

Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах пшеницы и кукурузы лесостепной зоны Западной Сибири

Assemblages of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the wheat and corn fields of the West Siberian forest-steppe zone

К.Ю. Максимович*, Р.Ю. Дудко**,***, Е.А. Новиков*,**
K.Yu. Maksimovich*, R.Yu. Dudko**,***, E.A. Novikov*,**

* Новосибирский государственный аграрный университет, ул. Добролюбова 160, Новосибирск 630039 Россия. E-mail: kiri-maksimovi@mail.ru; eug_nov@ngs.ru.

* Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Novosibirsk State Agrarian University, Dobrolyubova Str. 160, Novosibirsk 630039 Russia.

** Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: rdudko@mail.ru.

** Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

*** Томский государственный университет, просп. Ленина 36, Томск 634050 Россия.

*** Tomsk State University, Lenina Prosp. 36, Tomsk 634050 Russia.

Ключевые слова: жуки-жуелицы, видовое разнообразие, структура доминирования, эколого-фаунистическая характеристика, агроценоз, Западно-Сибирская равнина.

Key words: Carabidae, species diversity, dominance structure, ecological and faunal characteristics, agrocenosis, West-Siberian plain.

Резюме. На протяжении трёх лет исследовали видовой состав и экологическую структуру сообществ жуелиц (Coleoptera, Carabidae) на посевах яровой пшеницы, кукурузы и целинных участках вблизи посевов в лесостепной зоне Западной Сибири. Зарегистрированные в учётах жуелицы относятся к 41 виду из 16 родов, с наибольшим видовым разнообразием в родах *Harpalus*, *Amara*, *Pterostichus* и *Poecilus*. В состав доминантов (составляющих от 5 до 19 %) изученных агроценозов входили от 4 до 5 видов. *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758), *Dolichus halensis* (Schaller, 1783) и *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) доминировали во всех учётах. Резкое преобладание (от 88 до 95 % по обилию) мезофильных видов, умеренно требовательных к влаге, обусловлено региональными особенностями климата, а также свойствами выбранных участков и погодными характеристиками сезонов 2019–2021 гг. По биотопической приуроченности характерно значительное преобладание во всех учётах видов лугово-полевой группы и очень малое участие лесных видов. Установлено, что комплексы жуелиц исследуемых агроценозов и целинных участков с естественной растительностью сходны как по видовому составу, так и по обилию. Высокие индексы попарного сходства по динамической плотности жуелиц выявлены для всех участков всех лет исследований. Однако технология возделывания и вид сельскохозяйственной культуры в отдельных агроценозах оказывали влияние на формирование структуры карабидокомплексов. Влияние посевов кукурузы на посещаемость участка жуелицами оказалось сильнее, чем пшеницы в сравнении с целиной. Видовой состав доминантного комплекса жуелиц на участках с посевами сельскохозяйственных культур был относительно устойчив на протяжении всего времени. Использование малоинтенсивной технологии возделывания на протя-

жении трёх лет не приводило к нарушению устойчивости сообществ жуелиц.

Abstract. The species composition and ecological structure of ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) in spring wheat and maize crops and virgin plots near crops in the forest-steppe zone of Western Siberia were examined over a period of three years. The ground beetles observed belong to 41 species from 16 genera, with the highest species diversity in the genera *Harpalus*, *Amara*, *Pterostichus*, and *Poecilus*. The group of dominant species (making up from 5 to 19 % of the total number of species) of the studied agrocenoses included 4 to 5 species. *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758), *Dolichus halensis* (Schaller, 1783) and *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) dominated in all observations. The abrupt predominance (88 to 95 % in abundance) of mesophilic, moderately moisture-demanding species was due to regional climate features as well as the properties of the selected plots and the weather characteristics of the 2019–2021 seasons. In terms of biotopic confinement, a significant predominance of species of the meadow-field group and very little participation of forest species in all the observations were distinctive. It was established that groups of ground beetles in the studied agrocenoses and virgin plots with natural vegetation are similar in terms of both species' composition and abundance. High indices of pairwise similarity in the dynamic density of beetles were found for all plots in all years of study. The technology of cultivation and the type of crop in individual agrocenoses, in particular, influenced the formation of the structure of carabid complexes. The influence of corn crops on the attendance of the plot by beetles was stronger than that of wheat compared with virgin plots. The species composition of the dominant complex of ground beetles in plots with crops was relatively stable during the

whole period. The use of low-intensity cultivation technology for three years did not lead to disturbance of the stability of ground beetle communities.

Введение

В условиях формирования искусственных агро-экосистем и увеличения антропогенной нагрузки происходят значительные изменения в естественно сформировавшихся природных комплексах. Массовое освоение земель имеет некоторые негативные последствия, которые выражены в снижении плодородия почв и их деградации, а также уменьшении естественного биоразнообразия [Voronkova, 2014]. На территории Новосибирской области ведение сельского хозяйства осложняется естественными факторами: в посевах присутствует сорный компонент, семена основных продовольственных культур часто бывают заражены комплексом фитопатогенов, а значительная часть земель имеет высокую численность популяций возбудителя обыкновенной корневой гнили зерновых [Vlasenko, 2008; Toropova et al., 2016]. Эти факторы обуславливают постоянное увеличение применения средств химизации в агроценозах и переход от экстенсивного земледелия к применению малоинтенсивных и интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур [Toropova et al., 2008; Glazko, Glazko, 2012]. Поиск особенностей формирования аграрных экосистем обуславливает актуальность проведения биологического мониторинга земель сельскохозяйственного назначения. Жуки-жуужелицы (Carabidae) являются одним из главных компонентов почвенной биомассы, их сообщества формируются под влиянием ряда экологических факторов, начиная от комплекса физико-географических условий территории до растительно-почвенных характеристик биотопа, агрометеорологического ресурса местности и степени антропогенного воздействия [Kromp, 1990; Lys, Nentwig, 1991; Cárcamo et al., 1995; Thiele, 2012]. Различные сельскохозяйственные культуры и соответствующие им технологии возделывания создают на полях специфические условия, характеризующиеся особенностями увлажнения, освещённости и формой рельефа поверхности почвы [Grigorieva, 1970; Sumarokov, 2001; Khabibullina, Sukhodolskaya, 2014]. Комплексы жуужелиц, обитающих в агроценозах с различными почвенными условиями, различаются не только по видовому составу, но и по структуре доминирования, которая зависит от локальных условий микроклимата [Dushenkov, 1984; Guseva, Koval, 2008]. Под влиянием антропогенного воздействия у представителей почвенной мезофауны наблюдаются также некоторые перестройки структуры сообщества, которые связаны с изменениями пространственных и биотических связей различных видов [Grigorieva, Zhavoronkova, 1973; Sumarokov, 2003; Babenko, Nuzhnykh, 2005]. Некоторые результаты многолетних исследований по данному вопросу освещаются в работах по оценке влияния метеоусловий и агро-

