

С. В. Дедюхин



**ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ
ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ
НАЗЕМНЫХ НАСЕКОМЫХ**



Ижевск 2011

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВПО «УДМУРТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»
БИОЛОГО-ХИМИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Дедюхин С.В.

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ
ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ НАЗЕМНЫХ
НАСЕКОМЫХ
учебно-методическое пособие

Издательство «Удмуртский университет»
Ижевск 2011

УДК 595.7 (075)
ББК 28.691. 89-81я7
Д 266

Рекомендовано к изданию Учебно-методическим советом УдГУ

Рецензенты:

д.б.н., научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова А.О. Беньковский

к.б.н., доцент кафедры естественнонаучных дисциплин Чувашского республиканского института образования, старший научный сотрудник Государственного природного заповедника “Присурский” Л.В.Егоров

Дедюхин С.В.

Д 266 **Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых:** Учебно-методическое пособие. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет», 2011. 93 с.

В книге рассматриваются важнейшие принципы, подходы и методы, применяемые при эколого-фаунистических исследованиях наземных насекомых. Предлагаются методические рекомендации проведения эколого-фаунистического анализа насекомых на региональном уровне.

Книга адресована студентам, аспирантам и преподавателям биологических направлений ВУЗов, научным работникам, учителям биологии и экологии, учащимся старших классов естественнонаучного профиля, а также энтомологам-любителям.

На обложке – жук-отшельник (*Osmoderma eremita* Scop.) на стволе дуба.
(фото С.В. Дедюхина)

УДК 595.7 (075)
ББК 28.691. 89-81я7

© Дедюхин С.В., 2011
© ФГБОУ ВПО “Удмуртский
государственный университет”, 2011

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Суть эколого-фаунистических исследований	6
Глава 2. Основные методологические подходы к эколого-фаунистическим исследованиям	10
Глава 3. Этапы эколого-фаунистических исследований	19
3.1. Подготовка к исследованиям.....	19
3.2. Сбор материала.....	26
3.3. Камеральная обработка материала.....	35
3.4. Обобщение данных и анализ региональной фауны.....	41
3.5. Математические методы при эколого-фаунистическом анализе.....	57
3.6. Публикации эколого-фаунистических работ.....	59
Глава 4. Методы эколого-фаунистического изучения наземных насекомых разных экологических групп	62
4.1. Методы эколого-фаунистических исследований почвенных насекомых.....	62
4.2. Методы эколого-фаунистических исследований насекомых-фитофагов.....	67
4.3. Методы эколого-фаунистических исследований насекомых-мицетобионтов.....	76
4.4. Методы эколого-фаунистических исследований насекомых-ксилобионтов.....	78
4.5. Методы эколого-фаунистических исследований насекомых-аэробиионтов и опылителей.....	85
Список литературы	89

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-фаунистические исследования (далее ЭФИ) – первый и наиболее важный (базовых) этап регионального изучения видового разнообразия и экологии насекомых. Полный и многосторонний эколого-фаунистический анализ изучаемой группы является основой для дальнейших синэкологических, биоценологических и популяционных исследований, а также мониторинговых и природоохранных работ. Если в советский период преобладали взгляды на региональные эколого-фаунистические работы, как фундаментальную основу для оптимизации работ практической направленности при освоении природы, то в последние 20 лет получили широкое распространение региональные исследования в рамках концепции изучения и сохранения биоразнообразия, как важнейшей характеристики биологических систем надорганизменного уровня и основы стабильного развития регионов. ЭФИ являются важной составной частью исследований, направленных на познание и охрану местной Природы, а проведение подобных работ продолжает оставаться чрезвычайно актуальным.

При этом даже чисто фаунистическая задача относительно полной инвентаризации энтомофауны не решена еще ни в одном регионе России (Кержнер, 1994), по ряду групп таковые исследования вообще никогда не проводились, а крупные региональные монографии, посвященные всестороннему эколого-фаунистическому анализу отдельных таксонов насекомых, единичны. Это связано с резкой нехваткой в нашей стране квалифицированных региональных энтомологов-фаунистов.

Существует достаточно большое число публикаций, посвященных методам сбора и учета насекомых, однако практически отсутствуют специальные методические работы, в которых бы рассматривались принципы построения ЭФИ и проведения эколого-фаунистического анализа. В результате энтомологи, занимающиеся изучением региональной фауны той или иной группы насекомых, во многом произвольно выбирают ход и программу исследований, часто не учитывая важнейшие методологические моменты. Например, нередко работы, в которых данные полученные в определенной точке (или немногих точках) региона экстраполируются на всю его

территорию, или работы, в которых проводится анализ фауны, при недостаточной степени изученности видового состава. Часто исследования заканчиваются составлением аннотированных списков (порой далеко не полных), в которых указаны лишь самые общие экологические сведения о видах. Как отмечают В.Г.Мордкович и Г.В. Любечанский (1998), разные авторы, изучая одну и ту же группу на одной территории, подчас используют разные методы сбора и анализа материала, что делает проблематичным или невозможным сравнение данных (особенно экологических).

В предлагаемом пособии автор на основании критического анализа литературных источников и опыта собственных многолетних ЭФИ жесткокрылых насекомых Удмуртии (и Вятско-Камского междуречья в целом) попытался проанализировать основные подходы и методы, применяемые при энтомологических эколого-фаунистических исследованиях, и дать рекомендации по принципам проведения подобных работ.

При осуществлении эколого-фаунистических работ важен творческий подход, поэтому я считаю нецелесообразно втискивать все исследования в жесткие рамки определенной программы или концепции, однако важнейшие методологические моменты как при сборе фактического материала, так и при его обобщении и анализе должны выдерживаться.

Данное пособие адресовано как начинающим исследователям (школьникам, студентами, аспирантам), так и научным работникам (региональным фаунистам и экологам). Оно может быть использовано в образовательных целях в курсах “Методы экологических исследований”, “Экология насекомых”, при прохождении учебной полевой практики, а также при подготовке курсовых и дипломных (квалификационных) работ студентов биологических направлений. Хочется верить, что использование данного пособия будет способствовать формированию у начинающих биологов навыков и компетенций исследовательского характера и развитию интереса к познанию Природы.

Глава 1. Суть эколого-фаунистических исследований

Часто путают эколого-фаунистические исследования с фаунистическими, что принципиально не верно. Целью чисто фаунистических изысканий является лишь выявление видового состава (инвентаризация), таксономический и ареалогический анализ фауны. Цель эколого-фаунистических работ гораздо глубже – познание фауны той или иной группы животных в тесной связи с региональными особенностями природной среды, экологическое объяснение наблюдаемого фаунистического состава, картины географического распространения, ландшафтно-биотопического и микростационального распределения видов на изучаемой территории. При проведении ЭФИ чрезвычайно важно изучить пространственное распределение видов в регионе, выявить региональные особенности их экологии. Поэтому эколого-фаунистические работы всегда находятся на стыке зоологии, зоогеографии и экологии, используя подходы и методы этих наук.

Предметом эколого-фаунистического изучения является фауна, как совокупность видовых популяций животных, населяющих определенную территорию. Исходя из пространственных характеристик, принято выделять региональные и локальные ЭФИ. Первые предполагают изучение насекомых в пределах конкретного административного или природного региона (региональной фауны), вторые, - в рамках ландшафтного района (конкретной фауны) или конкретной географической точки (локальной фауны). Иногда выделяют также парциальные и биотопические фауны, ограниченные рамками элемента ландшафта (урочища или типа местности) или фитоценоза (биотопа). Обычно изучение локальных фаун ведется в рамках изучения региональной фауны.

Комплексное эколого-фаунистическое исследование предполагает многостороннее изучение таксономической группы. Поэтому исследователь непременно сталкивается с необходимостью ведения изысканий в рамках нескольких направлений. Можно выделить следующие основные аспекты, которые в той или иной мере должны затрагиваться в процессе работы.

Фаунистический аспект: исследования направлены на выявление регионального видового состава фауны и его анализ.

Хорологический аспект: исследования направлены на изучение зонально-ландшафтного и биотопического распределения видов в регионе.

Аутэкологический аспект: исследования направлены на более или менее подробное изучение экологии отдельных видов в регионе, особенно тех сторон, которые влияют на их пространственное распределение (например, трофических связей).

Фенологический аспект: исследования направлены на изучение сезонной динамики фауны и отдельных видов насекомых.

При этом первые два – являются обязательными, а хорологический аспект – во многом специфичным для эколого-фаунистических работ. Как справедливо отмечают Г.А. Новиков (1949) и К.К. Фасулати (1971), при ЭФИ основной упор делается на установление основных особенностей среды обитания и вытекающих отсюда закономерностей в распределении животных.

В последнее время часто в рамки ЭФИ включаются также синэкологический и геоэкологический аспекты. Первый предполагает изучение закономерностей формирования и распределения топических группировок насекомых в составе экосистем региона, второй – изучение распространения комплексов видов в регионе. Однако, более правильно, считать эколого-фаунистические и синэкологические (с геоэкологическими) работы самостоятельными направлениями региональных исследований, а точнее разными подходами (но при этом взаимодополняющими) к изучению регионального биоразнообразия.

Если объектами эколого-фаунистики выступают виды в тесной связи с региональной средой, то объектами геоэкологии и синэкологии – сообщества организмов как функциональные части экосистем. Важно различать также понятия фауны и животного населения. В отличие от фауны (представляющей совокупность видов) при характеристике животного населения (являющегося предметом синэкологических исследований), помимо видового состава группировок, чрезвычайно важны количественные показатели видов. При этом, если при ЭФИ обычно оценивается частота встречаемости вида, то при характеристике сообществ – его относительная

численность (обилие). Следует учитывать также, что численные соотношения видов можно корректно учесть лишь в группировках, занимающих однородные местообитания. Чем выше уровень изучаемых экосистем, тем существеннее будет варьирование внутри них численности видов. Поэтому объектами собственно синэкологических исследований обычно являются локальные биотопические группировки видов.

Различия в объектах и предметах исследований определяют и важные методологические отличия как при сборе материала, так, особенно, при его анализе. Если при характеристике фаун разного уровня определяющее значение имеют видовой состав, особенно специфические (индикаторные, диагностирующие) виды, одновременно часто являющиеся редкими (малочисленными), то при характеристике сообществ наибольший вес имеют фоновые (многочисленные) виды, а также виды, достигающие в них максимума своей численности (т.н. количественные индикаторы сообществ). Поэтому, если при ЭФИ основной упор делается на выявлении видового состава, а показатели численности видов оцениваются примерно, то при синэкологических работах необходимо применение методов сбора, отражающих объективную картину численных соотношений видов и как можно более точный учет числа собранных экземпляров каждого вида (для выявления “удельного веса” видов в группировках). Конечно, это не исключает совмещение двух подходов в рамках одного исследования, однако более рационально проведение детальных синэкологических работ после общего эколого-фаунистического анализа фауны.

В целом при эколого-фаунистических работах помимо инвентаризации фауны необходимо установление основных региональных и ландшафтных экологических градиентов и связанных с ними изменений в видовом составе животных. Из этих сопоставлений вытекают закономерности экологического распределения и географического распространения видов (Фасулати, 1971) (их региональной хорологии) и, следовательно, закономерности формирования комплексов видов. Поэтому региональные исследования фауны должны иметь глубоко экологический характер, а исследователь должен мыслить как эколог.

Можно наметить следующие основные задачи, решаемые при проведении ЭФИ:

1. выявление видового состава (инвентаризация) и анализ фауны;
2. изучение распространения видов в регионе и анализ пространственного изменения фауны;
3. изучение ландшафтного и биотопического размещения группы на изучаемой территории и анализ локального распределения;
4. изучение важнейших аспектов экологии видов, в частности топических (микростациональных) и трофических связей насекомых с компонентами экосистем;
5. установление основных аспектов сезонной динамики активности видов.

Глава 2. Основные методологические подходы к эколого-фаунистическим исследованиям

Исследования биологических объектов в зависимости от способов изучения традиционно делят на две группы: полевые и лабораторные. Получение основных фактических данных при эколого-фаунистических исследованиях проводится в полевых условиях. Сбор данных в природе необходим как для выявления видового состава, так и для изучения таких аспектов как распространение видов, приуроченность вида к определенным биотопам и стациям, раскрытие связей с пищевыми объектами (трофика), с климатическими, почвенными и орографическими факторами среды. Проведение лабораторных исследований, являющихся важной частью аутэкологических работ, при ЭФИ используется для уточнения трофических связей видов, воспитания собранных личинок или куколок до стадии имаго и т.д.

Полевые исследования можно разделить на *экспедиционные*, *стационарные* и *полустационарные*.

Экспедиционное исследование – это исследование с кратковременным пребыванием на одном месте, имеющее целью рекогносцировочное (поверхностное) изучение конкретного участка территории. За одну кратковременную поездку исследователь имеет возможность практически одновременно собрать материал из разных географических пунктов. Успех экспедиции всегда зависит от выбранного маршрута, который планируется заранее с учетом внимательного изучения средне- и крупномасштабного картографического материала (физических, ландшафтных, геоморфологических, почвенных и геоботанических карт и атласов). Для сбора материала выбираются в первую очередь места, характеризующиеся ландшафтно-геоморфологическим и/или растительным своеобразием (особенно уникальные или эталонные природные объекты), однако по возможности желательно охватить исследованиями и антропогенно измененные ландшафты и биотопы (рудеральные местообитания, агроценозы).

На каждом месте проводятся сборы, позволяющие судить об особенностях энтомофауны местности, а также осуществляется оценка перспективности проведения дальнейших исследований на данном месте (с учетом полученных материалов, а также регистрируемого разнообразия и своеобразия биотопов). Для осуществления наиболее ценных и показательных сборов в конкретной точке выбирается маршрут, охватывающий основные, иногда лишь самые интересные для исследователя группы биотопов, в которых проводятся сборы наиболее простыми и эффективными методами непосредственного учета видового состава (кошение энтомологическим сачком, стряхивание с растений в сачок, разбор подстилки на пологе, ручной сбор и под укрытиями). Часто идет направленный поиск редких или локально распространенных видов в определенных станциях. Использование методов безвыборочного отлова, а для крупных аэриобитов и опылителей метода визуального учета, позволяет также провести относительную оценку численности животных на пройденном трансекте.

Экспедиционный метод широко применяется при фаунистических исследованиях, т.к. позволяет за относительно краткий промежуток времени составить представление о региональной фауне и общих закономерностях распространения и биотопического распределения насекомых в регионе, однако, ограничивает возможность применения полученных данных при их сравнительном хронологическом анализе. Неполнота сбора в конкретной местности восполняется тем, что при анализе данные из местообитаний, сходных по ландшафтным или биотопическим условиям, суммируются (усредняются), а экспедиционные маршруты и сборы в конкретных типах местообитаний повторяются неоднократно в разные сезоны. На практике в ходе одной экспедиции, как правило, удается охватить лишь отдельный ботанико-географический или административный район, а экспедиции необходимо повторять неоднократно в разные годы и сезоны, поэтому для получения репрезентативного эколого-фаунистического материала по региону, как правило, необходимо проведение порядка 50–100 экспедиционных выездов в течение 5–10 (а иногда и 20) лет.

Стационарные исследования на ограниченном участке территории предполагают сбор материала в течение длительного

времени и обычно с применением разнообразных методов. Упор делается на максимально полное выявление видового состава, установление относительной численности видов, изучении ландшафтно-биотопического распределения, трофических связей, а иногда и сезонной и суточной активности, динамики популяций и т.д. Это основной подход при синэкологических, аутоэкологических и популяционных исследованиях.

Главными недостатками классического стационарного подхода для ЭФИ являются большие временные затраты и малая площадь изучаемой территории. Напротив, недостатком экспедиционного метода является проблема корректного сравнения локальных фаун (или фаун конкретных экосистем) между собой, т.к. видовой состав в каждой обследованной точке оценивается лишь поверхностно. Преодолеть эти затруднения во многом позволяют полустационарный подход, при котором частично комбинируются преимущества экспедиционных и стационарных исследований и во многом компенсируются их недостатки.

Полустационарные исследования можно охарактеризовать, как изучение видового состава и относительной численности животных в пределах локальной фауны в результате многократных, но относительно кратковременных выездов в разные сезоны и года. Кроме того, для сбора материала в период отсутствия исследователя применяют комплекс пассивных методов сбора (линии почвенных ловушек, оконные ловушки и т.д.). Данным путем возможно в течение одного сезона изучение нескольких локальных фаун. На самом деле, при проведении региональных эколого-фаунистических работ под стационарными исследованиями обычно понимается именно такой подход, подразумевающий изучение в пределах региона серии локальных фаун.

Под локальной фауной (далее ЛФ) понимают фауну участка территории региона, ограниченного радиусом около 10 км. На практике обычно это окрестности какого-то населенного пункта или территории крупных ООПТ (национальных парков, заповедников). Метод локальных фаун, во многом аналогичный методу изучения локальных флор, широко используемому при сравнительной флористике (Юрцев, Камелин, 1991: цит. по Баранова, 2002), и

адаптированный под особенности зоологических объектов, все шире применяется в региональных эколого-фаунистических исследованиях.

Как отмечают К.В. Макаров и А.В. Маталин (2009), специфика и одновременно сложность изучения локальных фаун (в сравнении с локальными флорами) сводится к следующим моментам.

1) Необходимость сужения понятия ЛФ до отдельных таксонов (модельных групп). Об объективных трудностях изучения энтомофауны в целом говорилось выше.

2) Наличие миграций (сезонных, годовых) у насекомых, приводящих к появлению в выборке ЛФ (и отдельных биотопов) мигрантов и случайных видов. Это обуславливает в некоторых случаях необходимость при сравнительном анализе пространственных групп насекомых ранжированного подхода с выделением стабильного и лабильного (миграционного) компонента фауны.

3) Недостаточность применения отдельных стандартных методов и подходов к сбору материала, как в одном биотопе, так особенно в разных типах биотопов (например, в лесных и луговых).

4) Необходимость учета фенологических особенностей группы (проведение сборов в разные сезоны года).

Из этих моментов вытекает необоснованность стремления ряда исследователей к строгой стандартизации учетов насекомых определенными методами. Проведение одновременных стандартных учетов (например, сборы хортобионтов, включающие 100 взмахов сачком, или почвенные сборы, соответствующие 100 ловушко-суткам), может быть рекомендовано лишь для получения сравниваемых выборок при изучении мозаичности распределения насекомых в пределах биотопа, но не для сравнения энтомокомплексов разных биоценозов (и тем более ЛФ). Так как применение одного (даже самого эффективного) метода не позволяет зарегистрировать значительную часть видов (из-за выборочности и пропуска многих микростаций).

При изучении ЛФ совмещают два подхода: *модельных площадок* и *маршрутных сборов*. Модельные площадки закладываются в наиболее типичных биоценозах локальной фауны, как правило, расположенных в определенном экологическом градиенте (метод экологического профиля). В долинных ЛФ площадки располагаются вдоль поперечного профиля речных долин (экотопологический

профиль) в ряду: побережье (“пресноводная литораль”), прирусловой вал, центральная пойма, притеррасная пойма, надпойменная терраса, склон коренного берега, вершина коренного берега, водораздел. При этом в каждом участке профиля площадки должны располагаться так, чтобы охватывать основные типы биотопов, представленных здесь. Например, песчаные, илистые и галечные побережья; остепненные луга, леса и берега стариц центральной поймы; сосновые боры и псаммофитные пустошные луга первой надпойменной террасы и т.д. В ЛФ, подверженных сильному антропогенному воздействию, площадки располагаются, как правило, в направлении от максимально трансформированных к относительно хорошо сохранившимся природным экосистемам. Размер площадок в зависимости от объектов и задач исследования может быть различным, но, как правило, составляет не более одного гектара. Важнейший критерий их выбора – биоценотическая однородность. На модельных площадках проводят детальное изучение населения биотопа с применением комплекса методов, в том числе и стационарных пассивных методов сбора (линий почвенных банок ловушек, оконных ловушек и т.д.). При исследовании фитофагов проводятся многоразовые кошения энтомологическим сачком (с охватом всех растительных ассоциаций, представленных в биотопе) и детальное изучение видового состава на всех видах, произрастающих на площадке растений.

Иногда вместо площадок выбирают в пределах однородного биотопа участки маршрутов (трансекты) длиной 50 или 100 метров.

Помимо стандартных площадок сбор материала в ЛФ проводится и при прокладывании относительно протяженных маршрутов (до 10 км). Маршрутными сборами дополняются данные, полученные на модельных площадках. Основная цель маршрутных экскурсий собрать фаунистический материал во всех стациях, представленных в ЛФ (особенно не охваченных модельными площадками) и, следовательно, максимально полно выявить видовой состав группы, поэтому необходимо охватить маршрутными сборами большую часть территории ЛФ.

