УДК 595.762.12: 632.12

ВЛИЯНИЕ ОКУЛЬТУРИВАНИЯ ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЫ НА СТРУКТУРУ КОМПЛЕКСОВ И ОБИЛИЕ НАПОЧВЕННЫХ ХИЩНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA: CARABIDAE, STAPHYLINIDAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© О. Г. Гусева, А. Г. Коваль

Всероссийский НИИ защиты растений шоссе Подбельского, 3, Пушкин, С.-Петербург, 196608, Россия E-mail: olgaguseva-2011@yandex.ru; agkoval@yandex.ru
Поступила 4.12.2014

Окультуривание дерново-подзолистой почвы способствует увеличению видового богатства и обилия большинства массовых видов напочвенных хищных жужелиц и стафилинид (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в агроценозах Северо-Запада России.

Ключевые слова: окультуривание, почва, агроценозы, жужелицы, стафилиниды, Северо-Запад России.

Высокие показатели обилия напочвенных хищных жесткокрылых в агроценозах обусловливаются тем, что деятельность человека по возделыванию и окультуриванию почвы благоприятна для многих видов этих энтомофагов. Окультуривание почвы и связанное с ним повышение плодородия способствуют увеличению высоты и биомассы растений, что приводит к изменению освещенности и микроклимата. Плодородие почвы влияет на структуру и состояние растительного сообщества и приводит к изменениям в комплексе фитофагов и в активности энтомофагов (Buckland, Grime, 2000). Известно, что наиболее сомкнутый ярус фитоценоза, играющий обычно эдификаторную роль, уменьшает температурные колебания в нижележащих ярусах (Лавренко, 1959). Таким образом, особенности растительного покрова и почвы определяют условия обитания напочвенных хищных членистоногих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение влияния окультуривания почвы на структуру комплекса напочвенных хищных членистоногих проводилось в рамках совместной с сотрудниками Агрофизического научно-исследовательского института (АФИ, Санкт-Петербург) работы по комплексной оценке окультуренности дерново-подзолистых почв в экспериментальных севооборотах Северо-Запада России. Исследование проводилось в Ленинградской обл. на полях Меньковской опытной станции Агрофизического НИИ — МОС АФИ (дер. Меньково Гатчинского р-на). Исходная почва опыта — дерново-слабоподзолистая, супесчаная. Участки с повышенной окультуренностью создавались путем

внесения различных доз органических удобрений. В частности, осенью 2009 г. после уборки озимой ржи было внесено 40 т/га навоза на среднеокультуренном участке и 80 т/га — на высокоокультуренном. На малоокультуренном участке внесение органических удобрений не проводилось. Минеральные удобрения вносились ежегодно, дозы внесения зависели от содержания основных питательных элементов в почве. В 2010 г. на поле был высажен картофель, в 2011 г. — вико-овсяная смесь. По данным АФИ, плодородие почвы на слабоокультуренном участке оценивалось в 68 баллов, на среднеокультуренном — в 82 и на высокоокультуренном — в 94 балла по 100-балльной шкале. Содержание гумуса в почве на малоокультуренном участке составило 2.59 %, на среднеокультуренном — 3.28 %, а на высокоокультуренном — 4.48 %. На среднеокультуренном и высокоокультуренном участках отмечено также увеличение количества агрономически наиболее ценной фракции гумуса — гуминовых кислот (Воропаева, 2014). Это способствовало значительному увеличению высоты растений (в 1.2-1.5 раза на среднеокультуренном и высокоокультуренном участках по сравнению с малоокультуренным), а также их биомассы, что приводило к изменению освещенности поверхности почвы и микроклимата в приземном слое воздуха. По нашим данным, на поле вико-овсяной смеси в период наибольшего развития вегетативной массы растений относительная влажность воздуха в приземном слое на слабоокультуренном участке составляла 63 %, на среднеокультуренном — 70 % и на высокоокультуренном — 75 % (измерение относительной влажности воздуха проводилось с помощью полевого аспирационного психрометра МВ-4Н). Кроме того, внесение органических удобрений, по данным АФИ, вызывало увеличение влажности почвы (на 9-10~% на высокоокультуренном участке по сравнению с малоокультуренным) и общей пористости почвы (от 0.46 % на слабоокультуренном участке до 0.48 % на высокоокультуренном участке), а также уменьшение равновесной плотности почвы (от $1.40~{
m r/cm^3}$ на слабоокультуренном участке до $1.35~{
m r/cm^3}$ на высокоокультуренном участке).

Для оценки обилия напочвенных хищников на участках с различной окультуренностью почвы использовали почвенные ловушки типа Барбера—Гейдемана (Barber, 1931; Heydemann, 1955, 1956). В качестве фиксатора использовали 4%-ный раствор формалина (Skuhravý, 1970; Thiele, 1977; Коваль, 2009), которым на 1/3—1/2 объема заполняли почвенные ловушки — 0.5-литровые стеклянные банки с диаметром отверстия 72 мм. На каждом участке устанавливали по 5 ловушек на расстоянии 10 м одна от другой. Банки-ловушки закапывали так, чтобы их края находились на уровне почвы. Установку ловушек проводили в период появления всходов, учеты (выборку материала из ловушек) — регулярно (1 раз в 10 дней) до созревания с.-х. культуры и уборки урожая. Попадание жуков в ловушки, т. е. уловистость последних в расчете на определенное количество ловушко-суток (л.-с.), отражало «динамическую плотность» жуков (Balogh, 1958). Полученные по ловушкам данные пересчитывали на единицу уловистости — 10 л.-с. (Шарова, 1974), которую наиболее часто используют при изучении напочвенных членистоногих.