технических приёмов на сообщества Carabidae [Kaplin, 2017], рассмотрено влияние различных систем обработки почвы, внесения удобрений, а также методов органического земледелия на численность жуужелиц [Khomitsky et al., 2015; Voronin, Frolova, 2019]. Стоит отметить достаточно небольшое количество работ по изучению жуужелиц в условиях применения средств химизации на территории нашего региона [Vlasenko, Shtundyuk, 1994; Vlasenko, Ivanov, 2007; Toropova, Marmuleva, 2015]. Комплексы жуужелиц агроэкосистем формируются из представителей местной фауны, однако условия, складывающиеся в отдельных агроценозах, могут оказывать влияние на видовое разнообразие, обилие и структуру карабидокомплексов [Babenko, Nuzhnykh, 2005; Nuzhnykh, 2009]. Учитывая широкое распространение жуужелиц, становится актуальным использовать их в качестве индикаторов трансформации природных сообществ почвенной мезофауны агроценозов на территории юга Западной Сибири [Dudko, Lyubechanskii, 2002; Lyubechanskii, 2009]. В условиях лесостепной зоны Новосибирской области отсутствуют комплексные исследования по региональной специфике формирования сообщества жуужелиц агроценозов (видовое разнообразие и динамическая плотность), что обуславливает актуальность проведения многолетних исследований в данном направлении. Изучение закономерностей формирования фаунистических комплексов агроценозов будет способствовать также выявлению условий, способствующих накоплению отдельных видов полезных насекомых и поиску путей увеличения их численности [Lynov, 2007]. Целью работы стало изучение видовой структуры и экологических характеристик сообществ жуужелиц агроценозов, формирующихся под влиянием сельскохозяйственных культур и малоинтенсивной технологии возделывания в лесостепи Западной Сибири.

Материалы и методы

Материал собран во время вегетационного периода сельскохозяйственных культур (с июня по август) в 2019–2021 годах на посевах яровой пшеницы, кукурузы и участках с естественной растительностью вблизи г. Новосибирска, в пределах подзоны северной лесостепи Западной Сибири. Учёты осуществлялись на территории ОС «Элитная» и АО Племзавод «Учхоз Тулинское». Были рассмотрены 2 группы участков (агроценозы: пшеница (бессменная): 54°54'59,1" N 82°53'03,1" E, кукуруза (поля, включённые в единый севооборот): 2019 г. — 54°53'58,3" N 82°57'32,4"E, 2020 г. — 54°54'30,2" N 82°58'05,4" E, 2021 г. — 54°54'06,7" N 82°58'38,4" E) и целина: пшеница — 54°55'09,0" N 82°53'16,2" E, кукуруза: 2019 г. — 54°53'19,7" N 82°57'47,2" E, 2020 — 54°54'50,2" N 82°57'57,8" E, 2021 г. — 54°54'25,3" N 82°58'36,7" E), находящихся в непосредственной близости друг с другом и имеющих ландшафтное сходство. Контрольные участки целинной лугово-степной растительности

находились в непосредственной близости от посевов, имели многолетний сформировавшийся комплекс разнотравья с преобладанием злаков и были равноудалены от лесополос. Малоинтенсивная технология возделывания яровой пшеницы включала в себя применение стартовых доз удобрений (100 кг/га аммиачной селитры) и минимальное количество средств защиты растений при протравке семян и по всходам (фунгицид: дифеноконазол и ципроконазол, гербициды: метсульфурон, 2,4-Д кислота и флорасулам, феноксапроп-П-этил и клюквинтосепт-мексил). Кукуруза возделывалась без применения средств защиты растений, с разовым внесением удобрений в 2018 г. на все участки, занятые под севооборот данной культуры, повторными междурядными обработками после всходов. В исследовании использовали данные по метеорологическим показателям АМС «Огурцово», вблизи г. Новосибирска. Vegetационные периоды 2019–2021 гг. имели отличия, выраженные в условиях агрометеорологического ресурса данной местности. Vegetационный период с 1 мая по 31 августа 2019 г. характеризовался как умеренно засушливый по причине небольшого количества выпавших осадков (189,4 мм, что составило 82 % от нормы), и умеренно тёплый — сумма активных температур воздуха выше 5 °С (САТ) в период вегетации с мая по август составила 1997,55 °С и совпала со среднемноголетним значением. За май — август 2020 г. выпало значительное количество осадков — 106 % от нормы, что говорит о повышенной влагообеспеченности сезона, а САТ воздуха была больше многолетней на 14 %, что говорит о повышенной теплообеспеченности для данной территории. Период с мая по август 2021 г. можно охарактеризовать как умеренно засушливый, по причине небольшого количества выпавших осадков (81 % от нормы), и с повышенной теплообеспеченностью, в связи с тем, что САТ воздуха была выше средней многолетней на 12 %.

Отлов имаго жуужелиц проводили при помощи почвенных ловушек (пластиковые стаканы ёмкостью 0,5 литра, с диаметром 9,5 см). На каждом участке ловушки устанавливали в линию по 5 штук с интервалом в 10 м. В качестве фиксатора использовали 10 % раствор этиленгликоля. Выборка материала проводилась один раз в 7 суток. Всего отработано 2520 ловушко-суток (по 210 ловушко-суток за сезон на каждом участке в течение 3 лет). Среднесезонную динамическую плотность (уловистость) имаго жуужелиц рассчитывали как количество экземпляров на 100 ловушко-суток (далее — экз./100 л-с). Также использовали относительную динамическую плотность, равную отношению уловистости вида в учёте к средней для этого вида уловистости по всем ненулевым учётам [Luzyanin et al., 2015]. Для определения структуры доминантных видов применяли общеевропейскую шкалу обилия Ренконена [Renkonen, 1944], видоизмененную под нашу выборку, по категориям: более 5 % — доминанты, 2–5 % — субдоминанты,