Однако следует учитывать, что для репрезентативной экстраполяции данных на регион в целом, нельзя использовать материалы из одной ЛФ, даже детально изученной, с другой стороны на изучении ЛФ тратится большое количество времени и сил

исследователя, поэтому их число должно быть ограничено. Таким образом, определяющим фактором при планировании данных исследований является оптимизация выбора ЛФ, что также требует предварительной работы, как с картографическим материалом, так и с географической и ботанической, а также природоохранной литературой по данному региону. Конечно, при выборе для изучения локальных фаун необходим учет данных собственных экспедиционных исследований.

Для репрезентативной экстраполяции данных на регион при ЭФИ необходимо изучение нескольких (до 10) локальных фаун, расположенных в разных зональных и ландшафтных условиях. При этом важен охват исследованиями в рамках локальных фаун всего спектра биотопов, представленных в регионе, в которых обитают виды исследуемой группы.

Условие равномерного охвата региона локальными фаунами не следует понимать формально. Так, нам представляется не рациональным делить регион на сетку из равных квадратов определенной площади и собирать материал в узловых точках, т.к. данный подход не учитывает специфику ландшафтных условий. Взятие слишком крупной сетки (100x100 км и выше) может привести к тому, что эталонные и своеобразные в природном отношении территории не будут охвачены в ходе исследований. А уменьшение масштаба сетки, например до 50x50 км и ниже приведет к необходимости изучения большого числа ЛФ (что трудно осуществимо на практике и всегда предполагает очень большие временные затраты), к тому же многие из них будут дублировать друг друга. Связано это с тем, что в любом равнинном регионе большие площади занимают зональные экосистемы и сформированные на их месте антропогенные ландшафты. Эти территории характеризуются довольно однообразным видовым составом (обычно содержат чуть более половины видового состава групп в регионе, основу в которых составляют виды с широким современным распространением). А заметные изменения фауны в них на уровне отдельных регионов прослеживаются обычно в широтном отношении (при переходе в другую подзону) и, в меньшей степени, при переходе в разные физико-географические (ландшафтные) районы. Поэтому этот подход возможен лишь при наличии группы квалифицированных

исследователей, изучающих очень ограниченную по видовому богатству группу легко учитываемых насекомых (например, шмелей или крупных дневных бабочек).

Для повышения эффективности работ мы рекомендуем при выборе ЛФ дифференцированный зонально-ландшафтный подход, предполагающий установление в разных физико-географических и зональных районах наиболее интересных в природном отношении территорий, различающихся в ландшафтном плане (водораздельные, долинные) и содержащих спектр относительно хорошо сохранившихся природных биотопов (как правило, они входят в региональные сети ООПТ). К тому же проведение подробных исследований в ООПТ позволяет в дальнейшем использовать эти данные для мониторинговых исследований данных территорий. Параллельно необходимо изучать в каждом зонально-подзональном выделе и фауны антропогенно измененных территорий (агрландшафты, населенные пункты). Во-первых, путем сопоставления полученных данных из природных биоценозов и их антропогенных дериватов можно судить о тенденциях изменения фауны при хозяйственной деятельности человека. Во-вторых, часто в антропоценозах присутствуют виды, не характерные для природных сообществ (иммигранты из более южных зон, интродуценты и т.д.).

Следует также четко разграничивать понятия элементарная (конкретная) и локальная фауны. Под конкретной фауной следует понимать элементарную единицу фаунистики, пригодную для зоогеографических построений, обладающую территориальной и структурной целостностью, обладающую собственным генезисом и т.п. (Макаров, Маталин, 2009). Территориальные рамки элементарной фауны по нашему мнению вполне соответствуют ботанико-географическому (ландшафтному) району. ЛФ – это “проба конкретной фауны”. Поэтому ЛФ должна отражать основные ее черты и быть при этом однородной. Следовательно, на территории, занимаемой ЛФ, не должны проходить эколого-географические рубежи. В случае, когда необходимо установление значения природных границ на распространение видов, необходимо изучить локальные фауны с обеих сторон от предполагаемого рубежа (на стыке районов).

Очень информативно сравнение ЛФ (по видовому богатству, зоогеографической и экологической структуре), находящихся в разных частях региона. Однако недопустимо проведение подобного анализа между локальными фаунами разной степени изученности. К сожалению, примеры подобного рода нередки, к тому же подчас сравниваются данные, полученные в результате исследований разных авторов и разными методами сбора, что неизбежно приводит к спекуляциям и ошибкам.

В целом, как показывает практика, при региональных ЭФИ наиболее эффективно совмещение полустационарного и экспедиционного подходов, т.к. первый позволяет собрать репрезентативный материал, который можно использовать при сравнительном анализе, а второй – провести сборы в станциях и биотопах, присутствующих в регионе и не входящих в анализируемые локальные фауны, и, следовательно, более полно выявить региональный видовой состав и изучить хронологические особенности изучаемой группы.

При этом в зависимости от возможностей и опыта исследователя можно рекомендовать два варианта плана проведения региональных эколого-фаунистических работ.

Первый вариант предполагает на начальном этапе проведение изучения группы в одной локальной фауне. Например, в рамках крупной особо охраняемой природной территории (заповеднике, национальном или природном парке) или в окрестностях населенного пункта. На этом этапе идет освоение исследователем методов сбора материала и выбор наиболее эффективных из них. Кроме того он приобретает навыки выделения в природе и описания потенциальных местообитаний видов (ландшафтов, биотопов, станций) и оценки их значимости для изучаемой группы организмов. Хорошо проведенная инвентаризация на примере одной локальной фауны насекомых обычно позволяет выявить не менее 50% от всего видового богатства группы в регионе. На втором этапе идет расширение территории исследований на регион в целом. Основной подход – экспедиционный метод, позволяющий оценить спектр природных условий региона и выбрать места проведения следующих стационарных изысканий. На третьем этапе осуществляется совмещение изучения выбранных

локальных фаун (полустационарным методом) с проведением экспедиционных сборов также в других точках региона.

Второй вариант предусматривает вначале (за один–два сезона) осуществление экспедиционных поездок во все физико-географические части региона, что позволит быстро получить предварительные данные о фауне региона и что особенно важно – выбрать наиболее перспективные места для проведения стационарных исследований. В следующие годы идет проведение подробного изучения сети локальных фаун (видового состава и относительной численности видов, ландшафтного и биотопического размещения). На заключительном этапе – вновь проведение экспедиционных исследований в разные части региона с целью поиска потенциально возможных для региона видов, но не представленных в рамках изученных ЛФ, уточнения географического распространения видов в регионе (в особенности находящихся на краю ареала и/или локально распространенных), а также получения данных об объективной оценке региональных популяций, в частности для определения природоохранного статуса видов, включенных (или являющихся кандидатами для включения) в региональные Красные книги.

При этом первый вариант проведения региональных эколого-фаунистических работ можно рекомендовать для начинающих исследователей, а второй, подходит в первую очередь для опытных ученых, уже проводивших подобные исследования в других регионах.

Глава 3. Этапы эколого-фаунистических исследований

Можно логически выделить четыре основных этапа ЭФИ:

- 1) подготовка к исследованиям (работа с литературой и составление плана исследований);
- 2) полевое изучение (сбор фактического материала);
- 3) камеральная обработка материала;
- 4) анализ полученных результатов.

В связи с многолетним характером ЭФИ строгой последовательности в этапах не наблюдается. Скорее они перемежаются друг с другом, совершая ежегодный цикл. Ранней весной начинается подготовка к исследованиям, в течение вегетационного сезона идет сбор фактического материала в полевых условиях, осенью и зимой проходит камеральная обработка материала и предварительный анализ данных, сочетающийся с написанием научных работ. Однако главный аналитический и обобщающий этап работы проходит уже после завершения основных полевых исследований и камеральной обработки всех полученных результатов.

3.1. Подготовка к исследованиям

Подготовительный этап включает выбор темы и объектов исследований, постановку цели и задач, составление плана и программы исследований, изучение литературы по природным особенностям региона и экологии представителей изучаемого таксона, приобретение и изготовление необходимого оборудования и материалов. Чем тщательнее проведена предварительная работа, тем больше сил, средств и времени будет сэкономлено в дальнейшем при сборе и анализе материала.

3.1.1. Выбор темы и объектов исследований. Выбор направления исследований является важнейшим моментом в формировании специалиста-биолога. Не вдаваясь в подробности других направлений биологических исследований (в частности, аутэкологических, популяционных) можно выделить следующие моменты, которые необходимо учитывать при выборе эколого-фаунистической работы.

- 1) Основной сбор материала проходит в полевых условиях.
- 2) Исследования всегда являются долговременными (имеют многолетний характер).
- 3) Необходимо освоение методики идентификации видов. При этом даже у сформированных специалистов только на определение материала тратится львиная доля времени.
- 4) Требуется многостороннее изучение региональной природы как среды обитания данной группы организмов. Помимо энтомологических знаний исследователь должен иметь (или выработать в процессе изучения) хорошие знания в области зоогеографии, синэкологии, географии (особенно, ландшафтоведения), геоботаники, флористики и почвоведения. Т.е. он должен обладать широкой естественнонаучной эрудицией.

Можно дать следующий совет начинающим биологам, стоящим перед выбором специализации. Не стоит начинать научные ЭФИ, если Вам интересно лишь коллекционирование насекомых. Если же Ваши устремления направлены на глубокое познание местной Природы и понимание процессов в ней происходящих, то данное направление для Вас.

При выборе объектов исследований следует иметь в виду, что серьезное научное изучение одним или даже несколькими учеными в пределах региона одновременно всех насекомых практически невозможно, т.к. сталкивается с рядом неразрешимых на практике трудностей. Во-первых, огромный видовой состав и экологическая разнородность насекомых (в отдельных регионах общее число видов насекомых достигает порядка 10–20 тыс.) требует применения очень большого количества методов учета и времени для сбора, монтирования и этикетирования материала. Во-вторых, камеральная обработка, в том числе достоверное определение всех насекомых в рамках одного исследования, также невозможно.

Поэтому всегда конкретные ЭФИ посвящены отдельным таксономическим группам насекомых (отрядам, подотрядам, семействам), представленным в регионе несколькими десятками или немногими сотнями видов, и обычно имеющим более или менее однородную экологическую приуроченность. Иногда для регионального изучения выбираются даже группы на уровне рода или близких родов (например, шмелиные). Ограничения в выборе

таксономических групп связаны в первую очередь с методическими причинами. Например, разные приемы и комплексы методов сбора используется при изучении “дневных” (булавоусых), “ночных” (разноусых) и “молевидных” бабочек.

С другой стороны, объектами ЭФИ могут быть и экологические группы насекомых, что в ряде случаев вполне рационально, т.к. методы сбора разных таксонов в одних и тех же местообитаниях обычно сходны (или даже идентичны). Однако даже при изучении экологических группировок часто ограничиваются определенными систематическими категориями на уровне крупных отрядов, например, жесткокрылых: фитофагов, ксилобионтов, герпетобионтов и т.д.

Следует учитывать, что результаты анализа, проведенные на узко таксономически и экологически ограниченной группе, нельзя экстраполировать на общую характеристику энтомофауны региона.

Поэтому проведение сопоставимых комплексных исследований нескольких экологически различных “модельных” групп насекомых в рамках изучения регионального биоразнообразия целесообразно и актуально, т.к. позволяет провести на уровне региона сравнительный анализ фауны (разнообразия) и хорологии насекомых с разными экологическими требованиями и, соответственно, взаимодействующими преимущественно с разными компонентами среды (экосистем). На примере нескольких модельных групп насекомых можно достаточно полно и комплексно через данные объекты охарактеризовать региональные черты энтомофауны в целом, как важного компонента природы изучаемого региона. При этом важна не только относительная полнота инвентаризации, но и сопоставимость полученных экологических данных, что предполагает проведение исследований в едином ключе. В качестве примеров групп, традиционно используемых при анализе энтомофауны регионов, можно привести стрекоз (Odonata); прямокрылых (Orthoptera); крупные группы жесткокрылых (Coleoptera): жукелиц (Carabidae), пластинчатоусых жуков (Scarabaeoidea), щелкунов (Elateridae), усачей (Cerambycidae), листоедов (Chrysomelidae), долгоносикообразных жуков (Curculionoidea); булавоусых (дневных) чешуекрылых (Diptera); шмелиных (Bombus) и муравьев (Formicidae). Наиболее оптимальным вариантом является проведение подобных

работ коллективом ученых, специализирующихся на изучении отдельных таксонов насекомых, но придерживающихся единой концепции и подходов при полевых сборах и анализе результатов. На практике, в связи с нехваткой в стране квалифицированных экологов-фаунистов, такое комплексное изучение региональной энтомофауны проводится очень редко. С другой стороны, при условии приложения соответствующих усилий и целенаправленности в проведении изысканий, успешное изучение ряда модельных таксонов может вестись параллельно одним исследователем. В качестве примеров комплексных региональных ЭФИ могут быть приведены работы Д.А. Адаховского (2001, 2003, 2004, 2006, 2007) по разным группам насекомых (стрекозам, муравьям, шмелиным, дневным чешуекрылым) и автора данного пособия (Дедюхин, 2003а, 2003б, 2004, 2005, 2006, 2009, 2010) по крупным семействам жесткокрылых, проведенные в рамках эколого-фаунистического изучения насекомых Удмуртии. Результатом этих работ, помимо подробной инвентаризации, стал многосторонний региональный эколого-фаунистический анализ изучаемых групп насекомых (Адаховский, 2003, 2007, Дедюхин, 2004).

В целом исследователь должен заранее реально оценить объем предполагаемых исследований и свои возможности. При планировании работ необходимо реально учитывать осуществимость выбранной темы и задач исследования в отношении сроков, сил, средств, имеющихся в распоряжении исследователя, ибо только тогда план по-настоящему хорош, когда он реален (Новиков, 1949). Чем более крупную группу для изучения он выбирает, тем более трудоемкими будут исследования, и тем больше сил и времени будет уходить только на сбор материала и его определение.

Вторым моментом, который требуется учитывать при выборе объектов, является степень изученности таксона в целом и в регионе в частности. Обычно считается, что ЭФИ тем более актуальны, чем менее изучена группа на данной территории. Однако это утверждение относительно. Во-первых, чаще всего наблюдается картина, когда предыдущие исследования представляют собой определенные (иногда важные) этапы изучения региональной фауны, но не являются исчерпывающими. Во-вторых, даже при условии предыдущего осуществления подробных ЭФИ, возникает задача дальнейшего

мониторинга за тенденциями изменений региональной фауны. Проведение повторных аналогичных исследований становится особенно актуальным, если работы предшественников проводились давно (30–50 лет назад).

Третий момент, который является часто определяющим при выборе направления и объектов, - это личный интерес исследователя, желание изучать определенную группу насекомых. В современных условиях, когда на подобные исследования государством и регионами выделяются очень ограниченные средства (и то на основе грантовой поддержки крупных научных центров), подчас единственным двигателем продолжения изысканий является внутренне стремление ученого, а способом доведения работ до конца – проведение инициативных изысканий во многом за счет собственных средств исследователя.

В любом случае, ученый должен проявить целеустремленность и приложить максимум усилий и упорства, чтобы начатые исследования были доведены до логического завершения. Всегда лучше изучить и детально проанализировать небольшую группу насекомых, чем остановиться на полпути при изучении обширного отряда. К сожалению, следует констатировать, что большая доля “эколого-фаунистических работ” заканчивается предварительной и очень неполной инвентаризацией фауны и сбором элементарных биологических данных (т.е. не решаются ни фаунистические, ни экологические задачи).

3.1.2. Постановка цели и задач. Составление плана полевых исследований. После выбора объектов исследований необходимо поставить цель, сформулировать основные задачи и план исследовательских работ.

Конечной целью предполагаемых изысканий должно быть максимально полное и всестороннее изучение какой-либо группы, а не просто получение какого-то набора (может даже большого) фактических данных. При этом составляется общий план многолетних исследований и календарный план на предстоящий полевой сезон (с указанием необходимых экспедиционных и стационарных работ с примерными сроками). Для координирования работы обычно рекомендуется составить примерную программу исследований, в которой были бы учтены все основные аспекты исследования и

проблемы, которые необходимо решить. Здесь же выбирается основная концепция, в рамках которой будут вестись исследования.

Поставленная цель и задачи исследований должны выдерживаться в течение всего периода проведения научной работы, однако, с учетом многолетнего характера изысканий и накопления опыта, а также более глубокой и обширной проработки литературы, исследователь ежегодно должен корректировать план и ход исследований.

3.1.3. Изучение природных особенностей региона с физико-географическим обзором территории исследований. Любое эколого-фаунистическое исследование предполагает познание особенностей природы региона и вытекающих отсюда закономерностей в составе фауны и ее пространственной дифференциации. Поэтому проведение разностороннего экологического анализа среды обитания изучаемой группы организмов, является неременным условием подготовки и успешного проведения исследований. Для прогнозирования предполагаемого состава фауны и картины пространственного распределения видов, а также планирования полевых изысканий, перед началом и во время проведения эколого-фаунистических работ с помощью литературных работ по региональной географии, геоморфологии, почвоведению, геоботанике, флоре, необходимо как можно глубже изучить природные черты региона и кратко отразить их в виде физико-географического обзора. В нем отмечаются географическое положение региона, климатические факторы, определяющие принадлежность к природной зоне, и спектр аazonальных факторов: орографических (рельеф), эдафических (почвы), ландшафтных, обуславливающих региональные особенности биоты. При характеристике растительности отмечают широтные выделы (ботанико-географические зоны, подзоны, полосы) и характеризуют растительные сообщества, представленные на ее территории, и их распределение. Важно отметить основные черты региональной флоры (в таксономическом, зонально-ландшафтном и ареалогическом плане).

При этом следует не просто переносить в обзор данные о среде, а учитывать биологические особенности изучаемой группы. Например, для почвенных насекомых необходимо более детально проанализировать спектр типов почв и почвообразующих пород, для

растительных – флористический состав и особенности растительности региона, для ксилобионтов – состав и распределение древесно-кустарниковых насаждений и т.д..

Очень точно по этому поводу высказался в своей классической работе Г.А. Новиков (1949): “Подчеркивая значение описания среды, нужно вместе с тем предостеречь от широко распространенного механического перенесения в экологические работы почвенных, климатологических, геоботанических и иных данных без сколь-нибудь серьезной попытки показать их прямое значение для жизни животных. Подобного рода отвлеченные «физиографические очерки района исследования» по сути дела являются просто сырым материалом, мало помогают уяснению условий обитания и бесконечно далеки от настоящей экологии. К сожалению, очень многие работы страдают этим недостатком”.

3.1.4. Изучение литературы по экологии и биологии насекомых. Знание основных стадий и биотопов, в которых обитают насекомые, является важнейшим условием проведения успешных полевых сборов. Поэтому необходимо предварительное изучение биологии, экологии и фенологии насекомых по литературным источникам. Например, учет и дальнейшее определение насекомых-фитофагов резко облегчается, если исследователь заранее знает предполагаемые кормовые растения видов. Для удовлетворительного выявления фауны жувелиц необходимы сборы не только в лесных, луговых и полевых массивах, но и во всем спектре прибрежных и болотных биотопов, занимающих обычно гораздо меньшие площади, но содержащих более половины видов семейства. С другой стороны, зная стадии, с которыми представители изучаемой группы экологически не связаны, нет необходимости тратить время исследований на поиск в них этих животных.

В качестве источников необходимо использовать как общие описательные работы, например, из серии «Животный мир СССР» (1937, 1953), тома, посвященные изучаемой группе из академических серий «Фауна СССР» (России), так и работы, основанные на результатах исследований данной группы, в других регионах (что немаловажно и при составлении плана исследований). Для начинающих исследователей не будет лишним познакомиться и с научно-популярными работами, например, «Жизнь животных» (1989).

В заключении, на основании физико-географического обзора и данных по особенностям экологии насекомых в зависимости от рельефа, почв, растительности и климата необходимо выделить основные типы местообитаний изучаемой группы.

3.1.5. Приобретение и изготовление необходимого оборудования и материалов. В зависимости от объектов исследований и выбранной методики составляется список оборудования и материалов, которых нужно приобрести или изготовить. Они могут быть разделены на три группы.

1) *Оборудование и приборы для сбора насекомых:* энтомологический сачок, эксгаустер, полог, нож, лопаточка, кварцевая лампа для сбора насекомых на свет, оконные ловушки для сбора ксилобионтов, набор банок-морилок (для сбора насекомых с твердыми покровами), стеклянных баночек или пластиковых пробирок с крышечками (для фиксации насекомых с мягкими покровами и личинок), бумажных конвертиков (для сбора чешуекрылых), полевая сумка или рюкзак и др. Набор оборудования является во многом специфичным для каждой группы животных.

Способы изготовления основного энтомологического оборудования и его применения для качественного и количественного учета подробно описаны и проиллюстрированы во многих специальных сводках по полевому изучению насекомых (Палий, 1970, Фасулати, 1971, Козлов, Нинбург, 1971, Цуриков, Цуриков, 2001), а также во многих определителях, в том числе и учебных (Мамаев, Правдин, 1976, Плавильщиков, 1994).