В 2010 г. проводился разбор почвенных проб — площадок по 0.25 м² на глубину до 20 см в 4 повторностях (Гиляров, 1941, 1965) на каждом уровне окультуренности почвы. При этом подсчитывали всех представителей почвенной мезофауны. Всего нами было собрано 5685 особей жужелиц и 1218 особей стафилинид.

Определение видовой принадлежности стафилинид и проверка наших определений указанных жесткокрылых проводились В. И. Гусаровым (Музей естественной истории Университета Осло, Норвегия). Определение отдельных видов жужелиц было уточнено И. А. Белоусовым (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург) и Б. М. Катаевым (Зоологический институт, Санкт-Петербург).

В качестве показателя видового богатства в данной работе был использован популярный в экологических исследованиях индекс Маргалефа Dmg (Dmg = $(S-1)/\ln N$, где S — число выявленных видов, N — общее число особей всех видов, ln — натуральный логарифм) (Песенко, 1982). Колебания значений индекса Маргалефа при относительно небольших выборках (до нескольких тысяч экземпляров) меньше по сравнению с другими индексами биоразнообразия, однако в связи с зависимостью от объема выборки этот показатель менее удобен для сравнения выборок разного объема (Белоусов и др., 2012). Поэтому нами были использованы и другие индексы: индекс Шеннона $H = -\Sigma p_i log(p_i)$, где p_i — доля особей i-го вида ($p_i = n_i/N$, а n_i — число особей i-го вида), log — десятичный логарифм, а также показатель концентрации доминирования Симпсона $C = \Sigma p_i^2$ (Песенко, 1982) и индекс доминирования Берге-

ра—Паркера d = Nmax/N, где Nmax — число особей наиболее массового вида, N — суммарное число особей.

Анализ видового разнообразия жужелиц и стафилинид проводился на основе стандартных матриц, в которых строки соответствуют биотопам, колонки — видам, а в ячейках приведены данные встречаемости каждого вида в соответствующем биотопе. Вычисления на основе матриц проводились главным образом в среде языка программирования R (http://www.r-project.org/) с использованием пакета vegan. Применение функции рарефакции (rarecurve) из пакета vegan среды R позволило провести сравнительный анализ видового богатства жужелиц и стафилинид на различных участках агроландшафтов и построить кривые разрежения — графики функций, описывающих зависимости числа обнаруженных видов от объема выборки. Построение кривых разрежения для оценки биоразнообразия напочвенных хищников в агроландшафтах (Duelli et al., 1999) проводилось крайне редко.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жужелицы, относящиеся к различным видам и жизненным формам, неоднозначно реагируют на изменения, связанные с окультуриванием почвы. Полученные с помощью почвенных ловушек данные по обилию наиболее многочисленных их видов на участках с различной степенью окультуренности почвы представлены в табл. 1.

Таблица 1 Средняя динамическая плотность (уловистость) жужелиц и структура их комплексов на участках с различной степенью окультуренности почвы, особей на 10 ловушко-суток (Ленинградская обл., 2010 и 2011 гг.)

Вид	Степень окультуренности почвы и возделываемая культура						
	низкая		средняя		высокая		
	карто- фель	вика + овес	карто- фель	вика +	карто- фель	вика + овес	
Cychrus caraboides (L.)	0.04	0	0	0	0	0	
Calosoma auropunctatum (Hbst.)	0	0.02	0	0	0	0	
Carabus cancellatus Ill.	0.11	0.27	0.49	0.30	0.70	0.35	
C. granulatus L.	0	0	0	0	0.11	0.02	
C. nemoralis O. F. Müll.	0	0.02	0	0.02	0.07	0.05	
Loricera pilicornis (F.)	0	0	0.14	0.05	0.21	0.10	
Clivina fossor (L.)	0.74	1.16	0.35	0.91	0.70	1.21	
Broscus cephalotes (L.)	0.70	0.32	0.18	0.07	1.09	0.17	
Trechus quadristriatus (Schrnk.)	0.07	0.07	0.14	0.05	0.14	0	
Asaphidion pallipes (Duft.)	0.14	0	0.04	0	0.21	0.05	
Bembidion femoratum Sturm	0.21	3.16	0.07	0.49	0.04	0.25	
B. gilvipes Sturm	0.04	0	0	0	0.07	0	
B. lampros (Hbst.)	0.07	0.62	0.28	0.35	0.04	0.22	
B. properans (Steph.)	0.28	5.23	0.88	3.01	0.77	3.41	
B. quadrimaculatum (L.)	1.37	2.44	1.37	1.33	1.19	2.42	
Poecilus cupreus (L.)	0.95	13.04	2.63	9.31	5.37	21.01	
P. versicolor (Sturm)	0.46	5.13	0.84	4.02	1.16	5.28	
Pterostichus melanarius (Ill.)	0.04	0.05	1.40	0.10	3.09	0.20	

