциев, 1962; Baldeev, Badan, 1985; Bersat, Mestren, 1985; McMains, 1988; Thorne, Cline, 1989; Матвиин, 1989, 1990) и сила ветра (Frost, 1962; Териков, Коломинец, 1966; Haggis, 1971; Fer-

san *et al.*, 1989; Salom, McLean, 1989). Несколько слабее на летнюю активность влияние атмосферного давления (Лебедев, 1937; Townsend, 1958; Рыбак, 1963; Nowinszky, Kanopy, 1988), относительная влажность воздуха (Williams, 1940; Чернышев, Богуслав, 1973; Baldeev, Badan, 1985) и атмосферные осадки (Cridle, 1918; Мончаков, 1956; Fernand, 1961; Чернышев, Богуслав, 1973). В последние два десятилетия появились убедительные данные о том, что на летнюю активность насекомых значительное влияние оказывает возмущенность геомагнитного поля Земли (Чернышев, 1971; 1972; Iso-livari, Королев, 1977; Самкова, 1984; Чернышев и др., 1984) и солнечная активность (Nowinszky, Toth, 1988; Чернышев, 1989).

В перечисленных погодных факторах действуют в сложных сочетаниях, в разных видах насекомых неодинаково к ним чувствительны. Даже самцы и самки одного и того же вида могут проявлять различную летнюю активность в зависимости от тех или иных погодных условий (Териков, Коломинец, 1966). В подобной ситуации имеет смысл говорить лишь об определенной ведущей роли какого-либо из факторов, постоянно влияющей на самовремя связи со множеством других.

Целью настоящего исследования являлся анализ комплекса погодных условий, влияющих на

миграционную активность *Carabidae* в степных районах Восточной Европы. В задачи исследования входило также изучение закономерностей формирования сезонного хода летних перемещений жужелиц в условиях степей, а также определение значений основных погодных факторов в критические периоды, когда летняя активность жужелиц минимална.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 1982, 1990 и 1991 гг. в нижнем течении р. Преголя близ г. Калуги (ноготь-западина Молдавии). С мая по октябрь в смене естественных светотеней и трех агротехнических действий было 500 починенных и 2 световых ловушки. В качестве починенных ловушек использовались стеклянные банки объемом 0,5 л с диаметром почевого отверстия 72 мм (Шульгину, 1970). Световая ловушка представляла собой комбинацию стандартного светильника типа "Решетка" (Фрост, 1957) с лампой ультрафиолетового света мощностью 15 Вт и оригинального сборного устройства, разработанного автором (Маталин, 1992). Выборка починенных ловушек проводилась в 6th и 21st, световых - 7th ежедневно. В общей сложности было отловлено более 50 тыс. особей 200 видов жужелиц: 16 тыс. в починенные и 34 тыс. на световые ловушки.

Для оценки влияния погодных условий на миграционную активность жужелиц было использовано 10 параметров: среднесуточная ($T_{\text{св}}$) и среднечасовая ($T_{\text{час}}$) температуры воздуха, температура воздуха предшествующих суток ($T_{\text{пред}}$), среднесуточная (O_{Vv}) и среднечасовая (O_{Vh}) относительная влажность воздуха, среднесуточное атмосферные осадки ($R_{\text{св}}$), количество атмосферных осадков ($R_{\text{час}}$), сила ветра ($A_{\text{св}}$), фазы Луны ($F_{\text{Л}}$) и облачность ($O_{\text{обл}}$). Учет погодных факторов проводился ежедневно с использованием стандартной метеорологической аппаратурой. Полученные из них данные ежедекадно сверялись со сведениями Калужской метеостанции.

Статистическая обработка материала проводилась с использованием персонального компьютера IBM PC/AT на базе СУБД "KARAT-M". Для выявления степени зависимости миграционной активности *Carabidae* от погодных факторов использовалась метод множественной починенной регрессии, когда на каждом новом этапе анализа и уравнение регрессии вводятся данные по каждому из анализируемых факторов. Оцененная степень влияния различных погодных факторов на миграционную активность жужелицы, мы включили понятия "ведущего" и "вспомогающего" факторов. В качестве ведущего признается тот из факторов, уравнение регрессии которого наиболее полно описывает рассматриваемую зависимость (r^2) для данного фактора оказывается максималь-