2) *Материалы для первичной этикетировки и фиксации материала:* средство для усыпления (замаривания) (этилацетат, бутилацетат или парфюмерные композиции на основе этих веществ, в меньшей степени подходят эфир и хлороформ) и фиксации (спирт, формалин), ватные матрасики, энтомологические коробки, набор энтомологических булавок, формы этикеток и др.

3) *Оборудование для регистрации и фиксирования наблюдений* (полевой дневник с карандашом, диктофон, цифровой фотоаппарат).

3.2. Сбор материала

Сбор материала – главное составляющее любого исследования. Если получен недостаточный или ошибочный материал, то никакими

методами анализа нельзя добиться объективной картины изучаемых явлений. Полевой сбор материала при ЭФИ подразумевает получение данных по видовому составу, распространению, ландшафтной и биотопической приуроченности видов, а также микробиотопическим и трофическим связям.

Можно указать следующие общие требования, которые необходимо соблюдать при сборе материала.

1) Собирать и регистрировать как можно больше разнообразного фактического материала (с соблюдением принципа *разумной достаточности*). Полученная выборка по любому аспекту работы должна быть репрезентативной (т.е. в полной мере отражать наблюдаемые в природе закономерности и явления).

2) Изучать группу насекомых с разных сторон (в рамках задач исследований).

3) Максимально полно учитывать все факторы среды, влияющие на изучаемую группу животных.

4) Точно и научно документировать материал.

5) Достоверно идентифицировать материал и оценивать полученные данные.

6) Получать сравнимые данные (применение единой или сходных методик).

При эколого-фаунистическом изучении насекомых основным подходом является сбор экземпляров и научная регистрация собранного материала, на основе данных камеральной обработки которого и проводится анализ результатов. Это связано с тем, что из-за высокого видового разнообразия и в то же время наличия большого числа сходных по морфологическим признакам видов, определение насекомых лишь путем наблюдения в природе почти всегда приводит к многочисленным ошибкам. Некоторое исключение составляют крупные хорошо диагностируемые формы (например, шмели, стрекозы), а также фоновые крупные виды из других групп, для количественной характеристики видов которых в ряде случаев возможен и визуальный учет. К тому же наличие собранного и научно этикетированного материала всегда позволяет проверить данные исследователя.

3.2.1. Учет видового состава (инвентаризация) фауны.

Выявление видового состава фауны – важнейшая составляющая любого эколого-фаунистического исследования.

Проведение научных сборов насекомых сопряжено со многими трудностями. Большинство из них ведут скрытный образ жизни в разнообразных биотопах и микростациях, а число видов может достигать сотен и даже тысяч (в крупных отрядах насекомых). Поэтому обычно нельзя быть уверенным в том, что учтен весь видовой состав. Для оценки полноты инвентаризации необходимо по возможности еще в начале исследований с помощью литературных данных (особенно крупных каталогов и монографических работ, посвященных отечественной фауне изучаемой группы) оценить примерное предполагаемое видовое богатство группы в регионе.

Для максимально возможного выявления видового состава фауны любого ранга необходимо соблюдать следующие важнейшие условия.

Проведение многолетних исследований. На практике возможно лишь за большое количество сезонов охватить репрезентативными сборами все части региона. Кроме того, для многих видов насекомых характерны резкие волны численности, в результате за один-два сезона трудно объективно оценить частоту встречаемости видов в регионе. Сроки, которые необходимо затратить на инвентаризацию зависят от многих факторов (видового разнообразия группы, территории исследований, применяемых методик, целеустремленности и усердия исследователя). Но в целом обычно при соблюдении всех условий локальная фауна может быть с достаточной полнотой выявлена за 2–3 полевых сезона; на изучение региональной фауны затрачивается от 5 до 20 лет.

Совмещение стационарных и экспедиционных (маршрутных) сборов. Как уже отмечалось выше, данный принцип необходим как при выявлении региональной, так и локальной фауны.

Применение комплекса наиболее эффективных методов и приемов сбора. Никогда нельзя ограничиваться одним методом, с другой стороны, применение чрезмерного количества разнообразных приборов, почти всегда требует больших временных и физических затрат на их перенос, установку, выбор пойманных объектов. Всегда следует помнить, что применение как можно большего набора разных методов не является самоцелью. Поэтому мы не рекомендуем

увлекаться “коллекционированием” применяемых приспособлений и приборов для сбора насекомых. Главный критерий выбора метода – это высокая эффективность при учете видового состава. Обычно в ходе исследования используют 3–4 основных метода сбора (как правило, наиболее простых) и несколько дополнительных. Почти всегда целесообразно совмещать методы непосредственного (активного) сбора материала исследователем и методы стационарного пассивного сбора (ловушки).

Охват сборами основных природных районов изучаемого региона, в каждом районе – всех ландшафтов и биотопов, включая редкие и локально распространенные. Например, в лесной зоне, помимо всего спектра лесных и луговых и антропогенных биоценозов, необходимо учесть крайне специфических, экстразональных энтомокомплексов верховых болот, остепненных склоновых и долинных лугов.

Множественный сбор материала во всех предполагаемых микроместообитаниях (станциях). Например, при учете гео- и герпетобонтов необходимо помимо разных типов почв и постилки, проводить сборы также в речных наносах, а также в норах животных; при учете растительных насекомых осуществить множественные сборы на всех потенциальных кормовых растениях, встречающихся в регионе, особенно содержащих комплексы специализированных фитофагов (узких олигофагов или монофагов); при сборе ксилофагов изучить весь спектр видов деревьев, разного состояния, возраста, расположения в биотопе, все части ствола отдельных деревьев и т.д.

Сбор материала в разные сезоны. Большинство взрослых насекомых проявляет активность лишь в определенные периоды полевого сезона и, следовательно, только тогда и могут быть собраны. В целом существенная смена энтомофауны в конкретных местностях происходит через 2–3 недели. Так, можно выделить весенний (конец апреля–вторая декада мая), поздневесенний (третья декада мая–начало июня), раннелетний (июнь), летний (июль–начало августа), позднелетний (август–начало сентября) и осенний (середина сентября–октябрь) аспекты энтомофауны. Для каждой группы существуют свои сезонные максимумы и минимумы. Например, многие жесткокрылые (жужелицы, листоеды, долгоносики) наиболее разнообразны в конце весны и в начале лета, к середине июля

учитываемое видовое богатство и обилие их резко снижается (в это время идет развитие большинства видов), второй (менее выраженный) пик разнообразия обычно наблюдается в августе–начале сентября, когда появляются имаго нового поколения. Напротив, наибольшее разнообразие прямокрылых и клопов приходится на вторую половину лета. Таким образом, при планировании и проведении сборов очень важно учитывать сезонную активность изучаемой группы.

Кроме того, нужно помнить, что важнейшим условием успешности сборов является усердие в сборе материала, а также приобретаемые на практике умения исследователя. С течением времени по мере накопления опыта и выбора наиболее эффективных методов интенсивность и полнота сборов обычно возрастает.

Таким образом, только многократные сборы в разных местообитаниях, проведенные в разные сезоны в течение ряда лет, могут дать более или менее точное представление о фауне того или иного ранга и экологических особенностях отдельных видов.

3.2.2. Изучение распространения видов в регионе. Для установления факта обитания вида в региональной фауне обычно достаточно находки одного или нескольких экземпляров в любой части изучаемого региона, после этого встает необходимость выяснения характера распространения вида и его экологической приуроченности в регионе, что является не менее важной и в то же время гораздо более сложной и трудоемкой задачей.

Распространение насекомых подчиняется в основном тем же закономерностям, которые известны для других наземных организмов (особенно цветковых растений) и зависит от естественно-исторических причин и современных зонально-ландшафтных условий. При этом, чем меньше регион исследований, тем выше значение для пространственной дифференциации насекомых современных экологических факторов (Крыжановский, 2002). Ведущими факторами, влияющими на распространение насекомых, являются климат, рельеф, состав почвообразующих пород, растительность, а также антропогенное воздействие, при комплексном взаимодействии которых формируется все разнообразие биотопов как местообитаний насекомых.

Чем более однородны зонально-ландшафтные условия, тем равномерней будет распространение насекомых по территории

региона, с другой стороны, чем больше природных границ через него проходит и чем выше их ранг, тем более неоднородна будет фауна разных его частей и тем большее значение имеют региональные хронологические исследования.

Это обстоятельство предполагает при ЭФИ насекомых учет основных эколого-географических рубежей, как вероятных преград для распространения видов, и проведение репрезентативных сборов во всех физико-географических и ландшафтных частях региона с последующим сравнительным анализом конкретных или локальных фаун. Одними из наиболее важных задач при изучении хронологии группы в регионе является выявление “краеареальных” видов и границ их распространения, а также видов с локальным распространением. Следует всегда помнить, что доказать отсутствие вида на определенной местности подчас гораздо труднее, чем установить факт его обитания (если он там присутствует). Поэтому во избежание ошибочных заключений необходимо учитывать не только собственные материалы, но и литературные данные по распространению этого вида в соседних регионах, а также общие сведения об его ареале. Например, если вид, в ходе исследований отмечен лишь на юге изучаемой территории, но указан также в сопредельном регионе, расположенном севернее, то относить его к краеареальным не корректно. Скорее всего, имеет место недостаток данных.

Региональный ареал вида формируется при взаимодействии его со всем комплексом экологических условий. Однако часто важнейшими факторами, определяющими картину распространения видов, оказываются отдельные параметры среды (климатические, трофические, орографические и эдафические) (Кожанчиков, 1961), либо прослеживается тесная связь пространственной структуры популяций видов насекомых на протяжении географического ареала с границами ландшафтов и даже фаций (Городков, 1984, Сергеев, 1986). Поэтому при изучении распространения насекомых в конкретном регионе важно учитывать экологические особенности видов. У видов с узкими экологическими требованиями, например, стенобионтов, топически связанных с определенными биоценозами, или узкоспециализированных фитофагов, трофически приуроченных к отдельным видам растений, сам факт ограниченного распространения

в регионе необходимых для них экологических средовых параметров является предпосылкой для ограничения их ареалов. Например, по югу Удмуртии проходят границы распространения ряда жуков-ксилобионтов, в регионе экологически связанных с дубом, который не произрастает в северной половине республики. Региональные части ареалов многих лесостепных форм жуков-фитофагов ограничены распространением типичных лесостепных растительных ассоциаций (остепненных лугов), представленных только на юге Удмуртии на склонах южной экспозиции и в долинах крупных рек (Камы и Вятки) (Дедюхин, 2003).

Однако формально переносить данные о распространении экологических компонентов (и экосистем в целом) на распространение вида нельзя. Например, некоторые фитофаги и ксилофаги за пределами ареала основного кормового растения могут переходить на другие (резервные) виды растений. Ряд лесостепных и даже степных видов насекомых могут проникать вглубь лесной и даже таежной зон по антропогенным местообитаниям. Обычно изменение видового состава при наличии аналогичных экосистем в разных зонах идет постепенно. Поэтому наличие внешне подходящего биотопа и особенно кормового растения не всегда свидетельствует о присутствии соответствующего вида насекомых. Подчас распространение потенциальных кормовых объектов более широкое, чем их монофагов. Только в том случае, если многолетние поиски вида во всех потенциальных местообитаниях не дали результата, можно с высокой долей вероятности говорить о его отсутствии на данной территории.

3.2.3. Изучение ландшафтного и биоценотического распределения. Предполагает изучение пространственной дифференциации комплексов (сообществ) насекомых на локальном уровне. Здесь эколого-фаунистические аспекты исследований (изучение “ценотических” и “парциальных” фаун) напрямую соприкасаются с синэкологическими (изучение сообществ организмов в составе локальных экосистем).

Сбор материала по локальному распределению видов рекомендуется проводить в стационарных условиях, однако в принципе можно и нужно учитывать также обобщенные данные, полученные при экспедиционных исследованиях.

Первым и чрезвычайно важным этапом изучения распределения видов (и их комплексов) является выделение на местности системы ландшафтов и биоценозов, как пространственных местообитаний видов. Это лишний раз подчеркивает необходимость знания энтомологом принципов ландшафтоведения и геоботаники.

Существуют три основных подхода к выделению местообитаний: фитоценотический (биотопический), экотопологический и ландшафтный (Адаховский, 2007). При фитоценотическом подходе выделяют типы биотопов, которые в зависимости от задач исследования и экологии объектов изучения могут устанавливаться на уровне ассоциаций или их групп, формаций или типов леса. При экотопологическом подходе выделение местообитаний основывается на совместном учете комплекса абиотических факторов среды (почв, рельефа, механического состава грунтов и гидротермического режима). При ландшафтном подходе основными выделяемыми пространственными единицами являются локальные геосистемы низкого и среднего уровня (фации, урочища, типы местности и индивидуальные ландшафты).

Пространственное распределение насекомых на ограниченной территории определяется исключительно экологическими факторами, в связи с чем, при любом подходе желательно выделение местообитаний в системе экологических градиентов (т.е. изучение закономерностей пространственного размещения методами экологической ординации).

Одним из таких методов, обычно используемых при изучении ландшафтного распределения насекомых (особенно почвенных), является *катенный (катенарный) подход* (Мордкович, Шахотина, 1985, Мордкович, Любечанский, 1998, Адаховский, 2003), оценивающий при выделении ландшафтов степень и направление геохимической миграции в конкретных элементах ландшафта (элювиальные, транзитные, аккумулятивные), степень их увлажнения (субаэральные, супераквальные), а также состав их почвообразующих пород (песчаные, суглинистые, глинистые, галечные и т.д.). Подобные работы возможны и при изучении биотопического размещения, когда в качестве типов биотопов выделяют элементы в стоковых сериях (катенах) в травяных (луговых и степных), лесных и болотных биоценозах (т.е. с учетом типов растительного покрова). По

возможности площадки должны быть выбраны на одном экологическом профиле (обычно долины реки), однако в ряде случаев при отсутствии на местности хорошо выраженного мезорельефного профиля можно использовать “сборные катены”, выбирая участки, подходящие в геоморфологическом отношении, закономерно различающиеся гидротермическим режимом и структурой растительного покрова (Мордкович, Любечанский, 1998).

В ходе полевых работ в каждом выделе (типе биотопа, элементе ландшафта) комплексом методов в течение всего сезона проводится сбор материала, направленный на максимального полное выявление видового состава биоценотической или парциальной фауны и установление относительного обилия (или плотности) видов. Необходимо, чтобы сборы не ограничивались единичными модельными участками, а охватывали сходные местообитания в разных частях региона (или локальной фауны). Это позволяет, во-первых, более полно выявить состав парциальных и ценотических фаун (ландшафтных и биоценотических комплексов), а во-вторых, оценить степень их пространственно-временной устойчивости.

Проведение количественных учетов (методом безвыборочного сбора) позволяет более объективно оценить долю участия отдельных видов в сообществе и выявить предпочитаемые (характерные) и случайные (в которых вид встречается нерегулярно и в гораздо меньшем обилии) биотопы.

На практике при сборе материала обычно решение основных задач ЭФИ (учет видового состава, изучение пространственного размещения) во многом ведется параллельно. Следует всегда помнить, что полное выявление видового состава невозможно лишь путем применения стандартизированных сборов на ограниченном числе стационарных площадок или локальных фаун, а оценка структуры сообществ затруднена при применении лишь фаунистических подходов (т.к. нет строгого учета количественных показателей).

Помимо топических характеристик для оценки экологического своеобразия фауны необходимо изучение микростацальной и трофической приуроченности видов. Методы и подходы будут существенно отличаться для разных экологических групп насекомых, и освещены ниже (глава 4).

3.3. Камеральная обработка материала

Камеральная (лабораторная) обработка материала включает фиксирование собранного материала, определение видов и систематизацию полученных данных.

3.3.1. Фиксация, этикетирование и хранение. После сбора необходимо сохранить умерщвленные экземпляры в доступном для идентификации виде и точно зафиксировать необходимые сведения о местообитании, в котором насекомые были собраны. Только точные данные имеют научную ценность. Напротив, сведения, например, указываемые в результате воспоминания, могут оказаться не только недостаточными, но и ошибочными.

В полевых условиях запись наблюдаемых данных ведется в полевой дневник или на диктофон (с последующей расшифровкой в лаборатории), а все сборы немедленно этикетируются. Вначале можно ограничиться временной этикеткой (наклеивается на банку с пробой или матрасик с материалом).

Иногда для записи данных используют готовые бланки той или иной формы (соответственно изучаемому вопросу) (Палий, 1970, Фасулати, 1971). При этом данные в них желательно вносить уже из полевого дневника. Кроме записей, очень эффективно научное фотографирование (особенно с развитием цифровой фотографии). Хорошо сделанный и правильно этикетированный снимок также является научным документом и часто (хотя и не всегда) может заменить коллекционный материал. Особенную ценность имеют снимки местообитаний вида (или изучаемого комплекса видов).

Существует два принципиально различных подхода к хранению насекомых: в сухом виде и в виде влажных препаратов. Хранение насекомых в сухом виде обычно разделяется на предварительное и окончательное (Рихтер, 1950, Палий, 1970), что не всегда соответствует действительности. Предварительное хранение проводят обычно на ватных матрасиках, которые складываются послойно в плотные картонные коробки (соответствующих размеров). Ватные сборы – традиционный и основной метод, позволяющий в условиях полевой работы быстро разобрать и сохранить для последующего изучения полученный материал. Насекомые раскладываются на матрасик поодиночке (при индивидуальном сборе) или группами (при одновременном сборе одним методом в одном местообитании).

Например, методом энтомологического кошения в одном биотопе или методом стряхивания в сачок или на полог с одного вида растения и т.д. Для предотвращения смешивания, между отдельными сборами необходимо оставлять интервалы и ограничивать их нитками. Для фитофагов, собранных на определенном виде растения, очень наглядно рядом со сбором раскладывать небольшую часть этого растения (особенно, если оно имеет специфические повреждения). Для предварительного этикетирования разложенные насекомые покрываются белым листом бумаги, на котором рисуют план расположения сборов и на соответствующих местах записываются необходимые данные (географические координаты и время сбора, биотоп, местообитание, иногда и метод сбора и т.д.). Если на одном матрасике собраны насекомые из одной географической точки и в одни сроки, то эти данные выносятся на верхний лист матрасика (что к тому же резко облегчает последующее нахождение нужных сборов).

Дневных чешуекрылых, во избежание повреждений усиков и крыльев (в первую очередь нежного покрова из чешуек), обычно собирают в заранее изготовленные бумажные треугольные пакетики. Размер пакетика должен быть несколько больше размера бабочки с отогнутыми вверх крыльями. Этикеточные данные записывают на отгибе пакетика (Палий, 1970, Фасулати, 1971). Некоторых нежных насекомых с длинными конечностями (ручейников, а также поденок, сетчатокрылых, комаров-долгоножек) лучше сразу накалывать и расправлять, не высушивая, т.к. на матрасиках и в пакетиках у них отваливаются ноги и усики (Беньковский, 2011, личное сообщение).

В дальнейшем в лабораторных условиях проводят обработку собранного материала. Обычно для достоверного определения необходима монтировка насекомых на энтомологические булавки, часто их расправление, а иногда и вскрытие, с целью извлечения полового аппарата. Перед монтировкой и расправлением насекомых нужно размочить на водяной бане, а многих жуков можно просто на несколько минут положить в горячую воду (но не кипятком), в которой растворена капелька жидкого моющего средства.

Небольших насекомых, которые не требуют расправления крыльев (жуков, клопов), в настоящее время рекомендуется не прокалывать, а аккуратно наклеивать, раздвигая усики и лапки, на небольшие уголки или четырехугольники из белого тонкого и

плотного картона, заранее наколотые на булавки. При этом обязательно использовать водорастворимый клей (если нет специального энтомологического клея, то можно ПВА).

Методика извлечения и изготовления препаратов гениталий специфична для каждой группы насекомых. В целом, эта процедура необходима далеко не для всех видов, а лишь для достоверной идентификации морфологически очень сходных форм.

Пермский край 16.VII.2009 г. Кунгур (8 км. сев.) Подкаменная гора, горный сосняк, на цветах <i>Hedysarum</i> <i>alpinum</i> Дедюхин С.В.	Удмуртия 29.IV.2008 Сарапульский р-н с.Нечкино, берег Камы, наносы из растит. мусора Дедюхин С.В.
--	---

Рис. 1. Примеры географо-экологических этикеток.

После монтирования необходимо сразу же перенести основные научные данные с матрасика на компактную этикетку (или этикетки), которая крепится под наколотым экземпляром (рис. 1). На географической этикетке отмечается название региона, административного района и ближайшего населенного пункта, дата сборов, фамилия и инициалы коллектора, желательно указать точные координаты места находки (если есть GPS-навигатор). Однако для задач эколого-фаунистического анализа, а часто и для определения вида, чрезвычайно важными являются экологические данные (биотоп, стация или растение на котором собран вид), а иногда и метод сбора. Эти сведения также по возможности отмечаются на этикетке, или под географической этикеткой накалывается еще и экологическая.

