

Результаты долговременного мониторинга численности жуужелиц рода *Carabus* (Coleoptera: Carabidae) Баргузинского хребта (Северное Прибайкалье)

Т. Л. АНАНИНА

ФГБУ «Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка» (ФГБУ «Заповедное Подлесье») 670045, Улан-Удэ, ул. Комсомольская, 44-64
E-mail: t.l.ananina@mail.ru

Статья поступила 10.01.2020

После доработки 24.01.2020

Принята к печати 17.02.2020

АННОТАЦИЯ

Исследованы долговременные ряды динамики численности жуужелиц рода *Carabus* за 30-летний период. Установлены соотношения климатических факторов, оказывающих корректирующее воздействие на уровень их численности. Уровень осадков, продолжительность безморозного периода и температуры на поверхности почвы – наиболее важные метеопараметры жизни жуужелиц этого рода. Температура воздуха оказывает влияние через продолжительность биологического лета, ограниченное сроками прихода весны и осени опосредованно. Определены градационные циклы долговременных рядов, обусловленные внутривидовыми и климатическими процессами. Они состоят из коротких (3–4-летних) и длинных (7–10-летних) периодов. В рамках фазовых портретов рассмотрен механизм действия регулирующих факторов на процесс долговременной динамики численности. Установлены стабильный и продромальный типы динамики численности долговременных рядов. Флуктуации численности жуужелиц рода *Carabus* в исследованный промежуток времени за границы стационарного процесса не выходили.

Ключевые слова: жуужелицы, климат, численность, корреляция, периодичность.

Многолетняя цикличность природных процессов в настоящее время является общепризнанной концепцией, однако исследование причин и механизмов этой цикличности все еще находится на стадии разработки [Boer, Gradwell, 1971; Brandmayer, Pizzalotto, 2016]. Изучение динамики природных процессов входит в задачу биомониторинга и является основным направлением научно-исследовательской деятельности российских заповедников [Филонов, Нухимовская, 1990]. Для понимания состояния всей экосистемы важно ис-

следовать поведение отдельных ее компонентов. Детальный анализ долговременных рядов на определенных территориях и по единой методике значим в том плане, что решает проблему оценки состояния экосистем и позволяет делать прогнозы будущих изменений [Максимов, 1978; Ananina, Ananin, 2019]. Многолетние количественные учеты популяций отдельных видов на ненарушенных территориях дают не менее ценные и точные сведения о многолетних изменениях климата, чем прямые метеорологические наблюдения

[Соколов, 2010]. Особое внимание привлекает расшифровка механизмов, вызывающих периодические колебания численности во времени и пространстве [Исаев и др., 1984]. Понять механизм динамики численности биологических процессов возможно лишь в совокупности их связей с многолетними климатическими циклами [Максимов, 1978].

Представители семейства жужелиц в силу хорошей изученности и повсеместного распространения, являются удобным объектом долговременного мониторинга. Многолетние популяционные исследования на жужелицах проводятся в США, Польше, Нидерландах, Германии, Франции, Великобритании [Den Boer, Gradwell, 1971; Bommarco, 1998; Desender, 2005; Hodkinson, 2005; Sklodowski, 2006; Luff, 2007; Brandmayer, Pizzalotto, 2016] и других странах мира. По мнению этих авторов, долговременный мониторинг численности жужелиц, являющихся чуткими индикаторами природной среды, предоставляет чрезвычайно богатые базы данных, полезные для объяснения взаимосвязи изменения климата и всех живых организмов. Крупные виды карабид открытых местообитаний, по результатам исследований P. Brandmayer и R. Pizzalotto [2016], наиболее чувствительны к изменению окружающей среды и наиболее подвержены риску вымирания. Так, в Доломитовых Альпах Италии, в местообитаниях, расположенных выше границы леса, в последние три десятилетия исчезло несколько холодолюбивых видов рода *Carabus*. Ученые объясняют этот факт реакцией видов на потепление климата.

