

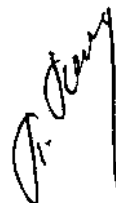
На правах рукописи

ПЕТРОВ Петр Николаевич

**ВОДНЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ ПОДТРЯДА АДЕРНАГА
(COLEOPTERA) УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

специальность 03.00.09 - энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Москва - 2004

Работа выполнена на кафедре энтомологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор
Р.Д. Жантиев

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
А.Г. Пономаренко

доктор биологических наук
Н.Б. Никитский

Ведущее учреждение:

Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится 26 апреля 2004 г. в 15 ч 30 мин на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу:

119992, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет.

E-mail: pyotr_petrov@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан 25 марта 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук



Л.И. Барсова

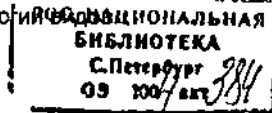
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga (иначе называемые Hydraderphaga) представлены в фауне России семействами: Halipilidae (плавунчики), Gyrinidae (вертячки) Noteridae (толстоусы) и Dytiscidae (плавунцы). Виды этой группы играют существенную роль в экосистемах и составляют неперенный элемент животного населения водных объектов любого типа. Личинки и имаго Hydraderphaga питаются пресноводными беспозвоночными, рыбами, амфибиями, а также некоторыми водными растениями.- Многие виды плавунцов и вертячек поедают личинок кровососущих комаров. Водные Aderphaga — один из объектов питания пресноводных рыб, амфибий, водоплавающих и околоводных птиц. Некоторые виды семейства Dytiscidae имеют большое практическое значение. Это, прежде всего, вредители рыбного хозяйства, уничтожающие молодь рыб и поедающие рыбу, пойманную в сети.

Фауна Hydraderphaga многих территорий России изучена сравнительно слабо. Единственная монография, посвященная фауне водных жесткокрылых подотряда Aderphaga России и сопредельных стран (бывшего СССР), вышла полвека назад и на сегодня во многом устарела. Урал и Западная Сибирь составляют в отношении изученности фауны водных Aderphaga наиболее обширное белое пятно на карте России. В то время как фауне и экологии представителей Halipilidae, Gyrinidae, Noteridae и Dytiscidae отдельных территорий европейской части страны, Восточной Сибири и Дальнего Востока посвящен ряд относительно недавних исследований, в литературе последних десятилетий нет ни одной подробной специальной работы по фауне этих семейств какого-либо из регионов Урала и Западной Сибири. Нет также ни одного современного исследования, в котором имеющаяся информация о распространении видов водных Aderphaga на территории Урала и Западной Сибири - была бы обобщена и проанализирована. В этом состоит одна из причин неполноты картины распространения многих видов Hydraderphaga Палеарктики.

В работах, посвященных экологии водных Aderphaga, содержится большой объем сведений о местообитаниях и других экологических особенностях видов, но обобщения подобных данных в литературе почти отсутствуют. Это относится к проблемам классификации местообитаний, биотопической специализации видов, сравнительного анализа состава и структуры сообществ различных водных объектов, а также изменения населения Hydraderphaga в ходе сукцессии водоемов. Остается открытым вопрос о пространственном распределении водных Aderphaga, в частности, по профилю литорали и прибрежной зоны водоемов. Водные Aderphaga - одна из немногих групп насекомых, удельная биомасса представителей которых в высоких широтах не ниже, чем в умеренном поясе. Естественно предположить, что арктические и арктобореальные виды обладают определенной совокупностью адаптивных признаков, позволяющих этим видам существовать в условиях Крайнего Севера. Вопрос о специфических адаптациях таких видов Hydraderphaga до сих пор почти не обсуждался в литературе.

Остается ряд открытых вопросов и в области морфологии Hydraderphaga. Так, линейные размеры представителей различных видов Hydraderphaga могут отличаться в десятки раз, и большинство местообитаний водных Aderphaga населены представителями неперекрывающихся размерных классов. В литературе, посвященной экологии наземных жесткокрылых подотряда Aderphaga, есть ряд примеров успешного использования классификации по линейным размерам, но применительно к водным Aderphaga этот подход никогда не практиковался. Вместе с тем, его использование, несомненно, должно способствовать пониманию структуры сообществ водных Aderphaga и особенностей экологии.



Цель настоящей работы - изучение фауны водных жесткокрылых подотряда Aderphaga Урала и Западной Сибири, анализ зоогеографической структуры фауны и исследование особенностей экологии данной группы.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Установить видовой состав семейств Haliplidae, Gyrinidae, Noteridae и Dytiscidae Урала и Западной Сибири;

2. Разработать классификацию ареалов водных жесткокрылых подотряда Aderphaga фауны Урала и Западной Сибири; провести анализ зоогеографического состава Hydradephaga исследуемого региона, сравнить закономерности распространения водных Aderphaga с закономерностями распространения других насекомых;

3. Исследовать биотопическую специализацию видов Hydradephaga Урала и Западной Сибири; сравнить сообщества Hydradephaga однотипных водных объектов в различных климатических поясах; изучить изменения состава и структуры сообществ, происходящие в ходе сукцессии водоемов; исследовать особенности пространственного распределения водных Aderphaga;

4. Выявить комплекс адаптации водных Aderphaga к условиям Крайнего Севера;

5. Разработать систему разделения видов Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири на размерные классы и проанализировать связь размерных классов с экологией исследуемой группы.

Научная новизна. Впервые обобщены и проанализированы все имеющиеся данные о фауне водных жесткокрылых подотряда Aderphaga одной из наименее изученных в фаунистическом плане территорий России - Урала и Западной Сибири. На Урале впервые отмечены 17 видов, из них два - новые для Европы; в Западной Сибири впервые отмечены 11 видов, из них семь новых для Сибири, из которых один - новый для России и один - новый для Папеарктики. Один из обнаруженных на Урале и в Западной Сибири видов - новый для науки.

Впервые исследована зоогеографическая структура фауны водных Aderphaga Урала и Западной Сибири. Разработана классификация ареалов водных Aderphaga данного региона, основанная на представлении о зоогеографических барьерах. Показано, что фауна северных районов исследуемой территории значительно богаче голарктическими видами, чем фауна южных районов.

Впервые проанализирован характер биотопической приуроченности видов водных Aderphaga Урала и Западной Сибири. Показано, что виды, близкие таксономически, обычно обладают сходными биотопическими предпочтениями. Впервые изучен комплекс адаптации видов водных Aderphaga, обитающих в высоких широтах. Показано, что к основным адаптациям относятся особенности пищевой специализации, характер жизненного цикла и редукция способности к полету.

Впервые разработана классификация водных Aderphaga по линейным размерам. Показано, что виды семейства Dytiscidae исследуемой территории относятся к трем обособленным размерным классам, причем представители каждого из классов характеризуются определенным типом пищевой специализации.

Теоретическая и практическая ценность работы. Полученные данные о распространении видов водных Aderphaga в пределах Урала и Западной Сибири значительно дополняют и уточняют картину многих ареалов. Проведенный анализ зоогеографической структуры фауны позволяет использовать имеющиеся данные об ареалах Hydradephaga в различных зоогеографических исследованиях.