	Степень окультуренности почвы и возделываемая культура							
Вид	низ	кая	сред	пкни	высокая			
20 × 3 ·	карто- фель	вика +	карто- фель	вика + овес	карто- фель	вика + овес		
Pterostichus niger (Schall.)	0	0	0	0	0.25	0.02		
P. vernalis (Pz.)	0	0	0.07	0	0.14	0		
Platynus assimilis (Pk.)	0	0	0	0	0	0.02		
Anchomenus dorsalis (Pont.)	0.04	0.02	0.07	0.15	0.14	0.12		
Agonum muelleri (Hbst.)	0.04	0	0	0	0.14	0.12		
A. sexpunctatum (L.)	0	0	0.04	0	0.14	0		
Synuchus vivalis (Ill.)	1.09	0.25	1.89	0.25	1.89	0.25		
Calathus erratus (C. R. Sahlb.)	1.51	0.25	1.68	0.25	1.72	0.15		
C. melanocephalus (L.)	0.32	0	1.05	0.02	1.61	0.17		
C. micropterus Duft.	0.04	0	0.11	0	0.14	0		
Amara aenea (DeGeer)	0.11	0.12	0.04	0.10	0	0.07		
A. apricaria (Pk.)	0.04	0	0	0	0	0		
A. aulica (Pz.)	0.07	0.07	0.04	0	0.14	0.05		
A. bifrons (Gyll.)	0	0.05	0.11	0.05	0.14	0.07		
A. communis (Pz.)	0	0	0	0	0	0.02		
A. consularis (Duft.)	0	0.05	0	0	0	0		
A. eurynota (Pz.)	0.11	0	0	0.02	0.25	0		
A. familiaris (Duft.)	0.04	0	0	0	0.14	0.02		
A. fulva (O. F. Müll.)	0.25	0.05	0.04	0.05	0.07	0.02		
A. ingenua (Duft.)	0	0	0	0	0	0.02		
A. majuscula (Chd.)	0.18	0	0.07	0	0	0		
A. ovata (F.)	0	0	0	0.02	0	0		
A. plebeja (Gyll.)	0	0	0	0	0	0.02		
A. similata (Gyll.)	0	0.10	0	0.05	0.14	0.10		
Acupalpus meridianus (L.)	0	0.05	0	0	0	0		
Anisodactylus binotatus (F.)	0	0	0.04	0.02	0	0		
Harpalus affinis (Schrnk.)	0.88	2.07	0.70	1.28	0.84	1.88		
H. laevipes Zett.	0	0	0.04	0	0.04	0.02		
H. luteicornis Duft.	0.04	0.02	0	0	0	0		
H. rubripes (Duft.)	0	0.05	0	0	0.04	0		
H. rufipes (DeGeer)	2.53	2.00	3.26	1.75	3.89	1.75		
H. tardus (Pz.)	0	0	0.04	0	0	0		
Chlaenius nigricornis (F.)	0	0.02	0	0	0	0		
Суммарная уловистость (X ± SE)	$\begin{array}{c} 12.5\ \pm\\0.95\end{array}$	36.7 ± 3.38	18.3 ± 1.67	$\begin{array}{c} 24.1 \pm \\ 3.85 \end{array}$	26.9 ± 2.40	$\begin{array}{c} 39.6 \pm \\ 4.47 \end{array}$		
Всего видов	30	28	30	26	35	33		
Видовое богатство, Dmg	4.9	3.7	4.6	. 3.6	5.2	4.3		
Показатель разнообразия Шеннона, Н	1.16	0.91	1.15	0.88	1.18	0.76		
Показатель концентрации доминирования Симпсона, С	0.10	0.19	0.10	0.21	0.10	0.32		
Индекс доминирования Бергера—Паркера, d	0.20	0.35	0.18	0.39	0.18	0.53		

Разбор почвенных проб показал, что в период до высадки сельскохозяйственной культуры на участках с различной окультуренностью почвы не выявлено существенных различий в структуре доминирования и плотности жужелиц, обитающих на поверхности почвы, среди которых преобладали мезофильные виды из рода Bembidion Latr. — B. quadrimaculatum L. и B. properans Steph. Плотность жужелиц варьировала от 12 особей на 1 м² на участках с высокой и средней окультуренностью почвы до 14 особей на 1 м² на участке с низкой окультуренностью почвы.

Усиление развития надземной массы растений и уменьшение освещенности поверхности почвы приводят к тому, что в структуре комплексов жужелиц снижается доля светолюбивых мезофильных видов из рода Bembidion (Гусева, Коваль, 2013а; Коваль, Гусева, 2013). Уменьшается также обилие представителей этого рода на высокоокультуренном участке с максимальной биомассой растений (табл. 1). Массовые виды B. quadrimaculatum и B. properans, согласно классификации жизненных форм жужелиц, предложенной Шаровой (1981), относятся к серии стратобионтов-скважников и группе поверхностно-подстилочных. Состояние почвы имеет для этих видов второстепенное значение и влияет на них опосредованно, через изменение других параметров среды обитания.

Средняя за весь период наблюдений доля особей из рода Bembidion на поле вико-овсяной смеси на участке с высокой окультуренностью составила 15.7 % от общего количества собранных жужелиц, а на участке с низкой окультуренностью почвы этот показатель достигал 35.4 %. На поле картофеля на участке с высокой окультуренностью доля видов из этого рода составила 7.6 %, а на участке с низкой окультуренностью — возросла до 15.7 %. Промежуточные показатели были отмечены на участках полей со средней окультуренностью (Коваль, Гусева, 2013).

