

УДК 591.532.1 + 573.22 + 595.762.12

В. В. Бригадиренко

Дніпропетровський національний університет

КОНКУРЕНЦІЯ СЕРЕД ЗООФАГІВ ІЗ ШИРОКИМ СПЕКТРОМ ЖИВЛЕННЯ: ДОСЛІДЖЕННЯ НА ПРИКЛАДІ РОДУ *CARABUS*

Проаналізовано можливі причини зменшення чисельності видів роду *Carabus*. Встановлено, що на територіях із високою чисельністю *Carabus* (0,10–0,90 екз./10 пастко-днів) та на ділянках, де чисельність цих турунів на один–два порядки менша, щільність харчових об'єктів і сумарна чисельність мезофауни не відрізняються. Виявлено, що конкурентні відносини серед зоофагів вищих трофічних рівнів менш напружені, ніж серед організмів нижчих трофічних рівнів (продуцентів, консументів першого та другого порядку).

Causes of the species numbers decreasing of the genus *Carabus* have been analysed. It was found, that abundance of paubular objects and total numbers of mesofauna on the plots of the carabid beetles' high abundance (0.1-0.9 spec./10 trap-days) are no different from the sites of the carabids' numbers of one-two orders of magnitude less. The competitive relationships among zoophages of the upper trophic levels are less tense than among organisms of the lower trophic levels (producers, consumers of first- and second-orders)

Вступ

Модель трофічної мережі, описана у нашій попередній роботі [1], ілюструє механізми взаємодії всередині трофічної мережі, що складається з чотирьох трофічних рівнів і включає один вид продуцента, чотири види консументів першого, три види – консументів другого та один вид консумента третього порядку. У роботі встановлено, що розміри хижака повинні відповідати розмірам жертви: зменшення розмірів хижака може відбуватись одночасно із прискоренням темпів його розмноження.

В умовах лісових екосистем степової зони домінують 12 видів турунів роду *Carabus*, значно рідше зустрічаються представники ще 17 видів [25]. Більшість видів роду – традиційні об'єкти колекціонування, яке призводить до суттєвого зменшення чисельності ендемічних видів. Крім цього, популяції турунів зникають під впливом антропогенної трансформації екосистем. Фауна та екологія представників роду вивчена досить добре [5; 7; 8; 12; 24; 25], проте не з'ясовані механізми взаємодії популяцій *Carabus* з іншими компонентами герпетобію. Польові дослідження поширення видів у різних екосистемах не дають змоги виявити причини зменшення чисельності популяцій у природних умовах. Лабораторні дослідження також не дозволяють встановити причини зменшення чисельності *Carabus* в умовах антропогенного тиску [5].

Представники дослідженого роду в основному позбавлені крил (лише для деяких видів описаний криловий поліморфізм), тому більшість міграцій здійснюється ними по поверхні ґрунту [13; 20; 25]. Збір цих комах методом ручного розбирання підстилки показує дуже невелику їх абсолютну чисельність (0,001–0,08 екз./м²). Збір із використанням ґрунтових пасток відображає значну участь видів роду *Carabus* у процесах трансформації органічної речовини в лісових екосистемах [3; 4; 17; 25]. Інколи в умовах різних типів лісу у Дніпропетровській області у пастках *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, *C. cancellatus* Illiger, 1798 або *C. marginalis* Fabricius, 1794 складають 50–95 % від сумарної біомаси безхребетних тварин.

Аналізуючи можливі причини зменшення чисельності видів роду *Carabus*, можна сформулювати основні причини цього процесу:

- збільшення чисельності ворогів (хижаків, паразитів, хвороб);
- зменшення чисельності кормових об'єктів або посилення конкуренції з іншими компонентами герпетобіої за кормові об'єкти;
- прямий чи опосередкований антропогенний тиск на окремі стадії розвитку турунів (хімічне забруднення середовища, механічне руйнування підстилкового шару, побудова штучних бар'єрів, що перешкоджають переміщенню особин, тощо).

Більшість дослідників не приділяли достатньої уваги конкуренції за кормові об'єкти [16; 19; 21; 23; 28]. Мета даної роботи – проаналізувати можливі причини, що викликають зменшення чисельності видів роду *Carabus* в умовах лісових екосистем степової зони України, встановити, чи існує вплив внутрішньородової конкуренції на їх чисельність.