В континентальном климате Северного Прибайкалья сильна лимитирующая роль температурного фактора. Предыдущими исследованиями за период 1955–2017 гг. установлен значительный рост среднегодовых температур воздуха на фоне снижения уровня атмосферных осадков. Климат на Байкале за последние десятилетия стал значительно теплее и более аридным [Ананина, 2016; Ananina, Ananin, 2019]. Эти факты совпадают с общей логикой глобального потепления, и они не могли не повлиять в той или иной мере на динамику численности жужелиц Баргузинского хребта.

Цель нашего исследования – подведение итогов изучения долговременных рядов динамики численности пространственно разобцен-

ных популяций видов жужелиц рода *Carabus* Баргузинского хребта за временной интервал 30 лет.

В задачи исследования входили: а) анализ и визуализация долговременных рядов динамики численности жужелиц с использованием статистических методов; б) выявление взаимосвязей флуктуации численности с абиотическими факторами среды; в) интерпретация полученных результатов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Количественные учеты жужелиц проводятся на территории Баргузинского государственного биосферного заповедника с 1988 г. и по настоящее время [Ананина, 2015, 2018]. На ключевом участке в срединной части Баргузинского хребта проложен 30-километровый высотный трансект от берега оз. Байкал (454 м над ур. м.) до гольцового пояса (1700 м над ур. м.). Десять энтомологических площадей разместились в характерных биотопах высотных поясов растительности (рис. 1).

На территории Баргузинского заповедника обитают 6 видов жужелиц рода *Carabus*, для решения поставленных задач выбраны 3 модельных вида: *C. odoratus barguzinicus* Shil., 1996; *C. henningi* F.-W., 1817; *C. loschnicovi* F.-W. 1823.

C. odoratus barguzinicus – доминантный вид на территории заповедника, доля его участия составляет 17,3 % от общего состава населения жужелиц. Его ареал ограничен Баргузинским хребтом, поэтому вид рассматривается в качестве эндемика. Эврибионт, встречается во всех лесных биотопах, заходит в высокогорья, отсутствует на разнотравных лугах. Довольно многочисленный в горно-лесном и подгольцовом поясе, редкий на побережье. По экологической принадлежности – горно-лесной, по фенологии размножения и характеру репродуктивного периода – раннелетний.

C. henningi – на Баргузинском хребте обычен, однако доля участия в общем населении жужелиц незначительна – 1,5 %. Распространен в центральном секторе Палеарктики – от Урала до Монголии. Стратобионт, в заповеднике встречается в пойменных разнотравных лугах и на опушках сопредельных лесных биотопов предгорного высотного поя-