Желательно также этикетки пронумеровывать и делать расширенные записи в специальном дневнике (но при этом никогда не ограничиваться лишь нумерацией наколотых экземпляров). После идентификации экземпляра снизу крепится определительная этикетка, в которой указывается название вида, фамилия и инициалы ученого, определившего материал, а также год определения. Если в дальнейшем материал был проверен другим ученым или переопределен, то снизу крепится следующая этикетка (с сохранением предыдущей).

Смонтированные и этикетированные насекомые расставляются в систематическом порядке в энтомологические коробки. При этом в коллекции должны быть представлены не единичные экземпляры, а серии вида (до нескольких десятков) из разных сборов. Таким образом, создается региональная научная коллекция насекомых.

Количество собранного материала в ходе региональных ЭФИ обычно измеряется тысячами (а иногда и десятками тысяч) экземпляров (даже если не проводить строгие количественные сборы, в частности ограничивать сборы массовых видов). Поэтому при обработке материала обычно нет возможности (и необходимости) всех собранных экземпляров монтировать в коллекцию. Большинство видов при соответствующем навыке исследователя может быть достоверно учтено и на вате. Тогда обработанные сборы на вате могут храниться долгое время. Это не касается случаев, когда морфологические различия между близкими видами очень незначительны и требуется изучение экземпляров под бинокуляром, или когда необходимо исследование полового аппарата (для видов-двойников).

Во избежание повреждений коллекционных материалов личинками насекомых (кожееды, точильщики, моли) коллекции и матрасики нужно протравливать и/или регулярно промораживать, а для предотвращения загнивания и заплесневения хранить в сухом теплом месте.

Некоторые группы насекомых, имеющих мягкие покровы (например, тли, трипсы), а также большинство личинок, хранятся в виде фиксированных влажных препаратов. В качестве фиксатора обычно используется 70% спирт или 4–5% формалин. Часто насекомых сразу при сборе опускают в маленькие бутылочки с фиксатором и снабжают географической этикеткой. Однако крупных личинок перед опусканием в фиксатор необходимо на несколько минут опустить в кипяток или лучше в специальный раствор, для предотвращения изменения их окраски. После определения экземпляры раскладывают в маленькие бюксы с фиксатором, снабжая эколого-географической и определительной этикеткой. При этом баночки обычно нумеруют и подробную расшифровку ведут в соответствующем дневнике и/или в компьютерной базе данных. При таком варианте хранения материала часто бюксы с экземплярами

одного вида скальваются вместе в более крупную тару, также наполненную фиксатором (что предотвращает возможность высыхания препаратов при длительном хранении).

3.3.2. Определение материала. Точное определение смонтированного и научно этикетированного экземпляра насекомого является важнейшим этапом регистрации данных. Любое исследование (как фаунистическое, так и чисто экологическое) теряет научную ценность, если не удалось точно установить изучаемые виды (и тем более, если материал идентифицирован ошибочно). В связи с большим количеством видов и подчас малыми различиями между близкими видами, на более или менее точное определение какой-либо крупной группы насекомых уходит большое количество времени и сил исследователя. Для уменьшения вероятности ошибок при идентификации видов необходимо соблюдение следующих условий:

- 1) правильная монтировка экземпляров и максимально точная фиксация полевых данных;
- 2) применение качественного оборудования (увеличительных приборов, освещения и т.д.);
- 3) использование максимально полных современных определителей;
- 4) по возможности использование для определения серии экземпляров вида;
- 5) неоднократная проверка собственных определений.

Существует общее правило: чем больше времени затратил исследователь на определение и чем больше экземпляров вида он определил, тем меньшее количество ошибочных определений будет сделано. Как правило, точность определений насекомых приходит лишь с опытом. К тому же только после того, как большая часть видов региональной фауны идентифицирована исследователем, он может считаться специалистом по данной группе.

В научных исследованиях для определения необходимо использовать набор академических определителей и монографий, в которых представлены почти все виды, которые могут обитать на изучаемой территории, например, из серий «Фауна СССР», «Определитель насекомых Европейской части СССР». Однако далеко не для всех групп насекомых такие монографии созданы, а многие (особенно изданные в середине XX века) уже устарели. В качестве

базовых можно использовать также зарубежные определители для стран Средней Европы, в которых беспозвоночные, в частности насекомые, изучены гораздо лучше, но следует учитывать, что в них обычно отсутствуют виды с преимущественно восточноевропейским и сибирским распространением. Поэтому исследователь, проводящий работы в средней полосе России, одновременно должен иметь и издания, в которых рассматривается и отечественная фауна, в том числе и фауна Сибири. Для предварительного определения можно использовать региональные определители, например, определитель жесткокрылых Среднего Поволжья (Исаев 2001, 2007), но т.к. создаются они по результатам ЭФИ, то почти всегда есть вероятность отсутствия в них ряда видов, которые не были учтены предыдущими исследователями. К тому же они далеко не всегда выдержаны методически, а порой являются лишь сокращенными компиляциями более общих определителей. И конечно, для научных исследований недопустимо использовать краткие учебные определители.

В последнее время появилась возможность определять материал и посредством интернет-источников. В частности, имеются электронные атласы многих групп насекомых, в которых представлены сканографии экземпляров с определением до вида. Если раньше атласы создавались в основном лишь для крупных насекомых, то сейчас они есть и для мелких форм (например, долгоносики, листоеды-блошки и др.), даже со сканографиями генитальных аппаратов. Правда и в них случаются (хотя и редко) ошибки в определениях. В любом случае, подобные атласы должны являться лишь дополнением к основным определителям (для предварительного определения или, наоборот, для проверки).

Даже если исследователь уверен в правильности идентификации вида по определителю, необходимо, чтобы определение было проверено специалистами-систематиками по данной группе и/или проведена сверка материала со сравнительными коллекциями, хранящимися в центральных академических институтах: Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), Зоологическом музее МГУ (Москва) Сибирском Зоологическом музее института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск). Во-первых, всегда есть вероятность ошибки, а во-вторых, с момента издания определителя, возможно, описаны новые виды данной

группы, произошли номенклатурные изменения и т.д. С другой стороны, автор всегда отвечает за публикуемый материал, поэтому не рекомендуется предоставление для изучения специалистам совершенно не определенного материала и тем более публикация результатов работы исключительно по данным сторонних определений.

3.3.3. Составление и ведение баз данных. Если раньше результаты камеральной обработки рекомендовалось регулярно заносить в видовые карточки (Палий, 1970), то в настоящее время они заменены компьютерными базами данных. Составление компьютерных баз данных является не только желательным, но и подчас необходимым условием успешного последующего анализа фауны. Можно выделить первичные базы данных, куда вносятся все этикеточные данные по видам. Они обычно составляются отдельно для разных локальных фаун. Вторичные базы данных составляются на основе обобщения первичных. В них в отдельных колонках указаны основные анализируемые параметры видов, например места находок, биотопы, кормовые растения, сроки сборов, количество собранных экземпляров (оценка относительного обилия), данные о географическом ареале вида и т.д. Базы данных обычно ведутся в формате Excel или Access.

На основе баз данных проводятся составление аннотированных фаунистических списков и весь последующий таксономический, ареалогический (зоогеографический) и экологический анализ фауны.

3.4. Обобщение данных и анализ региональной фауны

3.4.1. Составление аннотированных фаунистических списков.

Составление фаунистических списков – первый этап обобщения данных в региональных работах. Региональные аннотированные списки включают в себя повидовые очерки, в которых отмечаются основные сведения по экологии и хорологии видов, дается относительная оценка их численности (частоты встречаемости) регионе, часто указываются данные об общем ареале вида. Строгой формы составления таких перечней не существует и их структура, в конечном счете, определяется задачами исследований и имеющимся фактическим материалом. Они могут включать следующие аспекты.

1. *Научное название таксона* (с указанием распространенных синонимов). Название может быть сокращенным (за родовым и видовым названием приводится общепринятая аббревиатура фамилии автора описания вида) или желательнее полным (с полной фамилией автора и годом описания вида). В любом случае, следует придерживаться рекомендаций последнего издания Международного кодекса зоологической номенклатуры (2000). В частности, если вид был описан в другом роде, то название автора и год описания берутся в скобки. Если вид, по каким либо причинам определен не точно, то перед видовым названием ставится знак вопроса (?).

Таксоны надвидового ранга приводятся в систематическом, а виды перечисляются в систематическом или алфавитном порядке (первый вариант предпочтительнее).

2. *Ссылки на литературные источники*, в которых имеются сведения об обитании вида в регионе. Если вид указывается для данной территории впервые, то его обычно обозначаются специальным знаком, например, за названием вида ставится звездочка (*).

3. *Изученный материал*. Полностью материал (этикеточные данные) цитируется обычно лишь для редких видов, известных по немногим находкам. Для большинства видов приводятся лишь места находок (географические точки) и иногда общее количество изученных экземпляров.

4. *Оценка частоты встречаемости и обилия вида в регионе*. В региональных фаунистических списках при количественной характеристике вида обычно используют такой показатель как частота встречаемости – доля сборов, в которых вид встречен, от общего их числа. Он зависит не столько от численности, сколько от широты пространственного распределения вида. Понятно, что чем более локально распространен вид (даже если он обычен в занимаемых местообитаниях), тем более редко он будет встречаться в сборах и соответственно, чем более эвритопен вид (даже если встречается в небольшом количестве), тем он более частым он должен считаться. Этот принцип должен лежать оценке природоохранного статуса видов насекомых. Ранжирование идет по экспертным шкалам с выделением очень редких (1), редких (2), нередких (3), обычных (частых) (4), фоновых (5) видов.

Иногда в подобных списках оценивается обилие. Обилие показывает долю особей вида из всех собранных. При этом выделяются группы “единичных”, малочисленных, среднеобильных, частых, многочисленных (массовых) видов. Однако следует учитывать, что численные показатели видов очень сильно варьируют в разных местообитаниях и их более или менее строгое применение возможно лишь на примере отдельных сообществ. Поэтому в региональных эколого-фаунистических списках мы рекомендуем давать обобщенную количественную характеристику вида (с учетом частоты встречаемости и обычно наблюдаемого обилия).

Кроме того, следует учитывать, что «частота встречаемости вида» в сборах зависит не только от его численности и степени эвритопности, но и от методов учета, времени и сил, затраченных исследователем на его поиск, а также от его сноровки. Несмотря на значительную субъективность и обобщенный характер количественных показателей, полностью отказаться от данной характеристики для видов в региональном масштабе также нельзя. Порой частота встречаемости и степень локальности вида существенно отличается в разных частях региона (зональных выделах) и разных локальных фаунах (что необходимо учитывать при их сравнительном хронологическом анализе). В этом случае дают количественную оценку вида для каждой зоны отдельно. Например, для Удмуртии характерны такие случаи, когда вид в южных районах (в пределах подзоны широколиственно-хвойных лесов) встречается часто (то есть его количественная характеристика соответствует шкале – 4), в северных (в пределах южной тайги) – локально и редко (соответственно имеет ранг – 2).

5. *Характер распространения вида в регионе.* Для широко распространенных в регионе видов эта характеристика часто опускается или указывается, что вид распространен по всей территории региона. Напротив, для видов, находящихся на краю ареала или имеющих в регионе локальное распространение, описание регионального распространения приводится более детально (указываются крайние точки находок, и постулируется примерная граница их распространения в регионе). При этом важно отмечать и характер экологического ареала (ленточный, локальный). В целом,

чем более ограниченно распространен вид в регионе, тем более подробно приводятся данные о местах его сборов.

6. *Ландшафтная и биотопическая приуроченность* вида. Сначала указываются ландшафты и биотопы, в которых вид наиболее характерен или часто встречается (т.е. постулируется его ландшафтный и биотопический преферendum), а затем экосистемы, в которых вид, хотя и встречается, но более редок. При этом биотопическое размещение может быть охарактеризовано как по биоценотическому (фитоценотическому) принципу, так и в обобщенном виде по отношению к отдельным параметрам среды (например, по степени увлажнения биотопов), т.к. часто виды приурочены не к конкретным биоценозам, а к их группам, сходным по наиболее значимым для вида экологическим параметрам среды. Например, многие гигрофильные почвенные формы обитают в широком спектре хорошо увлажненных биотопов (вне зависимости от растительного компонента), встречаясь на травянистых и лесных болотах, заболоченных лугах, берегах водоемов. Фитофаги подчас встречаются в разных биоценозах, где присутствуют их кормовые растения (например, в лесах разных типов).

7. *Трофические связи*. Приводятся, как правило, для специализированных фитофагов с указанием зарегистрированных кормовых растений. Здесь же проводится сравнение собственных сведений с литературными данными по кормовому спектру вида из других регионов и ареалу в целом. Отдельно отмечаются впервые указываемые кормовые растения. Отмечаются методы, с помощью которых установлены кормовые связи (регистрация развития на растениях до стадии имаго, наблюдение питания имаго в природе, стряхивание с растений в сачок или на полог и т.д.). В последнем случае, особенно, если таковые находки немногочисленны, кормовые связи устанавливаются лишь предположительно. Отдельно отмечаются результаты изучения трофических связей, полученные в ходе лабораторных экспериментов (если таковые имели место).

8. *Сезонная активность*. Приводятся сезоны встречаемости имаго (обычно до декад), постулируются периоды максимальной численности и количество поколений.

9. *Характеристика географического ареала вида*. Указываются основные области распространения вида и/или приводятся

обобщенный тип ареала. Последний устанавливают либо по хрономическому (транспалеарктический, скифский, древнесредиземноморский и т.д.) либо по топонимическому принципу (трансевразийский, восточноевропейский, евро-кавказо-западносибирский, евро-байкальский и т.д.). В последнем случае часто типизация ареала осуществляется с учетом долготной (секторной) и широтной (зональной), а иногда и высотной (поясной) составляющих ареала (транспалеарктический полизональный, евро-сибирский температурный, западнопалеарктический неморальный, европейский борео-монтанный и т.д.). Последний вариант более предпочтителен, т.к. позволяет более подробно охарактеризовать распространение вида. Однако следует учитывать, что широтная (зональная) составляющая у видов с широким распространением в разных частях ареала может изменяться. При любом подходе, как при общей характеристике ареала, так и при выделении типов ареалов необходимо более подробно указывать особенности распространения видов вблизи региона исследований.

3.4.2. Анализ региональной фауны. Эколого-фаунистический анализ позволяет выявить специфику изучаемой региональной фауны, которая определяется как современными экологическими (зонально-ландшафтными) факторами, так и историей ее формирования (т.е. экологическими условиями в прошлом). Включает в себя таксономический, ареалогический (зоогеографический и зонально-ландшафтный), историко-генетический, экологический и фенологический (сезонный) аспекты.

Таксономический анализ подразумевает характеристику видового и надвидового таксономического богатства (число видов, родов, семейств) региональной фауны. Отмечаются наиболее богатые в видовом плане семейства или роды. Здесь же дается примерная экспертная оценка полноты проведенной инвентаризации. Кроме того, для выявления специфики изучаемой фауны важно ее сравнить с фаунами из соседних регионов. При этом недопустимо сравнивать фауны разного ранга (локальная и региональная) и разной степени изученности.

Ареалогический (зоогеографический) анализ используется для выявления региональных и зонально-ландшафтных особенностей местной фауны, а также путей ее становления.

Существуют два дополняемых друг друга подхода к зоогеографическому анализу: описательный (ареалографический) и исторический (географо-генетический).

В основе *ареалографической* иерархической классификации лежит современное географическое распространение видов, которые по схожести ареалов объединяются в группы. Зоогеографические группы по принадлежности их к крупным частям Палеарктики объединяются в зоогеографические комплексы. Однако общепринятой ареалографической классификации до сих пор не существует. Более того, в зависимости от целей исследования возможно, а порой и полезно, создание нескольких классификаций, опирающихся на разные подходы и принципы, каждая из которых будет иметь те или иные преимущества (Городков, 1984).

Основными подходами описательной классификации ареалов насекомых являются “хориономический” (“хорономический”) (Семенов-Тянь-Шанский, 1937, Емельянов, 1974, Крыжановский, 2002) и “топонимический” (Городков, 1984, 1992). Если в первом случае проводят обобщение и типизацию ареалов на основе приуроченности распространения видов к определенным зоохоронам, то во втором случае, на основе сопоставления границ ареалов с физико-географическими топонимами. Часто отмечают также особенности широтно-долготного (а иногда и высотного) распространения видов. Оба типа классификации применяются при географическом анализе энтомофауны в региональных работах.

При любом подходе для выяснения специфики фауны при выделении групп ареалов важно учитывать географическое расположение региона исследований и более подробно рассматривать распространение видов в прилегающих частях ареалов. Особенно следует отмечать узкоареальные и дизъюнктивные элементы. Например, для территории Удмуртии среди европейских видов важно выделять группы восточноевропейскую, приурало-уральскую, волго-уральскую, среди евро-сибирских – восточноевро-сибирскую группы, даже если они представлены небольшим числом видов.

Географо-генетический анализ служит для раскрытия основных этапов и путей становления региональной фауны. Он предполагает оценку генезиса отдельных элементов фауны и объединение видов сходных по месту и времени их происхождения в фаунистические

комплексы (отнесение к определенному типу фауны). При выделении историко-географических комплексов учитывается не только общий характер ареала и зонально-ландшафтная приуроченность видов, но и известные данные о центрах происхождения тех или иных таксонов. При таком подходе часто выясняется, что виды, имеющие сходное современное распространение, имеют различное происхождение. Одна из задач данного анализа – выделение региональных реликтов разных исторических периодов, однако более общей (и гораздо более трудной) задачей является установление для всех видов времени и путей вхождения в региональную фауну. В заключение, на основе историко-генетического анализа и работ по истории природы изучаемого региона, постулируются наиболее вероятные пути и этапы формирования фауны анализируемой группы насекомых. На основе географо-генетического анализа принято выделять аллохтонные (миграционные) и преимущественно автохтонные фауны (слагаемые в основном из видов, сформировавшихся на данной территории). Последние формируются в центрах видообразования, характеризующихся выраженностью рельефа, периодами длительной изоляции и существованием относительно стабильных климатических условий (в горных системах, возвышенностях, на островах). Напротив, на обширных равнинных территориях (особенно испытавших в недалеком прошлом резкие колебания климата) фауны почти всегда являются аллохтонными. В отношении последних можно утверждать, что чем более разнородна фауна в зоогеографическом и историко-генетическом плане, тем более сложную и длительную историю формирования она имела.

Зонально-ландшафтный анализ фауны основывается на анализе широтной и экологической (ландшафтной) составляющей ареала видов. При этом важно различать географический и экологический аспекты регионального ареала. Последний часто рассматривается в качестве экологического ареала или "кружева ареала" (Каменский, 1985, Реймерс, 1994, Крыжановский, 2002). Под экологическим ареалом вида следует понимать картину размещения популяций вида в пространстве в зависимости от размещения экологических факторов (Каменский, 1985). Граница географического ареала показывает лишь крайние места нахождения данного вида, форму ареала. Экологический ареал показывает внутреннее строение ареала

(Сергеев, 1985). Поэтому экологический ареал более точно характеризует пространственное распределение, а также зависимость его от экологических факторов, и может быть различным даже у видов, имеющих сходное географическое распространение (Воронин, 1999). В региональном плане он выражается в приуроченности вида в пределах ареала к определенным ландшафтам и биотопам.

Учет экологической составляющей ареала позволяет в ряде случаев и точнее определить происхождение вида. Соотношение внутреннего строения и формы ареала может дать представление о типе ландшафта в котором вид, вероятно, сформировался (Сергеев, 1986). Если степной вид по остепненным участкам проникает в пределы лесной полосы, то при этом он в смысле своей биотопической приуроченности (и генезиса) остается степняком, хотя и входит в состав фауны смешанных лесов в ее региональных границах (Чернов, 1975), и, напротив, если лесной вид встречается по байрачным и сосновым лесам в степной зоне, он, тем не менее, остается “лесным”. В целом у мелких организмов (в том числе насекомых) наблюдается не зональная, а фациальная (ландшафтная, биотопическая или даже микростабиальная) приуроченность в распространении (Городков, 1984, Сергеев, 1986). Благодаря явлению экстразональности большинство видов проникают далеко за пределы распространения на плакорах (Чернов, 1975). При этом возможно более половины видов насекомых в фауне умеренного пояса связаны с фациями, которые считаются интразональными (поймы, болота) или аazonальными (дюны, солончаки) (Городков, 1984), многие виды встречаются в антропогенных местообитаниях. Все это определяет важность зонально-ландшафтной характеристики при анализе региональной фауны, которая часто в подобных работах упускается.

Иногда проводят зональный анализ фауны только с учетом широтной (зонально-подзональной) составляющей ареала (Воронин, 1999). Однако широтные границы весьма опосредованно отражают зависимости распространения видов насекомых от макроклиматических параметров (Городков, 1984, Татарин, Долгин, 2001). При строгом подходе к классификации ареалов исключительно по зональному принципу, отнесение вида к той или иной группе происходит по крайним точкам географических ареалов, без учета его ландшафтной приуроченности, а также степени встречаемости в той

или иной зоне. Это часто приводит к ошибкам и спекуляциям как при характеристике вида, так и фауны в целом.