ным). В качестве дополняющих применяются те из факторов, акции которых при построении множественной регрессии оказывается наиболее существенным, о чем можно судить по темпам нарастания r^2 . При этом, значения коэффициентов для кратных простых регрессий обязательно должны быть достоверны (значения t -критерия больше 2,0). Подобный анализ был проведен не только для летних, но и для зимних перемещений, что дало возможность сравнить характер зависимостей. Для оценки закономерностей формирования сезонных пиков миграционной активности использовалась стандартизация данных методом скользящей средней с их последующей автокорреляцией. В корреляционном анализе за достоверные принимались значения коэффициентов, превышающие 0,5. Достоверность полученных результатов оценивалась по критерию Стьюдента (t -статистика) с 95% доверительным интервалом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зависимость сезонного хода летней миграционной активности жужелиц от погодных условий. Сезонная динамика активности жужелиц в условиях юго-западной Молдавии имеет свои характерные особенности. Напочвенная активность характеризуется двумя пиками, один из которых приходится на конец мая-начало июня, а второй — на середину-конец августа. С конца июня и до начала августа наблюдается резкий спад напочвенной активности, что является зональной чертой для степных и полупустынных регионов (Потапова, 1972; Карпович, 1986; Утицкая, 1986; Шарова, 1990). Летняя активность в данных условиях характеризуется тремя пиками, приходящимися на середину-конец июня, июля и августа, соответственно. При этом, minimum летней напочвенной активности совпадает по времени с максимумом летней активности и всегда приходится на первые атмосферные засухи, когда значения температуры воздуха достигают своих наибольших, а количество атмосферных осадков и относительная влажность воздуха — наименьших сезонных значений (рис. 1).

Результаты проведенного анализа показали, что погодные условия в большей степени влияют на ход пеших напочвенных, нежели летних перемещений. Об этом свидетельствуют высокие значения коэффициентов их изоминимокорреляций для полной регрессии по отдельным годам (для летних перемещений $r^2 = 0.96-0.98$, для пеших — $r^2 = 0.67-0.87$), также то, что в различные сезоны для каждого из двух типов перемещений в качестве ведущих выступают совершенно различные факторы (табл. 1).

Так, в заступленный 1990 г. на ход пеших перемещений в наибольшей степени влияла сред-

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ

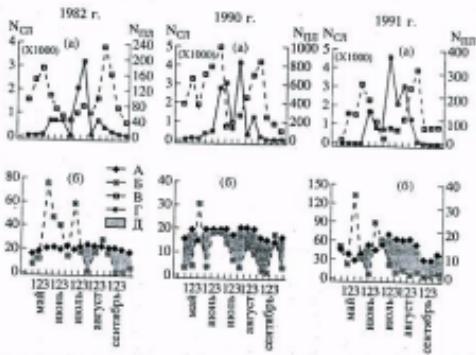


Рис. 1. Сезонный ход пеших и летних перемещений (а) в основных погодных показателях (б). А — температура воздуха; Б — количество атмосферных осадков; В — летческие ловушки ($N_{\text{Л}}$); Г — световые ловушки ($N_{\text{СЛ}}$); Д — периоды активности.

исчайшая температура воздуха. В более влажные 1982 г. и особенно 1991 г. наибольшее влияние оказывала среднесуточная относительная влажность воздуха. Факторы, дополняющие эти влияния, также весьма разнообразны и непостоянны. В более влажные годы в качестве таковых выступают атмосферные осадки, а в более сухие, наоборот, температура достоверно влияла на ход пеших напочвенных перемещений. При этом, дополняющие факторы отличаются высокой степенью скоррелированности с ведущими факторами, а первое и друг с другом (табл. 2).

В противоположность этому, ход летних перемещений, несмотря на различные погодные условия, всегда определялся температурой воздуха. Факторы, дополняющие ее влияние, также весьма постоянны; чаще всего это фазы Луны и сила ветра. Примечательно, что последние практические никак не связаны между собой, ни с ведущим фактором, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов их изоминимокорреляций (табл. 3). Несмотря на то, что несмотря на весьма значительные изменения погодных условий по отдельным годам (табл. 4), сезонный ход летних перемещений в целом остается неизменным. При этом достаточно константны не только сроки максимального лета, но и численность летящих в это время видов, что определяет очень высокие коэффициенты корреляции при сравнении отдельных сезонов друг с другом (табл. 5).

Эти данные свидетельствуют о том, что сезонный ход летних перемещений *Carabidae* лишь частично корректируется погодными условиями. Диктуется же он, главным образом, различными физиологическими факторами, действующими в разные поры жизненного цикла отдельных видов. Это подтверждается относительным постоянством сроков лета в годы с различными погодными условиями. Имея в своем распоряжениианные многолетние наблюдения, мы попытались оценить закономерности формирования пиков пеших и летней миграционной активности в сезоне. Выяснилось, что летние перемещения, в отличие от пеших напочвенных, являются циклическим процессом, повторяющимся по годам с постоянным периодом (рис. 2 и 3).