Большинство массовых видов жужелиц, кроме светолюбивых мезофильных видов из рода Bembidion, обитающих на поверхности почвы, предпочитало участки с более высокой окультуренностью, на которых наблюдались максимальные показатели их динамической плотности (табл. 1). Особенно это характерно для видов, относящихся к классу стратобионтов зарывающихся и группе подстилочно-почвенных (Шарова, 1981), для которых состояние почвы имеет большое значение. К этой группе относятся одни из наиболее многочисленных в агроценозах видов жужелиц — Poecilus cupreus L., P. versicolor Sturm и Pterostichus melanarius Ill.

Доля этих видов в структуре комплекса карабид возрастала по мере увеличения окультуренности почвы. Так, на поле вико-овсяной смеси средняя за сезон доля особей P. cupreus на участке с высокой окультуренностью составила 52.2 % от общего количества зарегистрированных там особей жужелиц, а на участке с низкой окультуренностью — только 35.5~%. На поле картофеля эти показатели были соответственно 19.9 и 7.5~% (на участках со средней окультуренностью ежегодно наблюдались промежуточные показатели). Именно на высокоокультуренных участках ежегодно регистрировались самые высокие показатели обилия P. cupreus (табл. 1). Этому способствовала также высокая численность обитающих в почве личинок жуков-щелкунов (Elateridae) из рода Agriotes, являющихся благоприятным кормом для особей этой жужелицы (Соболева-Докучаева, 1975; Мершалова, 1981; Берим, Новиков, 1983, и др.). Так, на участке с высокой окультуренностью отмечалось до 54 особей проволочников на 1 m^2 , что в 2.2 раза превышало соответствующий показатель на участке с низкой окультуренностью. Высокая динамическая плотность P. cupreus на участке с высокой окультуренностью способствовала тому, что на этом участке были отмечены максимальные показатели суммарной уловистости жужелиц — 39.6 особи на 10 л.-с. на поле вико-овсяной смеси и 26.9 особи на 10 л.-с. на поле картофеля.

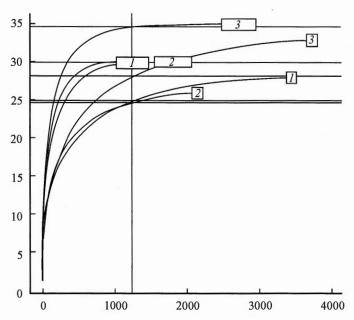


Рис. 1. Кривые разрежения для комплексов жужелиц на участках с различной окультуренностью почвы.

По оси абсцисс — объем выборки, экз. По оси ординат — количество видов жужелиц. Кривые с пряжоугольниками — участки с картофелем (2010 г.). Кривые с квадратами — участки с вико-овсяной смесью (2011 г.). Цифры в квадратах и пряжоугольниках — степень окультуренности почвы: 1 — низкая, 2 — средняя, 3 — высокая. Горизонтальные линии соответствуют фактическому числу видов в выборках, вертикальная линия — минимальному объему выборки.

Гигрофильные виды жужелиц Loricera pilicornis F. и Carabus granulatus L. встречались только на участках со средней и высокой окультуренностью почвы. На участке с низкой окультуренностью за два года наблюдений была отмечена только 1 особь жужелицы из указанной экологической группы — Chlaenius nigricornis (F.). Мезогигрофильные виды жужелиц, как то: Pterostichus niger Schall., Agonum muelleri Hbst., Platynus assimilis Pk. и Amara plebeja Gyll., регистрировались только на участке с высокой окультуренностью почвы в период, когда уже был развит травостой (стеблестой). Развитие последнего, вызывающее повышение относительной влажности в приземном слое воздуха и создающее условия для обитания более влаголюбивых видов, во многом способствует увеличению видового богатства жужелиц. Благодаря этому на участках с высокой окультуренностью почвы ежегодно отмечались максимальное число зарегистрированных видов жужелиц и наибольшие значения показателя видового богатства Маргалефа Dmg (табл. 1). Подобная тенденция отмечалась ранее и в Среднем Поволжье, где под покровом многолетней люцерны наблюдалось повышение влажности воздуха и комплекс жужелиц приобретал более гигрофильный характер (Утробина, 1964).

Оценка видового разнообразия комплексов жужелиц с помощью кривых разрежения показала, что наибольшим видовым богатством характеризуются сообщества на участках с высокой окультуренностью почвы (рис. 1). Кривые разрежения для комплексов жужелиц, формирующихся на высокоокультуренных участках, характеризуются наибольшим возрастанием числа видов, обнаруживаемых при увеличении объема выборки. Положительное влияние применения органических удобрений на комплекс жужелиц было отмечено и ранее (Блинова, 1980; Purvis, Curry, 1984; Taboada, Kotze, 2007).

Средняя динамическая плотность (уловистость) стафилинид и структура их комплексов на участках с различной степенью окультуренности почвы, особей на 10 ловушко-суток (Ленинградская обл., 2010 и 2011 гг.)