1–2 % — редкие и менее 1 % — единичные виды. Характеристика экологической структуры населения жуужелиц включала биотопическую приуроченность, гигропреферендумы и трофическую группу видов [Rossolimo, Rybalov, 1979; Dushenkov, 1983; Sharova, Dushenkov, 1986; Lyubechanskii, 2009]. Биотопическая приуроченность и гигропреферендумы присвоены посредством экспертной оценки, на основании встречаемости видов в лесных или открытых (луговых или степных) биотопах, а также в агроландшафтах на территории юга Западно-Сибирской равнины. Выделение жизненных форм жуужелиц выполнено по методике, предложенной И.Х. Шаровой [Sharova, 1986]. Для измерения и оценки биологического разнообразия использовали индексы видового разнообразия и доминирования Симпсона — (1–D) и (D), индекс разнообразия Шеннона — (H) и Маргалёфа — (d), а также индекс выравненности по Шеннону (E) [Chernov, 1975; Bigon et al., 1989]. Сравнение комплексов жуужелиц различных лет и участков проводили методами кластерного анализа (коэффициенты Жаккара и Шимкевича-Симпсона, невзвешенный парно-групповой (UPGMA) способ кластеризации) и главных компонент. В качестве показателя обилия использовали среднесезонную динамическую плотность жуужелиц, а также и их относительную динамическую плотность. В последнем случае все виды жуужелиц вносят равный вклад в распределение комплексов, поэтому единично встреченные виды не включались в анализ. Диаграммы кластерного анализа и главных компонент построены в программе Statistica 8.0 и обработаны в Corel Draw X4. Остальные расчёты выполнены средствами языка R в среде статистического анализа данных R-Studio, а также в программе Microsoft Excel.

Результаты

Всего за три года учётов собрано 8071 экз. жуужелиц, при этом среднесезонная динамическая плотность (уловистость) варьировала на разных учётных площадках до 1,8 раз и от года к году — до 1,6 раз. Наибольшее значение уловистости всех видов (483 экз./100 л-с) зарегистрировано в 2020 г. в посевах яровой пшеницы, минимальное (226 экз./100 л-с) — в 2019 году в посевах кукурузы (табл. 1).

Зарегистрированные в учётах жуужелицы относятся к 41 виду 16 родов (табл. 1). Это составляет лишь 10 % от фауны Новосибирской области и 18% от известного видового состава города Новосибирска и Новосибирского района, причём все они отмечались здесь ранее [Dudko, Lyubechanskii, 2002; Dudko, Ivanov, 2006; Dudko et al., 2018]. Выявленный комплекс жуужелиц характеризуется высокой равномерностью в распределении по изучаемым биотопам, как агроценозам, так и обоим контрольным участкам. Так, в посевах пшеницы отмечено 37 видов, кукурузы — 35, в первом контроле — 39, во втором — 40 видов (табл. 2). Наибольшим видовым

Таблица 1. Экологические группы и среднесезонная динамическая плотность (экз./100 л-с) жуужелиц в агроценозах пшеницы и кукурузы и на примыкающих к ним контрольных участках
 Table 1. Ecological groups and seasonal average dynamic density (ind./100 trap-days) of ground beetles in the agroecosystems of wheat and corn and adjacent control plots

№	Вид	Экологическая группа			Пшеница						Кукуруза					
					Вариант			Контроль			Вариант			Контроль		
		I	II	III	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021
1	<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	з	лп	м	35	71	60	43	50	33	32	36	47	25	47	29
2	<i>Dolichus halensis</i> (Schaller, 1783)	з	лп	м	48	62	51	23	37	45	50	45	24	28	34	23
3	<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	мф	лп	м	41	54	48	28	33	42	28	20	35	38	19	49
4	<i>Harpalus calceatus</i> (Duftschmid, 1812)	мф	лп	м	58	35	20	27	16	19	8,6	12	11	18	13	21
5	<i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810)	мф	лп	м	14	16	22	8,6	14	20	12	18	20	11	21	18
6	<i>Poecilus fortipes</i> (Chaudoir, 1850)	з	лп	м	14	20	18	9,0	22	16	11	7,1	9,0	10	9,0	7,1
7	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	з	э	мг	8,6	13	21	5,7	9,0	13	8,6	16	15	11	15	8,6
8	<i>Agonum gracilipes</i> (Duftschmid, 1812)	з	лг	м	13	24	17	11	9,0	7,6	7,1	5,2	9,5	9,0	13	14
9	<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	з	лп	м	13	21	9,0	12	15	14	9,0	7,6	13	6,7	12	4,3
10	<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1796)	мф	лг	м	6,2	13	12	7,1	10	16	2,4	3,8	9,0	5,2	8,6	12
11	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	з	э	э-м	—	1,9	4,8	3,3	5,2	8,6	10	12	22	2,9	9,0	14
12	<i>Amara eurynota</i> (Panzer, 1796)	мф	лг	м	6,2	3,8	9,0	5,2	10	8,6	2,4	6,7	8,6	7,6	10	13
13	<i>Amara apricaria</i> (Paykull, 1790)	мф	лп	м	8,1	11	13	7,1	6,2	5,2	3,3	4,3	8,6	6,7	9,0	3,3
14	<i>Harpalus griseus</i> (Panzer, 1796)	мф	лг	м	6,7	10	14	1,0	9,0	7,1	10	8,6	3,8	—	—	8,6
15	<i>Pterostichus magus</i> (Mannerheim, 1825)	з	л	м	11	3,3	7,6	—	—	8,1	7,1	9,0	11	3,8	6,7	7,6
16	<i>Bembidion properans</i> (Stephens, 1828)	з	лп	м	8,1	11	13	2,4	7,1	9,5	—	—	—	2,4	9,0	6,2
17	<i>Carabus regalis</i> Fischer von Waldheim, 1820	з	л	м	2,4	3,8	6,2	5,2	5,7	10	1,4	—	4,3	4,3	7,1	9,0
18	<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	з	лг	м	—	11	5,7	—	—	3,3	3,8	—	6,7	6,7	11	8,6
19	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	з	л	м	—	4,3	5,7	—	7,6	11	3,3	9,5	6,2	—	7,6	—
20	<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	з	лг	м	7,6	9,0	4,3	2,9	9,0	7,1	—	4,3	1,4	—	5,7	3,3
21	<i>Curtonotus convexiusculus</i> (Marsham, 1802)	мф	лг	м	4,3	8,1	11	1,4	2,9	9,0	—	1,0	4,8	—	6,2	2,4
22	<i>Broscus cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)	з	э	м	5,2	9,0	3,8	—	—	4,3	3,3	4,3	5,7	—	3,3	8,1
23	<i>Calathus erratus</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	з	лг	м	5,2	7,6	1,0	9,0	4,3	3,3	—	0,0	2,4	—	8,6	4,8
24	<i>Harpalus affinis</i> (Schränk, 1781)	мф	лп	м	—	4,3	5,7	4,3	7,1	10	—	2,4	—	—	5,7	5,2
25	<i>Poecilus punctulatus</i> (Schaller, 1783)	з	лс	мк	9,0	8,1	3,8	—	3,8	—	2,4	5,7	8,1	—	2,9	0,0
26	<i>Calathus ambiguus</i> (Paykull, 1790)	з	лс	мк	2,4	6,2	2,9	—	5,2	8,6	1,0	—	4,3	2,4	4,3	6,2
27	<i>Amara consularis</i> (Duftschmid, 1812)	мф	лп	м	2,4	1,4	6,7	4,3	—	12	—	1,9	—	2,4	7,6	3,8
28	<i>Anisodactylus signatus</i> (Panzer, 1796)	мф	лг	м	—	7,6	4,3	2,9	5,7	1,9	—	3,8	6,7	1,4	6,2	1,4
29	<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger, 1798)	з	лг	м	3,3	7,6	3,8	4,3	—	5,7	4,3	—	—	5,7	—	1,9
30	<i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812)	мф	лп	м	2,4	3,3	8,6	2,4	—	—	—	5,2	—	4,3	—	—
31	<i>Curtonotus castaneus</i> Putzeys, 1866	мф	лс	мк	—	—	—	—	4,3	6,2	—	—	—	8,6	4,3	—
32	<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	мф	лг	м	—	1,9	8,1	—	1,4	3,8	—	—	—	—	1,4	5,7
33	<i>Pterostichus altaianus</i> Jedlička, 1958	з	л	мг	3,3	2,4	—	2,9	4,3	—	—	3,3	—	1,0	3,8	—
34	<i>Leistus terminatus</i> (Panzer, 1793)	з	лг	м	—	5,2	3,3	—	2,4	5,7	—	—	—	—	—	—
35	<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790)	з	э	мг	—	2,9	—	—	—	3,3	—	2,4	4,3	1,9	—	—
36	<i>Harpalus macronotus</i> Tschitschérine, 1893	мф	лс	мк	2,4	—	1,4	—	4,3	—	—	—	—	1,4	3,8	—
37	<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	мф	э	м	—	8,1	—	—	—	—	—	2,9	—	—	—	1,9
38	<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	мф	л	м	—	—	2,4	—	2,9	—	3,8	—	—	1,0	—	1,9
39	<i>Amara majuscula</i> (Chaudoir, 1850)	мф	лп	м	—	—	—	—	4,3	—	—	—	1,4	—	3,3	—
40	<i>Calosoma denticolle</i> Gebler, 1833	з	лс	мк	—	—	—	—	—	1,4	—	—	1,0	—	1,4	1,0
41	<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze, 1777)	з	лс	мк	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,4	1,0