Максимум летних перемещений в сезоне наступает через сема-весну, неделей после начала весенней активности и приходится на первую половину июня. Именно в этот период начинается массовый выход и расселение нового поколения у целого ряда, в том числе доминантных видов, таких как *Platynus conspersus* Gmel., *Anthicus kubani* Deg., *Anthicus luteipennis* Deg., *Calathus fuscipes* Schall., *Agonum fuligineum* Duf., *Civitina fossor* L., *Velutinum gallicum* Ol., *Scolytus pilosus* (Herbst), *P. rossicae* Deg., *S. discophorus* F.-W., *Oreomystis apicata* F., *O. griseola* Sturm и др., определяющих численный уровень этого пика. Вместе с тем в те же сроки наблюдается повышенная летняя активность у гравитационных и постгенеративных особей целого ряда гиг-

Таблица 3. Важность некоторых японских языков в развитии японской культуры и языка японской Монголии

Примечание: Для воспроизведения звука в фонах звуковых изображений – звуковая панель при временных изображениях, вторая – звуковая Г-панель для воспроизведения звука в фоне – звуковая панель, расположенная за экраном. Стандартные звуки воспроизводятся с помощью звуковой панели Г-панель. Для воспроизведения звуков, не имеющих соответствующих сигналов на Г-панели, необходимо воспользоваться звуковой панелью звукового изображения.

ПРИЧИНЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ

1982 г.					
<i>T₂₃</i>	-0.9969 ± 0	1.0000			
<i>RF</i>	-0.6136 ± 0.0218	0.1583 ± 0.629	1.0000		
<i>OVV₂₃</i>		<i>P₂₃</i>	<i>RF</i>		
1990 г.					
<i>T₂₃</i>	1.0000				
<i>T₂₃</i>	-0.7990 ± 0.006	1.0000			
<i>T₂₃</i>	-0.8616 ± 0.0015	0.3851 ± 0.157	1.0000		
	<i>T₂₃</i>	<i>T₂₃</i>	<i>T₂₃</i>		
1991 г.					
<i>OVV₂₃</i>	1.0000				
<i>OVV₂₃</i>	-0.9325 ± 0	1.0000			
<i>P₂₃</i>	-0.8249 ± 0.0021	0.4407 ± 0.0191	1.0000		
<i>RF</i>	-0.6338 ± 0.0374	-0.6063 ± 0.0201	0.3987 ± 0.157	1.0000	
<i>OVV₂₃</i>		<i>OVV₂₃</i>	<i>P₂₃</i>	<i>RF</i>	
Примечание. Выделены – взаимно коррелированные между собой факторы; остальные обозначения см. в табл. I.					
Таблица 3. Корреляционные матрицы для погодных факторов, определяющих сезонный ход летних перемещений Carabidae					
1982 г.					
<i>T₂₃</i>	1.0000				
<i>ARS</i>	0.3614 ± 0.182	1.0000			
<i>P₂₃</i>	-0.7216 ± 0.0027	-0.9096 ± 0	1.0000		
<i>FM</i>	0.4638 ± 0.069	0.3786 ± 0.217	-0.3563 ± 0.2917	1.0000	
	<i>T₂₃</i>	<i>ARS</i>	<i>P₂₃</i>	<i>FM</i>	
1990 г.					
<i>T₂₃</i>	1.0000				
<i>OVV₂₃</i>	0.0222 ± 2.647	1.0000			
<i>P₂₃</i>	-0.4873 ± 0.0064	-0.6887 ± 0.0061	1.0000		
<i>ARS</i>	0.0486 ± 1.518	-0.0102 ± 4.1757	-0.1873 ± 0.6381	1.0000	
<i>FM</i>	-0.0945 ± 0.9578	0.0220 ± 2.731	-0.1446 ± 0.8291	0.0669 ± 1.628	1.0000
	<i>T₂₃</i>	<i>OVV₂₃</i>	<i>P₂₃</i>	<i>ARS</i>	<i>FM</i>
1991 г.					
<i>T₂₃</i>	1.0000				
<i>OVV₂₃</i>	-0.9002 ± 0	1.0000			
<i>ARS</i>	0.0252 ± 2.574	-0.1517 ± 0.7915	1.0000		
<i>FM</i>	0.1283 ± 0.881	-0.3974 ± 0.1983	-0.0059 ± 9.8277	1.0000	
<i>OBL</i>	0.0286 ± 2.835	-0.1122 ± 0.9731	-0.5718 ± 0.0317	-0.0854 ± 1.1741	1.0000
	<i>T₂₃</i>	<i>OVV₂₃</i>	<i>ARS</i>	<i>FM</i>	<i>OBL</i>
Примечание. Условные обозначения см. в табл. I и 2.					

Примечание. Указанные обозначения см. в табл. 1 и 2.