Данные о биотопической приуроченности видов Hydradephaga важны для исследования роли этой группы в экосистемах континентальных водоемов и водотоков, а также для выявления характера и степени антропогенного воздействия на экосистемы, т.е. для биоиндикации состояния водных объектов. Проведенный анализ комплекса адаптации водных Aderphaga к условиям высоких широт дополняет представления о преобразовании биоты в экстремальных условиях. Разделение водных Aderphaga на размерные классы позволяет детальнее учитывать роль видов в трофических цепях при изучении состава и структуры пресноводных экосистем.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на II (XII) Всероссийском совещании по почвенной зоологии «Биоразнообразию и жизнь почвенной системы» (Москва, 1999), XXI International Congress of Entomology (Iguassu Falls, Brazil, 2000), I Всероссийском симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым (Воронеж, 2000), Научной конференции, посвященной 80-летию Каневского природного заповедника (Канев, Украина, 2003) и II Всероссийском симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым (Воронеж, 2003). По теме диссертации автором опубликовано 5 работ, из них 1 статья, 3 - материалы конференций, 1 - тезисы доклада на конференции.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, семи глав, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 187 страницах машинописного текста, включает 11 рисунков и 16 таблиц. Список литературы содержит 314 источников, в том числе 173 на иностранных языках

Автор глубоко признателен своему научному руководителю, профессору Р.Д. Жантиеву (кафедра энтомологии МГУ). За предоставленные материалы, консультации и помощь в работе автор благодарен Н.Б. Никитскому (Зоологический музей МГУ), А.Г. Кирейчуку и А.К. Чистяковой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), А.Г. Пономаренко и С.А. Кузьминой (Палеонтологический институт РАН, Москва), Т.Р. Андреевой (Зоологический музей МГУ), В.Ю. Савицкому (кафедра энтомологии МГУ), К.В. Макарову (Московский педагогический государственный университет), А.В. Толстикovu (Тюменский государственный университет), П.С. Ситникову (Тюменский областной краеведческий музей), В.Н. Ольшвангу, Е.В. Зиновьеву, Н.Г. Ерохину и А.И. Ермакову (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург), Е.К. Роговцовой (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), А.О. Беньковскому и О.Л. Макаровой (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва), А.А. Прокину (Воронежский государственный университет), С.В. Дедюхину (Удмуртский государственный университет, Ижевск), И.А. Солодовникову (Витебский государственный университет), Л.В. Егорову (Чувашский государственный педагогический университет), Т.Ю. Фединой (Tufts University, Boston, USA), Д. Тельнову (Рига), А.Б. Рывину (Москва) и Р.В. Филимонову (Санкт-Петербург). Полевые работы автора были успешно проведены благодаря помощи и поддержке Л.Я. Пагис (Москва), Д.Ю. Тишечкина (кафедра энтомологии МГУ), Ф.Н. Петрова, А.М. Кисленко и Г.Б. Здановича (Специализированный природно-ландшафтный и историко-археологический центр «Аркаим», Челябинск) и В.Г. Штро (Экологический научно-исследовательский стационар Института экологии растений и животных УрО РАН, Лабьгнганги). Автор признателен специалистам по Hydradephaga, чьи консультации и содействие помогли выполнению настоящей работы: Андерсу Нильссону (A.N. Nilsson, University of Umeå, Umeå, Sweden), Хансу Фери (H. Fery, Berlin, Germany), Бернарду ван Вонделу (B.J. van Vondel, Hendrik Ido Ambacht, The Netherlands) и Е.В. Шавердо (Институт зоологии НАН Беларуси, Минск).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Система и филогения Hydradephaga

К подотряду Aderphaga относят десять рецентных семейств (Beutel, 1995; Ribera et al., 2002): Rhysodidae, Carabidae, Trachypachidae, Haliplidae, Gyrinidae, Noteridae, Amphizoidae, Aspidytidae, Hygrpbidae и Dytiscidae. Семейства Rhysodidae, Carabidae и Trachypachidae объединяют в группу Geaderphaga (наземные Aderphaga), остальные семь семейств - в группу Hydradephaga (водные Aderphaga). Филогения подотряда Aderphaga обсуждается в ряде современных работ (Пономаренко, 1977; Evans, 1982; Kavanaugh, 1986; Kirejtshuk, 1992; Beutel, 1997; Ponomarenko, 2002).

В настоящей работе принята система водных Aderphaga наиболее авторитетных современных авторов (Nilsson, 2001, 2003a, 2003b, 2003c; Mazzoldi, 2003; Vondel, 2003).

1.2. Фауна Hydradephaga Урала и Западной Сибири

Первое обобщение разрозненных данных по фауне Hydradephaga Урала и Западной Сибири содержится в каталоге водных жуков России В.И. Мочульского (Motschulsky, 1853), основанном на литературных источниках и на материалах коллекции самого Мочульского. Первым автором, опубликовавшим качественную и подробную сводку по фауне Hydradephaga ряда территорий Урала и Западной Сибири был Йон Сальберг (Sahlberg, 1880). Каталог жесткокрылых Сибири (Heyden, 1880-1881) с тремя дополнениями (Heyden, 1893, 1896, 1898) обобщает почти все опубликованные до конца XIX века данные по распространению жуков Сибири. В серии «Фауна СССР» была издана монография ФА Зайцева (1953), посвященная водным Aderphaga СССР. В этой работе для территории Урала и Западной Сибири указан 151 вид Hydradephaga. Характеристики распространения видов в «Фауне» Зайцева очень кратки. Ареалы сибирских видов описаны в таких терминах, как «Сибирь» или, в лучшем случае, «Западная Сибирь». В большинстве других работ, содержащих сведения о фауне Hydradephaga Урала и Западной Сибири, указано лишь немного видов. Определения, на которых основаны такие указания, произведены в основном неспециалистами и часто не вызывают доверия.

1.3. Зоогеография Hydradephaga

Есть только одна работа, в которой проведен анализ зоогеографической структуры российской фауны Hydradephaga (Зайцев, 1953). Основой последующих зоогеографических построений неизменно служила классификация ареалов Зайцева. Ряд недостатков этой классификации и большой объем новых данных о распространении видов делают актуальной задачу разработки новой классификации ареалов Hydradephaga.

1.4. Биология Hydradephaga

1.4.1. Местобитания Hydradephaga

Взрослые Hydradephaga - преимущественно эпинейстонные (Gyrinidae) и нектонные (все остальные семейства) организмы. Личинки почти всех Hydradephaga - водные, но окукливание осуществляется на суше и стадия куколки проходит в почве у представителей всех семейств, кроме Noteridae (окукливание в подводных коконах). В ряде работ обсуждается биотопическая приуроченность видов Hydradephaga к водным объектам определенного типа. Нет общепринятой классификации водных объектов как местобитаний Hydradephaga; в настоящей

работе для анализа биотопической приуроченности видов за основу взята одна из наиболее обоснованных классификаций водных объектов (Nilsson, 1986).

1.4.2. Жизненные циклы и фенология Hydradephaga

Схема жизненных циклов лучше всего разработана для североевропейских видов семейства Dytiscidae (Nilsson et Holmen, 1995; Шавердо, 2000). Выделяют пять типов жизненного цикла, различающихся длительностью, сезоном откладки яиц и зимующей стадией.

1.4.3. Питание Hydradephaga

Представители семейств Noteridae и Dytiscidae на стадии имаго питаются как животными организмами, так и растениями (Deding, 1988). По-видимому, некоторым представителям обоих семейств на имагинальной стадии свойственна также детритофагия; личинки обычно зоофаги (Nilsson et Holmen, 1995). Имаго Haliplidae питаются как водорослями, так и некоторыми беспозвоночными животными; личинки, по-видимому, делятся на две группы - питающихся нитчатыми зелеными и харовыми водорослями (Seeger, 1971a, 1971b, 1971c). Пищей имаго Gyrimidae служат упавшие на поверхность воды насекомые, а пищей личинок - бентосные беспозвоночные (Holmen, 1987).

1.5. Роль Hydradephaga в экосистемах водоемов

Роль питания Hydradephaga растениями и детритом, по-видимому, не столь важна для экосистем, как роль некоторых других растительноядных и детритоядных беспозвоночных. Взаимодействие водных Adephegа как хищников с различными видами жертв, напротив, играет в экосистемах большую роль (Сафонов, 1951; Дексбах, 1954; Arts et al., 1981; Brodie et Formanowicz, 1981). В небольших и временных водоемах Hydradephaga нередко составляют высшую ступень трофической пирамиды. В более крупных и постоянных водных объектах обычно присутствуют хищники, питающиеся водными Adephegа - птицы, рыбы и некоторые беспозвоночные (Калинин, 1983; Nilsson et Holmen, 1995; Nilsson, 1996; Роговцова, 1998).