Матеріал і методи досліджень

Збір безхребетних тварин проводили на Присамарському міжнародному біосферному стаціонарі ім. О. Л. Бельгарда (Новомосковський район Дніпропетровської області) у 2001–2005 роках. Детальна фізико-географічна та геоботанічна характеристика району збору матеріалу наведена у роботах співробітників Комплексної експедиції ДНУ з дослідження лісів степової зони [6; 9–11]. Проаналізовано співвідношення різних таксономічних груп підстилкової мезофауни на 36 пробних ділянках в умовах Самарського бору та прилеглих плакорних і байрачних лісових масивів природного та штучного походження. Збір безхребетних проведено за стандартними методами ґрунтово-зоологічних досліджень [8] з використанням ґрунтових пасток. Зважували безхребетних тварин на торзійних вагах ВТ-500 з точністю до 0,5 мг. Середню суху вагу особин визначали для 10–20 особин кожного виду (намагаючись дотримуватись рівного співвідношення між самцями та самками). У роботі застосовано методи імітаційного моделювання, запропоновані нами раніше [1; 2], використано дані власних лабораторних і польових досліджень біології розвитку видів роду *Carabus*, а також літературні відомості [25].

Результати та їх обговорення

В умовах лісів степової зони України домінують чотири види роду. Середня суха вага *Carabus* (*s. str.*) *granulatus* Linnaeus, 1758 становить 101 мг, *C. (Autocarabus) cancellatus* Illiger, 1798 – 271 мг, *C. (Tomocarabus) convexus* Fabricius, 1775 – 84 мг, а *C. (T.) marginalis* Fabricius, 1794 – 103 мг. Види належать до однієї розмірно-вагової групи, живляться однаковими видами безхребетних тварин. Вказані види турунів домінують серед зоофагів підстилкового біогеогеографічного горизонту. В умовах лісових екосистем степової зони ними живляться хребетні тварини (амфібії, комахоїдні та хижі ссавці, комахоїдні птахи, рідше рептилії); інші групи безхребетних тварин не полюють на види роду *Carabus* через їх великі розміри та міцні хітинові покриви.

Види роду *Carabus* описані в літературі як широкі поліфаги [5; 25]. У лабораторних умовах вони вживають у їжу майже будь-які типи тваринних кормів, включаючи й мертві організми. За нашими даними, більшість видів даного роду майже безвибірково живиться усіма компонентами герпетобіої, віддаючи перевагу видам із середніми розмірами (зрідка зустрічається живлення особинами, що перевищують власні розміри турунів), м'якими та середніми за щільністю покривами (майже не вживають види із твердими покривами – *Julidae*, *Isopoda*, *Silphidae*, *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), *P. melanarius* (Illiger, 1798), *P. oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774)).

Якщо конкуренція між видами роду *Carabus* у природних лісових екосистемах відсутня (тобто види не повністю використовують власні харчові ресурси), то на ділянках з їх високою та низькою щільністю чисельність основних компонентів раціону не повинна відрізнятися. В умовах Самарського бору на пробних площах, де чисельність видів роду *Carabus* удесятеро вища порівняно з фоновими значеннями (табл.), чисельність основних компонентів раціону, так само як і сумарна чисельність герпетобію, достовірно не відрізняються. Не зареєстровано також достовірних відмінностей за чисельністю видів, якими туруни даного роду не живляться.

Таблиця

**Залежність чисельності видів роду *Carabus*
від складу герпетобію лісових екосистем Самарського бору**

Характеристика	Пробні площі з високою чисельністю видів роду <i>Carabus</i> (0,10–0,90 екз./10 пастко-діб, $n = 11$)	Пробні площі з низькою чисельністю видів роду <i>Carabus</i> (0,01–0,10 екз./10 пастко-діб, $n = 14$)	Пробні площі, на яких види роду <i>Carabus</i> відсутні ($n = 11$)	F ($F_{кр}=3,28$)	p
Чисельність компонентів раціону, що рідко вживаються в їжу видами роду <i>Carabus</i> , екз./10 пастко-діб	$9,6 \pm 2,7$	$11,3 \pm 10,9$	$11,8 \pm 18,9$	0,09	0,91
Чисельність основних компонентів раціону видів роду <i>Carabus</i> , екз./10 пастко-діб	$9,1 \pm 4,9$	$8,1 \pm 10,9$	$4,3 \pm 3,5$	1,28	0,29
Сумарна чисельність герпетобію, екз./10 пастко-діб	$18,7 \pm 4,7$	$19,4 \pm 14,1$	$16,1 \pm 18,2$	0,19	0,82
Співвідношення чисельності груп герпетобію, що вживаються в їжу, та тих, що не вживаються	$1,1 \pm 0,7$	$1,4 \pm 1,9$	$0,7 \pm 0,5$	0,77	0,47

Відсутність впливу зоофага на чисельність кормових об'єктів можна пояснити наявністю двох механізмів:

– багаторівневою системою регуляції у складі герпетобію, коли види або багатовидові комплекси, на які зоофаг здійснює основний трофічний тиск, заміщуються іншими;

– вираженими вертикальними зв'язками у просторовій структурі лісового біогеоценозу (частину раціону видів роду *Carabus* складають безхребетні, що живуть у травостой, кронах дерев або ґрунті й опиняються у підстилці випадково чи на короткий проміжок часу).