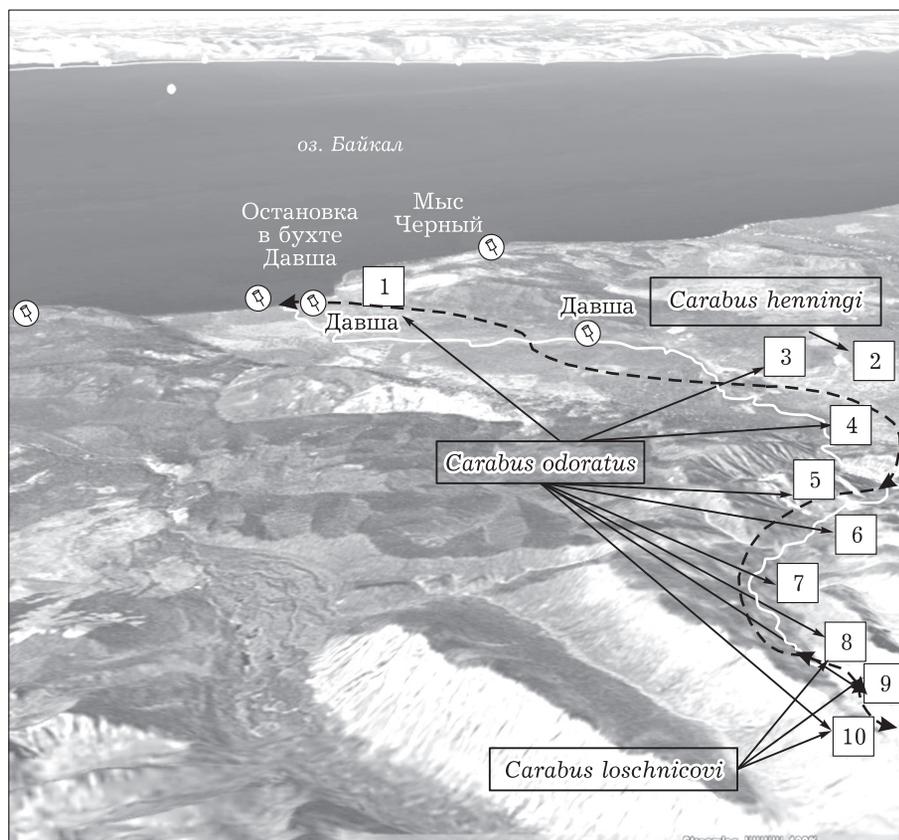


Рис. 1. Местобитания жужелиц рода *Carabus* в биотопах ключевого участка Баргузинского хребта.

Биотопы: 1 – кедрач черничный; 2 – луг разнотравный; 3 – лиственничник голубичный; 4 – сосняк брусничный; 5 – кедрач бадановый; 6 – осинник бадановый; 7 – пихтарник черничный; 8 – березняк парковый; 9 – тундра черничная; 10 – тундра лишайниковая

са, где может достигать большой численности. По экологической принадлежности – лесной, среднелетний.

C. loschnicovi – ареал такой же, как и у *C. henningi*, доля участия вида в населении невелика – 4,9 %. На Баргузинском хребте встречается на границе лесного и в подгольцовом поясе, стратобионт. По экологической принадлежности – горно-тундровый, среднелетний [Хобракова и др., 2014].

Виды рода *Carabus* по разным экологическим принципам относятся к мезофилам, зоофагам, эпигеобионтам ходящим (специализированным к обитанию на поверхности почвы), рецикликам (по характеру репродукции). Обладают двухгодичным, а в условиях Северного Прибайкалья 2–3-годовалым циклом развития [Хобракова, Шарова, 2005; Маталин, 2006].

За период исследований 1988–2017 гг. на территории заповедника отработано 20 115 ловушко-суток (лов./сут), учтено 215 000 эк-

земплярков жужелиц, выявлено 152 вида жужелиц. При отлове использовали модифицированные почвенные ловушки [Barber, 1931]. Поллитровые стеклянные емкости, заполненные на 1/4 фиксатором (4 % раствором формалина), вкапывали вровень с поверхностью земли. В каждом биотопе располагали в линию по 5 ловушек на расстоянии 5 м друг от друга. Сбор жуков проводили ежедекадно в течение вегетационных периодов с мая по сентябрь. Общая численность жужелиц на территории Баргузинского заповедника, в сравнении с другими регионами России и Бурятии, невелика [Хобракова, Шарова, 2005; Гречаниченко, 2009; Ананина, 2010а]. В своих расчетах мы использовали относительное обилие видов в биотопах, измеренное в количестве пойманных экземпляров на 100 лов./сут, которое предполагает ловушечные сборы. Временные ряды численности жужелиц для анализа выбраны в биотопах, в которых среднеголетняя численность

была максимальной: *C. odoratus* – осинник бадановый (среднегорный выдел), среднемноголетняя численность 13,9 экз. на 100 лов./сут; *C. loschnicovi* – тундра черничная (высокогорье), 10,6 экз. на 100 лов./сут; *C. henningi* – луг разнотравный (низкогорье), 40,7 экз. на 100 лов./сут (см. рис. 1).

Многомерные представления динамики численности популяций дают возможность визуального изучения временной траектории ряда. Из широкого спектра статистических методов изучения временных рядов мы рассматривали анализы: регрессионный, корреляционный, спектральный, компонентный и дисперсионный. Для статистической обработки полученного массива данных использовали пакеты программ Statistica 6.0 и Excel 2000 [Тюрин, Макаров, 1998; Коросов, 2007].