1.6. Hydradephaga в условиях антропогенного загрязнения среды

Антропогенное загрязнение влияет на водных Adephegа больше, чем на многих других пресноводных беспозвоночных. В литературе проблема влияния антропогенного загрязнения на водных Adephegа обсуждалась неоднократно (Мороз и Лопатин, 1980; Федоров, 1998, 2000; Федоров и Брехов, 2002). В ряде работ утверждается, что о высоком уровне антропогенного загрязнения свидетельствует наличие в водоеме определенных видов Hydradephaga (Мороз и Лопатин, 1980; Федоров и Брехов, 2002). По нашему мнению, о загрязнении водоема лучше свидетельствует отсутствие в нем видов Hydradephaga, приуроченных к незагрязненным местообитаниям.

1.7. Морфология имаго Hydradephaga

1.7.1. Полиморфизм имаго Hydradephaga

У большого числа видов водных Adephegа наблюдается половой диморфизм и диморфизм скульптуры переднеспинки и надкрылий самок (Зайцев, 1953; Holmen, 1987; Nilsson et Holmen, 1995).

1.7.2. Индивидуальная изменчивость у имаго Hydradephaga

Индивидуальная изменчивость внешнего строения имаго некоторых видов водных Adephegа настолько значительна, что затрудняет определение видовой принадлежности особей и ставит под сомнение статус близких форм (как разных видов или форм одного вида). Есть примеры успешного использования анализа изменчивости внешнего строения имаго Hydradephaga для решения частных таксономических задач (Nilsson, 1987; Lundmark et al., 2001).

Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследования

Район исследования настоящей работы - Урал и Западная Сибирь - включает ряд природных зон, от арктических тундр до северных степей, и состоит из горных и равнинных территорий. О положении южной границы Западной Сибири в восточной ее части есть разногласия. В настоящей работе под Западной Сибирью понимается территория Западно-Сибирской равнины и Алтайско-Салаирской горной страны.

2.1. Климат района исследования

Климат Урала - типичный горный; осадки распределяются неравномерно не только по областям, но и в пределах каждой области. Западно-Сибирская равнина - территория с суровым континентальным климатом; в меридиональном направлении его континентальность увеличивается намного менее резко, чем на Русской равнине. Климат горных районов Западной Сибири менее континентальный, чем климат Западно-Сибирской равнины.

2.2. Рельеф и ландшафты района исследования

В северной половине Урала в вершинной части горных хребтов развиты альпийские формы рельефа и моренные образования на склонах и понижениях. В южной половине Урала нет ни альпийских форм рельефа, ни ледниковых отложений. В предгорьях Урала четко выражена широтная зональность. Равнинный рельеф большей части Западной Сибири обуславливает прекрасно выраженную зональность типов ландшафтов. Относительно состояния юга Западно-Сибирской равнины во время оледенений нет единого мнения: либо ледник перекрывал сток рек в Карское море, и в центре равнины располагалось огромное пресное озеро (Krinner et al.. 2004), либо сплошной ледниковой плотины не было, и сохранялся свободный сток западносибирских рек на север (Астахов, 1993). В южных горах Западной Сибири хорошо выражена высотная зональность.

2.3. Водные объекты района исследования

Картина водных объектов района исследования достаточно разнородна. В пределах изучаемого региона можно выделить три крупных гидрографических области, соответствующих Уралу, Западно-Сибирской равнине и южным горам Западной Сибири.

Глава 3. Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили имаго и личинки водных жесткокрылых подотряда Aderphaga, собранные автором в 1997-2002 годах в различных районах Урала и Западной Сибири, имаго жесткокрылых, собранные Т.Р. Андреевой, П.С. Ситниковым, А.В. Толстиком, А.Б. РЫБКИНЫМ, А.О. Беньковским, С.А. Кузьминой, Е.К. Роговцовой, Е.В. Зиновьевым, А.И. Ермаковым, Л.В. Егоровым, К.Е. Довгаило и Т.Ю. Феединой и переданные автору на определение, а также коллекции Зоологического музея МГУ, Зоологического института РАН, кафедры энтомологии МГУ, Тюменского областного краеведческого музея, Палеонтологического института РАН, Института экологии растений и животных УрО РАН и Московского педагогического государственного университета.

Основные сборы автора проведены в следующих районах: юг Тюменской области (июнь-июль 1997 и 1998 гг.); окрестности г. Челябинска (август-сентябрь 1997 г., сентябрь 1998 г., август 1999 г., июнь 2000 г., июнь-июль 2001 г.); юг Челябинской области (август 1998 г., июнь 2001 г., июнь-июль 2002 г.); окрестности Телецкого озера (июль 1999 г.); окрестности г. Карпинска, север Свердловской обл. (июль-август 2000 г. и июль 2002 г.); юг полуострова Ямал и окрестности Салехарда (июль-август 2001 г.); окрестности оз. Горькое Курганской обл. (июль 2001 г. и июль

2002 г.)- Используются следующие методы сбора жесткокрылых: кошение гидробиологическим сачком; раскопка и ручная разборка проб почвы (Гиляров, 1941, 1975, 1987); сбор водных жесткокрылых в пластиковые вороночные ловушки объемом 1 л с мясом или рыбой в качестве приманки; сбор имаго, летящих на искусственный источник света (ртутную лампу ДРЛ-250, мощность 250 Вт).

Для анализа экологических особенностей исследуемой группы использовали следующие показатели: обилие и относительное обилие, среднее арифметическое число экземпляров в пробе, дисперсию и коэффициент дисперсии, индекс Маргалефа, качественный и количественный коэффициенты фаунистического сходства Чеканозского-Сёренсена (Мэгарран, 1992; Чернышев, 1996) и показатель степени относительной биотопической приуроченности (Песенко, 1982).

Всего исследовано около 11000 экземпляров имаго и около 200 экземпляров личинок водных жесткокрылых подотряда Aderphaga.

Глава 4. Аннотированный список видов Hydradephaga Урала и Западной Сибири

В приведенном списке перечислены все известные виды Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири. Список составлен на основе материалов, исследованных автором, и литературных источников. Для каждого вида указаны подразделения территории Урала и Западной Сибири, где этот вид отмечен по материалам, исследованным автором, или по литературным данным. Виды, известные из сопредельных с районом исследования территорий, обнаружение которых на Урале или в Западной Сибири представляется возможным, даны дополнительным списком в конце раздела. Список включает 182 вида из 30 родов: 19 видов Haliplidae (два рода), десять видов Gyriinidae (три рода), два вида Noteridae (один род) и 151 вид Dytiscidae (24 рода). На Урале впервые отмечены 17 видов, из них два — новые для Европы. В Западной Сибири впервые отмечены 11 видов, из них семь новых для Сибири, из которых один — новый для России и один — новый для Палеарктики. Один из обнаруженных на Урале и в Западной Сибири видов рода *Agabus* - новый для науки (Nilsson et Petrov, in prep.).

Глава 5. Зоогеографический анализ фауны Hydradephaga Урала и Западной Сибири

5.1. Классификация ареалов видов Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири

Для зоогеографического анализа фауны Hydradephaga Урала и Западной Сибири разработана классификация ареалов, основанная на представлении о природных зоогеографических барьерах (Старобогатов, 1970; Vanarescu, 1990, 1991) или рубежах (Сергеев, 1986), переход через которые служит критерием для отнесения ареала к той или иной группе. Используемый метод классификации представляет собой модификацию метода, примененного М.Г. Сергеевым (1986) для классификации ареалов прямокрылых. Отличие использованного в настоящей работе метода состоит в том, что широтные и долготные барьеры рассматриваются как равноценные, и составлена единая классификация ареалов, а не две классификации, широтная и долготная, как у Сергеева. Кроме того, учитывается высотная составляющая ареалов, не используемая в классификациях Сергеева. Классификация разработана на основе современных данных о распространении видов. Используются принципы номенклатуры ареалов, изложенные К.Б. Городковым (1984).

Для распространения видов можно выделить три группы зоогеографических барьеров: аazonальные (не связанные с широтной или высотной зональностью),

зональные широтные и зональные высотные. Список основных барьеров для распространения видов Hydradephaga на территории Урала и Западной Сибири приведен ниже.