Таблица 4. Корреляционные матрицы для значений основных погодных факторов в различные сезоны исследования

А. Среднесуточные температуры ($^{\circ}$ К)		Б. Количество атмосферных осадков (мм)	
1982 1.0000		1982 1.0000	
1990 0.3331 ± 0.225	1.0000	1990 0.6156 ± 0.014	1.0000
1991 0.2102 ± 0.452	0.78465 ± 0.403	1991 0.6523 ± 0.008	0.6579 ± 0.007
1982 1990	1991	1982 1990	1991
Б. Среднесуточная относительная влажность воздуха (DHW%)		Г. Среднесуточное атмосферное давление (Па)	
1982 1.0000		1982 1.0000	
1990 0.4722 ± 0.075	1.0000	1990 0.3917 ± 0.148	1.0000
1991 -0.144 ± 0.607	0.1079 ± 0.701	1991 0.7866 ± 0.003	0.2926 ± 0.2900
1982 1990	1991	1982 1990	1994

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 1 и 2.

Таблица 5. Корреляционные матрицы численного обиения Carabidae в различные сезоны исследования

А. По данным почвенных почвушек		Б. По данным световых ловушек	
1982 1.0000		1982 1.0000	
1990 0.4617 ± 0.063	1.0000	1990 0.9673 ± 0	1.0000
1991 0.4324 ± 0.062	0.5661 ± 0.027	1991 0.9741 ± 0	0.9437 ± 0
1982 1990	1991	1982 1990	1991

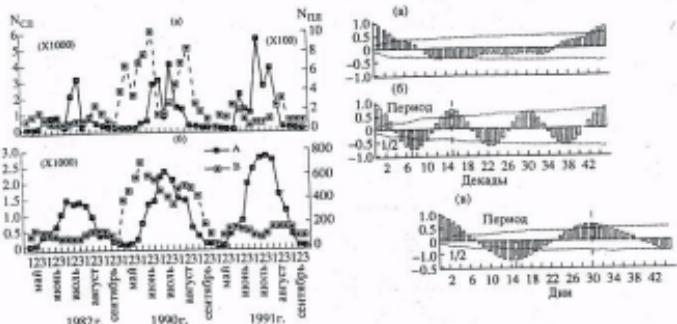
Примечание. Условные обозначения см. в табл. 1 и 2.

рофильных видов, населяющих разнообразные стации по берегам немногомощных, зачастую непостоянных водотоков. В первую очередь следует отметить наибольшее массовое *Acilius sulcatus* Chaudoir, *A. dorsalis* Duf., *A. lateralis* Duf., *Zemopterus mali* (Herbst), *S. discoloratus* F.-W., *Benedictus varians* Ol., *B. dentatus* Thunb., *B. pilosus* F., *B. capricornis* Chaudoir, *B. tenuipes* Es., *B. fimbriatus* Duf. и др., мигрирующих в поисках новых биотопов со стабильным режимом увлажнения.

Таким образом, полученные данные позволяют предположить, что для летних перемещений погодные условия играют в основном сигнальную роль, указывая на наступление определенного времени в сезоне. Ведущая роль здесь принадлежит температуре воздуха вне зависимости от общего метеофилона в различные сезоны. Это хорошо согласуется с данными ряда исследований (Ratte, 1985; Sota, 1986), в которых было показано, что температура не только определяет продолжительность развития неполовозрелых стадий, но и играет роль датчика времени в синхронизации как поедавшихся, так и онтогенетических ритмов с ритмом окружающей среды. Для птиц перемещений погодные условия играют скорее регуляторную роль. В данном случае от конкретных факторов довольно изменчивы и соответствующие значения отдельных факторов во многом за-

исят сроки и величины периодов напочвенной активности, а также численность активных в эти сроки видов.

Критические значения основных погодных факторов, влияющие на ход летних перемещений жуков. Совокупное влияние погодных факторов на ход и характер летних перемещений не исключает возможности влияния на данные процессы каждого из них в отдельности. Проводится это за счет того, что все они имеют как минимум два значения (верхний и нижний порог) в интервале между которыми вообще возможен активный полет (Taylor, 1963). Часто проявляется лимитирующая роль нижних порогов, поскольку верхние пороговые значения большинства погодных факторов в природе достигаются крайне редко (Чернышев, Богуцкий, 1973). Если значения хотя бы одного из погодных факторов оказываются в области подпороговых, это незаменимостью сказывается на уровне летней активности, который в ряде случаев может упасть до минимума. Некоторые из авторов считают, что большинство насекомых способно летать лишь тогда, когда значения всех (или по крайней мере основных) погодных факторов превышают нижние пороговые значения (Мондакский, 1956; Taylor, 1963). Следует иметь в виду, что пороговые значения погодных факторов довольно изменчивы и соответст-

Рис. 2. Сезонный ход пищи в летних перемещениях Carabidae в качестве многоэтапных наблюдений. А — световые ловушки (N_{12}); Б — почвенные почвушки (N_{12}); в — абсолютные значения, б — значения статистически значимого ряда.