	Степень окультуренности почвы и возделываемая культура						
Вид	низкая		средняя		высокая		
	карто- фель	вика +	карто- фель	вика + овес	карто- фель	вика + овес	
Omalium caesum Grav.	0	0	0	0.02	0	0	
Arpedium quadrum (Grav.)	0	0	0.03	0	0	0	
Anotylus nitidulus (Grav.)	0.03	0	0.03	0.02	0.06	0.05	
A. rugosus (F.)	0.24	0.07	0.27	0.05	0.60	0.25	
Bledius gallicus (Grav.)	0	0.02	0	0	0	0.02	
Stenus biguttatus (L.)	0.03	0.02	0.03	0.07	0.03	0	
S. nanus Steph.	0	0	0	0	0	0.05	
Euaestethus sp.	0	0.02	0	0	0	0	
Lathrobium fulvipenne Grav.	0	0	0	0.02	0.03	0.02	
L. longulum Grav.	0	0	0	0	0	0.02	
Ochthephilum fracticorne (Pk.)	0.03	0	0	0	0.06	0	
Gyrohypnus angustatus scoticus Joy	0.18	0.02	0	0.12	0.15	0.07	
Xantholinus laevigatus Jac.	0	0	0.06	0	0.03	0	
X. tricolor (F.)	0	0	0.03	0	0	0	
Gabrius breviventer (Sperk)	0	0	0.06	0	0.03	0	
G. osseticus (Kol.)	0	0	0	0	0.12	0.02	
Philonthus atratus (Grav.)	0	0	0	0	0	0.05	
Ph. carbonarius (Grav.)	0.03	0	0.18	0.12	0.09	0.27	
Ph. cognatus Steph.	0	0.57	0.03	0.57	0.21	0.91	
Ph. laminatus (Creutz.)	0	0	0	0.10	0	0.20	
Ph. rotundicollis (Mén.)	0	0.05	0.09	0.07	0.33	0.64	
Staphylinus caesareus Ced.	0	0.02	0	0.12	0	0.05	
Mycetoporus bimaculatus (Lac.)	0.09	0.12	0.09	0.10	0.03	0.05	
Tachinus corticinus Grav.	0.21	0	0.24	0	0.42	0.02	
T. signatus Grav.	0	0.02	0.24	0.20	1.46	1.26	
Tachyporus chrysomelinus (L.)	0.24	0.22	0.87	0.35	1.31	0.30	
T. hypnorum (F.)	0.06	0.10	0.06	0.20	0.36	0.25	
T. nitidulus (F.)	0	0	0	0.02	0	0.02	
Drusilla canaliculata (F.)	0	0	0.03	0.02	0	0	
Illyobates sp.	0	0	0	0	0.03	0	
Oxypoda exoleta (Er.)	0	0	0	0	0.09	0	
Oxypoda sp.	0	0.07	0.03	0.07	0	0.07	
Amischa analis (Grav.)	0	0.40	0	0.30	0.03	0.35	
Amischa sp.	0	0	0	0	0	0.05	
Aloconota gregaria (Er.)	0.48	1.33	1.01	1.19	1.40	1.16	
Acrotona fungi (Grav.)	0	0.10	0.33	0.20	0.33	0.44	
Dinaraea angustula (Gyll.)	0.18	0.89	0.45	0.54	0.33	0.42	
Aleochara bipustulata (L.)	0.33	0.44	0.27	0.10	0.63	0.17	
A. brevipennis (Grav.)	0	0	0	0	0.06	0	

	Степень окультуренности почвы и возделываемая культура						
Вид	низкая		средняя		высокая		
	карто- фель	вика + овес	карто- фель	вика + овес	карто- фель	вика + овес	
Суммарная уловистость (X ± SE)	$\begin{array}{c} 2.1\ \pm\\ 0.23\end{array}$	4.5 ± 1.06	4.4 ± 0.44	4.6 ± 0.52	8.2 ± 0.78	7.2 ± 0.62	
Всего видов	13	18	21	23	25	27	
Видовое богатство, Dmg	2.82	3.20	4.00	4.15	4.28	4.54	
Показатель разнообразия Шеннона, Н	0.96	0.92	1.04	1.11	1.09	1.14	
Показатель концентрации доминирования Симп- сона, С	0.13	0.17	0.12	0.12	0.11	0.10	
Индекс доминирования Бергера—Паркера, d	0.23	0.27	0.23	0.24	0.18	0.16	

Однако более значительное воздействие окультуренность почвы оказывает на комплекс стафилинид (табл. 2). Наибольшие различия между обилием отдельных видов этих жесткокрылых на участках, которые различались по степени окультуренности почвы, отмечены на поле картофеля в первый год после внесения органических удобрений. При этом максимальные показатели численного обилия и видового богатства стафилинид ежегодно отмечались на участке с высокой окультуренностью почвы (табл. 2, рис. 2).

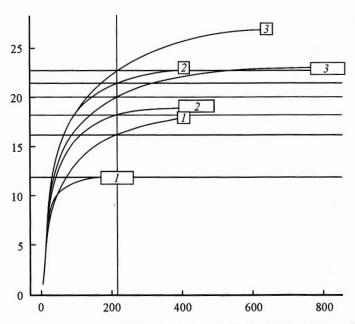
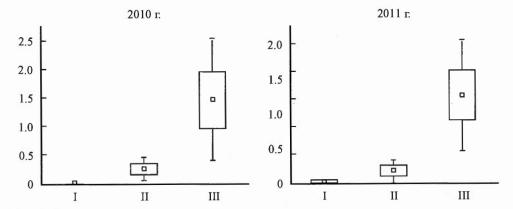


Рис. 2. Кривые разрежения для комплексов стафилинид на участках с различной окультуренностью почвы.