1. Азональные барьеры

1.1. Уральские горы

1.2. Восточная граница Западно-Сибирской равнины

2. Зональные широтные барьеры

2.1. Зона лесотундры, образующая границу между тундрой и тайгой

2.2. Зона лесостепи, образующая границу между тайгой и степью

3. Зональные высотные барьеры

3.1. Высотный барьер, аналогичный широтному 2.1.

3.2. Высотный барьер, аналогичный широтному 2.2.

Кроме вышеперечисленных барьеров, расположенных на территории района исследования и на его границах, для распространения некоторых видов Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири большое значение имеют также Берингов пролив (азональный барьер) и зона полупустыни (зональный широтный барьер), отделяющая зону степи от более южных природных зон. Ареал вида рассматривается как переходящий через барьер, если вид известен из точек, удаленных от границы барьера на большое расстояние и популяции этого вида достоверно или предположительно встречаются за пределами барьера. Особенности высотного распространения видов учитываются, прежде всего, применительно к району исследования, для гор Урала, Алтая, Кузнецкого Алатау и Сапаира, а распространению видов в других горных системах придается второстепенное значение. К аркто-борео-монтанным и борео-монтанным отнесены лишь ареалы видов, обитающих в высокогорных и среднегорных зонах исследуемой территории и встречающихся в горах значительно южнее, чем в равнинной части ареала, а к монтанным - ареалы видов, известных в исследуемом районе только из среднегорной зоны. Некоторые азональные барьеры, находящиеся за пределами района исследования (барьеры, проходящие по территории Неарктики, а также барьеры, проходящие по областям Палеарктики, удаленным от района исследования, такие как пролив Ла-Манш или Японское море) сознательно не учтены, так как предлагаемая классификация призвана отражать, прежде всего, особенности распространения видов Hydradephaga на исследуемой территории. Ниже приведен список выделенных групп ареалов видов Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири. После названия и характеристики каждой группы перечислены виды, ареалы которых отнесены к данной группе. Виды, указания которых для исследуемой территории сомнительны и требуют проверки, отмечены вопросительным знаком (?).

I. Голарктические арктические

Hydroporus lapponum

Agabus elongatus

Agabus moestus

Agabus zetterstedti

Colymbetes dolabratus

Agabus tristis

II. Голарктические аркто-бореальные

Haliplus apicalis

Hygrotus novemlineatus

Hygrotus unguicularis

Hydroporus geniculatus

Hydroporus notabilis

Agabus arcticus

Agabus fuscipennis

Agabus infuscatus

Agabus pallens

Hydroporus striola

Ilybius angustior

Ilybius vittiger

III. Голарктические аркто-борео-монтанные

Gyrinus opacus

Hydroporus nigellus

Hydroporus morio

Oreodytes sanmarkii

Agabus adpressus

Agabus coxalis

Agabus thomsoni

IV. Голарктические бореальные

<i>Hydroporus obscurus</i>	<i>Agabus clypealis</i>	<i>Ilybius wasastjernae</i>
<i>Hydroporus tristis</i>	<i>Agabus confinis</i>	<i>Rhantus suturellus</i>
<i>Laccomis oblongus</i>	<i>Ilybius erichsoni</i>	<i>Colymbetes paykulli</i>
<i>Agabus arnicola</i>	<i>Ilybius opacus</i>	<i>Hydaticus aruspex</i>
<i>Agabus bifarius</i>	<i>Ilybius picipes</i>	<i>Dytiscus circumcinctus</i>

V. Голарктические температурные

<i>Haliplus fulvus</i>	<i>Hygrotus impressopunctatus</i>	<i>Nebrioporus depressus</i>
<i>Gyrinus minutus</i>	<i>Hygrotus marklini</i>	<i>Ilybius subaeneus</i>
<i>Laccophilus biguttatus</i>	<i>Hydroporus fuscipennis</i>	

VI. Сибиро-американские арктические

<i>Hydroporus larsoni</i>	<i>Hydroporus sibiricus</i>	<i>Agabus inexpectatus</i>
---------------------------	-----------------------------	----------------------------

VII. Палеарктические аркто-бореальные

<i>Haliplus sibiricus</i>	<i>Hydroporus umbrosus</i>	<i>Agabus unguicularis</i>
<i>Hydroporus acutangulus</i>	<i>Stictotarsus multilineatus</i>	<i>Rhantus exsoletus</i>
<i>Hydroporus submuticus</i>	<i>Agabus serricomis</i>	

VIII. Палеарктические аркто-борео-монтанные

<i>Haliplus interjectus</i>	<i>Oreodytes septentrionalis</i>	<i>Agabus lapponicus</i>
<i>Oreodytes alpinus</i>	<i>Agabus guttatus</i>	<i>Graphoderus zonatus</i>

IX. Палеарктические бореальные

<i>Haliplus confinis</i>	<i>Hydroporus glabriusculus</i>	<i>Ilybius ater</i>
<i>Haliplus lineolatus</i>	<i>Hydrporus incognitus</i>	<i>Ilybius subtilis</i>
<i>Gyrinus pullatus</i>	<i>Hydroporus notatus</i>	<i>Rhantus notaticollis</i>
<i>Hygrotus quinquelineatus</i>	<i>Nebrioporus assimilis</i>	<i>Dytiscus latro</i>
<i>Suphrodytes dorsalis</i>	<i>Agabus affinis</i>	<i>Dytiscus marginalis</i>
<i>Hydroporus brevis</i>	<i>Agabus biguttulus</i>	
<i>Hydroporus elongatulus</i>	<i>Agabus sturmii</i>	

X. Палеарктические температурные

<i>Gyrinus aeratus</i>	<i>Hygrotus polonicus</i>	<i>Rhantus frontalis</i>
<i>Gyrinus marinus</i>	<i>Hydroporus erythrocephalus</i>	<i>Rhantus latitans</i>
<i>Gyrinus natator</i>	<i>Graptodytes bilineatus</i>	<i>Hydaticus seminiger</i>
<i>Gyrinus paykulli</i>	<i>Agabus congener</i>	<i>Graphoderus cinereus</i>
<i>Noterus crassicornis</i>	<i>Platambus maculatus</i>	<i>Acilius canaliculatus</i>
<i>Bidessus unistriatus</i>	<i>Ilybius fenestratus</i>	
<i>Hygrotus nigrolineatus</i>	<i>Rhantus consputus</i>	

XI. Палеарктические температурно-субтропические

<i>Haliplus immaculatus</i>	<i>Laccophilus minutus</i>	<i>Agabus bipustulatus</i>
<i>Haliplus obliquus ?</i>	<i>Hyphydrus ovatus</i>	<i>Agabus conspersus</i>
<i>Gyrinus substriatus</i>	<i>Hydroglyphus geminus</i>	<i>Rhantus bistratus</i>
<i>Orectochilus villosus</i>	<i>Hygrotus inaequalis</i>	<i>Graphoderus austriacus</i>
<i>Noterus clavicornis</i>	<i>Hygrotus parallelogrammus</i>	<i>Acilius sulcatus</i>
<i>Laccophilus hyalinus</i>	<i>Hydroporus palustris</i>	

XII. Евро-сибирские степные

<i>Hygrotus caspius</i>	<i>Agabus lineatus</i>	
-------------------------	------------------------	--

XIII. Палеарктические суббореально-субтропические

Aulonogyrus concinnus *Hygrotus flaviventris*
Hygrotus enneagrammus *Agabus biguttatus*

XIV. Евро-западносибирские бореальные

Brychius elevatus *Hydroporus rufifrons* *Agabus sp. nov.*
Bidessus grossepunctatus *Hydroporus scalesianus* *Ilybius aenescens*
Hygrotus decoratus *Hydrocolus sahlbergi* *Ilybius guttiger*
Hydroporus longicornis *Agabus paludosus* *Dytiscus latissimus*
Hydroporus melanarius *Agabus pseudoclypealis*
Hydroporus neglectus *Agabus setulosus*

XV. Евро-западносибирские борео-монтанные

Hydroporus nigrita *Ilybius satunini*
Ilybius crassus *Dytiscus lapponicus*

XVI. Евро-западносибирские температурные

Haliphus fulvicollis *Hydroporus angustatus* *Graphoderus bilineatus*
Haliphus furcatus *Colymbetes striatus*
Hygrotus versicolor *Hydaticus continentalis*