Види роду *Carabus* можуть частково чи повністю заміщуватись чотирма найбільшими за розмірами та наймасовішими видами турунів (*Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798), *P. niger* (Schaller, 1783), *P. oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774)), що найчастіше спостерігається на ділянках із вираженою антропогенною трансформацією. Дані види мають розвинену другу пару крил (або у них виражений криловий диморфізм), що дозволяє здійснювати переміщення на великій відстані.

У лісових екосистемах степової зони України види роду *Carabus* рідко досягають такої чисельності, щоб конкурувати між собою. Це відбувається внаслідок формування механізмів переключення харчового навантаження з одного компонента раціону на інший під впливом виїдання першого зоофагами нижчого рівня (дрібними турунами, стафілінідами, літобідами, павуками тощо).

Зміна середовища існування поблизу населених пунктів викликає зменшення видового різноманіття [14; 15; 18; 26; 27]. Комплекси підстилкових безхребетних зазнають ефекту ізоляції та фрагментації їх популяцій [22]. За даними В. Weller та J. U. Ganzhorn [28], у центрі м. Гамбург кількість видів турунів достовірно змінювалась залежно від рівня ізоляції біотопів з 10–16 до 7–8 видів. Проте залежності між кількістю видів родини та площею екосистеми не виявлено (при площах обстежених лісових екосистем від 3 до 160 га).

В умовах міста лісові біоценози виступають аналогами островів (природного чи штучного походження). При цьому видовий склад карабідофауни досить різко збіднюється. Кількість видів у подібних «острівних» умовах залежить від часу існування угруповання. За складністю будови трофічної мережі такі екосистеми майже ніколи не досягають рівня великих за площею та неоднорідних за типологічним складом лісових масивів. Причиною цього явища виступає руйнування екологічних ніш для видів, що перебувають на вершині екологічної піраміди. У герпетобії роль таких видів виконують великі за розмірами тіла, переважно безкрилі види турунів, які належать, за системою життєвих форм І. Х. Шарової, до зоофагів епігеобіонтів ходячих великих [12]. До цієї життєвої форми належать переважно туруни роду *Carabus*. Особини цих видів можуть мігрувати по поверхні землі на значні відстані (10–50 м за добу), перерозподіляючи трофічне навантаження на різні екосистеми і цим самим утворюючи міжбіогеоценотичні зв'язки.

Результати наших досліджень підтверджуються відомостями інших авторів [15; 16] про те, що в сильно порушених екосистемах кількість крупних за розмірами видів турунів зменшується сильніше порівняно з дрібними видами.

Таким чином, явища внутрішньо- та міжвидової конкуренції, які максимальної інтенсивності набувають серед автотрофів, досить обмежено проявляються серед гетеротрофних організмів і зазвичай відсутні на вершині екологічної піраміди. Конкуренція більше виражена серед продуцентів і консументів першого та другого порядку.

Висновки

На верхніх щаблях трофічної піраміди міжвидова конкуренція проявляється не так інтенсивно, як на нижніх. Серед підстилкових зоофагів вищих порядків, в умовах природних лісових екосистем, представлених видами роду *Carabus*, пряма трофічна конкуренція відсутня. Обмеження чисельності чи зникнення цих видів у містах і штучних насадженнях, які перебувають під впливом інтенсивного антропогенного тиску, спричинене перш за все руйнуванням харчової бази та накопиченням поліютантів у організмі цих комах.

Робота виконана за рахунок бюджетних коштів МОН України, наданих як грант Президента України GP/F11/0093 для підтримки наукових досліджень молодих учених.

Бібліографічні посилання

1. **Бригадиренко В. В.** Исследование функционирования трофических сетей методами имитационного моделирования // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Д: Вид-во ДНУ, 2005. – Вип. 13, т. 2. – С. 24–38.
2. **Бригадиренко В. В.** Имитационное моделирование популяций при исследовании разнообразия энтомофауны // Экология и ноосферология. – 2005. – Т. 16, № 1. – С. 89–100.
3. **Булохова Н. А.** Видовой состав и структура доминирования жуков (Coleoptera, Carabidae) в луговых экосистемах на юго-западе России (Брянская обл.) // Энтомологическое обозрение. – 1995. – Т. 74, № 4. – С. 758–763.