По оси абсцисс — объем выборки, экз. По оси ординат — количество видов стафилинид. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



Puc. 3. Средняя динамическая плотность особей стафилиниды *Tachinus signatus* Grav. на участках с различной окультуренностью почвы.

По оси абсцисс — окультуренность почвы: І — низкая, ІІ — средняя, ІІІ — высокая. По оси ординат — уловистость вида, число особей на 10 ловушко-суток. Прямоугольники — стандартные ошибки средних значений (SE). Вертикальные линии — стандартные отклонения (SD). Маленькие квадраты в центрах прямоугольников — средние значения (X). Культуры: 2010 г. — картофель, 2011 г. — вико-овсяная смесь.

Анализ видового богатства комплексов стафилинид, складывающихся на участках с различной окультуренностью почвы, с помощью кривых разрежения наглядно показал закономерное возрастание видового богатства сообществ этих хищников по мере увеличения степени окультуренности почвы (рис. 2). Указанную закономерность подтверждают также результаты вычислений индексов разнообразия биоценозов: показателя видового богатства Маргалефа Dmg и показателя разнообразия Шеннона Н (табл. 2). В комплексах стафилинид в отличие от комплексов жужелиц по мере увеличения окультуренности почвы наблюдалось закономерное уменьшение показателя концентрации доминирования Симпсона и индекса доминирования Бергера—Паркера (табл. 2). Это связано с тем, что увеличение высоты и вегетативной массы растений на средне- и высокоокультуренных участках благоприятно для видов, предпочитающих участки с развитым травостоем (стеблестоем). Например, самым массовым видом на участке с высокой окультуренностью почвы был Tachinus signatus Grav. (табл. 2). При этом на участке поля с низкой окультуренностью почвы за два года наблюдений была отмечена только одна особь указанного вида. Обилие Tachinus signatus возрастало по мере увеличения окультуривания почвы (рис. 3). Многолетние наблюдения, проведенные в агроландшафте МОС АФИ, показали, что на участках с густой растительностью особи T. signatus встречались всегда чаще. Очевидно, благоприятное действие на данный вид оказывали развитие травостоя и связанное с ним повышение относительной влажности в приземном слое воздуха. Это характерно также и для Philonthus rotundicollis Mén., максимальные показатели динамической плотности которого наблюдались на участке с высокой окультуренностью почвы (рис. 4). Следует также отметить, что более 30 % особей стафилинид, собранных в 2011 г. на высокоокультуренном участке данного поля, относилось к видам, не зарегистрированным или крайне редко встречавшимся на малоокультуренном участке. Это T. signatus, Ph. rotundicollis, а также Ph. carbonarius Grav., Ph. laminatus Creutz. и Ph. atratus Grav. Во многом благодаря видам данного комплекса на высокоокультуренном участке отмечены максимальное число зарегистрированных видов, наибольшие показатели видового богатства Маргалефа Dmg, разнообразия Шеннона Н и динамической плотности этих жуков.

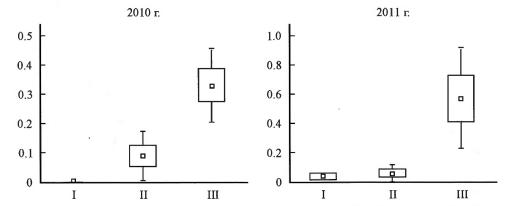


Рис. 4. Средняя динамическая плотность особей стафилиниды *Philonthus rotundicollis* Mén. на участках с различной окультуренностью почвы.

По оси абсцисс — окультуренность почвы: I — низкая, II — средняя, III — высокая. По оси ординат — уловистость вида, число особей на 10 ловушко-суток. Прямоугольники — стандартные ошибки средних значений (SE). Вертикальные линии — стандартные отклонения (SD). Маленькие квадраты в центрах прямоугольников — средние значения (X). Культуры: 2010 г. — картофель, 2011 г. — вико-овсяная смесь.

Связь ряда видов стафилинид с наличием субстратов органического происхождения отмечалась и ранее (Freude et al., 1974; Кащеев, 2002; Гусева, 2014). Копробионтами являются многие представители родов *Philonthus* Steph., *Oxytelus* Grav. и *Atheta* Conrad (Кащеев, 1999). Так, по данным Тихомировой (1967), *Ph. laminatus* тяготеет к рыхлым, богатым органикой субстратам (навоз, компост и пр.).

Исследования в Среднем Поволжье показали, что чем плодороднее почвы и чем больше в них личинок и имаго насекомых, тем многочисленнее и стафилиниды, находящие там, по-видимому, более обильную кормовую базу (Утробина, Тихомирова, 1968). По материалам этих исследователей, на подзолистых почвах плотность стафилинид составляла 0.2—0.6 особи на 1 м², а на карбонатных черноземах, богатых гумусом, где и заселенность всеми почвенными насекомыми была наибольшей, — 1.8 особи на 1 м². Эти данные соответствуют выводам Гилярова (1942, 1949, 1951, 1965) и Алейниковой (1964) о том, что численность почвенных животных в различных типах почв зависит прежде всего от содержания в них гумуса. Увеличение численности сапрофагов, преимущественно микроартропод, после внесения органических удобрений было отмечено и другими исследователями (Артемьева, 1970; Purvis, Curry, 1984; Holland, Luff, 2000).