Экологические группы. I — по типу питания: з — зоофаги, мф — миксофитофаги. II — биотопические: лп — лугово-полевые, лг — луговые, лс — лугово-степные, л — лесные, э — эвритопные. III — по гигропреферендуму: м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, мк — мезоксерофилы. Значения динамической плотности у доминантов выделены жирным шрифтом.

Ecological groups. I — according to the type of food: з — zoophages, мф — mixophytophages. II — biotopic: лп — meadow-field, лг — meadow, лс — meadow-steppe, л — forest, э — eurytopic. III — according to the hygropreferendum: м — mesophiles, мг — mesohygrophiles, мк — mesoxerophiles. The values of dynamic density for dominants are in bold.

Таблица 2. Параметры биоразнообразия жужелиц в агроценозах пшеницы и кукурузы и на примыкающих к ним контрольных участках

Table 2. Biodiversity parameters of ground beetles in the agrocenoses of wheat and corn and adjacent control plots

Параметр	Пшеница						Кукуруза					
	Вариант			Контроль			Вариант			Контроль		
	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021
Число видов	27	35	34	25	31	33	23	27	28	27	34	32
	37			39			35			40		
Среднесезонная динамическая плотность, экз./100 л-с	341	483	430	233	328	379	226	259	303	227	331	304
Индекс доминирования Симпсона (D)	0,07	0,07	0,06	0,08	0,06	0,05	0,10	0,07	0,06	0,07	0,05	0,06
Индекс разнообразия Симпсона (1-D)	0,89	0,92	0,93	0,91	0,93	0,94	0,89	0,92	0,93	0,92	0,94	0,93
Индекс разнообразия Шеннона (H)	2,66	3,04	3,08	2,70	3,04	3,20	2,63	2,88	2,96	2,84	3,19	3,06
Индекс выравненности по Шеннону (E)	0,53	0,60	0,64	0,63	0,67	0,73	0,60	0,66	0,69	0,63	0,72	0,66
Индекса видового богатства Маргалефа (M)	4,46	5,5	5,44	4,41	5,18	5,38	4,06	4,68	4,72	4,79	5,68	5,41
Соотношение экологических групп, % по динамической плотности												
Зоофаги	55,7	63,1	56,5	57,3	60,0	57,8	68,6	64,8	64,3	53,2	64,1	51,6
Миксофитофаги	44,3	36,9	43,5	42,7	40,0	42,2	31,4	35,2	35,7	46,8	35,9	48,4
Лугово-полевые	71,4	64,3	64,4	73,5	64,5	59,4	68,6	61,9	55,3	67,4	57,0	55,7
Луговые	15,5	22,7	21,7	19,2	19,5	21,0	13,3	12,9	17,5	15,8	21,6	24,9
Лугово-степные	4,1	3,0	1,9	0,0	5,4	4,3	1,5	2,2	4,4	5,5	5,5	2,7
Лесные	5,0	2,9	5,1	3,5	6,3	7,7	7,0	8,5	7,2	4,4	7,6	6,1
Эвритопные	4,1	7,2	6,9	3,9	4,4	7,7	9,7	14,5	15,6	6,9	8,3	10,6
Мезо-гигрофилы	3,5	3,7	4,9	3,7	4,1	4,3	3,8	8,3	6,3	6,1	5,7	2,8
Мезофилы	92,5	93,3	93,2	96,3	90,6	91,5	94,7	89,5	89,3	88,4	88,8	94,5
Мезо-ксерофилы	4,1	3,0	1,9	0,0	5,4	4,3	1,5	2,2	4,4	5,5	5,5	2,7

разнообразием характеризовались роды *Harpalus* (7), *Amara* (6), *Pterostichus* (6) и *Poecilus* (5).