Регрессионный анализ использовали для выявления направленных изменений временного ряда путем построения тренда методом линейной аппроксимации. При помощи этого метода наличие или отсутствие тенденции изменения значений в долговременном ряду становится очевидным. Временной ряд, у которого тренд отсутствует, является стационарным. Вклад тренда в ход флуктуации оценивался по величине достоверности коэффициента аппроксимации R^2 (показывает долю, которую данный тренд занимает в общей динамике) и уравнению регрессии $y = at + b$. Значения коэффициентов аппроксимации от 12 до 51 % позволяют проводить сравнительный анализ.

Для изучения повторяемости процесса использован анализ временных рядов. Спектральный анализ Фурье (или гармонический анализ) позволяет точно вычислять периодичность (вычленять гармоники) через период T (лет) и частоту (число периодов, приходящихся на единицу времени). Интервал между наблюдениями составляет один год [Коросов, 2007]. Мы применяли спектральный анализ для выявления всех скрытых периодов. Для каждого долговременного ряда построены спектры, рассчитаны периоды и их мощность.

Корреляционный анализ применялся для оценки наличия и силы сопряженных связей “метеоданные – численность”, при этом использовался ранговый коэффициент корреляции тау Кендалла (τ_r) [Тюрин, Макаров, 1998]. Рассмотрено взаимодействие группы климатических параметров (31 фактор), оказываю-

щих совокупное воздействие на состояние численности видов жуужелиц рода *Carabus*. Для изучения терморежима местообитаний жуужелиц в течение всего календарного года на всех площадках работали шестисрочные автоматические термохроны (для фиксирования температуры толщи воздуха и температуры на поверхности почвы) [Ананина, Ананин, 2019]. Почвенными термометрами Саввинова измеряли глубинную температуру почвы ($H = 5, 10$ см). Уровень летних атмосферных осадков замеряли осадкосборниками в миллиметрах. Глубина снежного покрова измерялась в сантиметрах на всех уровнях высотного трансекта во время зимнего маршрутного учета млекопитающих в середине февраля, после выпадения основной части твердых осадков. Для оценки внутригодовых изменений температурного режима, согласно климатическим особенностям северо-восточного Прибайкалья, обозначены фенологические сезоны года: зима (холодный период, 13 декад) – **X-3– III-3**, лето (теплый период, длится 9 декад) – **VI-1– VIII-3**, весна (9 декад) – **IV-1– V-3**, и осень (5 декад) – **IX-1– X-2** (переходные периоды года). Начало зимы определялось датой установления снежного покрова, весны – окончательным переходом максимальных температур воздуха выше $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, лета – устойчивым переходом минимальных температур воздуха выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$, осени – переходом минимальных температур воздуха ниже $0\text{ }^{\circ}\text{C}$. Помимо обычных показателей использованы расчетные индексы: суммы активных температур выше $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$, $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$; продолжительность в днях безморозного периода по месяцам; гидротермический коэффициент (ГТК) И. А. Рубцова:

$$\text{ГТК} = P / \sum (t_i - t_0),$$

где P – сумма осадков за период, мм; t_i – среднемесячная температура воздуха; t_0 – нижний порог развития насекомых, в среднем принимается равным $6\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Ананина, 2010б]. Поскольку исследуемые виды жуужелиц относятся к двухгодичному варианту жизненного цикла, мы рассматривали корреляционные взаимосвязи численности с метеопараметрами текущего и предыдущего годов исследований.

Для оценки характера колебаний многолетних рядов руководствовались подходом, предложенным А. С. Исаевым и Р. Г. Хлебо-

просом [1973], т. е. для построения фазовых видовых портретов. Фазовый портрет – это совокупность фазовых траекторий, типичных для вида, которая может быть использована для выявления популяционных сдвигов. Компонентный анализ применим для выделения связей внутри и между сегментами фазовой траектории долговременных динамических рядов. Фазовые траектории визуально отражают основные закономерности последовательности градационных фаз. Каждая точка фазового пространства соответствует определенному положению и в то же время демонстрирует скорость изменения состояния системы (фазовую скорость). Дифференцированная характеристика фазового портрета популяции отражает основные закономерности многолетней динамики численности популяции вида. Коэффициент размножения (КР) – функция от значений плотности – является характерным показателем скорости изменения численности популяции. Способ расчета основан на использовании первой суммы $(n + 1)$ между двумя соседними членами ряда:

$$КР = x(n + 1)/xn,$$

где xn – относительная численность популяции в n -й год наблюдений.