XVII. Западнопалеарктические температурно-субтропические

Haliphus flavicollis *Haliphus variegatus* *Colymbetes fuscus*
Haliphus fluviatilis *Hydroporus planus* *Hydaticus transversalis ?*
Haliphus heydeni *Porhydrus lineatus*
Haliphus ruficollis *Ilybius fuliginosus*

XVIII. Евро-западносибирские степные

Haliphus angusi *Porhydrus obliquesignatus*

XIX. Западнопалеарктические суббореально-субтропические

Bidessus alienus *Bidessus nasutus*

XX. Сибирские арктические

Haliphus samojedorum *Hydroporus punctipennis* *Agabus luteaster*

XXI. Сибирские бореальные

Hydropor. pseudopubescens *Ilybius balkei* *Ilybius lenensis*

XXII. Сибирские борео-монтанные

Rhantus rufus

XXIII. Восточнопалеарктические монтанные

Nebrioporus formaster *Agabus basalis* *Agabus costulatus*

XXIV. Сибирские степные

Haliphus steppensis *Agabus slovzovi*
Hygrotus pectoralis *Agabus vereschaginae*

XXV. Восточнопалеарктические суббореально-субтропические

Deronectes vestitus

5.2. Сравнительный анализ зоогеографического состава Hydradephaga Урала и Западной Сибири

Можно объединить выделенные фуппы ареалов в две условных надгруппы: голарктические (I-VI) и палеарктические (VII-XXV). Фауна северных районов

исследуемой территории значительно богаче голарктическими видами, чем фауна южных районов (лишь немногие виды южных зон имеют голарктическое распространение, и среди голарктических видов нет ни одного, отсутствующего в арктической или бореальной зонах). По-видимому, это связано с тем, что неоднократно возникавший на месте Берингова пролива перешеек способствовал расселению, прежде всего, северных видов, проникавших по нему из Палеарктики в Nearктику и наоборот, а также с относительным единообразием условий высоких широт.

Многие виды Hydradephaga, распространенные в западной части Палеарктики, присутствуют в Западной Сибири, но, по-видимому, отсутствуют в Восточной, не переходя через восточную границу Западно-Сибирской равнины, точно так же, как другие виды, населяющие Западную Сибирь, по-видимому, не встречаются восточнее Уральских гор. Возникает вопрос, почему зоогеографическим барьером служит сравнительно главная граница между Западной и Восточной Сибирью. Одно из возможных объяснений состоит в том, что в связи с переходом от равнины к возвышенностям и удалением от Атлантического океана климат в Восточной Сибири значительно холоднее, чем в Западной. На Западно-Сибирской равнине многолетнемерзлые породы не залегают южнее 61° с.ш., а в Восточной Сибири - залегают на всех широтах, причем западная граница их залегания к югу от 61° с.ш. идет вдоль Енисея. Другое возможное объяснение - историческое. По одной из существующих реконструкций, во время наиболее значительного оледенения ледник перекрывал сток рек в Карское море, и большую часть равнины занимало огромное пресное озеро (Орлов, 1968; Астахов, 1993; Krinner et al., 2004), т.е. фауны Русской равнины и Восточной Сибири были разделены труднопреодолимым барьером. После возобновления стока рек барьер исчез, но независимое развитие фаун привело к тому, что ряд ниш, которые могли бы занять виды, пришедшие с запада (для Восточной Сибири) или с востока (для Русской равнины), оказались заполнены видами, расселявшимися в других направлениях. В связи с этим вновь сформировавшаяся фауна Западно-Сибирской равнины включила в себя как сибирские, так и европейские виды, но некоторые европейские виды не смогли внедриться в восточносибирскую фауну, а некоторые сибирские - в фауну Русской равнины.

Приведенная классификация ареалов видов Hydradephaga позволяет проследить особенности распространения представителей каждого из четырех семейств Hydradephaga исследуемой территории. Представители семейства Noteridae отсутствуют в арктической зоне, населенной одним видом Gyrinidae и значительно большим числом видов из двух других семейств Hydradephaga. Виды, которым свойственно горное и равнинно-горное распространение, относятся, за исключением двух, к семейству Dytiscidae. Среди видов Noteridae нет ни одного, обладающего голарктическим ареалом. Среди видов Noteridae и Gyrinidae фауны исследуемой территории нет ни ограниченных в своем распространении западной частью Палеарктики, ни эндемичных для Сибири, в отличие от видов Halipilidae и Dytiscidae, среди которых виды обеих названных групп составляют значительную долю.

Сравнение особенностей распространения видов Hydradephaga с особенностями распространения видов Geadephaga позволяет отметить некоторые различия. Ареалы Hydradephaga почти никогда не бывают крайне узкими, как ареалы многих видов Geadephaga, которые могут быть ограничены в своем распространении одной горной системой, одной горой, или даже одной пещерой (Крыжановский, 1983). По-видимому, причина данного различия состоит в том, что вода как среда обитания намного более однородна, чем почва, и водные объекты определенного типа, являющиеся местообитаниями видов Hydradephaga,

распространены намного шире, чем наземные экосистемы, к которым приурочены представители Geadephaga. Из всех видов водных Aderphaga исследуемого района лишь два вида из семейства Noteridae обитают в водной среде на всех стадиях жизненного цикла; все остальные окукливаются, а многие также зимуют, на суше. В связи с этим Hydradephaga совмещают способность к расселению по воде и воздуху со способностью к расселению по суше.

Глава 6. Экология Hydradephaga

6.1. Биотопическая специализация у Hydradephaga

Видам водных Aderphaga свойственна приуроченность к определенным типам местообитаний, но анализ особенностей экологии видов затруднен отсутствием данных о биотопах многих видов. В настоящем разделе обобщены имеющиеся данные о приуроченности видов Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири к биотопам определенного типа.

Одна из наиболее простых классификаций видов Hydradephaga по биотопической приуроченности состоит в разделении их на обитателей логических местообитаний (т.е. текучей воды) и лентических местообитаний (стоячей воды) (Nilsson et Kholin, 1994). Этот подход был использован для исследования биотопической специализации видов одной из территорий Урала и Западной Сибири - Нижнетавдинского района Тюменской области. Большой объем материала (около 2000 экз.), собранного в различных водоемах и водотоках Нижнетавдинского района, позволил рассчитать для каждого вида коэффициент биотопической приуроченности, предложенный Ю.А. Песенко (1982). Полученные результаты представлены в таблице. Значения коэффициента, близкие к нулю, свидетельствуют о низком уровне биотопической специализации. Коэффициенты приуроченности к текучей и стоячей воде принимают разные значения, от -1 до 1, причем для многих видов коэффициент близок к нулю, т.е. отнести такие виды к обитателям логических или лентических местообитаний можно лишь условно.

В еще одной приведенной в данном разделе таблице обобщены все имеющиеся сведения о встречаемости каждого вида Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири в водоемах и водотоках различного типа на территории района исследования. Выделены следующие основные типы местообитаний: 1) горные реки и ручьи; 2) равнинные реки и ручьи; 3) олиготрофные пресные озера; 4) мезотрофные и эвтрофные пресные озера; 5) старицы рек и небольшие пресные озера (площадь зеркала $\leq 1000 \text{ м}^2$); 6) соленые озера и озера; 7) торфяные (верховые и переходные) болота; 8) низинные болота; 9) сезонные временные водоемы; 10) эфемерные временные водоемы. Кроме данных автора, в таблице использованы данные литературных источников, содержащих сведения о местообитаниях представителей Hydradephaga (при этом сведения о местообитаниях, основанные на литературных данных, обозначены в таблице иначе, чем сведения о местообитаниях, основанные на материалах автора). На основании полученных данных в фауне Hydradephaga Урала и Западной Сибири выделены следующие группы видов, характеризующиеся приуроченностью к сходным местообитаниям.