ции с географической широтой и сезоном наблюдения (Горностаев, 1984), а также специфичны как для отдельных видов (а возможно полозов и даже возрастных групп), так и для целых таксонов. Как правило можно привести точку зрения целого ряда исследователей о том, что наиболее теплолюбивы из всех активно летающих насекомых являются жуки (Hutchins, 1940; Жалтиев, Чернышев, 1960; Чернышев, Богуцкий, 1973; Горностаев, 1984; Самков, 1984).

Исходя из данных учетов на световые ловушки, мы приводим сведения о погодных факторах, сопутствующих минимальной и максимальной летней активности Carabidae в условиях юго-западной Молдавии (табл. 6). В данных контексте нельзя утверждать, что мы имеем дело именно с пороговыми значениями погодных факторов, вследствие чего они обозначены нами как критические.

Анализ полученных результатов показал, что в различные сезоны критические значения отдельных факторов менялись в значительной степени. Так, например, минимальная среднемесячная температура воздуха, при которой еще регистрируется лет, в сентябре 1990 г. составила 5.0°C, а в сентябре 1991 г. — только 1.5–3.5°C. Соответствующие значения для июля составили 14.9–17.3°C в 1990 г. и 12.0–14.3°C в 1991 г. Вместе с тем тенденция изменения критических значений погодных факторов, определяющих летнюю миграционную активность, оставалась постоянной.

Рис. 3. Автокорреляционные ряды для двух типов перемещений:
— почвенные почвушки, б — световые ловушки, в — фазы Луны (правда, в качестве эталона целиком проходят).

ными в течение сезона. Так с мая по июль отмечается увеличение значений погодных факторов, определяющихся как минимальную, так и максимальную летнюю активность. С июня по сентябрь, наоборот, наблюдается их спад. Это согласуется с данными других исследований, в которых отмечается, что весной и осенью критические значения погодных факторов значительно ниже, чем летом (Мазепа, Франшик, 1962). При этом, в более сухие и теплые сезоны пикне и вторичные критические значения погодных факторов весны и осени оказываются в большей степени сходны между собой (табл. 6). В наибольшей степени это касается температуры и относительной влажности воздуха.

Критические значения силы ветра лежат в пределах 6.0–7.0 м/с. Так, при силе ветра в 5.0 м/с летнюю активность жуков в районе исследования значительно снижалась, несмотря на то, что в целом ряде случаев значения температуры и относительной влажности воздуха были весьма высоки. Ветер силой более 7.0 м/с полностью подавляет лет. Высокий уровень летней активности проявляется либо в совершение безветренных ночей, либо когда сила ветра не превышает 1.5 м/с.

Атмосферные осадки также в значительной степени ограничивают летнюю активность. Погодная редко сказывается, если количество осадков за ночь превышает 2.0 мм и полностью прекращается при отметках 3.5 мм и выше. Повышенная летняя активность жуков регистрируется в

Таблица 6. Критические значения погодных факторов для летней миграционной активности жуковид в условиях юго-западной Молдавии (по данным Р. Прут, 1990 г.)

Месяцы	Погодные факторы					
	T ₂₀ (°C)	T _{dm} (°C)	T _{pr} (°C)	O _{WV25} (%)	O _{WV30} (%)	P ₂₅ (ГПа)
Май	мин	13.3–14.2	11.8–12.4	15.6–17.3	75.9–76.9	85.8–90.1
	макс	—	20.2	25.4	58.6	68.7
Июнь	мин	13.7	13.8–14.6	16.3	63.1–63.2	74.5–75.8
	макс	—	20.8	20.3	24.8	56.4
Июль	мин	15.8–18.8	14.9–17.3	18.7–23.7	56.6–68.7	95.0–96.0
	макс	—	24.8	19.5	31.5	63.8
Август	мин	13.3–13.6	11.1–11.5	18.8–18.9	42.7–50.3	47.2
	макс	—	22.1–23.1	20.0–20.3	26.9–27.7	47.9–54.0
Сентябрь	мин	12.3	5.0	14.9	54.7	58.6
	макс	—	18.3	14.1	23.8	50.0
Х	мин	14.3	13.6	18.0	61.6	72.8
	макс	—	22.2	19.1	26.6	55.9
						68.1
						1044.7

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 1.

Таблица 7. Критические значения погодных факторов для летней миграционной активности жуковид в условиях юго-западной Молдавии (по данным Р. Прут, 1991 г.)