Состав доминантов и субдоминантов на различных участках, выявленный по среднесезонной динамической плотности, также не имеет очевидных различий. В состав доминантов агроценозов входили от 4 до 5 видов, доля участия которых в посевах яровой пшеницы составляла 43–54%, кукурузы 49–55%. Три наиболее многочисленных вида, *Poecilus cupreus*, *Dolichus halensis* и *Harpalus rufipes*, входили в состав доминантов во всех 12 учётах (табл. 1). Тринадцать видов, отнесённых в среднем по площадкам к доминантам и субдоминантам, были представлены в учётах всех площадок во все годы (с единственным пропуском для *Pterostichus melanarius*). Некоторая специфика отмечена в доминантном комплексе жужелиц посевов кукурузы, в который в разные годы входили *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger* и *Amara bifrons*.

Низкие значения индекса доминирования Симпсона (0,05–0,08) во всех учётах указывают на отсутствие дисбаланса в сторону увеличения численности небольшого количества видов и отсутствие супердоминантов. Значения индекса разнообразия Симпсона также варьируют незначительно — от 0,89 до 0,94, в целом они несколько выше на не возделываемых участках с естественной растительностью. Индексы разнообразия Шеннона тоже заметно выше на целинных участках. Их максимальные значения (3,19–3,20) получены вблизи посевов пшеницы в 2021 г. и вблизи посевов кукурузы в 2020 г. Минимальные

значения во все годы исследования характерны для агроценозов с посевами кукурузы. Максимальные значения индекса выравненности Шеннона были характерны для контрольных участков вблизи агроценозов пшеницы — 0,73 и кукурузы — 0,72. Оценка видового богатства жужелиц с использованием индекса Маргалефа (M) показала, что наибольшими его значениями характеризуются целина вблизи посевов кукурузы (5,41); а наименьшими — агроценоз кукурузы в 2019 г. (4,06) (табл. 2).

Высокие индексы попарного сходства по динамической плотности жужелиц выявлены для всех участков всех лет исследований. Они составляют по Жаккару 41–67%, по Шимкевичу-Симпсону — 66–97%. При этом кластеры наиболее сходных участков, полученные с использованием различных методов кластеризации и индексов (например, индекс Жаккара, метод UPGA на рис. 1), включают различные смешанные комплексы, т.е. не формируется групп по одному признаку (вариант–контроль, пшеница–кукуруза, год). Использование метода главных компонент для оценки факторов, влияющих на динамическую плотность жужелиц, также не привело к выделению групп по одному признаку.

Сравнение комплексов жужелиц по относительной динамической плотности показало неравномерность в распределении некоторых видов жужелиц и предпочтение ими определённых участков. По первой главной компоненте хорошо обособлены комплексы жужелиц на посевах кукурузы (рис. 2). Значительный положительный вклад в эту компоненту

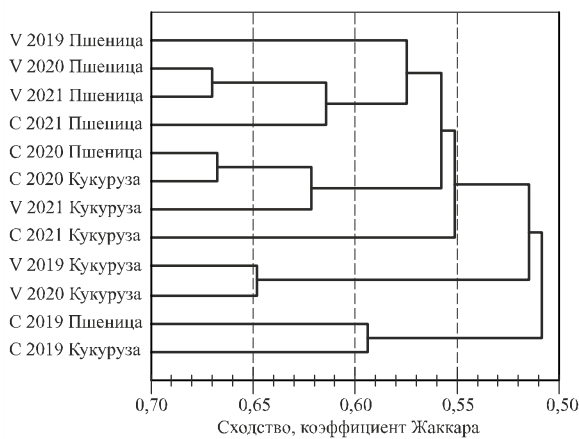


Рис. 1. Дендрограмма сходства агроценозов пшеницы и кукурузы и примыкающих к ним контрольных участков по динамической плотности жуелиц в 2019–2021 гг. Коэффициент Жаккара, метод UPGA. V — вариант, С — контроль.

Fig. 1. Similarity tree of the agroecososes of wheat and corn and adjacent control plots according to the carabid dynamic density in 2019–2021. Jaccard coefficient, UPGA method. V — variant, C — control.

вносят *Pterostichus melanarius*, *P. magus*, *Poecilus punctulatus*, *Harpalus griseus* и *Brosicus cephalotes*. Эти виды предпочитают посеы кукурузы, по сравнению с другими участками. Напротив, избегают

кукурузные участки *Bembidion properans*, *Amara consularis*, *Carabus regalis* и др. По второй компоненте выделились комплексы жуелиц посевов пшеницы, особенно за 2019 и 2020 гг. К видам, предпочитающим пшеницу, можно отнести *Harpalus calceatus*, *Agonum gracilipes*, *Synuchus vivalis*, а избегают её *Pterostichus melanarius* и *P. oblongopunctatus*. По третьей компоненте наиболее обособленными оказались комплексы видов всех участков 2020 г., особенно представлены в них *Calathus melanocephalus*, *Poecilus punctulatus*, *Pterostichus melanarius*, *Anisodactylus signatus* и др.

В комплексе жуелиц исследуемых агроценозов выделено 5 биотопических групп. Виды открытых пространств разделены на лугово-полевые (13 видов), луговые (12 видов) и лугово-степные (7). Лесная группа представлена пятью видами. Оставшиеся пять видов, свойственных как открытым, так и лесным биотопам, отнесены к эвритопной группе. Соотношение представителей групп с учётом обилия (динамической плотности) значительно отличается от качественного состава. Резко преобладает во всех учётах лугово-полевая группа, при этом заметно различие в представленности по годам и почти не выражено — по приуроченности к участкам. В 2019 г. лугово-полевые виды составили 67–73 %, а в 2020 и 2021 гг. — 55–65 %. Луговые виды (более свойственные естественным местообитаниям) составляли в разных учётах от 13 до 25% и были неравномерно распределены как по годам (в 2019 г. представлены слабее, чем в последующие годы), так и по участкам (слабее представлены на посевах кукурузы). Все отмеченные лесные виды немногочисленны, и их суммарная доля не превышает 8 % (табл. 2).

По отношению к режиму увлажнения доминирующее положение среди жуелиц занимали виды, относящиеся к мезофилам — 32 вида (78%), на долю мезоксерофилов и мезогигрофилов приходится 15 и 7% соответственно. Ещё более выражено преобладание мезофилов по численному обилию — 90–95 %.