Поэтому зонально-ландшафтный анализ в нашем понимании должен учитывать не только широтное распространение видов, но и экологическую составляющую ареала. Здесь также можно применить иерархический подход с выделением зонально-ландшафтных группировок и комплексов видов. Если комплексы характеризуют широтную составляющую географического ареала, то зонально-ландшафтные группировки во многом характеризуют экологическую приуроченность видов в распространении. Например, бореальный комплекс могут составлять виды, входящие в бореальную лесную, бореальную луговую и бореальную околосводную группы. При этом если первые имеют преимущественно зональный тип ареала, то виды последней группы будут на всем протяжении иметь интразональное распространение. Трудность данного подхода заключается в том что, во-первых, в разных меридиональных секторах ареала зонально-ландшафтная приуроченность видов может меняться, во-вторых, часто смена характерных биотопов наблюдается и при переходе вида в другую зону (правило смены стадий). Например, виды, встречающиеся в лесной зоне в открытых местообитаниях, южнее (в лесостепной и особенно степной зоне) часто приурочены к островным лесам. Поэтому, во-первых, необходимо рассматривать зонально-ландшафтную приуроченность видов в конкретном меридиональном секторе, во-вторых, при отнесении к ландшафтной группе в первую очередь, учитывать его экологическую характеристику в основной части ареала (там, где он имеет наиболее широкий экологический ареал).

Только при зонально-ландшафтном подходе возможно строгое выделение в региональных фаунах юга лесной зоны, с одной стороны лесостепных, с другой, таежных групп видов, совершенно разных по происхождению и ландшафтно-экологической приуроченности. С учетом лишь широтной составляющей ареала все они должны быть отнесены в один температурный (бореально-неморальный) комплекс. В региональной энтомофауне Удмуртии высокую долю занимают лесостепные и неморальные элементы (что показано на примере разных модельных групп насекомых), однако практически все виды связаны с экстразональными биотопами и ландшафтами (долинам

крупных рек, склонами южной экспозиции), т.е. имеют ограниченный экологический ареал.

Таким образом, если общий зоогеографический анализ показывает особенности местной энтомофауны, основанные на анализе географических аспектов ареалов, то зонально-ландшафтный анализ вскрывает ее характерные черты в эколого-географическом (ландшафтном) отношении.

Экологический анализ подразумевает выделение групп видов со сходными экологическими требованиями. При определении экологических групп видов можно использовать разные критерии. Наиболее часто выделяют экологические группы по ландшафтному и/или биотопическому преферендуму (предпочтению), характеризующие комплексные требования видов к условиям биотопа (лесная, луговая, лесо-луговая, прибрежная и т.д.). А также по отношению к отдельным экологическим факторам биотопа, особенно к влажности (с выделением гигрофилов, мезофилов и ксерофилов, а также промежуточных групп), реже к освещению (фотофилов, обитателей открытых биотопов, и фотофобов, обитателей тенистых местообитаний) и т.д. Следует отметить, что выделение групп по отношению к отдельным экологическим параметрам только на основе полевых данных условно и характеризует связь вида не столько с конкретным экологическим фактором (например, высокой влажностью), сколько с биотопами, характеризующимися данными условиями.

Для фитофагов экологическая характеристика фауны включает также анализ трофической структуры, с выделением и количественной оценкой фитобионтных (ярусных) групп, групп по широте трофического спектра (монофаги, олигофаги, полифаги), по локальной трофической специализации (трофическим связям с органами растений). Последние два аспекта анализируются отдельно для личинок и имаго. Кроме того, необходимо оценить общий спектр кормовых растений группы (на уровне семейств, родов и видов) с использованием ранжированного концентрического спектра, учитывающего основные, дополнительные и случайные кормовые растения (Дмитриева, 2006).

Таким образом, разносторонний экологический анализ фауны освещает характерные черты региональной фауны в экологическом плане.

Анализ жизненных форм. Для ряда групп насекомых (например, прямокрылые, жуки, пчелы) созданы классификация жизненных форм (Бей-Биенко, Мищенко, 1951, Правдин, 1974, Шарова, 1981) как морфоэкологических адаптаций видов. Спектр жизненных форм также может быть показателем своеобразия фауны и экологических условий региона, т.к., по образному выражению Г.Я. Бей-Биенко, 1950 (цит. по Стебаев, Сергеев, 1983), является «зеркалом ландшафта».

Фенологический (сезонный) анализ фауны. При фенологической характеристике обычно учитываются периоды максимальной активности имаго, с выделением сезонных групп видов (весенние, летние, осенние, мультисезонные и т. д.), и проводится анализ их соотношений. Хотя в рамки региональной эколого-фаунистической работы обычно не входит специальное изучение фенологии группы – это цель фенологических исследований (Добровольский, 1969, Палий, 1970), особенности сезонной динамики насекомых, как уже говорилось, следует учитывать при планировании исследований и сборе материала. С другой стороны, фенологические особенности группы тесно связаны с важнейшими аспектами биологии и экологии изучаемых организмов, и подобный анализ в ряде случаев позволяет точнее оценить особенности региональной фауны.

3.4.3. Анализ распространения группы в регионе. Раскрытие картины и закономерностей регионального распространения насекомых является важнейшей задачей эколого-фаунистического исследования, направленной на установление картины пространственного варьирования фауны в пределах региона. Основными аспектами хронологического анализа являются выявление важнейших рубежей, ограничивающих распространение видов в регионе, и сравнительный анализ внутрорегиональных (зональных, конкретных, локальных) фаун.

В первом случае хронологический анализ обычно ведется по группам видов, у которых по региону проходят границы ареалов. Показательно рассчитать долю таких видов от общего состава фауны. Полученные соотношения могут служить доказательством наличия или отсутствия в регионе крупных физико-географических или

зональных границ. Далее идет разделение “краеареальных” видов на группы с северными, южными, восточными и западными пределами распространения и дифференцированный анализ их распространения.

На основании составленных карт распространения этих видов в регионе и их взаимного сопоставления, проводят анализ региональных ареалов этих видов и выделяют территории, на которых наблюдаются так называемые “сгущения границ ареалов” (наложение границ ареалов многих видов). Линии, близ которых располагаются такие сгущения (синператы), принято считать эколого-зоологическими рубежами. Как правило, хотя и не всегда, они в той или иной мере совпадают с важнейшими эколого-географическими рубежами (зональными и меридиональными), лежащими в основе природного (физико-географического) районирования (Стебаев, Сергеев, 1983).

Поэтому в качестве сравниваемых территориальных единиц при анализе пространственного варьирования фауны обычно рассматриваются зонально-ландшафтные и геоботанические выделы. В ряде случаев сравнительный анализ идет на примере локальных фаун, расположенных в разных частях региона и в полной мере их характеризующих. На основе чего устанавливаются основные тенденции в изменении видового состава в широтном и долготном направлении.

В конечном счете, на примере анализируемой группы проводится энтомологическое районирование региона и сопоставление его с существующими схемами ландшафтного и ботанико-географического районирования. В качестве основных критериев при выделении зоогеографических районов (и особенно проведения их границ) используются, во-первых, картина пространственного варьирования общего видового разнообразия группы; во-вторых, наличие для каждого района групп дифференциальных и характерных видов (находящихся на границах ареалов или связанных в распространении с определенными типами ландшафтов, имеющими ограниченное распространение в регионе); в-третьих, отсутствие индикаторных видов, характерных для других районов. Для подтверждения обоснованности выделения районов желательно проведение их сравнительного кластерного анализа по наличию и соотношению зонально-ландшафтных групп краеареальных видов.

В заключении анализируются факторы (климатические, геоморфологические, эдафические, растительные), влияющие на распространение насекомых (обычно на основании проведенного корреляционного анализа).

3.4.4. Анализ ландшафтного распределения. Данный анализ подразумевает вскрытие закономерностей изменения структуры фауны насекомых в системе региональных ландшафтных образований и оценку влияния на картину распределения насекомых в регионе комплексных азональных (региональных) факторов, основными из которых выступают рельеф местности и характер почвообразующих пород. При этом идет сопоставление варьирования параметров видового разнообразия (числа видов) насекомых в системе элементов ландшафта, характеризующихся определенным набором ландшафтнообразующих факторов. Для раскрытия закономерностей ландшафтного распределения может быть применен типологический подход, в котором в качестве сравниваемых ландшафтных единиц выступают типы местности (плакорный, возвышенно-водораздельный, низменно-водораздельный, пойменный, надпойменно-террасовый, склоновый) и катенный подход, при котором анализируются распределение насекомых в серии элементов ландшафта, различающихся положением в стоковом геохимическом ряду. Типологический подход к анализу ландшафтного распределения применен в диссертационной работе автора (Дедюхин, 2004), в качестве примера катенного подхода можно привести статью Д.А. Адаховского (2003) по ландшафтному анализу муравьев Удмуртии.

В каждом типе ландшафта проводится общая характеристика ландшафтных энтомокомплексов. Затем осуществляется сравнительный анализ группировок по ряду критериев: видовому богатству, соотношению индикаторных видов, хорологической (зонально-ландшафтной) структуре. Одним из наиболее показательных является дифференцированный сравнительный анализ распределения ландшафтно-зональных групп видов, имеющих в регионе экстразональный характер распределения. Их наличие и соотношение отражает основные особенности экологических условий конкретных элементов ландшафта. Например, для территорий юга лесной зоны (в пределах бореального экотона) такими комплексами

являются степной (лесостепно-степной), неморальный (широколиственно-лесной) и таежный (хвойно-лесной).

3.4.5. Анализ биотопического размещения и выделение основных биотопических группировок. Анализ биотопического распределения насекомых в эколого-фаунистических работах подразумевает описание разнообразия основных топических группировок (биотопических комплексов), встречающихся в регионе, а также в той или иной степени раскрытие влияния на распределение видов и формирование биотопических комплексов локальных факторов среды (микроклимата, эдафических условий, режима увлажнения, характера растительности и степени антропогенной трансформации).

Формирование таких комплексов в первую очередь связано с наличием в определенном типе биотопа необходимых экологических условий для существования видов, а их устойчивость – также с определенной ролью видов в функционировании и поддержании стабильности экосистем. При этом следует понимать, что взаимосвязи между видами внутри группировок одной таксономической группы (таксоценоза) обычно гораздо слабее, чем между ними и абиотическими условиями биотопа, а также трофически связанными видами из других таксонов (в рамках пищевых сетей). По современным представлениям о принципах организации сообществ (Гиляров, 2010), виды могут входить в одну экосистему благодаря схожести экологических характеристик, при этом четкое разделение экологических ниш наблюдается далеко не всегда (теория нейтрализма). Поэтому само по себе наличие в биотопе конкретного вида, обычно почти не сказывается на возможности заселения данного биотопа другими видами этой группы, которые могут находить здесь для себя благоприятные экологические условия¹.

¹ Поэтому называть биотопические группы определенных таксонов сообществами и применять к ним термин «население» с научной точки зрения не совсем корректно (они относятся в целом к биотической составляющей экосистем). Однако эти термины традиционно применяются в синэкологических работах именно в данном контексте, что связано в первую очередь с легкостью их восприятия, а также с объективными трудностями изучения сообществ в целом.

Концептуальной проблемой при анализе локального распределения является выбор «выдела сравнения» (Татаринов, Долгин, 2001). Обычно под биотопом понимается участок земной поверхности, на котором располагается биоценоз (сообщество). В этом случае биотопы выделяются по типологическому принципу с учетом границ фитоценозов, и в дальнейшем анализируется биоценотическое распределение насекомых. Важно придерживаться при этом выбранного иерархического ранга выделяемых растительных сообществ. В связи с обзорным характером региональных работ в качестве «первичного выдела» обычно принимаются фитоценозы высокого ранга (формации, даже классы формаций, типы леса), а описание биотопических комплексов проводится в основном по обобщенным данным из сходных биотопов, полученным подчас в разных точках региона. Для участков, характеризующихся отсутствием растительности или сильно нарушенным растительным покровом, биотопы выделяются в границах экотопов, характеризующихся определенными почвогрунтовыми условиями (например, песчаные и галечные берега рек). Выделение подобных биотопов крайне важно при изучении почвенных групп насекомых.

Выделение биотопических комплексов осложняется тем, что биоценозы (особенно высшего ранга) характеризуются мозаичностью, определяемой микрорельефом и пестротой эдафических факторов, а через них и разными ассоциациями растительности, и, следовательно, неравномерностью внутрибиоценотического распределения организмов, что также подчеркивает проблему «первичного выдела». С этой точки зрения, элементарным биотопом должен являться участок поверхности, характеризующийся относительно равномерным распределением экологических факторов, наиболее важных для изучаемой группы организмов («принцип минимизации экологических факторов» (Песенко, 1982)). Поэтому часто под биотопом понимают пространственное местообитание комплекса видов определенной таксономической группы, определяемое особенностями их экологии (фауногенетический принцип). При этом, выделяемые биотопы должны характеризоваться началом проявления четкой дифференциации, как по составу видов, так и по количественной структуре комплексов. При фауногенетическом

подходе классификации биотопов разных групп насекомых могут не совпадать, т.к. закономерности формирования их биотопических группировок будут различны в зависимости от экологических факторов, которые оказывают на изучаемые организмы первостепенное значение.

Поэтому, помимо изучения биотопического размещения с фитоценологических и абиотических (экотопологических) позиций, важно уточнять (или выявлять) понятие биотоп (местообитание) для конкретной группы организмов с точки зрения фаунистического сходства выборок, сделанных на площадках, расположенных как в пределах одного, так и между разными биоценозами сходного ранга. При этом выборки между разными типами биотопов должны иметь достоверно более сильные различия, чем разные выборки внутри одного анализируемого выдела. В частности, подобный подход был применен при изучении биотопического распределения жуков-долгоносиков (Дмитриева, 2006).

При любом подходе во избежание ошибок, связанных, например, с миграциями особей, к определенному биотопическому комплексу относят не все виды, зарегистрированные в том или ином типе биотопа, а лишь те, что встречаются здесь достаточно регулярно. Само собой, конкретные виды, могут входить в несколько биотопических группировок. Помимо видового состава, для более полной оценки структуры комплексов важно давать количественную характеристику входящих в них видов (с учетом обычно наблюдаемого относительного обилия и регулярности встреч особей данного вида в биотопе). Однако следует всегда помнить, что количественные параметры популяций видов очень сильно варьируют в пространственно-временном аспекте, при сравнении группировок (выборок) из одних типов биотопов и даже одного и того же биотопа. Поэтому во избежание ошибок и спекуляций при количественной оценке видов в сообществе, данные всегда обобщают и ранжируют (обычно используя пятибалльную логарифмическую шкалу). На основании качественных (регулярность встреч в определенных группах биотопах) и количественных показателей (относительного обилия, частоты встречаемости, плотности) определяют “биотопический преферendum” и/или “преференцию” (определение

биотопа (или серии биотопов), где вид количественно преобладает в сборах или достигает максимального относительного обилия).

Более подробный анализ локального распределения с описанием количественной структуры биотопических комплексов и их пространственно-временной устойчивости обычно выходит за пределы обзорных региональных эколого-фаунистических работ и является задачей дальнейших синэкологических исследований.

3.5. Математические методы при эколого-фаунистическом анализе

Применение математического аппарата является важным компонентом эколого-фаунистического анализа, т.к. позволяет при условии достаточной выборки наглядно представить, а иногда и выявить наблюдаемые в природе экологические взаимосвязи организмов. При этом статистическая достоверность экологических зависимостей не является достаточной. Она показывает лишь наличие связи между явлениями, ничего не говоря о причинах таковых (Кожанчиков, 1961). Верная интерпретация причин этих связей возможна лишь при условии высокой научной эрудиции самого исследователя.

Применение математического аппарата при эколого-фаунистических и синэкологических исследованиях обычно используется в трех направлениях:

во-первых, при изучении закономерностей пространственного распределения группы путем сравнения фаун одного ранга (региональных, локальных, ценоотических);

во-вторых, для оценки видового разнообразия сообществ разного ранга;

в-третьих, путем выявления зависимостей видовой структуры фаун от определенных экологических параметров.

В первом случае используют известные коэффициенты сходства или различия фаун (Жаккара, Сёренсена-Чекановского, Евклидово расстояние) и строят на их основе дендрограммы кластеризации сравниваемых пространственных единиц. При этом возможен расчет коэффициентов не только по видовому составу, но и с учетом относительного обилия видов. Использование кластерного анализа позволяет отразить общую картину связей между сравниваемыми

фаунами. На уровне ценологических фаун (биотопических комплексов видов) кластерный анализ может выявить степень корреляции их видового богатства с локальным пространственным градиентом среды, а также выделить группы близких местообитаний по уровню сходства группировок насекомых; на уровне локальных или зональных фаун в пределах региона он может являться основой регионального геоэкологического (хорологического) анализа фауны, оценки степени ее пространственной однородности и, следовательно, быть использован при обосновании энтомологического районирования территории.

Индексы видового разнообразия связывают видовые и численные параметры выборки, отражая как и насколько меняется состав и обилие видов при переходе от одного пространственного выдела к другому (т.е. оценивают степень дифференцирующего разнообразия). Они делятся на две группы: показатели видового богатства (например, индекс Маргалефа) и показатели выравнивания по обилию (индексы доминирования) (например, индексы Шеннона, Симпсона и Бергера-Паркера). Если индексы видового богатства обычно коррелируют с общим числом видов (S), то индексы доминирования очень чувствительны к различию в обилии, присутствующих в сообществе видов. Следует учитывать, что любые индексы видового разнообразия отражают его суть лишь в пределах локальной или парциальной фауны и интерпретируются не сами по себе, а для сравнения разнообразия фаун. При эколого-фаунистическом анализе (в отличие от геоэкологического), важнейшим является сравнение группировок по видовому составу, а количественные соотношения (выраженные в рангах обилия) являются лишь дополнительными, поэтому для характеристики разнообразия группировок наиболее рационально использовать индексы видового богатства.

Для выявления взаимосвязей между видовым богатством группы и параметрами окружающей среды проводят корреляционный анализ с выявлением коэффициента корреляции и оценкой статистической достоверности выявленной связи. Наглядно эта связь отражается в виде построения графиков корреляции. В ряде случаев целесообразно использовать методы ординации (например, главных компонент).

При расчете математических зависимостей и построения их наглядных отображений в настоящее время повсеместно используются соответствующие компьютерные программы.

В нашу работу не входит подробное описание конкретных составляющих математического аппарата и детального описания математических формул, применяемых для решения этих вопросов (тем более что их число измеряется многими десятками). Более подробно с математическими методами, применяемыми при эколого-фаунистическом анализе можно познакомиться в известных специальных работах (Песенко, 1982, Мэгерран, 1992), а также учебниках (Чернышев, 1996, Розенберг, Рянский, 2005), а одним из примеров их комплексного применения для данных целей может служить монография А.Г.Татарина и М.М. Долгина (2001).

Следует всегда помнить, что достоверность биологических данных определяется не только методом их обработки, но, в первую очередь, методами их получения, которые должны обеспечить сбор репрезентативного материала (выборки), и научной точностью регистрации фактов. Применение даже самого совершенного математического аппарата не имеет смысла, если исходные данные являются неполными (недостаточными) и неверными, т.е. если допущены методологические просчеты в сборе первичных данных и их камеральной обработке!

3.6. Публикации эколого-фаунистических работ

В связи с многогранностью подходов и многолетним характером проводимых работ, эколого-фаунистические исследования, как правило, сопровождаются серией публикаций (в виде статей и докладов на конференциях). При этом ученый не должен “гнаться” за количеством публикаций, ограничиваясь освещением данных, наиболее интересных и важных в научном отношении. Например, нецелесообразно в начальные годы исследований опубликовывать предварительные фаунистические списки, в которых заведомо представлено не более половины от реального видового состава группы. При этом недопустима публикация материалов, основанных на предварительном определении видов. На этапе активного изучения региональной фауны желательно ограничиваться работами по наиболее интересным в зоогеографическом отношении находкам

видов или анализом наиболее изученных локальных фаун. В ряде случаев полезно подведение предварительных итогов и освещение планов дальнейших направлений исследований. Написание же десятков малозначимых статей (или заметок) для создания “видимости” работы, во-первых, затрудняет общее ее восприятие, с другой, на подготовку серии публикаций необходимы большие временные затраты, что неизбежно влечет отрыв от решения основных задач исследования. К сожалению, в настоящее время наблюдается избыток публикаций подобного рода, иногда у одного автора под разными названиями, дублирующими друг друга, при явном недостатке крупных региональных сводок и обобщений по насекомым.

После завершения основных полевых исследований и камеральной обработки материала (по мере достижения необходимой полноты изученности группы в регионе), желательно в отдельных статьях осветить состав фауны и основные стороны эколого-фаунистического анализа (сравнительный анализ локальных фаун, зоогеографический анализ, анализ ландшафтного распределения группы в регионе и т.д.). При этом печатание фаунистических списков желательно проводить в региональных изданиях, а в центральных – публикации с анализом материала.