Месяцы	Погодные факторы					
	T ₂₀ (°C)	T _{dm} (°C)	T _{pr} (°C)	O _{WV25} (%)	O _{WV30} (%)	P ₂₅ (ГПа)
Май	мин	10.0–13.3	9.3–12.3	11.8–13.8	71.0–80.0	85.6–90.4
	макс	—	—	—	—	—
Июнь	мин	13.1–16.3	12.0–13.0	14.0–17.0	68.2–82.7	63.5–80.5
	макс	—	21.9	20.5	23.0	61.2
Июль	мин	13.0–15.0	12.0–14.3	13.8–16.0	73.0–78.7	76.0–81.8
	макс	—	18.0–18.8	16.3–17.0	19.5–20.5	63.9–66.7
Август	мин	9.0	6.8	10.0	72.4	73.2
	макс	—	15.1	14.0	18.0	71.3
Сентябрь	мин	—	4.5	1.3–3.5	6.0–6.5	62.0–62.5
	макс	—	—	10.5	7.5	15.5
Х	мин	—	11.8	9.4	12.1	73.4
	макс	—	—	16.5	15.0	19.3

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 1.

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ

теплые безветренные ночи с мелкими моросящими дождями, когда количество осадков за ночь не превышает 0.3–0.5 мм.

Атмосферное давление, по-видимому, вообще не достигает ни одного из критических значений. Только в периоды его резкого спада, как правило, перед грозой, наблюдаются вспышки летней активности у отдельных видов, но далеко не у всех, видов.

Ламинтирующее влияние фаз Луны проявляется в том, что минимальная летняя активность Сабейидов проявляется исключительно в полнолуние. Даже когда в этот период облачность бывает сплошной, численность прилагается на световые ловушки видов остается очень низкой. Наивысшая летняя активность чаще всего проявляется в новолуние или в период второй четверти.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в условиях степей Восточной Европы максимум летней активности жуковид всегда совпадает с периодом резкого спада напочвенной активности в средние лета и приходится на период атмосферной засухи.

Летняя активность, в отличие от пещер напочвенных перемещений, является явно циклическим процессом, повторяющимся по годам с определенными периодами. Диктуется это прежде всего физиологическими факторами, действующими в различные периоды жизненного цикла, и лишь частично корректируется погодными условиями. Последние играют сигнальную роль, указывая на наступление определенного времени в сезоне.

Пещерные напочвенные перемещения, напротив, определяются главным образом влиянием конкретных погодных условий. В данном случае они играют скорее регуляторную роль, когда от значений отдельных факторов во многом зависит как сроки максимальной и минимальной напочвенной активности, так и численность, активных в эти сроки видов.

Критические значения отдельных погодных факторов в различных сезонах значительно варьируют. Однако закономерности их сезонных изменений характеризуются постоянством – с мая по июль отмечается повышение значений погодных факторов, определяющих минимальную и максимальную летнюю активность, а в июле по сентябрь, напротив, наблюдается их спад. Минимум летней активности соответствует низкие температуры воздуха, сильный ветер и дождь, особенно в сочетании с полной Луной. Максимальная летняя активность отмечается в теплые безветренные ночи, часто с мелкими дождями, когда количество осадков за ночь не превышает 0.5 мм.

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке ГНТП «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов Г.Н. Виды в экологии насекомых-фотоколов (нет насекомых из искусственных источников света) // Тр. ВГЭО. Л.: Наука, 1964. Т. 66. С. 101–167.
- Жанинов Р.Д., Чурчменов В.В. О лете жуков из светоаттракционной ловушки // Энтомол. обзоры. 1960. Т. 39. Вып. 3. С. 594–598.
- Карпова Б.Е. Фауна и экология жуков (Coleoptera, Carabidae) аграрного юга Молдавии // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1986. 16 с.
- Какомич Г.Ф., Франчакич Л.И. Сбор насекомых в световые ловушки // Вопросы экологии. Киев, 1962. Т. 4. С. 116–118.
- Лебедев А.Г. Материалы по изучению биоценозу листяного леса. III. 36. крыса, вид. эколог. насекомых // Тр. ин-та зоол. та биол. АН УССР. Кіев, 1957. Т. 3. С. 23–71.
- Макаров И.И., Франчакич Л.И. Особенности позднеосеннего лета ячеек насекомых // Вопросы экологии. 1962. Т. 7. С. 103–104.
- Материал А.В. Особенности лета ячеек жуков (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae) на УФ свет в условиях Московской области // Экологические вопросы радиационного природообъектования. Рига, 1989. С. 57–58.
- Материал А.В. Особенности весеннего лета жуков (Carabidae) на УФ свет в условиях степной зоны // Фауна и экология жуков. Кишинев, 1990. С. 44–45.
- Материал А.В. Соотношение пещер и летних миграций в популяциях массовых видов жуков (Insecta, Coleoptera, Carabidae) в условиях юго-запада степной зоны // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 9. С. 57–68.
- Момчилов А.С. Летающие кровососущие Diptera на территории СССР и некоторые закономерности их нападения на человека // Энтомол. обзоры. 1956. Т. 35. Вып. 3. С. 547–559.
- Пономарев Н.А. Биологическое распространение жуков (Coleoptera, Carabidae) в полупустыне Северо-Западного Казахстана // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 10. С. 1499–1506.
- Семенов М.Н. Лет на свет и летняя активность насекомых // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1984. 16 с.
- Тареско И.А., Коломиц Н.Г. Световые ловушки в их использовании в защите растений. М.: Наука, 1969. 145 с.
- Ульман С.В. Структура, динамика, пути формирования комплексов жуков (Coleoptera, Carabidae) в антропогенных ландшафтах полупустынной зоны Калмыкии АССР // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПУ, 1986. 16 с.