Спектр жизненных форм в месте проведения исследования представлен классами зоофагов (24 вида) и миксофитофагов (17 видов). При этом 59 % видового и 52–69 % численного обилия собранных жуелиц по пищевой специализации относятся к зоофагам, увеличение доли которых наблюдается на

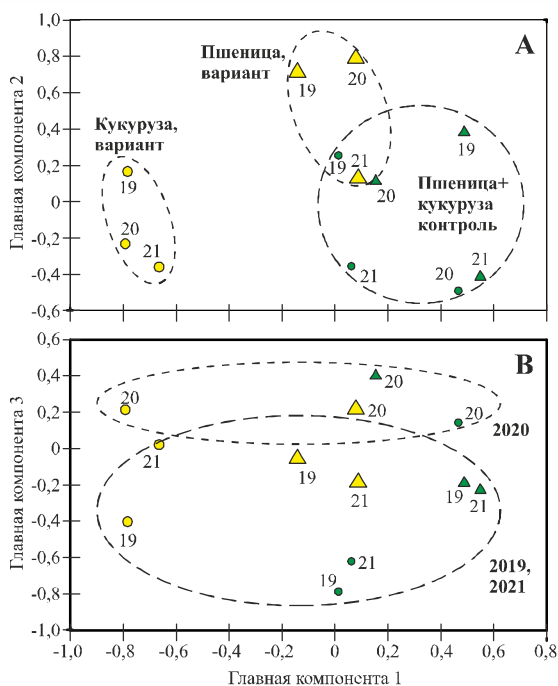


Рис. 2. Распределение агроценозов пшеницы и кукурузы и примыкающих к ним контрольных участков по относительной динамической плотности 29 наиболее многочисленных видов жуелиц в 2019–2021 гг. в пространстве главных компонент 1–2 (А) и 1–3 (В). Треугольники — пшеница, кружки — кукуруза. Крупные жёлтые значки — вариант, мелкие зелёные значки — контроль.

Fig. 2. Distribution of the agroecososes of wheat and corn and adjacent control plots according to the relative dynamic density of the 29 most numerous carabid species in 2019–2021 in the space of principal components 1–2 (A) and 1–3 (B). Triangles are wheat, circles are corn. Large yellow icons — variant, small green icons — control.

посевах кукурузы. Класс миксофитофагов представлен двумя группами жужелиц: геохортобионты гарпалоидные и стратохортобионты. В классе зоофагов отмечены подстилочные (стратобионты-скважники), подстильно-почвенные (зарывающиеся), поверхностно-подстилочные (стратобионты-скважники), геобионты роющие (головачи). Среди данного класса, значительную долю участия заняли: подстильно-почвенные (зарывающиеся) — 42 % и подстилочные (стратобионты-скважники) — 29 % видового обилия.

Обсуждение

Исследованный комплекс жужелиц по таксономическому составу хорошо соответствует типичным агроценозам лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины [Vlasenko, Shtundyuk, 1994; Dudko, Lyubechanskii, 2002; Dudko, Ivanov, 2006; Vlasenko, Ivanov, 2007; Toropova, Marmuleva, 2015]. Также для агроценозов этого региона характерно доминирование жужелиц из родов *Poecilus*, *Harpalus* и, иногда, *Dolichus* [Ivanov, 2007; Toropova, Marmuleva, 2015]. К нетипичным для возделываемых территорий и ранее не встречавшимся в агроценозах можно отнести только один вид, *Pterostichus altainus*, который отмечен почти на всех участках в 2019 и 2020 гг. Этот субэндемичный алтайский вид, свойственный предгорным лесам Северного Алтая, по пойменным лесам Верхнего Приобья проникает на Западно-Сибирскую равнину [Dudko, Lyubechanskii, 2002]. Вероятно, в благоприятные годы этот вид осваивает и безлесные ландшафты, в том числе антропогенно нарушенные.

Комплексы жужелиц агроценозов различных сельскохозяйственных культур, как правило, значительно обособлены от комплексов жужелиц, формирующихся на залежных и целинных землях, и особенно на лесополосах [Guseva, 2018; Guseva, Koval, 2019]. Поэтому, пожалуй, наиболее неожиданным результатом является очень высокое сходство исследованных нами возделываемых и контрольных участков не только по видовому составу, но и по населению жужелиц. Одной из причин такого сходства является специфика региона — Западносибирской лесостепи. Преобладающие здесь луговые ландшафты определяют и состав насекомых, подавляющее большинство из которых относится не к лесной и степной, а именно к луговой группе [Mordkovich, 2010, 2012]. Агрорландшафты лесостепной зоны, физиономически и по микроклиматическим особенностям наиболее сходные с лугами, проявляют по составу герпетобионтных жуков значительное сходство с естественными биотопами. Второй причиной можно считать удачный выбор контрольных участков, примыкающих к соответствующим агроценозам, удаленным от лесополос и имеющих выровненную форму рельефа без рытвин и понижений. Наконец, третьей причиной, вероятно, является ма-

лоинтенсивная технология возделывания исследуемых культур.

Изученные агроценозы и их пограничные целинные территории оказались схожи по видовому составу, однако условия, создаваемые произрастающей культурой, и технология её возделывания влияют на распределение некоторых видов жужелиц [Romankina, 2010]. Влияние посевов кукурузы на посещаемость участка жужелицами оказалось сильнее, чем пшеницы в сравнении с целиной. Влияние кукурузы может быть обусловлено несколькими параметрами. В процессе многократного воздействия на верхние слои почвы (культивация перед посевом и по вегетации) в посевах кукурузы уменьшается плотность и увеличивается пористость (скважность) почвы, что способствует созданию благоприятных микроусловий для почвенно-подстильных стратобионтных видов жужелиц (например, *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger*) [Sharova, Dushenkov, 1986]. Увеличение доли подстильно-почвенной группы на пропашных культурах отмечалось ранее в Московской области [Dushenkov, 1983], в окрестностях Томска [Babenko, Nuzhnykh, 2005] и в других регионах. Напротив, некоторые мелкие представители подстилочной и поверхностно-подстилочной групп (*Calathus erratus*, *Bembidion properans*) избегали посевов кукурузы, возможно, из-за пропашки. Во второй половине лета, при увеличении размеров стеблей кукурузы, значительно возрастает затенённость и уменьшается испаряемость, что также может быть важными причинами специфики энтомокомплекса.

Экологический состав исследованного комплекса жужелиц хорошо отражает специфику ландшафтов возделываемых участков и их окружения. Значительное преобладание видов открытых ландшафтов, в особенности лугово-полевых, при участии луговых и лугово-степных, характерно для большинства агроценозов умеренного пояса [Nuzhnykh, 2004; Budilov, Budilov, 2007]. Низкая доля лесных видов связана с расположением исследуемых участков на удалении от лесных массивов и небольшими размерами последних.