В структуре каждого фазового портрета присутствуют контрольные точки, необходимые для описания формы и отражающие характеристику популяции: X_{\min} – минимальная предельная численность разреженной популяции (точка X_1), при которой вид еще жизнеспособен; X_{\max} – максимальная предельная численность популяции, ширина фазового портрета; Y_{\min} – минимальный предельный коэффициент размножения популяции; Y_{\max} – предельный коэффициент роста популяции, высота фазового портрета; прямая $Y = 1$ – зона устойчивости, вокруг которой происходит дрейф системы. Область траектории, расположенная над прямой $Y = 1$, – фазы нарастания численности, а под прямой – фазы снижения, соответствующие активному и депрессивному состоянию популяции.

Этими же авторами предложена оригинальная классификация типов динамики численности, основанная на анализе видовых фазовых портретов с учетом предельных значений КР и относительной численности. Тип динамики численности (ТДЧ) – это популяционно-дина-

мическая характеристика вида, отражающая пространственно-временное изменение численности в конкретный временной отрезок [Исаев и др., 1984].

Дисперсионный анализ может компенсировать односторонний регрессионный анализ. Он также применим для изучения зависимости и детализации значений долговременных рядов, в том числе для выявления ТДЧ. Диаграммы рассеяния строятся на декартовой плоскости в системе координат xy – по оси x откладываются независимые величины (относительная численность), по оси ординат – зависимые значения (коэффициент размножения). ТДЧ временного ряда определяется с помощью графического приема обработки эллипса рассеяния. Скопление точек ограничивается окружностью, задается линия регрессии (линия хода средних), которая соответствует оси эллипса рассеяния. Угол наклона линии регрессии характеризует тенденцию изменения значений. Чем больше величина изменчивости временного ряда, тем больше угол наклона. При стабильном ТДЧ угол наклона линии регрессии приближен к 45° , численность популяции мало изменяется и быстро восстанавливается до устойчивого состояния. В продромальном ТДЧ численность и коэффициент размножения в пределах зоны стабильности варьируют в значительном диапазоне, угол наклона линии регрессии выше 45° . Эруптивный тип динамики численности, при котором у жуужелиц наблюдались бы вспышки массового размножения, на территории заповедника не отмечался [Ананина, 2010а].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты 30-летнего исследования показали значительные колебания численности видов рода *Carabus* (рис. 2).

Расчеты уравнения линейного тренда в изменении долговременного ряда численности *C. odoratus* показали отсутствие линейного тренда ($R^2 = 0,005$). Однако в первом десятилетии численность варьировала незначительно, во второй половине второго и в первой половине третьего десятилетия наблюдался подъем, а в конце третьего десятилетия – спад. Особенно высокий всплеск численности наблюдался в 2004 г. – 36,5 экз. на 100 лов./сут (в 2,6 раза больше среднемноголетней). Резкое