4. **Воронин А. Г.** Экологические группы жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) лесной зоны Среднего Урала // Экология. – 1995. – № 4. – С. 311–316.
5. **Грюнталь С. Ю.** Особенности пищевых связей лесных жужелиц родов *Carabus* и *Cychrus* / С. Ю. Грюнталь, Т. К. Сергеева // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68, № 1. – С. 45–51.
6. **Дубина А. А.** О функциональных взаимосвязях подстилки с другими компонентами естественного лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: ДГУ, 1985. – Вып. 16. – С. 70–75.
7. **Иняева З. И.** Враги жужелиц // Энтомологическое обозрение. – 1964. – Т. 43, № 3. – С. 553–567.
8. **Крыжановский О. Л.** Жуки подотряда *Adephaga*: сем. *Rhysopidae, Trachypachyidae*; сем. *Carabidae* (вводн. часть, обзор фауны СССР). – Л.: Наука, 1983. – 341 с.
9. **Тарасов В. В.** Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 275 с.
10. **Травлев А. П.** Присамарский международный биосферный стационар – мониторинг биологического разнообразия и опустынивания биогеоценозов степной зоны Украины // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Д.: ДГУ, 1997. – С. 4–10.
11. **Цветкова Н. Н.** Особенности миграции органо-минеральных веществ в лесных БГЦ степной Украины. – Днепропетровск: ДГУ, 1992. – 236 с.
12. **Шарова И. Х.** Жизненные формы имаго жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) // Зоологический журнал. – 1974. – Т. 53, № 5. – С. 692–709.
13. **De Vries H. H.** Ground beetle species in heathland fragments in relation to survival, dispersal and habitat preference / H. H. De Vries, P. J. Den Boer, T. S. Van Dijk // Oecologia. – 1996. – Vol. 107. – P. 332–342.
14. **Den Boer P. J.** Fluctuations on density and survival of carabid populations // Oecologia. – 1985. – Vol. 67. – P. 322–330.
15. **Effects of habitat type** and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles / S. Blake, G. N. Foster, M. D. Eyre, M. L. Luff // Pedobiologia. – 1994. – Vol. 38. – P. 502–512.
16. **Effects of land disturbance** and stress on species traits of ground beetle assemblages / I. Ribera, S. Doledec, I. S. Downie, G. N. Foster // Ecology. – 2001. – Vol. 82. – P. 1112–1129.
17. **Insects** in fragmented forests: a functional approach / R. K. Didham, J. Ghazoul, N. E. Stork, A. J. Davis // Trends in Ecology and Evolution. – 1996. – N 11. – P. 255–260.
18. **Intraspecific** body size differentiation in species assemblages of the carabid subgenus *Ohomopterus* in Japan / T. Sota, Y. Takami, K. Kubota et al. // Population Ecology. – 2000. – Vol. 42. – P. 279–291.
19. **Kotze D. J.** Species decline – but why? Explanations of carabid beetle (*Coleoptera, Carabidae*) declines in Europe / D. J. Kotze, R. B. O'Hara // Oecologia. – 2003. – Vol. 135. – P. 138–148.
20. **Niemela J.** Carabid beetles (*Carabidae*) and habitat fragmentation: a review // European Journal of Entomology. – 2001. – Vol. 98. – P. 127–132.
21. **Pfiffner L.** Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders – a paired farm approach / L. Pfiffner, H. Luka // Basic and Applied Ecology. – 2003. – N 4. – P. 117–127.
22. **Saunders D. A.** Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review / D. A. Saunders, R. J. Hobbs, C. R. Margules // Conservation Biology. – 1991. – N 5. – P. 18–32.
23. **Sustec Z.** Changes in representation of carabid life forms along an urbanization gradient (*Coleoptera, Carabidae*) // Biologia (Bratislava). – 1992. – Vol. 47. – P. 417–430.
24. **The Carabidae (Coleoptera)** of Fennoscandia and Denmark / C. H. Lindroth, F. Bangsholt, R. Baranowski et al. // Fauna Entomologica Scandinavica. – 1985. – Vol. 15, p. 1. – 495 p.
25. **The genus Carabus** in Europe / Ed. H. Turin, L. Penev, A. Casale. – Sofia-Moscow: Pensoft, 2003. – 512 p.