Конечным итогом ЭФИ должно являться создание обобщающей научной работы (диссертации и/или монографии), в которой наиболее полно решаются его цель и задачи. При большом видовом богатстве изученной группы, работу целесообразно разбить на две части. В первой – привести подробный аннотированный список видов, а во второй – провести региональный эколого-фаунистический анализ.

Одновременно со стремлением углубленного изучения фауны, необходимо в ряде случаев соблюдать и принцип разумной достаточности (особенно при ее инвентаризации). Так для репрезентативного эколого-фаунистического анализа далеко не всегда необходимо максимально полное выявление видового состава и детальное изучение распространения и распределения всех видов. Для решения основных задач ЭФИ в крупных группах, представленных в регионе несколькими сотнями видов, обычно достаточно выявления и удовлетворительное изучение хорологии у 75–80 % от предполагаемого количества видов (для небольших групп полнота

инвентаризация должна составлять 90–95%). Если откладывать анализ до “полного изучения группы”, только сбор материала может затянуться еще на десятки лет. Поэтому мы рекомендуем на определенном этапе исследований провести обобщение полученных данных и наметить перспективы дальнейших исследований. В ходе последующих исследований (возможно уже в рамках другого подхода, например, синэкологического) можно будет получить дополнения по видовому составу фауны, уточнить распространение видов и провести детализацию и уточнение выводов, представленных в работе.

В любом случае только в виде обобщающей публикации эколого-фаунистическая работа приобретает законченный вид и может служить основой для дальнейших мониторинговых исследований. Кроме того, выход крупной региональной монографии является важной предпосылкой для проведения аналогичных исследований в других регионах, а в дальнейшем для создания сводок по фауне и распространению группы в пределах России или Палеарктики в целом.

Глава 4. Методы эколого-фаунистического изучения наземных насекомых разных экологических групп

Принципы эколого-фаунистического изучения всех насекомых сходны, но конкретные методы исследований, направленные на эффективный учет видового состава и численности видов, необходимые для решения задач ЭФИ разных экологических групп насекомых во многом специфичны. Специфика методов обусловлена, прежде всего, типом местообитаний насекомых и особенностями их экологии и биологии, в частности характером передвижения и типом реакций на раздражение, трофической приуроченностью, размерами организмов, разнообразием группы и степенью морфологических отличий между видами.

По М.Н. Цурикову (2003), все многообразие методов сбора насекомых можно разделить на две группы: методы активного отлова, предполагающие определенное воздействие на животных со стороны исследователя, и методы пассивного отлова ловчими приспособлениями в периоды их естественных миграций.

При этом мы не ставили задачу подробного описания всех известных методов, а также описания приборов и приспособлений, используемых для учета насекомых. С ними можно познакомиться в ряде специальных работ (Рихтер, 1950, Палий, 1970, Фасулати, 1981, Тихомирова, 1975, Комаров, 1995, Цуриков, Цуриков, 2001, Цуриков, 2003, Лобанов, 2011 и др.). В данной главе освещены лишь основные, на наш взгляд наиболее эффективные из них.

4.1. Методы эколого-фаунистических исследований почвенных насекомых

Насекомые совместно с паукообразными составляют основу видового богатства почвенной мезофауны. К типичным почвенным насекомым относятся ногохвостки (*Collembola*), некоторые клопы (земляные клопы – *Lygaeidae*, клопы-прибрежники – *Saldidae*, земляные щитники – *Cydidae*), ряд групп жуков, а также муравьи. Кроме того, в почве, детрите или на корнях растений проходят развитие личинки многих насекомых (в том числе и в стадии имаго являющихся аэробиионтами и фитобиионтами). Классическими модельными объектами при изучении почвенных насекомых

являются жуки-жужелицы (Carabidae), тесно связанные с почвой в течение всего жизненного цикла. Абсолютное большинство почвенных насекомых в стадии имаго обитают в напочвенных субстратах, в частности в подстилке (герпетобионты), в меньшей степени на поверхности почвы (эпигеобионты) и лишь относительно небольшая часть – в верхних почвенных горизонтах (эндогеобионты). Специфические энтомокомплексы складываются в быстро разлагающихся остатках животного происхождения: на трупах (некробионты) и в экскрементах (копробионты). В связи с этим методы сбора почвенных насекомых из разных групп могут заметно различаться.

Основными факторами распределения почвенных обитателей являются экотопические параметры, в особенности гидрологический режим верхних почвенных горизонтов, состав грунтов, типы почв и подстилки, температурный режим, определяемый степенью инсоляции поверхности почвы. Поэтому обычно при выделении биотопов в качестве опорного градиента берут не отдельные фитоценозы, а типы местообитаний (лесные, луговые, болотные, береговые, антропогенные, а для горных областей – высокогорные), характеризующиеся определенными гидротермическими параметрами, каждый из которых содержит комплекс специфических видов. В целом, численность и разнообразие почвенных обитателей повышается в градиенте от ксеротермных к гидротермным биотопам. Специфической фауной геобионтов обладают почвенные обнажения (особенно береговые) разного механического состава (песчаные, глинистые, каменистые, илистые).

В связи со скрытым образом жизни и преимущественно ночной активностью, при изучении почвенных обитателей большое значение имеют стационарные исследования с применением пассивных методов сбора (ловчие приспособления), а также в ряде случаев использование приманок.

В качестве основного метода для выявления видового состава и частоты встречаемости (“динамической плотности”) относительно крупных и активно передвигающихся на поверхности почвы или подстилки форм (особенно жужелиц) чаще всего используют *линии почвенных банок-ловушек* (в настоящее время обычно заменяемые пластиковыми стаканчиками). Количество ловушек в каждом биотопе

желательно стандартизировать (для получения сравнимых данных). Как показывает практика, для задач ЭФИ обычно бывает достаточно 10–15 банок на биотоп. Лучше поставить линии из относительно небольшого числа ловушек, но в большем числе биотопов. Обычно используется фиксатор (4-х % формалин или др.), поэтому выбор объектов можно проводить за интервалы в 10–14 дней. При правильном подходе этот метод дает обильные и достаточно разнообразные сборы. Его можно использовать и для сбора некробионтов и копробионтов, на дно банок раскладывая соответствующие приманки. К недостаткам этого метода относятся следующие.

1) Слабая уловистость мелких и малоподвижных форм (т.е. выборочный характер метода).

2) Трудность или даже невозможность установки ловушек в местах с высоким уровнем грунтовых вод (на эвтрофных болотах) или на влажной прибрежной полосе (“пресноводной литорали”).

3) Вероятность утраты банок и материала в результате деятельности животных (кабанов, кротов) или человека, во время отсутствия исследователя. Поэтому практически невозможно использовать этот метод в часто посещаемых местах (в населенных пунктах, на пляжах и т.д.).

4) Неприменимость этого метода для изучения эндогеобионтов. В последнем случае, возможно, использовать метод ловчих ям (или траншей), на дно которых ставятся почвенные банки, но он более трудоемок.

Поэтому ограничиваться сборами лишь в почвенные ловушки нельзя, необходимо использовать и методы непосредственного сбора материала.

Метод ручного сбора предполагает поиск насекомых на поверхности почвы или в укрытиях (в подстилке, речных наносах, под кучами травы, камнями или лежащими древесными остатками, в норах). Сбор материала проводится либо непосредственно руками (мелких насекомых удобно собирать на смоченный указательный палец или кисточку, а затем переносить прилепившихся насекомых в морилку) либо с помощью эксгаустера, в который насекомые всасываются. Это основной метод сбора мелких прибрежных эпигеобионтов, в частности жувелиц бегунчиков (*Bembidion*). Кроме

того, для сбора эндогеобионтов-скважников по берегам рек часто используется методы “выплескивания” и “вытаптывания” (Воронин, 1999). Первый предполагает заливание участка берега водой, путем выплескивания или использования объемной тары, а второй, - осторожное надавливание на мягкий грунт ногой. В обоих случаях эндогеобионты выгоняются на поверхность, где и собираются. Первый эффективнее на каменистых участках, второй, - на илистых берегах.

Для изучения подстилочных форм очень эффективно проводить разбор субстрата на светлом пологе. Быстро передвигающиеся формы (даже очень мелкие) на светлом полотне легко заметны среди частичек подстилки и почвы. Иногда применяется также просеивание почвы и напочвенных субстратов с помощью почвенных сит и сифтера. Как показывает опыт для задач ЭФИ использование почвенных сит эффективно лишь для относительно сухих песчаных и супесчаных субстратов, глинистая и сырая почва быстро забивает ячейки. Возможно его использование и для выбора насекомых из толщи мха (на болотах). Менее эффективен этот метод для сбора подстилочных форм, т.к. для просеивания небольшого объема рыхлого субстрата необходим гораздо большее число времени и усилий, чем осуществление подобной операции на пологе. При этом недоучет насекомых путем разбора субстрата (в результате пропусков или разбегания объектов) с лихвой компенсируется большим количеством просмотренных проб за единицу времени. К недостатком разбора относится то, что высокая концентрация внимания сборщика приводит к относительно быстрой его утомляемости.

Более удобен в этом отношении сифтер (сито-мешок) – прибор, представляющий собой комбинирование сачка и сита (рис. 2). Особенно эффективен для учета мелких, в том числе и малоподвижных подстилочных форм (стафилинид, ошупников, подстилочных долгоносиков, личинок). Этот метод позволяет просеивать сразу большой объем субстрата, при этом возможно последовательное просеивание сразу нескольких проб. В любом случае, на дне сита или сифтера, помимо насекомых скапливаются большое количество мелкого мусора, поэтому окончательный выбор насекомых из пробы производится обычно также на пологе.

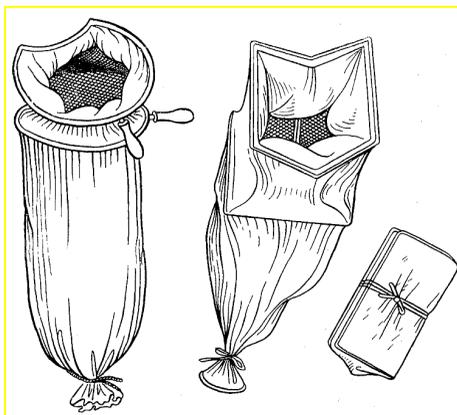


Рис. 2. Сита-мешки (сифтеры) для предварительного просеивания лесной подстилки (Balog, 1958: из Тихомирова, 1975 и Цуриков, 2003).

Помимо разбора и просеивания для изучения герпетобионтов также используют приспособления для выгона особей из субстрата, в первую очередь, методы флотации и эклекторов. Первый предполагает залив пробы водой (или растворами солей) в объемной таре, в результате насекомые (за исключением личинок) всплывают на поверхность, где их собирают кисточкой или пинцетом. Аналогичное явление наблюдается и в природных условиях – во время разливов рек на поверхности воды и всплывающих растительных остатках концентрируются сотни насекомых (зимовавших в подстилке и почве).

Метод эклекторов предполагает выгон насекомых из пробы с помощью яркого света (фотоэклекторы), высокой температуры (термоэклекторы) или света и высокой температуры одновременно (фото-термоэклекторы). Насекомые выгоняются в тару с фиксатором. Наиболее эффективно применение эклекторов для выбора объектов подстилочной микрофауны и микро-мезофауны (Гиляров, 1975). Главный недостаток использования приборов и громоздкого оборудования (сит, эклекторов, ведер) их трудоемкость (в частности при переноске) и относительно большие временные затраты при использовании, поэтому их обычно рационально применять лишь в стационарных исследованиях.

Для изучения эндогеобионтов необходимо проведение почвенных раскопок (ям) с одновременным просмотром содержимого на пологе. Для изучения сапробионтов наиболее эффективен сбор в различных гниющих субстратах.

Использование приманок. При изучении почвенных обитателей часто эффективно использовать разные приманки. Так многие жужелицы, особенно в жаркое время года, проявляют ярко выраженный гигропреферендум и одновременно отрицательный фототаксис. Поэтому рекомендуется использовать притягивающие приманки, например, кучи гнилой травы, раскладывающиеся на предварительно увлажненные участки почвы. Такая приманка привлекает не только герпетобитонтов, но и многих почвенных сапробионтов. Очень эффективно использование приманок из трупов разных животных (или кусков мяса) для изучения некробионтов.

Кроме изучения непосредственно почвенных групп насекомых методы разбора, просеивания и флотации могут быть применимы и для сбора многих фитобионтов, в том числе и фитофагов, использующих почву и особенно подстилку в качестве укрытий при наступлении неблагоприятных погодных (например, высоких дневных температур) или сезонных (для зимовки или переживания засухи) условий. Часть фитофагов (например, листоеды-блошки) встречаются в почве во время откладки яиц, т.к. развитие их личинок проходит на корнях растений.

4.2. Методы эколого-фаунистических исследований насекомых-фитофагов

С растениями связаны представители разных трофических групп (хищники, опылители, паразиты), однако преобладают на растениях насекомые-фитофаги. Основными группами растительноядных насекомых являются равнокрылые хоботные (Homoptera), большинство прямокрылых (Orthoptera) и наземных клопов (Heteroptera), многие группы жуков: листоеды (Chrysomelidae), долгоносики (Curculionidae), семяеды (Apionidae), трубковерты (Attelabidae и Rhynchitidae), зерновки (Bruchidae), чешуекрылые (Lepidoptera), из перепончатокрылых – пилильщики (Tenthredinidae, Cephidae и др.) и орехотворки (Cynipoidea), некоторые двукрылые, в

частности галлицы (Cecidomyiidae). Представители последних трех отрядов являются фитофагами лишь на стадии личинок.

Экологической особенностью большинства групп растительноядных насекомых (за исключением прямокрылых) является специализация к питанию и развитию на определенных таксонах растений. Поэтому попутно с выявлением видового состава, изучением распространения и ландшафтной приуроченности, важной задачей при эколого-фаунистическом изучении насекомых-фитофагов является выявление регионального спектра кормовых растений видов и анализ трофических связей группы. Поэтому от исследователя требуется хорошее знание растений местной флоры, а также методик геоботанических описаний.

При полевых исследованиях фитофагов, в отличие от изучения почвенных или ксилофильных форм, в основном используется непосредственный сбор материала исследователем, а не пассивные методы учета, поэтому большее значение имеют экспедиционные выезды в разные части региона и маршрутный метод при полустационарном изучении локальных фаун. Для уточнения или выявления кормовых растений, а также для воспитания имаго из личинок фитофагов, часто также необходимо проведение лабораторных исследований.

Программа ЭФИ насекомых-фитофагов включает следующие моменты.

I. Изучение фауны и пространственного размещения фитофагов методом энтомологического кошениа. Основным подходом при изучении пространственной структуры комплексов фитофагов (и фитобионтов в целом) является подразделение территории исследования на типы биотопов (фитоценозов) и проведение сборов в каждом из них методом энтомологического кошениа сачком с толстым обручем. В качестве изучаемых единиц обычно берутся группы ассоциаций. Этот подход позволяет быстро собрать обширный, в том числе и сравнимый качественный и количественный материал в разных типах местообитаний.

Собранные насекомые с одного относительно однородного биоценоза выбираются в одну пробу. Если в экологических исследованиях рекомендуют проводить в каждом биотопе строго определенное количество взмахов для получения сравнимых

количественных данных (что как уже говорилось выше, далеко не всегда бывает корректно), то при эколого-фаунистических сборах гораздо важнее охватить многократными сборами все растительные ассоциации биотопа и соответственно все потенциальные кормовые растения фитофагов. Понятно, что чем разнообразнее биоценоз (как во флористическом плане, так и в отношении мозаичности), тем большее количество времени и усилий необходимо посвятить на сборы.

Для многих фитофагов характерна ярко выраженная сезонная и суточная динамика активности, поэтому необходимо собирать насекомых в одних биотопах в разные сезоны и время суток, в том числе и в сумерках и ночью (так называемое “ночное кошение”). Наиболее эффективен метод ночного кошения в степной и пустынной зоне, где многие фитофаги (в частности долгоносики) выходят на растения лишь после спада дневной жары.

В целом, многократное применение метода энтомологического кошения во всем спектре фитоценозов и ландшафтов региона в разные сезоны позволяет выявить ядро видового состава фитофагов и изучить их пространственное распределение.

Этот подход обычно не позволяет установить кормовые растения растительноядных насекомых. Однако учет преобладающих видов растений в ассоциации, в которой проводились сборы, и сопоставление с известными данными о трофических связях, выявленных здесь фитофагов, часто дает возможность предположить на каком растении обитает тот или иной вид насекомого.

Кроме этого, методом кошения далеко не всегда удастся собрать материал с редких видов флоры (представленных в биотопе малым числом особей), а также с небольших по размеру экземпляров растений (в частности в находящихся в стадии прикорневой розетки и т.д.).

II. Сборы фитофагов с предполагаемых кормовых растений.

В отличие от метода энтомологического кошения, сборы с потенциальных кормовых растений, с одной стороны, дают более эффективные результаты в отношении выявления трофически специализированных видов (монофагов и узких олигофагов), с другой, - гораздо более глубокие экологические сведения (позволяя установить трофический спектр видов). Кроме того, установление

трофических связей позволяет выявить экологическую специфику региональных популяций, т.к. спектр кормовых растений жуков-фитофагов часто изменяется в разных частях ареала. Таким образом, данный подход дает возможность не только изучить комплексы фитофагов на конкретных видах растений, но и более полно выявить видовой состав региональной фауны. Поиск фитофагов на одном виде растения необходимо проводить во всех биотопах, в которых оно произрастает, на разных стадиях его развития и в разные полевые сезоны. На практике этот подход состоит из двух этапов.

а) *Поиск потенциальных кормовых растений.* Предполагает предварительное изучение потенциальных кормовых растений видов (с помощью каталогов и определителей, в которых отмечены кормовые растения фитофагов) с выделением видов или родов (реже семейств) растений, содержащих узкоспециализированные виды фитофагов. При этом энтомолог выступает в это время как ботаник-флорист. Задачей исследователя является вычленение из большого набора растений в биотопе, лишь виды, представляющие интерес, с точки зрения возможности заселения их фитофагами. Часто это малозаметные или редкие растения. При этом фитофаги обычно встречаются лишь на экземплярах кормового растения, находящихся на определенной стадии развития, а часто и в определенном физиологическом состоянии. Например, многие жуки-фитофаги концентрируются на молодых растениях и даже проростках. Что также необходимо учитывать при сборах.

б) *Обнаружение и сбор насекомых с растения.* После обнаружения потенциального кормового растения, проводят непосредственный сбор энтомологического материала. Если задачей ученого является лишь поиск конкретных видов, то целесообразно сразу проводить сбор, путем стряхивания насекомых с растения в сачок, проведение кошения по монодоминантной ассоциации или окашивание нижних частей крон с отдельных видов деревьев и кустарников (либо стряхивание с веток на полог, расстеленный под кроной). Для направленного стряхивания отдельных экземпляров фитофагов некоторые ученые рекомендуют использовать маленький сачок (диаметром 10–15 см) на длинной ручке (Беньковский, 2011, личное сообщение) или даже микросачок, который крепится специальными приспособлениями к указательному и безымянному

пальцам руки (Цуриков, Цуриков, 2001). Можно использовать ручной сбор либо эксгауستر.

Как уже говорилось, иногда фитофаги встречаются на растении лишь в определенное время суток, остальные часы проводя в подстилке, в основании корневой розетки, стебля или ствола. Поэтому после сбора материала с надземных частей растения следует осмотреть верхнюю часть почвы непосредственно под ним (особенно в основании корней), либо разобрать подстилку, используя методы, применяемые при изучении герпетобионтов (полог, сифтер, сита и т.д.). В ряде случаев необходимо проведение раскопок под растением с тщательным осмотром корней (на наличие фитофагов и особенно галлов).

В целом при определенном навыке данный подход за короткие промежутки времени позволяет получить материал с большого числа видов растений, произрастающих в биоценозе; но при этом далеко не всегда удастся точно установить характер пребывания фитофага на растении или вблизи него. Следует отметить, что некритическое использование данных, полученных таким путем, часто приводит к ошибкам при определении кормового спектра видов, т.к. материал может быть основан и на случайных находках, поэтому он почти всегда требует проверки. Косвенно установление связей фитофагов с растениями без точной регистрации факта питания или развития может быть проведено в следующих случаях.

1) Фитофаг регулярно встречается только на этом виде (для монофагов) или на видах одного рода (для узких олигофагов) растений и не встречается в фитоценозах, в которых отсутствует этот вид (род) растения.

2) Фитофаг встречается на конкретном виде растения в гораздо больших количествах, чем на других видах флоры в изучаемом биоценозе. Т.е. наблюдается высокие очаги концентрации фитофага и агрегированное распределение на определенных виде (или видах) растений.