Увеличение видового богатства и динамической плотности стафилинид на окультуренных участках связано также с тем, что более рыхлая, богатая гумусом почва содержит множество пор, благоприятных для обитания этих жесткокрылых, что особенно важно для представителей подсем. Aleocharinae. Представитель данного подсемейства Aloconota gregaria Er. — один из самых массовых видов стафилинид на полях пропашных и яровых зерновых культур в Ленинградской обл., важный энтомофаг ряда опасных вредителей (Гусева, 2014). В первый год после внесения навоза указанный вид чаще всего встречался на высокоокультуренном участке. Средняя за сезон динамическая плотность (X \pm $t_{05}S_x$) данного вида на поле картофеля на малоокультуренном участке составила 0.5 ± 0.40 , на среднеокультуренном — 1.0 ± 0.55 , а на высокоокультуренном — 1.40 ± 1.06 особи на 10 л.-с. Таким образом, обилие особей этого вида на высокоокультуренном участке в 2.9 раза превышало соответствующий показатель на малоокультуренном. При этом наряду с увеличением средних значений обилия по мере увеличения окультуренности наблюдалось увеличение минимальных и максимальных значений уловистости особей этого жука в отдельных почвенных ловушках. Особенностью Aloconota gregaria является его склонность образовывать скопления особей на отдельных участках полей, поэтому для данного вида характерны высокие значения дисперсии показателей обилия, что приводит к увеличению ошибки выборочной средней. В связи с этим при исследовании закономерностей распределения A. gregaria в агроэкосистемах в большинстве случаев приходится говорить лишь о тенденциях, так как высокая дисперсия ограничивает возможности получения строгих статистических доказательств влияния изучаемого фактора.

На второй год после внесения навоза на поле вико-овсяной смеси влияние этого агроприема на A. gregaria снижалось, и средняя динамическая плотность особей вида на высокоокультуренном участке не превышала соответствующие показатели на низкоокультуренном и среднеокультуренном участках (табл. 2).

На участках с более высокой степенью окультуренности, которая способствует увеличению скважности и влажности, создаются благоприятные условия для развития не только имаго, но и личинок стафилинид разных видов. Так, на поле вико-овсяной смеси средняя динамическая плотность $(X \pm t_{05} S_x)$ личинок стафилинид на участке с низкой окультуренностью почвы составила 0.1 ± 0.06 , на участке со средней окультуренностью — 0.3 ± 0.12 , а на высокоокультуренном — 0.9 ± 0.65 особей на $10\,$ л.-с. В агроценозе картофеля средняя динамическая плотность личинок стафилинид на высокоокультуренном участке в 3.3 раза превышала соответствующий показатель малоокультуренного участка (Гусева, Коваль, 2013б).

Таким образом, окультуривание почвы способствует значительному обогащению комплекса напочвенных хищных жуков на возделываемых землях и изменению структуры их доминирования. Окультуривание почвы приводит к возрастанию видового богатства жужелиц и увеличению обилия большинства массовых видов этих хищников. По мере увеличения окультуренности почвы увеличивается обилие стафилинид, особенно в первый год после внесения навоза, и возрастает их видовое богатство.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю признательность и благодарность за помощь в определении материала и консультации В. И. Гусарову (Музей естественной истории Университета Осло, Норвегия), И. А. Белоусову (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург) и Б. М. Катаеву (Зоологический институт, Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М. М. 1964. Почвенная фауна различных ландшафтов Среднего Поволжья. Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука. 5-51.
- Артемьева Т. И. 1970. Влияние удобрений на почвенную фауну в паровых полях и под покровом культуры в севообороте. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань. 16 с.
- Белоусов И. А., Кабак И. И., Нахибашева Г. М., Мухтарова Г. М. 2012. Оценка биоразнообразия жуков семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Восточного Кавказа на основе индексов видового богатства с использованием баз данных [Электронный ресурс]. Научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 9 (83): 377-401. URL: http://ej.kubagro.ru/ 2012/09/pdf/28.pdf

Берим Н. Г., Новиков Н. В. 1983. Пищевая специализация жужелиц. Защита

растений. 7: 18.