Чернышев В.Б. Возможность земного магнитного поля и двигательная активность насекомых // Влияние земной поверхности на атмосферу и биосфера Земли. М., 1971. С. 215-224.

Чернышев В.Б. Зависимость лета некоторых насекомых от света от естественной освещенности // Зоол. журн. 1976. Т. 55. Вып. 11. С. 1635-1639.

Чернышев В.Б. Солнечная активность и насекомые // Проблемы космич. биол. 1978. Т. 65. С. 92-99.

Чернышев В.Б., Борзун П.П. Влияние погоды на летающих насекомых на свет в Средней Азии // Зоол. журн. 1973. Т. 52. Вып. 2. С. 700-708.

Чернышев В.Б., Самокин М.Н., Прокорова И.Н. Влияние факторов среди на летную активность некоторых видов жуков и приспособительность для них света // Ориентация насекомых в классе. Томск, 1984. С. 45-49.

Широта И.Х. Факторы, определяющие сезонную изменчивость активности жуков (Coleoptera, Carabidae) в агрономиках // Структура и динамика почвенных почвенных и наземных беспозвоночных животных. М.: МИСУ, 1990. Т. 1. С. 1-12.

Addison C.M. An investigation of the limits of ground beetle migration during flight and low illumination levels // Proc. 18-th Int. Congr. Entomol., Vancouver, 1988. Abstr. and Author Index. Vancouver, 1988. P. 224.

Bailey S., Bodau P. Light trap catch of macrosteline leaf-hoppers in relation to climatic factors at Jamru's Indiran // J. Ecol. 1985. V. 73. № 1. P. 29-34.

Baertse T.C., Neyk T.K., Mondal A.S. The influence of moonlight on the catches of *Clytus alfonsi* Putzeys (Coleoptera, Carabidae) // Rev. ecol. et biol. soc. 1981. V. 19. № 3. P. 403-412.

Bernard H., Monneret J.P. Flight of winter moths near 0°C // Science. 1985. V. 228. № 4696. P. 177-179.

Cridale N. Light traps as a means of controlling insect pest // Canad. Entomol. 1918. V. 50. № 3. P. 73-76.

Fernando C.N. Aquatic insects taken at light in Ceylon with a discussion and bibliography of references to aquatic insects at light // Ceylon J. Sci. Biol. Sci. 1961. V. 4. № 1. P. 45-54.

Ferrari A., Ispeti G., Lepachin L., Rabuzzo J.M. L'orientazione des vols d'*Adonis variegata* Gezec, *Coccinella septempunctata* L. et *Prospaltella rotundata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) vers un Champ de blé au printemps // Agronomie. 1989. V. 9. № 9. P. 903-909.

Fitterer N.E. Observations on the effect of hurricane "Carla" on insect activity // Internat. J. Biometeorol. 1963. V. 6. № 2. P. 85-90.

Frost S.W. The Pennsylvania insect light trap // J. Econ. Entomol. 1957. V. 50. № 3. P. 287-292.

Frost S.W. Winter insect light trapping at the Archbold biological Station, Florida // Florida Entomol. 1962. V. 45. № 4. P. 175-190.

Haggis M.J. Light trap catches of *Sphaeropthalma exempla* (Walk.) in relation to wind direction // R. Afr. Agr. and Forest J. 1971. V. 37. № 2. P. 100-108.

Houston W.W.K., McLaren P. The daily onset of flight in the crepuscular dung beetle *Ostia alesia* // Entomol. exp. apl. 1985. V. 39. № 3. P. 223-232.

Hutchins R.E. Insect activity at light trap during various periods of the night // J. Ecol. Entomol. 1940. V. 33. № 4. P. 654-657.

Isp-Livari L., Kozarova S. Insect catches by light trap compared with geomagnetic and weather factors in Subarctic Lapland // Rep. Vevo Subarctic Res. Stat. 1977. V. 13. P. 33-35.

Kirschfeld K. Navigation and compass orientation by insects according to the polarisation pattern of the sky // Z. Naturforsch. 1988. V. 43. № 5-6. P. 467-469.

Lips J.J. Wyjścia zwierząt na aktywność lotu sewek (Noctuidae) // Wiad. entomol. 1968. V. 38. № 1-2. P. 7-11.