3) Полученные данные не расходятся с литературными указаниями о трофической приуроченности вида. Если растения этого вида (или особенно рода и семейства) ранее не указывалось в качестве кормового для фитофага, обязательна проверка способности его

питания на нем (путем экспериментов в лаборатории или лучше наблюдений в природе).

4) На растении, с которого собраны экземпляры фитофага налицо наличие специфических повреждений. Если вид фитофага, представлен на растении в большом количестве экземпляров, то растение, как правило, имеет хорошо заметные повреждения.

При этом необходимо точно определить растение. При определенных знаниях и опыте идентификация многих растений может быть осуществлена энтомологом в природе, однако в ряде случаев необходимо загербаризовать растение (или, в крайнем случае, сделать качественную фотографию) и определить его уже в лабораторных условиях. Для гербария нужно иметь небольшую гербарную папку (формата А-4 или чуть меньше) из двух слоев фанеры или даже плотного картона. Растение также снабжают этикеткой, соответствующей этикетке собранного на нем фитофага. Желательно подтверждение определения региональными ботаниками-флористами. Указание в публикациях названий растений, на основе неточных или примерных определений также недопустимо, как и неточное определение видов фитофагов. Если установить растение, на котором собран фитофаг до вида по каким-либо причинам не удалось, нужно отметить название рода или хотя бы семейства.

В случаях, когда необходимо точно выяснить характер пребывания фитофагов на конкретном растении в природе, перед сбором проводят осмотр растения, регистрируя фитофагов и их поведение (факты питания или откладывания яиц), наличие личинок, а также специфических повреждений. Фиксирование может быть в виде записи наблюдаемых явлений на диктофон или в полевой дневник или, что всегда предпочтительнее, фотографирование или даже видеосъемка фитофага на растении. Лишь после этого проводят непосредственные сборы. Несмотря на целый ряд преимуществ, этот подход имеет и существенные недостатки. Во-первых, фитофаг во время наблюдения или съемки может улететь или упасть на почву под растение; во-вторых, в этом случае тратится большое количество времени (которого при маршрутном методе всегда недостает) и быстро наступает утомление исследователя (особенно если фитофаги имеют мелкие размеры и их трудно заметить). Поэтому данный

подход целесообразно применять, если экземпляры этого вида уже имеются в сборах.

В любом случае в полевых условиях даже при сборах с конкретных видов растений далеко не всегда удастся точно отметить, питался ли фитофаг этим растением или случайно на нем находился. Тогда установление возможности питания собранного экземпляра этим растением проводится уже в искусственных условиях (в садке).

Л.Н. Медведев, Е.А. Рогинская (1988) советуют в этих случаях использовать микросадки прямо в полевых условиях. При этом собирают в пробирку несколько экземпляров жуков и кладут не поврежденный лист предполагаемого кормового растения. Если оно является кормовым, то через несколько часов лист будет сильно объеден.

Если материал собран в ходе кратковременного выезда или маршрутной экскурсии, то для подтверждения или проверки данных, полученных в поле, соответствующие эксперименты обычно проводят уже в лаборатории. Эксперимент по изучению трофических связей насекомых-фитофагов с кормовыми растениями должен быть прост в отношении аппаратуры и по возможности приближен к естественным условиям обитания насекомого (Медведев, Рогинская, 1988). В качестве садков берут либо чашки Петри, либо кристаллизаторы, либо изготавливают более вместительные садки, с подставками, на дне которых имеются отверстия для пробирок с водой, куда вставляются образцы изучаемых растений. Для выяснения возможности питания на растении обычно используют безальтернативный метод, предлагая фитофагу только один вид растения. Для изучения трофического предпочтения применяют альтернативный метод, когда в садок устанавливают образцы нескольких видов предполагаемых (или известных) кормовых растений, учитывая впоследствии долю повреждений каждого из них (Кожанчиков, 1961, Рогинская, 1966, Медведев, Рогинская, 1988, Беньковский, 2011). Более подробно с методикой лабораторных экспериментов по изучению кормовой специализации насекомых фитофагов можно познакомиться в работах В.Ф. Паляя (1970) и Л.Н. Медведева, Е.Я. Рогинской (1988). Как показывает наш опыт, данные по трофическому спектру фитофагов, полученные только при лабораторных экспериментах, нельзя автоматически переносить на экологию фитофага в природных

условиях. В первую очередь это связано с тем, что в садках (особенно с использованием безальтернативного метода), фитофаги обычно потребляют более широкий круг кормовых растений, часто питаются на видах растений, которые в природе явно избегают.

III. Учет развития фитофагов на растении. Если для точного установления питания взрослого насекомого на растении необходимы наблюдения в природе или в лаборатории, то для доказательства развития – наблюдение питания личинок или фиксация выхода имаго из частей растений.

Иногда личинки и имаго питаются на одних и тех же видах растений, однако часто имеют место различия в спектрах кормовых растений, при этом взрослые насекомые обычно обладают более широким кормовым спектром, чем личинки. Так для многих фитофагов в стадии имаго характерно дополнительное питание на видах растений, в которых развития их не происходит. Например, долгоносики р. *Protapion*, развивающиеся в завязях клеверов, регулярно совершают миграции на древесно-кустарниковый ярус, где питаются мезофиллом листьев. Между тем наличие фитофага в региональной или локальной фауне всегда определяется, помимо подходящего комплекса абиотических факторов, наличием основного кормового растения (или видов растений), на котором он регулярно проходит свое развитие, поэтому установление основного кормового спектра всегда более важно, чем дополнительного. При выделении же общего кормового спектра необходим ранжированный подход, с установлением основных, дополнительных, а иногда и случайных кормовых растений (на которых наблюдается лишь пробное или нерегулярное питание имаго).

Развитие вида на определенном растении может быть установлено разными путями.

1) *Путем сбора, фиксирования и дальнейшего определения личинок фитофага.* В настоящее время существуют специализированные определители личинок многих групп насекомых, например, жуков-листоедов (Зайцев, Медведев, 2009); но, во-первых, личинки фитофагов описаны далеко не у всех видов, во-вторых, исследователю необходимо осваивать принципы определения личинок; в-третьих, для их сбора и фиксации необходимы дополнительные материалы и оборудование.

2) *Путем выведения имаго в лабораторных условиях.* Для эктофагов (открытоживущие личинки) собираются личинки и растение, на котором они сидели, а затем в садке насекомое воспитывается до взрослой стадии. Для эндофагов-галлообразователей и минеров собираются части растений, имеющих специфические повреждения. При этом заранее по литературным источникам следует установить, в каких органах растений могут встречаться личинки фитофагов. Так, если мины представляют собой почти исключительно листовые повреждения, то галлы могут быть цветочными, плодовыми, листовыми, стеблевыми и корневыми. Для их обнаружения необходимо изучение всего растения.

Для эндофагов, обычно не вызывающих выраженные внешние повреждения растений (семяеды, каулофаги), приходится брать случайную выборку растений.

В лаборатории создают условия для более или менее длительного сохранения собранных растений в живом состоянии. Часто используют фотоэлекторы. В отличие от почвенных форм (обладающих отрицательным фототаксисом), имаго фитофагов имеют положительный фототаксис, поэтому выходят из затененных мешков в прозрачные сосуды. Фотоэлекторы можно заменить обычными банками. На дно банки насыпается прокаленный и слегка увлажненный песок. Сверху кладется растение или его часть с выраженными повреждениями (галлами, миной). Как показывает опыт, можно оставлять растения в плотных матерчатых или целлофановых мешочках, куда они собирались, но регулярно просматривать и одновременно проветривать (а при необходимости смачивать). Этот вариант выведения имаго можно рекомендовать, когда нет возможности использовать стационарную лабораторию, например, когда сбор материала ведется в ходе длительных экспедиций. В дальнейшем регулярно выбирают из банок или мешочков насекомых по мере их выхода.

Часто загнивание или наоборот быстрое высыхание растений приводит к гибели личинок, однако в ряде случаев нам удавалось выводить в большом числе имаго жуков из растений, даже после их существенного высыхания. По-видимому, эндофитофаги очень чувствительны к физиологическому состоянию растения и после его срывания, у них включаются механизмы ускоренного развития.

4.3. Методы эколого-фаунистических исследований мицетобионтов и миксомицетобионтов

Грибы (а точнее их “плодовые тела”), а также слизевики, представляют собой своеобразную и узкую экологическую нишу, обильно заселяемую и потребляемую комплексом насекомых, особенно двукрылыми и жесткокрылыми. Из двукрылых к типичным мицетобионтам относятся ряд семейств грибных комариков (*Mycetophilidae*, *Sciophilidae*, *Bolitophilidae* и др.), грибные мушки (*Platypezidae*), некоторые виды плодовых мушек (*Drosophilidae*), цветочниц (*Anthomyidae*) и ряд других групп. В гнилых грибах могут развиваться и многие виды настоящих мух (*Muscidae*) (Халидов, 1984). Из жесткокрылых специфическими мицетобионтами являются представители многих семейств: грибовики (*Erotylidae*), грибоеды (*Mycetophagidae*), трутовиковые жуки (*Ciidae*), плеснееды (*Endomychidae*), многие стафилины (*Staphylinidae*), чернотелки (*Tenebrionidae*), перистокрылки (*Ptiliidae*), лейодиды (*Leiodidae*) и др.

При этом насекомые концентрируются в плодовых телах грибов, однако многие древесные и возможно почвенные формы могут потреблять и грибницу (особенно из группы сапро-ксиломицетобионтов). В отдельных регионах общее число видов насекомых, заселяющих грибы, составляет больше тысячи, поэтому проведение многократных сборов с грибов необходимо не только при специальном изучении мицетобионтных энтомокомплексов, но и при региональном изучении многих отрядов в целом. В связи с тем, что грибы являются компактными и очень специфическими местообитаниями, сам по себе факт нахождения в плодовом теле гриба насекомого, как правило, не случаен и говорит о консортивных связях насекомого и гриба. Хотя в некоторых случаях грибы могут использовать в качестве укрытия или источника влаги и представители других экологических групп (герпетобионты и даже фитобионты). В трофическом отношении в грибах преобладают типичные мицетофаги, однако значительное число видов является хищниками, зоо-мицетофагами, а также паразитами (перепончатокрылые). Однако и хищные и паразитические формы, встречающиеся в грибах, часто тоже являются специфическими мицетобионтами.

Энтомокомплексы, складывающиеся на разных видах грибов, подчас имеют существенные различия. При этом можно четко выделить комплексы наземных агариковых грибов и древесных грибов. Крайне своеобразием являются комплексы гастеромицетов (дождевиков) и миксомицетов (слизевиков).

В связи с компактностью плодовых тел грибов при эколого-фаунистических исследованиях мицетобионтов применяют подход “вид гриба – комплекс насекомых”, который позволяет не только максимально полно выявить видовой состав, но параллельно получить сведения о трофической специализации видов мицетобионтов.

При сборе материала следует учитывать следующие аспекты.

1) *Вид гриба*. Если вид гриба на месте точно установить не удалось, то для определения видовой принадлежности рекомендуется высушить грибы в домашних условиях или сделать серию качественных фотографий: внешний вид, вид снизу (на гименофор). Грибы собираются в небольшие мешочки из плотной ткани и высушиваются на открытом воздухе или в теплом проветриваемом помещении.

2) *Возраст и состояние гриба*: молодой, среднего возраста, старый (гниющий или “высохший”).

3) *Биотоп* (тип леса, луга и т.д.).

Методы сбора можно разделить на методы *непосредственного сбора насекомых* с грибов в полевых условиях и *выведение имаго из грибов* в лаборатории.

Сбор мицетобионтов в полевых условиях включает следующие этапы.

а) *Сбор с поверхности гриба эксгаустером*. Обычно применяется для сбора хорошо летающих насекомых (двукрылых, перепончатокрылых).

б) *Стряхивание в сачок или на полотно*. Обычно применяется для сбора жуков. При этом следует учитывать, что многие жуки при опасности сразу падают, поэтому наземные грибы с мицетобионтами необходимо очень быстро срывать и бросать в сачок (или на полотно). Сбор насекомых с древесных грибов (особенно многолетних плодовых тел) начинается с осторожного подведения под гриб сачка, затем совершают несколько резких постукиваний по грибу.

Мицетобионты, сидящие на нижней стороне гименофора, падают в сачок.

в) *Вскрытие гриба с изъятием всех эндомицетобионтов.* Помимо изъятия экземпляров непосредственно из плодового тела гриба, необходимо внимательно изучить поверхность почвы под ножкой или участок коры, на котором находился гриб. Выбор мицетобионтов желательно проводить пинцетом. При сборе имаго насекомых из большого количества грибов одного вида (например, осеннего опенка) эффективно применение метода флотации (особенно в растворе поваренной соли).

Многие мицетобионты (особенно двукрылые) в грибах встречаются в основном в личиночном состоянии, поэтому для определения видов необходимо вывести имаго в лаборатории. Для этого грибы с выраженными повреждениями закладываются в садки. Садками могут служить стеклянные банки (полулитровые или литровые в зависимости от размера гриба), на дно которых насыпается толстый слой прокаленного песка или высушенных опилок (Халидов, 1984). Субстрат снизу умеренно увлажняется. Сверху песок покрывается увлажненной фильтровальной бумагой, на которую кладется экземпляр гриба. Горлышко банки покрывается марлей и завязывается (или затягивается эластичной резинкой). Садки содержатся в полутемном, относительно прохладном помещении.

Следует помнить, что выведение имаго насекомых из грибов занятие трудоемкое и хлопотливое. Во-первых, необходимо поддерживать оптимальную влажность в садках. Высушивание или переувлажнение субстрата приводит к гибели большинства личинок и куколок. Поэтому банки должны просматриваться ежедневно. По мере подсыхания, субстрат слегка увлажняется путем добавления небольшими порциями воды по стенкам банки с помощью пипетки.

Перед выбором насекомых (особенно двукрылых) во избежание их разлета в банку добавляется ватный тампон, слегка смоченный усыпляющей жидкостью, а банка закрывается на несколько минут крышкой.

4.4. Методы эколого-фаунистических исследований ксилобионтов

Насекомые-ксилобионты – обитатели одревесневших частей растений, обычно отмерших или отмирающих. К ним относятся многие группы жесткокрылых: усачи (Cerambycidae), короеды (Scolytidae), златки (Buprestidae), щитовидки (Ostomatidae), плоскотелки (Cucujidae), узкотелки (Zopheridae), часть видов стафилинид (Staphylinidae), чернотелок (Tenebrionidae) и шелкунов (Elateridae), жужелицы-дромиусы (Dromius), из других отрядов – клопы-подкорники (Aradidae), личинки рогохвостов (Siricidae) и некоторых двукрылых.

Большинство ксилобионтов ведут скрытный образ жизни, поэтому при их изучении необходимо проведение стационарных исследований с применением методов активного и пассивного сбора. Основными факторами, которые влияют на состав ксилофильных насекомых конкретной местности, являются:

- 1) разнообразие древесных пород, представленных во флоре региона;
- 2) разнообразие типов леса и их возрастной состав;
- 3) состояние лесных насаждений (здоровые, физиологически ослабленные, усыхающие, погибшие в результате пожара или изменения гидрологического режима, вспышек размножений ксилофагов т.д.).

При эколого-фаунистическом изучении ксилобионтов желательно применять два взаимно дополняемых подхода: изучение комплексов ксилобионтов отдельных пород деревьев и изучение размещения ксилобионтов по типам леса.

Еще на стадии планирования исследований необходимо изучение основных лесных формаций, представленных в регионе, и видового состава, произрастающих в местной флоре древесных и кустарниковых растений. В дальнейшем, в каждом типе леса идет дифференцированное изучение ксилобионтов отдельных пород. Комплексы ксилофильных насекомых разных пород деревьев имеют существенные различия. Наиболее разнообразные энтомокомплексы представлены на ели, сосне, дубе, меньшее число видов обитает на вязе, березе, липе, осине, пихте, ивах. Близки по составу (часто

практически идентичны) энтомокомплексы между видами деревьев одного рода (“породы”), четкие различия наблюдаются между ксилофильными группировками деревьев разных родов, кардинальные – между энтомокомплексами лиственных и хвойных деревьев.

Помимо вида дерева на формирование и состав ксилофильных комплексов определяющее значение оказывает микроклиматический режим в местах обитания ксилобионтов, как непосредственно влияющий на насекомых, так и косвенно (определяя тип разложения древесины), а также разнообразие на конкретном дереве локальных стадий обитания ксилобионтов. Микроклимат определяется как общими условиями биотопа, так и локальными факторами. Поэтому разные виды ксилобионтов заселяют разные деревья одного вида и части одного дерева неравномерно.

При сборе материала необходимо учитывать следующие параметры среды.

а) *Возраст и размер дерева.* Необходимо дифференцированное изучение энтомокомплексов молодых, средневозрастных и великовозрастных деревьев. Деревья разного возраста имеют специфический набор видов, при этом на старых деревьях, особенно имеющих развитые дупла, видовое богатство ксилобионтов резко возрастает.

б) *Состояние дерева* (стадия отмирания). Здоровые деревья, как правило, не заселяются, за исключением отмерших частей (нижних веток, дупел). Поэтому первые ксилобионты обычно появляются на физиологически ослабленных деревьях. Ослабление деревьев происходит в результате климатических причин (например, засухи), в местах массового размножения филофагов, на горях и вырубках, а также в рекреационных лесах. Наибольшее разнообразие ксилобионтов наблюдается, как правило, на недавно отмерших деревьях (в первый год после гибели) и в дальнейшем в трухлявой влажной древесине. Сухую древесину заселяет специфический комплекс технических вредителей, способных усваивать клетчатку. В целом, по ходу разложения древесины наблюдается сукцессионная смена ксилобионтных комплексов, включающая от трех до пяти стадий.

г) *Положение ствола* (поваленное, наклоненное или сухостойное). На поваленном дереве всегда уровень влажности

гораздо выше, при этом наблюдается резкий градиент увлажнения на противоположных сторонах ствола (особенно при соприкосновении ствола с землей). Соответственно на одном участке ствола могут одновременно складываться принципиально различные комплексы ксилобионтов, особенно обитателей коры и луба (флеобионтов).

в) *Расположение дерева в биоценозе* (одиночное, опушечное, в глубине леса) обуславливает степень интенсивности инсоляции и проветривания древесины.

Если первые два фактора определяют наличие необходимых микростадий для обитания ксилофагов, то последние два – в первую очередь специфический уровень абиотических факторов (гидротермического режима) и в дальнейшем характер разложения древесины. В зависимости от этих условий, дерево заселяет определенный набор видов, и соответственно формируются специфические ксилофильные энтомокомплексы.

В разных типах биоценозов комплекс биотопических условий (в том числе микроклиматических параметров) также будет различаться. Поэтому большинство ксилобионтов встречается на свойственных им породах не во всех местах произрастания последних, а лишь в определенных типах леса. Например, резкие различия имеют ксилофильные энтомокомплексы сосны на верховых болотах, лишайниковых борах и сложных сосняках. По В.Н. Старку (1952), выявление региональной фауны короедов (и других ксилобионтов) возможно лишь при условии типологического ее изучения. Поэтому полное выявление видового состава ксилобионтов, населяющих в регионе определенные породы, невозможно без проведения сборов во всех типах леса, где произрастает изучаемый вид (род) дерева.

К локальным факторам распределения ксилобионтов по стволу относятся части дерева (корни, ствол, ветки), районы с разной толщиной коры, наличие и размер дупел. Основными стациями, в которых происходит развитие ксилобионтов, являются кора и подкорковый слой (луб), древесина, а также дупла, заполненные древесной трухой. Поэтому при учете ксилобионтов необходимо охватить сборами все стации, представленные на конкретном дереве.

По А. В. Бурдаеву (1998, 2002), специфические комплексы ксилофильных жуков складываются под корой разной толщины хвойных пород, в твердой свежей коре лиственных деревьев, под

подгнивающей корой в условиях высокой влажности (особенно по берегам рек). Спецификой обладают и комплексы всех пород, складывающиеся в очагах пирогенного ослабления (гибели) лесных массивов. По В.Н. Старку (1952), крайне специфичным является комплекс короедов из р. *Micrographus* на верхних веточках сухостойных хвойных деревьев.

Таким образом, для достаточно полного изучения состава фауны ксилобионтов (не говоря уже про изучение экологических аспектов) необходимы многократные сборы во всех лесных формациях и древесных породах региона (разного возраста и физиологического состояния), всех частей деревьев и энтомокомплексов на всех стадиях разложения древесины. Между тем недоучет хотя бы одного из параметров неизбежно приводит к неполному выявлению ксилофильной энтомофауны.

Методы сбора насекомых-ксилобионтов во многом специфичны и могут быть разделены на три группы.

I. Методы непосредственного учета насекомых на дереве.

Подразумевают регистрацию и сбор ксилобионтов на определенных породах деревьев.