Преобладание мезофильных видов, умеренно требовательных к влаге, в целом типично для агроценозов района исследований [Ivanov, 2007]. Однако их явное доминирование (от 88 до 95%) обусловлено также свойствами выбранных участков и погодными характеристиками сезонов 2018–2021 гг. Отсутствие гигрофилов и низкая доля мезо-гигрофилов, вероятно, связаны с выровненностью участков и отсутствием заметных понижений микрорельефа, а также хорошими дренажными свойствами почвы, препятствующими образованию долговременных луж. Мезо-ксерофильные субаридные виды в лесостепной зоне составляют значительную долю, но их численность невысока, особенно в северной лесостепи. Увеличение доли субаридных видов характерно после ряда засушливых лет [Bespalov et al., 2010].

Чередование же влажных 2018 и 2020 с умеренно засушливыми 2019 и 2021 гг. неблагоприятно для появления в учётах суходобивых видов.

Заключение

Комплекс жуужелиц исследуемых агроценозов типичен для зональных ландшафтов лесостепной зоны юга Западной Сибири. Формирование сообществ идёт главным образом за счёт особей лугово-полевой группы. По отношению к режиму увлажнения доминирующее положение среди жуужелиц занимают виды, относящиеся к мезофилам — 32 вида (78%), на долю мезоксерофилов и мезогигрофилов приходится 15 и 7% соответственно. Ещё более выражено преобладание мезофилов по численному обилию — 90–95%. Высокие индексы попарного сходства по динамической плотности жуужелиц выявлены для всех участков всех лет исследований. Агроценозы и их пограничные целинные территории оказались схожи по видовому составу, однако условия, создаваемые произрастающей культурой, и технологией её возделывания оказывали влияние на распределение некоторых видов жуужелиц. Влияние посевов кукурузы на посещаемость участка жуужелицами оказалось сильнее, чем пшеницы в сравнении с целиной. Использование малоинтенсивной технологии возделывания на протяжении трёх лет не приводило к нарушению устойчивости сообществ жуужелиц. Полученные результаты указывают на отсутствие негативного влияния технологии возделывания умеренной интенсивности на население почвенных беспозвоночных в условиях лесостепной зоны Западной Сибири.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта №20-316-90035.

Литература

Babenko A.S., Nuzhnykh S.A. 2005. [Distribution patterns of predatory Coleoptera entomophages (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) in ecotones of field agroecosystems] // Фитосанитарное оздоровление экосистем. Материалы Второго всероссийского съезда по защите растений (St. Petersburg, December 5–10, 2005). Vol.1. St. Petersburg. P.253–254. [In Russian].

Bespalov A.N., Dudko R.Yu., Lyubchanskii I.I. 2010. Additions to the ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Novosibirsk Oblast: do the southern species spread to the north? // Евразийский энтомологический журнал (Euroasian Entomological Journal). Vol.9. No.4. P.625–628. [In Russian].

Bigon M., Harper D., Townsend K. 1989. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva*. Vol.2. Moscow: Mir. 477 p. [In Russian].

Budilov V.V., Budilov P.V. 2007. *Prostranstvenno-vremennoe raspredelenie karabidofauny (Coleoptera, Carabidae) v agrotsenozakh Srednego Povolzh'ya: Monographia*. Saransk. 134 p. [In Russian].

Cárcamo H.A., Niemalä J.K., Spence J.R. 1995. Farming and ground beetles: effects of agronomic practice on populations and community structure // *The Canadian Entomologist*. Vol.127. No.1. P.123–140.

Chernov Yu.I. 1975. [Synecological main characteristics of soil invertebrates and methods of analysis] // *Metody pochvennozoologicheskikh issledovaniy*. Moscow: Nauka Publ. P.161–215. [In Russian].

Dudko R.Yu., Ivanov E.A. 2006. [New records of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Novosibirskaya oblast] // *Entomologicheskie issledovaniya v Zapadnoi Sibiri. Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva*. Issue 4. Kemerovo. P.15–18. [In Russian].

Dudko R.Yu., Lyubchanskii I.I. 2002. Faunal and zoogeographic analysis of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Novosibirsk Oblast' // *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.1. No.1. P.30–45. [In Russian].

Dudko R.Yu., Bespalov A.N., Zinoviyev E.V., Lyubchanskii I.I. 2018. Changes to the ground beetle (Coleoptera, Carabidae) fauna of the Novosibirskaya Oblast in recent decade // *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.17. No.4. P.293–300. [In Russian].

Dushenkov V. M. 1983. [About the fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Moscow] // *Fauna i ekologiya pochvennykh bespozvochnykh Moskovskoi oblasti*. Moscow: Nauka Publ. P.111–112. [In Russian].

Dushenkov V.M. 1984. [Seasonal dynamics of ground beetle activity in agroecosystems] // *Fauna i ekologiya bespozvochnykh zhivotnykh*. Moscow: MGPI. P.69–76. [In Russian].

Glazko V.I., Glazko T.T. 2010. [Modern directions of “sustainable” intensification of agriculture] // *Izvestiya Timiryazevskoi sel'skokozyaistvennoi akademii*. No.3. P.101–114. [In Russian].

Grigorieva T.G. 1970. [The emergence of self-regulation processes in agrobiocenosis with prolonged monoculture] // *Entomologicheskoe obozrenie*. Vol.49. No.1. P.10–22. [In Russian].

Grigorieva T.G., Zhavoronkova T.N. 1973. [The role of anthropogenic and natural factors in the formation of the trophic structure of wheat agrobiocenosis] // *Entomologicheskoe obozrenie*. Vol.2. No.3. P.489–507. [In Russian].

Guseva O.G. 2018. Distribution of ground beetles of the genus *Poecilus* Bonelli, 1810 (Coleoptera, Carabidae) in the agrolandscape in Northwestern Russia // *Acta Biologica Sibirica*. Vol.4. No.3. P.102–107. [In Russian].

Guseva O.G., Koval A.G. 2008. [Features of complexes of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in agroecosystems of the Leningrad region with different soil conditions] // *Vestnik zashchity rastenii*. No.4. P.3–11. [In Russian].

Guseva O.G., Koval A.G. 2019. [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of agroecosystems of field crops and surrounding biotopes] // *Nauka, proizvodstvo, biznes. Materialy mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii, Almaty, April 4–5 2019*. Vol.1. Almaty. P.241. [In Russian].