1. Реофильные

1.1. Истинно реофильные - *Brychius*, *Deronectes*

1.2. Приуроченные к олиготрофным водотокам и встречающиеся в олиготрофных озерах - *Oreodytes*, *Nebnoporvus*, *Agabus* (ex parte)

2. Галофильные

2.1. Строго галофильные - *Bidessus* (ex parte), *Hygrotus* (ex parte), *Agabus* (ex parte)

2.2. Галотолерантные - *Halipilus* (ex parte), *Aulonogyrus*, *Hygrotus* (ex parte), *Agabus* (ex parte), *Rhantus* (ex parte)

3. Болотные

3.1. Обитающие как в верховых, так и в низинных болотах - *Haliphus* (ex parte), *Hydroporus* (ex parte), *Agabus* (ex parte), *Ilybius* (ex parte), *Rhantus* (ex parte), *Colymbetes* (ex parte)

3.2. Обитатели верховых болот - *Bidessus* (ex parte), *Hydroporus* (ex parte), *Hydrocolus*, *Laccornis*, *Agabus* (ex parte), *Ilybius* (ex parte)

3.3. Обитатели низинных болот - *Hydroporus* (ex parte)

4. Обитатели постоянных пресных водоемов

4.1. Тяготеющие к большим озерам и равнинным рекам - *Haliphus* (ex parte), *Gyrinus* (ex parte), *Orectochilus*, *Laccophilus* (ex parte), *Hygrotus* (ex parte), *Agabus* (ex parte), *Platambus*, *Rhantus* (ex parte), *Dytiscus* (ex parte)

4.2. Обитатели небольших постоянных пресных водоемов и небольших равнинных рек - *Haliphus* (ex parte), *Gyrinus* (ex parte), *Noterus*, *Laccophilus* (ex parte), *Hyphydrus*, *Hygrotus* (ex parte), *Suphrodytes*, *Hydroporus* (ex parte), *Graptodytes*, *Porhydrus*, *Stictotarsus*, *Nebrioporus* (ex parte), *Agabus* (ex parte), *Ilybius* (ex parte), *Rhantus* (ex parte), *Colymbetes* (ex parte), *Hydaticus*, *Graphoderus*, *Dytiscus* (ex parte)

5. Встречающиеся преимущественно во временных водоемах

5.1. Обитатели сезонных временных водоемов - *Haliphus* (ex parte), *Hydroporus* (ex parte), *Agabus* (ex parte), *Ilybius* (ex parte), *Acilius*

5.2. Обитатели преимущественно или исключительно эфемерных временных водоемов (личинки развиваются в сезонных временных или небольших постоянных водоемах) - *Hydroglyphus*, *Hydroporus* (ex parte), *Agabus* (ex parte)

Из приведенного выше списка видно, что представители большинства родов распределены по определенным немногим подгруппам или входят в одну подгруппу.

6.2. Сообщества Hydradephaga

6.2.1. Сравнение сообществ Hydradephaga одноптиных местообитаний в разных климатических поясах

Для сравнительного анализа были выбраны подробно исследованные местообитания одного типа, расположенные в различных климатических поясах исследуемого региона, близкие по ряду параметров, реки: Щучья (Южный Ямал, лесотундра), Турья (Северный Урал, тайга) и Большая Караганка (Южный Урал, лесостепь), а также их старицы. (Реки и их старицы были выбраны в связи с тем, что представляют собой удобные объекты для сравнения сообществ как в пределах одного климатического пояса, так и между климатическими поясами.) Характеристики сообществ и коэффициенты сходства представлены в таблицах. Индекс видовой богатства Маргалефа принимает наибольшее значение для сообщества реки Турья (зона тайги), а наименьшее - для реки Щучья (лесотундра). Доминирующие виды реки и старицы в лесостепи отчасти совпадают, как и доминирующие виды двух стариц - в лесостепи и в тайге, в то время как в сообществах лесотундры доминируют иные виды. Сходство сообществ Северного Урала с заполярными сообществами Южного Ямала крайне невелико (показатель сходства не превышает 0,16). Таким образом, по-видимому, при переходе от зоны лесотундры к зоне тайги видовой состав и структура сообществ местообитаний подобного типа изменяется сильнее, чем при переходе от зоны тайги к зоне лесостепи. Судя по всему, в сообществах других типов местообитаний Hydradephaga имеет место сходная картина. Причина, по-видимому, состоит в своеобразии арктической и гипоарктической фауны Hydradephaga, значительную долю которой составляют виды, не встречающиеся южнее лесотундры. Адаптации водных Aderphaga, позволившие этой группе достигнуть высоких показателей разнообразия и биомассы на Крайнем Севере, обсуждаются в разделе 7.2.

6.2.2. Изменение сообщества Hydradephaga в ходе сукцессии водоема

Среди различных водных объектов наиболее выраженной сукцессией характеризуются озера. Любое относительно небольшое и неглубокое озеро в ходе сукцессии эвтрофицируется, зарастает и превращается в верховое или переходное болото. Для изучения изменений, происходящих в сообществах Hydradephaga в ходе сукцессии, исследованы четыре сходных водоема, расположенные близко друг от друга в одном и том же ландшафте (юг Тюменской области, южная тайга), но находящиеся на разных стадиях сукцессии. Эти четыре водоема (три озера и переходное болото) представляют собой четыре последовательных стадии развития пресноводного озера. Замещение одних видов Hydradephaga другими, происходящее в процессе развития озера, -проявляется в различиях структуры сообществ исследованных четырех водоемов.

Приведены характеристики исследованных водоемов, относительное обилие обнаруженных в водоемах видов, количественный и качественный показатели фаунистического сходства водоемов, схема структуры сообществ Hydradephaga. Полученные данные свидетельствуют о том, что при эвтрофикации озера и превращении его в торфяное болото в сообществе водных Adepfaga происходят следующие изменения: обилие представителей семейств Haliplidae и Noteridae снижается до нуля; уменьшается богатство видов в сообществе; полностью изменяется состав доминирующих видов; виды, приуроченные к торфяным болотам постепенно вытесняют виды, составлявшие сообщество Hydradephaga озера.

6.2.3. Размещение Hydradephaga и других жесткокрылых по профилю побережья пресноводного озера

Для изучения характера размещения водных Adepfaga и других жесткокрылых по профилю побережья пресноводного озера были исследованы различные станции на литорали и побережье мезотрофного озера Кучак в южной части Тюменской области. В почвенных пробах, взятых в различных станциях побережья озера (по 20 проб площадью 1/25 м² в каждой из четырех исследованных точек: две точки на урезе воды и по одной на затопляемом прибрежье озера и в прилегающем к озеру низинном болоте), были обнаружены имаго представителей 10 семейств жесткокрылых, из которых два, Noteridae и Dytiscidae, относятся к Hydradephaga. Горизонтальное распределение жесткокрылых в обеих точках уреза воды и в низинном болоте очень неравномерно (коэффициент дисперсии показателя обилия жесткокрылых много больше 1). Это, по-видимому, объясняется, прежде всего, тем, что условия данных станций неоднородны: по урезу воды неравномерно распределены разлагающиеся стебли камыша, а почвы низинного болота неравномерно увлажнены (из-за понижений и повышений поверхности почвы). Для исследованных станций побережья озера отмечены следующие явления: наблюдаются исключительно высокие показатели обилия (абсолютного и относительно других семейств) представителей Hydrophilidae, Hydraenidae и Dytiscidae в зоне уреза воды (рис. 1); затопляемое прибрежье характеризуется невысокой плотностью Dytiscidae, в то время как в низинном болоте представители этого семейства составляют более трети всех жесткокрылых. По-видимому, в зоне уреза воды наблюдается краевой эффект (Одум, 1975) - увеличение плотности и разнообразия организмов на границе экосистем. В почвенных пробах из исследованных станций побережья озера Кучак обнаружено 19 видов Hydradephaga, из которых один вид относится к семейству Noteridae (*Noterus crassicomis*), а остальные - к семейству Dytiscidae. Некоторые виды Dytiscidae (*Hydroporus angustatus*, *H. striola* и *H. umbrosus*) именно в зоне уреза воды достигают наиболее высоких показателей обилия.