McMains M.L. Weather, behaviour and insect dispersal // Mem. Entomol. Soc. Can. 1988. V. 146. P. 71-94.

Nowikowsky L., Karowicz C. A fenyőszárak rovargyűjtés eredményességek vizsgálata a makrogéneskészítés idején // Biuletyn entomologiczny // Nowiny entomologiczne. 1988. V. 24. № 1. P. 10-17.

Nowikowsky L., Toth G. A fenyőszárak rovargyűjtés a Hold a Nap ellen keltett gravitacion poloval // Kul-tuszország értekezési Szállás, farnamerezi felsz. műd. Kozl. Temesvárosi. 1988. V. 6. № 1. P. 127-132.

Rutte H.D. Temperature and insect development // Environ. Physiol. and Biochem. Berlin e.a. 1985. P. 33-66.

Safire S.M., McLanahan D.A. Influence of wind on the spring flight of *Trypodendron fasciculatum* (Oliver) (Coleoptera, Scolytidae) in a second-growth coniferous forest // Can. Entomol. 1989. V. 121. № 1. P. 109-119.

Schawitz R.A. A variety of insects are attracted to water by reflected polarized light // Naturwissenschaften. 1989. V. 76. № 8. P. 377-378.

Skrivenava S.K., Shukla B.C., Sharati A.S.R. Effect of moon phase and lunar cycle on light trap catches of *Nephrotoma* sp. // Compar. Physiol. and Biol. 1986. V. 11. № 4. P. 164-165.

Skvalsky V. Zur Anlockungsfähigkeit von Formalin für Carabiden in Bodenfallen // Beitr. Ent. 1970. V. 20. № 3/4. P. 371-378.

Smith N.G. Does the neotropical luna, *Omphale diandra* induce the diurnal moth *Urena* to migrate // Proc. 18-th Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3rd-9th. 1988. Abstr. and Author Index. Vancouver. 1988. P. 166.

Soto J. Effects of temperature and photoperiod on the larval development and greater maturation of a carabid beetle, *Carabus yucatanicus* (Coleoptera, Carabidae) // Appl. Entomol. and Zool. 1986. V. 21. № 1. P. 89-94.

Taylor L.R. Analysis of the effect of temperature on insects in flight // J. Anim. Ecol. 1963. V. 32. № 1. P. 99-117.

Throne J.E., Cicer D.L. Seasonal flight activity of the maize weevil, *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera, Curculionidae), and the rice weevil, *S. oryzae* (L.), in South Carolina // J. Agr. Entomol. 1989. V. 6. № 3. P. 183-192.

Toth G., Nowikowsky L. A komiszusi merülőlagitas houses időszámra valószínűségek összefüggése a fenyőszárás

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ

rovargyűjtésessel // Nowiny entomol. 1985. V. 21. № 10. P. 54-77.

Toth G., Nowikowsky L. A connection between the illumination of environment, the twilight polarization phenomena and the causes of turnip moth (*Sciotis segregans* Schiff.) by light-trap // Acta phytotax. et entomol. Hung. 1988. V. 23. № 1-2. P. 167-185.

Townsend J.J. A strong flight of *Chrysopa viridula* (Phid) // N.Z. Entomol. 1958. V. 2. № 2. P. 14.

Tokarevskiy V.B. The catches of insects by light trap and the solar activity // Zool. Anz. 1972. V. 188. № 5-6. P. 452-459.

Willauer C.B. An analysis of four years catches of insects in light traps // Ibid. 1940. V. 90. № 8. P. 227-306.

Influence of Weather Conditions on Migratory Activity of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Steppe Zone

A. V. Matalin

Moscow State Pedagogical University

The influence of weather conditions on the patterns of flight migration of ground beetles (Carabidae) was studied in the steppes of Eastern Europe. A maximum of flight migration activity always coincided with a sharp decrease in ground (soil) activity in mid-summer and occurred during the period of atmospheric drought. Contrary to the patterns of foot migration, the flight activity of ground beetles is a cyclic process, which repeats with a certain regularity from year to year. The flight migration activity of beetles is determined mostly by physiological factors active at different stages of their life cycle and is only partly affected by weather conditions. The latter can be considered only as indicators, marking the beginning of a certain season. Conversely, foot migration activity depends mainly on weather conditions, which serve as regulators, certain weather characteristics determining both the date of minimal and maximal ground activity and the number of species active at this time. Critical values of individual weather characteristics vary markedly in different seasons. Nevertheless, the general patterns of seasonal changes are rather stable: from May until July, the weather characteristics that determine minimal and maximal flight activity increase, while from July until September, they decrease. The lowest flight activity was recorded on days with low air temperature, strong winds and rain, in conjunction with a full moon. The highest flight activity was noted on warm moonless and windless nights, often with drizzle, when the amount of precipitation did not exceed 0.5 mm per night.