Ivanov E.A. 2007. [Features of the formation of carabid fauna in the agroecosystems of the forest-steppe of the Ob River region]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Kraskoyarsk. 19 p. [In Russian].

Kaplin V.G. 2017. [The influence of weather conditions and agrotechnical techniques on the dynamics of the number of imago ground beetle *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera, Carabidae) in spring wheat crops in the forest-steppe of the Middle Volga region] // *Izvestiya Samarskoy gosudarstvennoy sel'skokozyaistvennoy akademii*. No.2. P.18–24. [In Russian].

Khabibullina N.R., Sukhodolskaya R.A. 2014. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) assemblages in agricultural landscapes // *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.13. No.4. P.379–387. [In Russian].

Khomitsky E.E., Zamotailov A.S., Shapovalov M.I. 2015. Attractivity of the organic farming's elements upon the

- carabids (Coleoptera, Carabidae) in a foothill zone of Krasnodar territory // *Nauka: kompleksnye problemy*. No.1. P.41–53.
- Kromp B. 1990. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators in biological and conventional farming in Austrian potato fields // *Biology and Fertility of Soils*. Vol.9. No.2. P.182–187.
- Luzyanin S.V., Dudko R.Yu., Bespalov A.N., Eremeeva N.I. 2015. Biodiversity of carabids (Coleoptera, Carabidae) on coal mining dumps of Kuzbass Region, Kemerovskaya Oblast, Russia // *Evrziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.14. No.5. P.455–467. [In Russian].
- Lynov A.V. 2007. [Ways to increase the number of non-specialized entomophages in agrobiocenoses] // *Vestnik zashchity rastenij*. No.3. P.73. [In Russian].
- Lys J.A., Nentwig W. 1991. Surface activity of carabid beetles inhabiting cereal fields. Seasonal phenology and the influence of farming operations on five abundant species // *Pedobiologia*. Vol.35. No.3. P.129–138.
- Lyubchanskii I.I. 2009. Carabid beetles community of the typical habitats in southern forest-steppe (West Siberia) // *Evrziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.8. No.3. P.315–318. [In Russian].
- Mordkovich V.G. 2010. Are there many ground beetle species (Coleoptera, Carabidae) typical of forests in the timber stand of the West-Siberian forest-steppe? // *Evrziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.9. No.4. P.607–613. [In Russian].
- Mordkovich V.G. 2012. With reference to darkling and ground beetles (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae), are steppe insects abundant in West-Siberian forest steppe? // *Evrziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.11. No.1. P.1–12. [In Russian].
- Nuzhnykh S.A. 2004. [Herpetobiont Coleoptera (Carabidae, Staphylinidae) of agrocenoses of cruciferous crops of the south of the taiga zone of Western Siberia] // *Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Tomsk*. 19 p. [In Russian].
- Nuzhnykh S.A. 2009. [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agrocenosis of spring wheat and the adjacent forest belt in the north of the Kemerovskaya oblast] // *Ekologia, evolyutsia i sistematika zhivotnykh. Materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*. November 17–19, 2009. Ryazan: «Golos Gubernii». P.117–118. [In Russian].
- Renkonen O. 1944. Die Carabiden und Staphylinidenbestände eines Seeufers in SW-Finnland // *Annales entomologici Fennici*. Bd.9. No.10. S.23–31.
- Romankina M.Yu. 2010. [The structure of the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of agrocenoses in the center of the European part of Russia (on the example of the Tambov region)] // *Vestnik Rossijskikh universitetov. Matematika*. Vol.15. No.5. P.1563–1569. [In Russian].
- Rossolimo T.E., Rybalov L.B. 1979. [Thermo- and hygropreferenda of some soil invertebrates in connection with their biotopic distribution] // *Zoologicheskij zhurnal*. Vol.58. No.12. P.1802–1810. [In Russian].
- Sharova I.Kh., Dushenkov V.M. 1986. [Zonal patterns of changing life forms of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in agrocenoses] // *Ekologia zhiznennykh form pochvennykh i nazemnykh chlenistonogikh*. Moscow: MPGI. P.32–38. [In Russian].
- Sharova I.Kh. 1986. *Zhiznennye formy zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae)*. Moscow: Nauka Publ. 360 p. [In Russian].
- Sumarokov A.M. 2001. [Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of winter wheat crops in the northern part of the steppe zone of Ukraine] // *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva*. Vol.9. Nos 1–2. P.216–233. [In Russian].
- Sumarokov A.M. 2003. [Species composition and trophic structure of the fauna of Coleoptera (Insecta: Coleoptera) agrobiocenoses of the Steppe of Ukraine] // *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva*. Vol.11. Nos 1–2. P.188–193. [In Russian].
- Thiele H.U. 2012. *Carabid beetles in their environments: a study on habitat selection by adaptations in physiology and behavior*. New York: Springer Science & Business Media. 372 p.
- Toropova E.Yu., Chulkina V.A., Stetsov G.Ya. 2008. [Pesticides in integrated plant protection] // *Agrokimiya*. No.11. P.29–33. [In Russian].
- Toropova E.Yu., Marmuleva E.Yu. 2015. [Biological diversity of ground beetles in agrocenoses of spring rapeseed in the northern forest-steppe of the Ob region] // *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. No.3. P.599. [In Russian].
- Toropova E.Yu., Sokolov M.S., Glinushkin A.P. 2016. [Induction of soil suppressiveness is the most important factor in limiting the harmfulness of root infections] // *Agrokimiya*. No.8. P.44–55. [In Russian].
- Vlasenko N.G. 2008. [On the issue of agricultural technologies in general and phytosanitary technologies in particular] // *Byulleten' zashchity rastenij*. No.2. P.3–10. [In Russian].
- Vlasenko N.G., Ivanov E.A. 2007. [Ground beetles are indicators of the levels of application of chemicals in winter rye and spring wheat crops] // *Agro XXI*. Nos 1–3. P.16–17. [In Russian].
- Vlasenko N.G., Shtundyuk D.A. 1994. [The effect of pesticides on the community of ground beetles in spring rape crops] // *Agrokimiya*. No.2. P.89–94. [In Russian].
- Voronin A.N., Frolova A.S. 2019. [The influence of various processing systems and fertilizers on the number of macrofauna of the soil] // *Resursosberegayushchie tekhnologii v zemledelii. Materialy IV Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii*. Yaroslavl'. P.24–27.
- Voronkova N.A. 2014. [Biological resources and their importance in preserving soil fertility and increasing the productivity of agrocenoses in Western Siberia]. Omsk: Omsk State Technical University. 188 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 8.4.2022