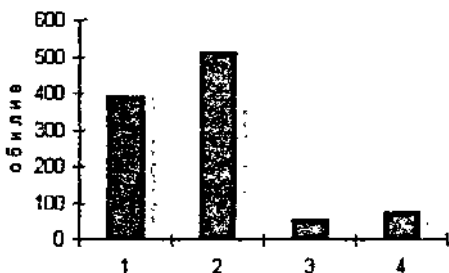


Рис. 1. Обилие жесткокрылых (экз./м²) в различных станциях побережья мезотрофного озера: 1 - урез воды, точка 1; 2 - урез воды, точка 2; 3 - затопляемое прибрежье озера; 4 - низинное болото, прилегающее к озеру

6.3. Некоторые аспекты поведения Hydradephaga

6.3.1. Способность взлетать с различных субстратов у Hydradephaga

Представители нектонных видов Hydradephaga не способны к взлету из воды (Balfour-Browne, 1940, 1950; Павловский и Лепнева, 1948). Наблюдения автора за *Graphoderus austnacus* и *Acilius canaliculatus* (Dytiscidae) в аквариуме свидетельствуют о том, что имаго *G. austnacus* могут успешно взлетать не только с земли, но и с плавающих на поверхности воды листьев водных растений - стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*) и водокраса (*Hydrocharis morsus-ranae*). Результаты наблюдений автора за *Gyrinus natator* (Gyrinidae) позволяют утверждать, что имаго Gyrinidae способны взлетать непосредственно с поверхности воды, что указывалось в литературе ранее (Schwarz, 1890), но опровергалось впоследствии в специальной работе о локомоции Gyrinidae (Larsen, 1966) и в работе, посвященной способности жесткокрылых взлетать с поверхности воды (Leech, 1970).

6.3.2. Способность к полету у Hydradephaga

Все виды Hydradephaga можно разделить на три группы (Jackson, 1973): 1) нелетающие; 2) включающие летающих и нелетающих взрослых особей и 3) включающие только летающих взрослых особей. У представителей второй группы, по-видимому, летательные мышцы могут вначале развиваться и служить для расселения, а затем атрофироваться. В результате исследования имаго водных Aderphaga, собранных автором на свет ртутной лампы, и материалов музейных коллекций получены данные о лете на искусственные источники света 18 видов водных Aderphaga. Эти виды, таким образом, относятся ко 2-й или к 3-й группе. Лишь для пяти из данных 18 видов в литературе есть сведения о способности «с полету».

6.4. Адаптации Hydradephaga к условиям Крайнего Севера

В водных экосистемах тундры водные Aderphaga составляют один из важнейших элементов, неизменно присутствуя почти во всех водных объектах и уступая по биомассе лишь немногим группам водных беспозвоночных (прежде всего, двукрылым). Значения биомассы водных Aderphaga на единицу площади в зоне тундры могут на порядок превышать значение этого показателя в зоне тайги. Приблизительная оценка биомассы на единицу площади в зоне южной тайги Западно-Сибирской равнины дает значения порядка 0,1 г/м², в то время как в зоне кустарниковой тундры Южного Ямала этот показатель достигает более 1 г/м², что связано с большой площадью луж, в которых плотность водных Aderphaga (прежде всего, представителей семейства Dytiscidae) крайне высока. Характер приспособленности таксона к условиям высоких широт сильно зависит от биологической специфики группы; изучение этой проблемы в каждом случае требует индивидуального подхода (Чернов, 1989). Проведенные исследования водных

Adephaga Полярного Урала и Южного Ямала (Андреева и Петров, в печати) позволили получить сводку по фауне Hydradephaga, наиболее полную из всех сводок по фауне данной группы арктических районов Палеарктики. Полученные результаты дают возможность выявить комплекс признаков, характерных для видов Hydradephaga, обитающих на Крайнем Севере, и сделать выводы об адаптациях этих видов к условиям высоких широт.

Вероятно, основная причина крайне высокой биомассы Hydradephaga в зоне тундры - кормовая база, т.е., прежде всего, кровососущие комары (Culicidae) и другие двукрылые, личинки которых служат пищей имаго и личинкам Hydradephaga.

По-видимому, все виды водных Adephaga, обнаруженные в тундре и лесотундре исследуемого региона, характеризуются первым типом жизненного цикла (универсальным с откладкой яиц весной, стадией личинки и окукливанием летом и зимовкой на стадии имаго) Вероятно, ареалы видов с другим типом жизненного цикла не заходят в высокие широты, так как Hydradephaga могут зимовать в тепловых условиях Крайнего Севера только на стадии имаго. Это предположение косвенно подтверждают полученные данные о фенологии обнаруженных в тундре и лесотундре видов: в июне и сентябре ювенильные особи (имаго с неокрепшими покровами, недавно вышедшие из куколки) не отмечены, а на август приходится наибольшее число обнаруженных ювенильных особей.

Насколько можно судить по имеющимся данным о способности имаго различных видов к полету (Eriksson, 1972; Jackson, 1973; Holmen, 1987; Nilsson et Holmen, 1995), почти все северные виды Hydradephaga относятся только к двум из трех известных групп - 1 (нелетающие виды) и 2 (включающие летающих и нелетающих взрослых особей). По-видимому, в живущих на данной широте популяциях водных Adephaga летающие особи составляют незначительный процент. Потеря способности к полету в холодных условиях дает преимущество, так как полость заднегруди вместо мышечной ткани может заполняться жировым телом. Редукция способности к полету, вероятно, является одним из приспособлений Hydradephaga к тепловым условиям высоких широт.

Виды и подвиды Hydradephaga, обитающие на Крайнем Севере характеризуются определенными особенностями размеров тела. Виды второго и третьего размерных классов (см. раздел 7.1) обладают в целом меньшими размерами, чем обитатели более южных широт, а виды и подвиды первого размерного класса, напротив, в целом крупнее, чем более южные формы. Обсуждается возможность адаптивного значения данных признаков.

Северные виды Hydradephaga предположительно также обладают физиологическими приспособлениями, обеспечивающими способность зимовать при крайне низких зимних температурах и быстро проходить личиночное развитие при невысоких летних температурах.

Глава 7. Некоторые аспекты морфологии имаго Hydradephaga

7.1. Размерные классы Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири

Понятие размерного класса, давно используемое в исследованиях, посвященных Geadephaga, к Hydradephaga ранее не применялось. Вместе с тем, методика, позволяющая выделить размерные классы имаго водных Adephaga, уже была предложена в работе Ларсона (Larson, 1985), построившего диаграммы распределения средней длины тела представителей семейства Dytiscidae двух районов Неарктики. Для каждого из четырех семейств Hydradephaga фауны Урала и Западной Сибири нами были составлены аналогичные диаграммы, основанные на

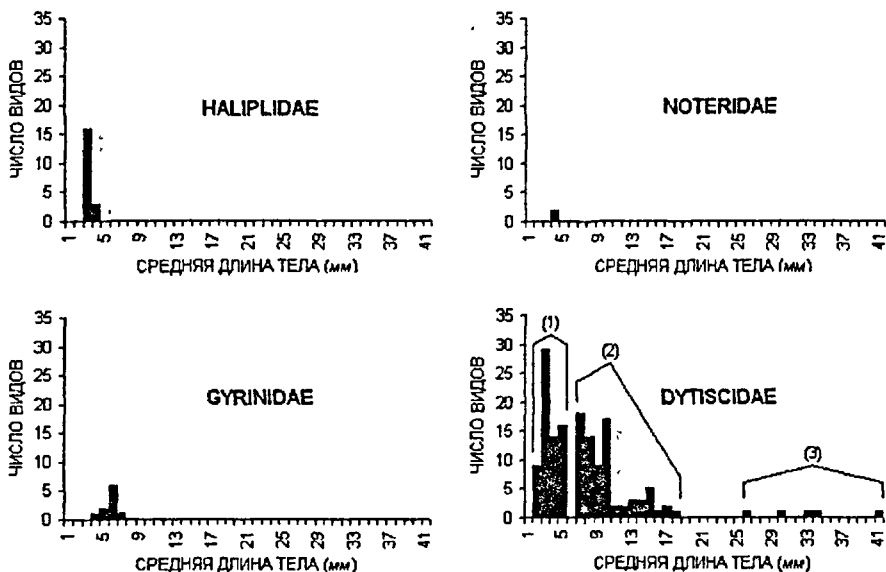


Рис. 2. Распределение по средней длине тела имаго видов водных Adephaga Урала и Западной Сибири из различных семейств