1. *Ручной сбор в естественных условиях.* Обычно для изучения выбираются, имеющиеся в биоценозе деревья разного породного состава и состояния. Однако для увеличения эффективности исследований и стандартизации сборов иногда используют *метод ловчих деревьев*, когда намеренно срубаются живые деревья и с них в течение нескольких лет через определенные интервалы времени собираются ксилобионты. Датированные рубки помогают проследить за формированием и сменой группировок ксилофильных насекомых по мере разложения дерева. Понятно, что данный подход возможен только при специальном разрешении лесной службы и желательно его проводить на участках леса, в ближайшие годы отводимых под рубки.

Т.к. ксилобионты заселяют твердые субстраты, то для их сбора необходимо специальное оборудование: нож с толстым лезвием, легкий острый топор, желательно также энтомологическое сито (для изучения детритобионтов) и тонкий пинцет (для изъятия ксилобионтов из ходов). Вначале проводят поверхностный осмотр стволов и сбор ксилобионтов, находящихся на коре, затем ведется

снятие коры (и учет флеобионтов). При этом необходимо учитывать не только отдельные экземпляры, но и повреждения, затем сбор ксилобионтов в древесине. Выбор ксилобионтов из плотной древесины затруднен (или даже невозможен), поэтому здесь обычно приходится ограничиваться изъятием насекомых из выходных отверстий (в которых часто остаются и погибшие во время вылета насекомые).

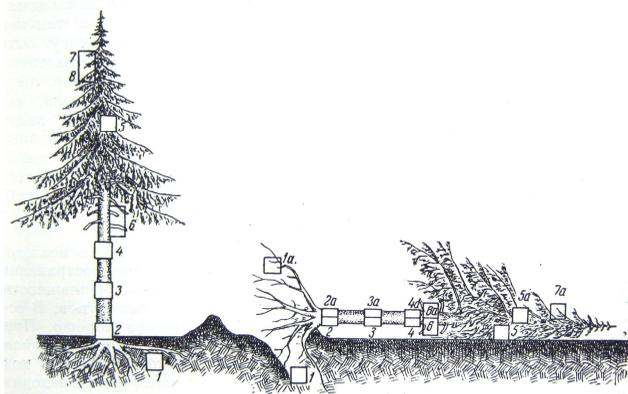


Рис. 3. Схема осмотра дерева при обследовании насекомых-ксилобионтов (по В.Н. Старку, 1952).

По возможности обследуют все части дерева (рис. 3): корни (1), комлевую часть ствола с толстой корой (2–3), область середины ствола, с чешуйчатой корой средней толщины (4) и вершину ствола с тонкой корой (5); нижние отмирающие сучья (6), толстые живые сучья (7) и концы тонких веточек вершины кроны (8). У лежащего дерева отдельно собирают ксилобионтов с верхней части ствола и с нижней, контактирующей с почвой (влаголюбивые и корневые формы).

2. *Выведение ксилобионтов из обрубков.* Для выведения форм, обитающих в древесине, толстые сучья, обрубки или полена складывают в мешки разных размеров (Фасулати, 1971). Вместе с куском древесины в мешок кладут подробную этикетку. Мешок подвешивают в прохладном неотапливаемом помещении (если древесина взята под пологом леса) или на открытое место (если дерево находилось на опушке). В первом случае мешок необходимо

периодически смачивать водой для предотвращения пересыхания древесины.

В дальнейшем несколько раз перебирают и выбирают вышедших насекомых. Если есть возможность регулярно приходить на место, то можно обрубки и целые колоды помещать в крупные мешки и оставлять на месте, регулярно выбирая из них вышедших насекомых.

3. *Изучение ксилобионтов по следам их жизнедеятельности.* Для многих видов ксилобионтов (особенно подкорников) характерен свой рисунок ходов, поэтому эти материалы можно использовать не только для определения плотности заселения и степени повреждения древесины, но и для выявления видового состава. Кроме того, в коре (в ходах) часто остаются погибшие насекомые, которых можно обнаружить при внимательном изучении куска коры в лаборатории. Поэтому рекомендуется собирать повреждения. При этом срезают кусок коры (обычно четырехугольной формы) с хорошо выраженным рисунком ходов (либо фотографируют). В лаборатории внимательно осматривают его, выбирая всех ксилофагов, а затем, заранее увлажнив, кладут под пресс и приклеивают соответствующую этикетку.

II. Учет ксилобионтов при дополнительном питании.

Большинство ксилобионтов – скрытоживущие формы, однако некоторые (в частности многие жуки-усачи) в стадии имаго проходят дополнительное питание на цветах (поллинофаги) и в кронах деревьев и кустарниках (филлофаги). Для их учета применяют методы учета фитофагов и опылителей.

III. Учет видового состава и летной активности ксилобионтов методом оконных ловушек.

Оконная ловушка представляет собой барьер из прозрачного материала (обычно стекла), под которым устанавливается ёмкость, заполненная фиксирующей жидкостью (рис. 4). Этот метод применяется для сбора ксилобионтов во время расселения имаго (лёт) (Самков, Белов, 1988, Никитский и др., 1996). Оконные ловушки устанавливают на упавших стволах или перед дуплами. Этот метод очень эффективен для сбора мелких скрытоживущих форм.

Оконные ловушки применяются только при стационарных (или полустационарных) исследованиях, т.к. это метод пассивного сбора и для получения хороших результатов необходимо использование

оконной ловушки как минимум в течение месяца. Кроме того, иногда в качестве дополнительного метода используют и почвенные банки-ловушки, устанавливаемые под сваленными стволами (Никитский и др., 1996).

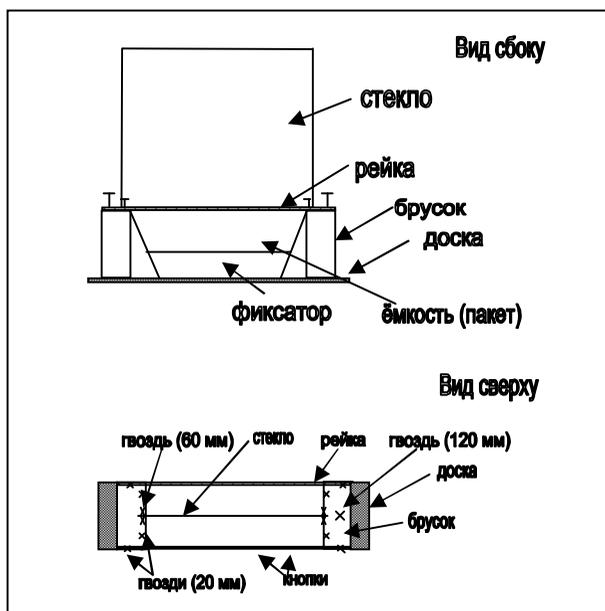


Рис. 4. Эскиз оконной ловушки (ориг.)

Интересные фаунистические результаты по ксилофильным насекомым могут быть получены также с применением светоловушек с использованием кварцевой (УФ) лампы.

4.5. Методы эколого-фаунистических исследований насекомых-аэриобионтов и опылителей.

К аэриобионтам относятся хорошо летающие насекомые, в состоянии имаго значительную часть жизни проводящие в полете. По особенностям питания их можно разделить на три группы: зоофаги, схватывающие жертв во время полета (стрекозы, мухи ктыри – Asilidae), опылители (пчелиные, бабочки многие двукрылые,

например, комары-долгоножки (Tipulidae), мухи-журчалки (Syrphidae) и афаги (поденки, ручейники). Опылителями являются и некоторые жесткокрылые, например, часть усачей (Cerambycidae), мягкотелок (Cantharidae) и др., не являющиеся типичными аэробиионтами.

В связи с тем, что в отличие от большинства других групп насекомых аэробиионты и опылители ведут открытый образ жизни, это резко облегчает учет этих насекомых. С другой стороны, возникают трудности с поимкой экземпляров, т.к. многие из них являются прекрасными летунами.

Основным подходом, применяемым как при выявлении видового состава, так и при изучении пространственного распределения этих насекомых, является маршрутный учет. Главным методом сбора является отлов насекомых на лету или на цветах с помощью облегченного энтомологического сачка с широким обручем и умеренно длинной ручкой.

При стационарном изучении биотопического размещения аэробиионтов используют методы безвыборочного сбора или визуального подсчета (при возможности достоверного различения видов в природе) на трансектах длиной 50–100 м или учетных площадках (до 50x50 м). На стационарных площадках проводят учеты, позволяющие оценить как качественные (видовой состав), так и количественные параметры (плотность, относительное обилие), т.е. структуру биотопических комплексов.

Для получения сопоставимых результатов из разных биотопов локальной фауны необходимо соблюдение следующих условий.

1) Однородность биоценологических условий на одной площадке. Поэтому трансекты должны закладываться в пределах однородного по характеру растительности биотопа.

2) Проведение учетов в строго определенных интервалы суток (соответствующие максимальной активности изучаемой группы). Т.к. в полуденную жару многие насекомые снижают активность, рекомендуется, как правило, утреннее или вечернее время суток. Оптимальная продолжительность учета составляет от 0,5 до 1 часа.

3) Проведение учетов в оптимальных для группы погодных условиях, как правило, в умеренно теплую, тихую и ясную погоду.

4) Неоднократная повторность учетов и усреднение полученных данных. Критерием репрезентативности выборки является отсутствие регистрации новых видов в последних двух–трех учетах.

5) Продолжительность учетов в течение всего полевого сезона. Для изучения сезонной динамики необходим учет как минимум одного раза в течение одной–двух недель.

Единовременные или 2–3 разовые учеты в каком-либо биотопе обычно не позволяют полностью выявить видовой состав (особенно редких видов) и достоверно оценить относительное обилие.

В качестве пассивных методов сбора аэробиионтов используются чашки Мерике и ловушки палаточного типа (Цуриков, 2003). Чашки (диаметром 20–30 см и высотой в 5 см) окрашивают в яркий желтый цвет, добавляют фиксатор и развешивают на нижние части кроны деревьев или расставляют на опоры в разных типах биотопов. В качестве ловушек палаточного типа можно использовать даже обычные палатки (желательно ярко окрашенные), которые устанавливают, оставляя открытым входное отверстие. Насекомые, влетая в них (особенно днем в жаркую погоду), концентрируются в глубине палатки. Оба этих метода носят явно выборочный характер и могут быть рекомендованы лишь как дополнение к непосредственному сбору материала при стационарных исследованиях на ограниченной от посещения посторонними людьми территории.

Основным методом учета аэробиионтов, проявляющих преимущественно ночную активность, является *лов на свет*. В качестве источника света используется лампы типа ДРЛ, еще эффективнее кварцевые или ртутные лампы с УФ-излучением. Однако при использовании последних, следует соблюдать осторожность, в частности необходимо надевать очки. Для увеличения эффективности привлечения насекомых и облегчения их последующего сбора, за источником света натягивают экран из белой ткани. Можно использовать и разного рода светоловушки.

Кроме этого, для приманивания аэробиионтов применяются привлекающие смеси (обычно из забродивших продуктов), которые разливают в широкие и плоские тары (“корытца”). В природе аналогичным эффектом обладает вытекающий древесный сок (особенно дубов и берез). На такие приманки слетаются не только

аэриобионты-опылители, но также сапробионты и специализированные потребители бродящего древесного сока.

При кратковременных сборах в ходе экспедиционных работ рекомендуется проводить качественный учет аэриобионтов в наиболее оптимальных местообитаниях. Для стрекоз – по берегам разных типов водоемов, для опылителей – на участках, характеризующихся наибольшим количеством и разнообразием цветущих растений (особенно медоносов). Этот подход применяется не только для инвентаризации региональной фауны, но и, при условии обобщения материалов из однотипных биотопов и ранжирования численных показателей, обычно позволяет достаточно объективно описать региональное разнообразие топических группировок аэриобионтов, а также выявить закономерности пространственного распределения изучаемой группы.

Список литературы

Адаховский Д. А. Итоги и перспективы эколого-фаунистических исследований булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Экология. 2001. С. 125–131.

Адаховский Д.А. Опыт ландшафтного анализа фауны муравьев (*Hymenoptera*, *Formicidae*) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Ижевск: УдГУ, 2003. С. 81–92.

Адаховский Д. А. Муравьи (*Hymenoptera*, *Formicidae*) Удмуртии: фауна, распространение и экология // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. 2004. С. 179–190.

Адаховский Д. А. Зонально-ландшафтная специфика фауны отдельных групп беспозвоночных (*Odonata*; *Orthoptera*; *Hymenoptera*, *Bombinae*, *Formicidae*; *Lepidoptera*, *Diurna*) на территории Вятско-Камского междуречья как объективная основа ведения региональных Красных книг // Проблемы Красных книг регионов России: материалы межрегион. науч.-практ. конф. Пермь, 2006а. С. 199–202.

Адаховский Д. А. Материалы по фауне, распространению и экологии прямокрылых насекомых (*Orthoptera*) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. 2006б. С. 119–128.

Адаховский Д. А. Изучение фауны, экологии и разнообразия Шмелиных Удмуртии: монография. Ижевск, 2007. 112 с.

Адаховский Д. А. Ареалографическая структура и зонально-региональные особенности фауны булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Серия Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 2. С. 16–25.

Баранова О. Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. Ижевск, 2002. 199 с.

Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. М.-Л.: изд-во АН СССР. 1951. Ч.1 С. 1–379; Ч. 2. С. 380–667.

Беньковский А.О. Жуки-листоеды европейской части России. Автореф. ... докт. биол. наук. Москва. 2011. 45 с.

Бурдаев А.В. Эколого-фаунистический обзор ксилофильных жесткокрылых Самарской области и некоторых пограничных территорий // Самарская лука: Бюлл., 1999, № 9-10. С. 83–110.

Бурдаев А.В. Структура населения ксилофильных жесткокрылых в южной части лесостепного Поволжья. Автореф... к.б.н. Самара, 2002. 18 с.

Воронин А.Г. Фауна и комплексы жужелиц (Coleoptera, Trachypachidae, Scarabidae) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). Пермь: изд-во Пермского ун-та, 1999. 244 с.

Гиляров М.С.. Учет мелких членистоногих (микрофауны) и нематод // Методы почвенно-зоологических исследований / Под. ред. М.С. Гилярова. М: Наука, 1975. С. 73–85.

Гиляров С.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ. Прогресс на пути к нейтрализму // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401.

Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Карты 179–221. Л., 1984. С. 3–20.

Городков К.Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых. Л.: Наука, 1992. С.45–56.

Дедюхин С.В. Особенности фауны и сообществ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Ижевск: УдГУ, 2003а. С. 93–104.

Дедюхин С.В. Пластинчатоусые жесткокрылые (Coleoptera, Scarabaeoidea: Trogidae, Scarabaeidae, Lucanidae) Удмуртской Республики // Бюл. МОИП. Сер. Биология. 2003б. Т.108. Вып.6. С. 3–13.

Дедюхин С.В. Эколого-фаунистический анализ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии: разнообразие, распространение, распределение. Автореф...канд. биол.наук. Ижевск, 2004. 20 с.

Дедюхин С.В. Жуки-усачи (Coleoptera, Cerambycidae) национального парка «Нечкинский» (с обзором фауны этого семейства Удмуртии) // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. 2005. С. 81–96.

Дедюхин С.В. Особенности фауны и ландшафтных комплексов жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) национального парка «Нечкинский» // Науч. тр. национального парка «Нечкинский». Ижевск, 2006. С. 47–54.

Дедюхин С.В. Материалы к фауне долгоносикообразных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) национального парка «Нечкинский» // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2009. Вып. 2. С. 34–48.

Дедюхин С.В. Итоги и перспективы изучения жесткокрылых надсемейств Curculionoidea и Chrysomeloidea на равнинной территории востока Европейской части России // Энтомологические исследования в Северной Азии: материалы VIII Межрегионального совещ. энтомол. Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых в рамках Сибирской зоол. конф. Новосибирск, 2010. С. 69–71.

Дедюхин С.В. Систематический список жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртской Республики. 2011. URL: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/udm_list.htm.

Дедюхин С.В., Никитский Н.Б., Семёнов В.Б. Систематический список жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Удмуртии // Евразийский энтомологический журнал. 2005. Том 4. Вып. 4. С. 293–315.

Дмитриева И.Н. Структура биоразнообразия долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) севера лесостепи Приволжской возвышенности. Автореф. ... канд. биол. наук. Нижней Новгород, 2006. 24 с.

Добровольский Б.В. Фенология насекомых. М.: Высш. школа, 1969. 232 с.

Емельянов А.Ф. Предложения по классификации ареалов. // Энтомологический обзор. 1974. Т. 52. Вып. 3. С. 524–549.

Животный мир СССР. Т. 1. М. - Л.: изд-во АН СССР, 1937. С. 439–454.

Животный мир СССР. Т. IV. Лесная зона. М. - Л.: АН СССР. 1953. С. 434–486.

Жизнь животных. В 7-и томах. Т.3. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1989. 575 с.

Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н. Личинки жуков-листоедов России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 246 с.

Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. I. Aderphaga и Muxorhaga. Сер. Природа Ульяновской обл. Вып. 10. Ульяновск. 2002. 82 с.

Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. III. Polyphaga – Phytophaga. Ульяновск: «Вектор-С», 2007. 256 с.

Каменский А.Ф. О соотношении эволюционных и экологических подходов при биогеографических исследованиях /// Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2003. 1985. Т.90. Вып. 6. С. 79–82.

Кержнер И.М. Изученность и перспективы изучения фауны насекомых бывшего СССР // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С.65–69.

Кожанчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа, 1961. 286 с.

Козлов М.А., Нинбург Е.А. Ваша коллекция (сбор и изготовление зоологических коллекций). М.: Просвещение, 1971. 160 с.

Комаров К.М. Методы сбора, препарирования и хранения насекомых. Учебно-методическое пособие. Томск. 2005. URL: http://window.edu.ru/window_catalog/files/r46682/tsu023.pdf

Крыжановский О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. 237 с.

Лобанов А.Л. Составление коллекций жуков. URL: <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/coll4.htm> (Дата обращения сентябрь 2011)

Макаров К.В., Маталин А.В. Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтона) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. М. – София: КМК и Pensoft. 2009. С.353–374.

Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. Определитель насекомых Европейской части СССР. М.: Просвещение, 1976. 304 с.

Медведев Л.Н., Рогинская Н.А. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М., 1988. 191 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. 2000. URL: <http://www.redbook.ru/zookod.htm>

Мордкович В.Г., Любечанский И.Ию Зонально-катенный порядок экологической ординации населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западно-Сибирской равнины // Успехи современной биологии. 1998. Вып. 2. С. 205–215.

Мордкович В.Г., Шахотина Н.Г., Титлянова А.А. Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 117 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые – ксилобионты, мицетобионты и пластинчатосые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М.: изд-во МГУ, 1996. Т. 36. 198 с.

Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М: Советская наука. 1949. 601 с.

Палий В.Ф. Методика изучения фауны и фенологии насекомых. Воронеж: центрально-черноземное книжное изд-во, 1970. 190 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. 1982. 287 с.

Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых. Краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России. М., 1994. 544 с.

Правдин Ф.Н. Ортоптеройдная группировка, ее структура и значение в биоценозе // Тр. ВЭО. 1974. Т.57. С. 38–64.

Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.

Рихтер А.А. Наставление по сбору насекомых. М.-Л.: изд-во АН СССР, 1950. 36 с.

Рогинская Е.Я. Материалы по пищевой специализации дендрофильных трубновертов и короткохоботных долгоносиков (Coleoptera, Attelabidae, Curculionidae) Московской области // Энтотомол. обозр. 1966. Т.65. Вып. 1. С. 36–50.

Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н. Теоретическая и прикладная экология. Учебное пособие. Нижневартовск: изд-во Нижневартовского пед. ин-та. 2005. 292 с.

Самков М.Н., Белов В.В. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) Звенигородской биостанции МГУ, собранные методом оконных ловушек // Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. М.: Наука, 1988. С. 55–72.

Семенов-Тянь-Шанский А.П. Пределы и зоогеографическое подразделение Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основе географического распространения жесткокрылых насекомых. М. – Л.: изд-во АН СССР, 1936. С. 1–16.

Сергеев М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1986. 236 с.

Старк В.Н. Короеды (Iridae) // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т.31. Л.: Наука, 1952. 462 с.

Стебаев И.В., Сергеев М.Г. Районирование фауны Orthoptera Сибири на основании сопряженности границ видовых ареалов // Зоол. Журн., 1983. Т.62. Вып. 6. С.869–876.

Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском северо-востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.

Тихомирова А.Л. Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований / Под. ред. М.С. Гилярова. М.: Наука, 1975. С. 73–85.

Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1971. 424 с.

Халидов А.Б. Насекомые – разрушители грибов. Казань: изд-во Казанского ун-та, 1984. 151 с.

Цуриков М. Н., Цуриков С. Н. Природосберегающие методы исследования беспозвоночных животных в заповедниках России: Труды Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Вып. 4. Тула, 2001. 130 с.

Цуриков М.Н. Классификация методов отлова жуков и других беспозвоночных. 2003. URL: <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/tsurik4.htm>

Чернов Ю. Н. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Чернышев В.Б. Экология насекомых. Учебник. М.: изд-во МГУ, 1996. 304 с.

Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.