- Блинова В. П. 1980. Жужелицы семейства Carabidae основные энтомофаги в кормовых севооборотах. Защита кормовых культур от вредителей, болезней и сорняков: научные труды ВАСХНИЛ. М.: Колос. 92—95.
- Воропаева Е. В. 2014. Трансформация гумуса окультуренной дерново-подзолистой почвы в овощном севообороте. Материалы научной сессии по итогам 2013 года Агрофизического института (Санкт-Петербург, 20—21 марта 2014 г.). СПб.: Агрофизический НИИ. 79—84.
- Гиляров М. С. 1941. Методы количественного учета почвенной фауны. Почвоведение. 4: 48—77.
 Гиляров М. С. 1942. Сравнительная заселенность почвенными животными тем-
- Гиляров М. С. 1942. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв. Почвоведение. 9/10: 3—10.
- Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Издательство АН СССР. 280 с.
- Гиляров М. С. 1951. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы. Успехи современной биологии. 31 (2): 161—169.
- Гиляров М. С. 1965. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука. 275 с.
- Гусева О. Г. 2014. Стафилин Aloconota gregaria Er. (Coleoptera, Staphylinidae) как многоядный хищник в агроландшафтах Северо-Запада России. Вестник защиты растений. 1: 17—20.
- Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2013а. Влияние окультуривания почвы на формирование комплексов жужелиц и стафилинид (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в агроценозах Северо-Запада России. В кн.: Защита растений в современных технологиях возделывания с.-х. культур. Материалы Международной научно-практической конференции (пос. Краснообск, 24—26 июля 2013 г.). Краснообск: Сибирский НИИ земледелия и химизации сельского хозяйства. 119—122.
- Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2013б. Окультуривание почвы как фактор, способствующий обогащению комплекса стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) агроценозов. В кн.: Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. Материалы в трех томах Третьего Всероссийского съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 16—20 декабря 2013 г.). СПб.: Всероссийский НИИ защиты растений. 2: 26—28.
- Кащеев В. А. 1999. Классификация морфоэкологических типов имаго стафилинид. Tethys Entomological Research. 1: 157—169.
- Кащеев В. А. 2002. Население стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроценозах юго-востока Казахстана. Tethys Entomological Research. 7: 178—192.
- Коваль А. Г. 2009. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий. СПб.: Русское энтомологическое общество. 112 с. (Чтения памяти Н. А. Холодковского. Вып. 61, № 2).
- Коваль А. Г., Гусева О. Г. 2013. Окультуривание почвы как фактор, способствующий обогащению комплекса жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценозов. В кн.: Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. Материалы в 3 томах Третьего Всероссийского съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 16—20 декабря 2013 г.). СПб.: Всероссийский НИИ защиты растений. 2: 61—64.
- Лавренко Е. М. 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника. М.: Издательство АН СССР. 1: 13—75.
- Мер шалова А. Ф. 1981. Биологические особенности жужелиц медной и волосистой в условиях Тюменской области. В кн.: Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 72—74.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 281 с.
- Соболева-Докучаева И. И. 1975. Использование серологического метода для определения роли жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозах. Журнал общей биологии. 36 (5): 749—761.
- Тихомирова А. Л. 1967. Некоторые сравнительные данные по экологии и поведению жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae). Зоологический журнал. 46 (12): 1785—1798.
- Утробина Н. М. 1964. Обзор жужелиц Среднего Поволжья. Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука, 93—112.
- Утробина Н. М., Тихомирова А. Л. 1968. К познанию фауны стафилинид (Staphylinidae) полей Среднего Поволжья. В кн.: Материалы по фауне и эколо-

гии почвообитающих беспозвоночных. Казань: Издательство Казанского университета. 116—140.

Шарова И. Х. 1974. Жизненные формы жужелиц. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 36 с.

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

Balogh J. 1958. Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest: Akadémiai Kiadó. Berlin: Akademie-Verlag. 560 S.

Barber H. S. 1931. Traps for cave-inhabiting insects. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. 46: 259-266.

- Buckland S. M., Grime J. P. 2000. The effect of trophic structure and soil fertility on the assembly of plant communities: a microcosm experiment. Oikos. 91 (2): 336-352.
- Duelli P., Obrist M. K., Schmatz D. R. 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. Agriculture, Ecosystems and Environment. 74 (1/3): 33-64.

Freude H., Harde K. W., Lohse G. A. 1974. Die Käfer Mitteleuropas. Bd 5. Krefeld: Goecke & Evers Verlag. 381 S.

- Heydemann B. 1955. Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren. Berichte der 7. Wanderversammlung Deutscher Entomologen (Berlin, 8-10 Sept. 1954). Berlin: Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin. 172 - 185.
- Heydemann B. 1956. Über die Bedeutung der «Formalinfallen» für die zoologische Landesforshung. Faunistische Mitteilungen aus Norddeutschland. 6: 19-24.
- Holland J. M., Luff M. L. 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. Integrated Pest Management Reviews. 5 (3): 109-129.
- Purvis G., Curry J. P. 1984. The influence of weeds and farmyard manure on the activity of Carabidae and other ground-dwelling arthropods in a sugar beet crop. Journal of Applied Ecology. 12 (1): 271-283.

Skuhravý V. 1970. Zur Anlockungsfähigkeit von Formalin für Carabiden in Bodenfal-

len. Beiträge zur Entomologie. 20 (3/4): 371-374.

Taboada A., Kotze D. J. 2007. Effect of structural and chemical properties of soils on the distribution patterns of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). In: XIII European carabidologist meeting (Blagoevgrad, August 20-27, 2007). Sofia; Moscow: Pensoft. 49.

Thiele H.-U. 1977. Carabid Beetles in their Environment. A Study on Habitat Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour. Berlin etc.: Springer-Verlag. 367 p.

INFLUENCE OF THE SODDY-PODZOLIC SOIL IMPROVEMENT ON THE STRUCTURE OF COMPLEXES AND THE ABUNDANCE OF EPIGEAL PREDATORY BEETLES (COLEOPTERA: CARABIDAE, STAPHYLINIDAE) IN NORTHWESTERN RUSSIA

O. G. Guseva, A. G. Koval

Key words: improvement, soil, agrocenoses, ground beetles, rove beetles, Northwestern Russia.

SUMMARY

Improvement of the soddy-podzolic soils results in an increase of species richness and abundance of the most common species of the epigeal predatory ground beetles and rove beetles (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) in agrocenoses in Northwestern Russia.