результатах измерения длины тела исследованных экземпляров имаго и на литературных данных по тем немногим видам, экземпляры которых не были исследованы. Из приведенных диаграмм распределения (рис. 2) видно, что представители каждого из семейств Haliplidae, Gyrinidae и Noteridae фауны обсуждаемой территории объединяются в единственный размерный класс. В то же время, для представителей семейства Dytiscidae можно выделить три обособленных размерных класса: (1) средняя длина тела 2-5 мм; (2) - 7-18 мм; (3) - 26-41 мм. Таксономический состав данных размерных классов следующий: (1) подсемейства Hydroporinae и Laccophilinae; (2) подсемейства Agabinae, Colymbetinae, а также Dytiscinae кроме рода *Dytiscus*; (3) род *Dytiscus*. Экологическая роль представителей классов различна. В пище имаго из первого размерного класса значительную долю составляют ветвистоусые и веслоногие ракообразные и личинки двукрылых, для второго класса личинки двукрылых входят в рацион, но ветвистоусые в пищу практически отсутствуют, и в рационе намного больше доля других водных насекомых и высших растений (Deding, 1988). В рацион третьего размерного класса, в отличие от двух других, входят позвоночные (прежде всего, рыбы и личинки земноводных).

7.2. Индивидуальная изменчивость и полиморфизм у некоторых видов Hydradephaga Урала и Западной Сибири

Исследование большого числа экземпляров представителей водных Adephaga фауны Урала и Западной Сибири позволило выявить у обнаруженных видов ряд морфологических особенностей. Полученные результаты позволяют описать неизвестные ранее формы ряда видов, уточнить ареалы известных подвидов и предположить существование других, еще не описанных, подвидов. Раздел посвящен описанию и обсуждению морфологических особенностей семи отдельных видов Hydradephaga Урала и Западной Сибири.

Выводы

1. Фауна водных жесткокрылых подотряда Aderphaga Урала и Западной Сибири включает 182 вида из 30 родов: 19 видов Haliplidae (два рода), десять видов Gyridae (три рода), два вида Noteridae (один род) и 151 вид Dytiscidae (24 рода). На Урале впервые отмечены 17 видов, из них два - новые для Европы. В Западной Сибири впервые отмечены 11 видов, из них семь новых для Сибири, из которых один - новый для России и один - новый для Палеарктики. Один из обнаруженных на Урале и в Западной Сибири видов - новый для науки.

2. Разработана классификация ареалов водных Aderphaga Урала и Западной Сибири, в соответствии с которой ареалы обитающих в исследуемом районе видов объединены в 25 групп. Фауна северных районов исследуемой территории значительно богаче голарктическими видами, чем фауна южных районов. В сравнении с наземными жесткокрылыми подотряда Aderphaga водные Aderphaga исследуемого региона обладают в целом более обширными ареалами, что предположительно связано с дополнительными возможностями расселения, предоставляемыми водной средой обитания.

3. Фауна исследуемого региона включает пять групп видов, характеризующихся сходными местообитаниями; каждая группа подразделяется на несколько подгрупп. Представители большинства родов распределены по определенным немногим подгруппам или входят в одну подгруппу.

4. При переходе от зоны лесотундры к зоне тайги видовой состав и структура сообществ водных объектов одного типа изменяется сильнее, чем при переходе от зоны тайги к зоне лесостепи. Это связано с высокой степенью своеобразия арктической и гипоарктической фауны исследуемой группы.

5. В ходе сукцессии водоемов происходят значительные изменения состава и структуры сообществ водных Aderphaga. По-видимому, при эвтрофикации озера и превращении его в торфяное болото в сообществе Hydradephaga (1) обилие представителей семейств Haliplidae и Noteridae снижается до нуля, (2) уменьшается богатство видов в сообществе, (3) полностью изменяется состав доминирующих видов, (4) виды, приуроченные к торфяным болотам постепенно вытесняют виды, составлявшие сообщество Hydradephaga озера.

6. В зоне уреза воды пресноводного мезотрофного озера отмечены повышенные плотность и разнообразие представителей семейств Dytiscidae, Hydrophilidae и Hydraenidae, т.е. краевой эффект на границе литорали и затопляемого побережья озера. Некоторые виды Dytiscidae именно в зоне уреза воды достигают наиболее высоких показателей обилия.

7. Виды Hydradephaga, обитающие в условиях Крайнего Севера, обладают комплексом адаптации, включающих (1) питание личинками двукрылых, (2) универсальный жизненный цикл с откладкой яиц весной, стадией личинки и окукливанием летом и зимовкой на стадии имаго, (3) редукцию способности к полету, (4) ограничение размеров тела сверху (у крупных видов) и снизу (у мелких видов), (5) физиологические адаптации к продолжительной зимовке при низких зимних температурах и быстрому развитию личинок при невысоких летних температурах.

8. Виды семейства Dytiscidae фауны Урала и Западной Сибири относятся к трем обособленным размерным классам. Представители каждого из классов характеризуются определенным типом пищевой специализации.

Список публикаций по теме диссертации

1. *Петров П.Н., Толстикова А.В.*, 1999. Жуки-плавунцы (Coleoptera, Dytiscidae) побережья оз. Кучак // Проблемы почвенной зоологии. Материалы II (XII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии «Биоразнообразие и жизнь почвенной системы». М.: Изд-во КМК. С. 110-111.
2. *Petrov P.*, 2000. The succession of a freshwater pond affecting the fauna of water beetles (Coleoptera: Hydradeephaga) in western Siberia // XXI International Congress of Entomology. Iguassu Falls, Brazil, August 20-26, 2000. Abstract book. P. 279.
3. *Петров П.Н.*, 2001 (2000). Водные жесткокрылые подотряда Adephegа юга Тюменской области: видовой состав и приуроченность к местообитаниям // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России. Материалы VI Всероссийского трихотерологического симпозиума, I Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 2000. С. 46–50.
4. *Петров П.Н.*, 2002. Водные жесткокрылые подотряда Adephegа (Coleoptera) юга Тюменской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 107. Вып. 3. С. 31–38.
5. *Petrov P.*, 2003. New records of some rare and poorly known species of Hydradeephaga (Insecta: Coleoptera) in Ilmenskiy Reserve and Arkaim Reserve in the South Urals // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття. Матеріали наукової конференції, присвяченої 80-річчю Канівського природного заповідника (Канів, 9–11 вересня 2003 р.). Канів. С. 259–260.
6. *Петров П.И.* Водные жесткокрылые подотряда Adephegа Урала и Западной Сибири // Фауна, проблемы экологии, морфологии, этологии и происхождения амфибиотических и водных насекомых России. Материалы II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж, 15-17 сентября 2003 г. Воронеж (в печати).
7. *Роговцова Е.К., Петров П.Н.* К фауне водных жесткокрылых (Coleoptera) бассейна р. Уса // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XV Коми Республиканской Молодежной научной конференции. Сыктывкар, 2004 (в печати).
8. *Андреева Т.Р., Петров П.Н.* Водные жесткокрылые подотряда Adephegа (Coleoptera) Южного Ямала и Полярного Урала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 109. Вып. 3 (в печати).
9. *Петров П.Н.* Водные жесткокрылые подотряда Adephegа (Coleoptera) музея-заповедника «Аркаим» и его окрестностей // Труды музея-заповедника «Аркаим». Ред. Л.Л. Гайдученко (в печати).

№ - 9580

Подписано в печать 22.03.2004
Формат 60×88 1/16. Объем 1.25 п. л.
Тираж 100 экз. Заказ №52
Отпечатано в ООО «Соцветие красок»
119992 г. Москва, Ленинские горы, д. 1
Главное здание МГУ, к. 102