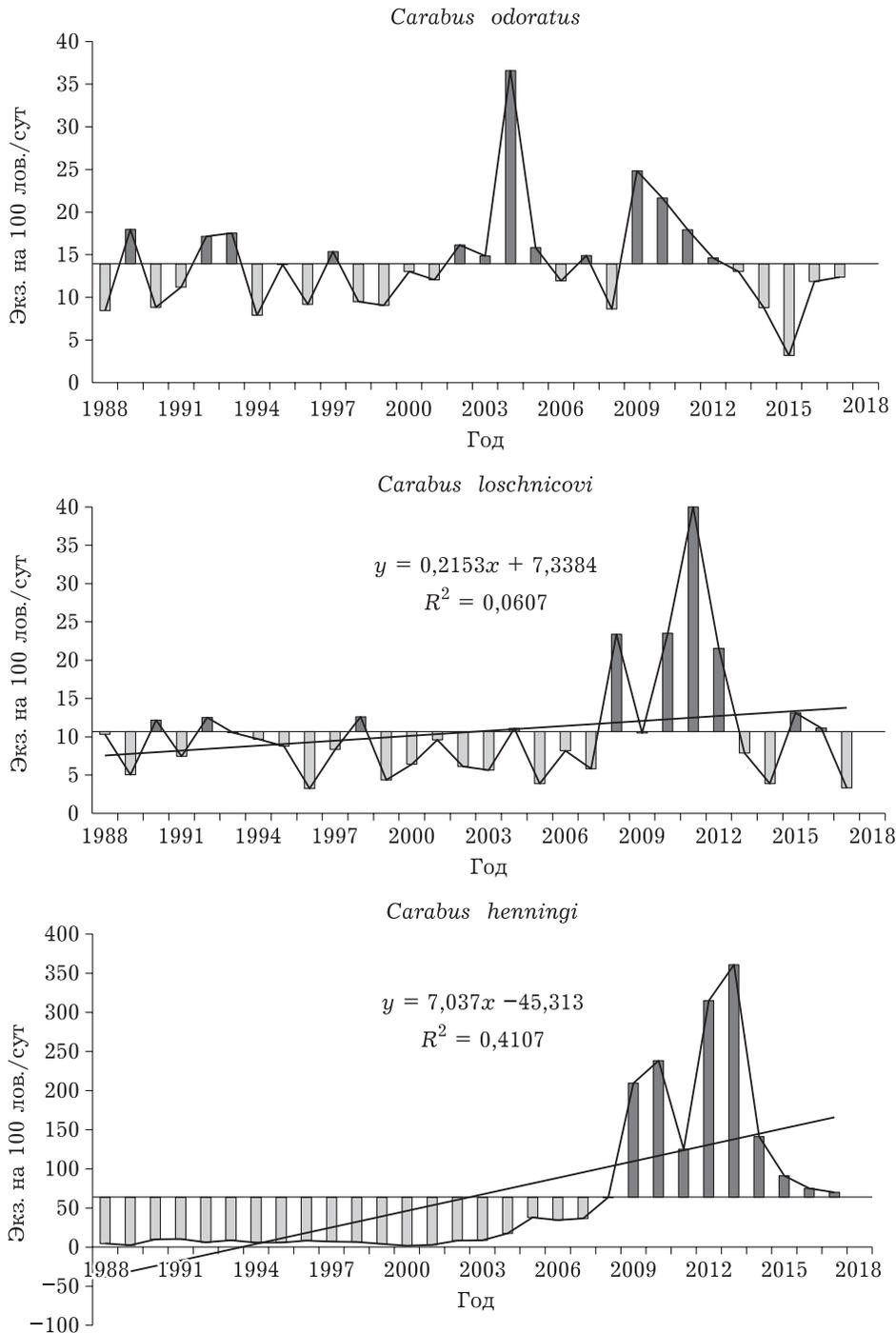


Рис. 2. Многолетняя динамика численности жужелиц рода *Carabus* за период 1988–2017 гг. в биотопах высотного трансекта

снижение численности наблюдалось в 2015 г. – 3,2 экз. на 100 лов./сут (в 4,3 раза меньше среднегоголетней).

В многолетнем ряду *C. loschnicovi* просматривается незначительная тенденция роста численности ($R^2 = 0,067$). Значительное повышение численности наблюдалось

с 2008 по 2012 г. – 40,1 экз. на 100 лов./сут (в 3,7 раза больше среднегоголетней). Тренд и коэффициент аппроксимации в долговременном ряду *C. henningi* ($R^2 = 0,411$) свидетельствуют о направленном изменении численности в популяции в сторону увеличения. Резкий рост численности отмечается с 2008 г.

Оценка связей метеорологических параметров текущего и предыдущего годов наблюдений с долговременными изменениями численности модельных видов жужелиц рода *Carabus* в 1988–2017 гг. на ключевом участке Баргузинского хребта (r , $p < 0,05$)

Метеорологический параметр	<i>Carabus odoratus</i>	<i>Carabus loschnicovi</i>	<i>Carabus henningi</i>
Текущий год			
Дата начала весеннего сезона	-0,281	0,353	0,925
Дата начала летнего сезона	0,536		0,89
Дата начала осеннего сезона	-0,295		
Минимальная t , °С на почве в мае	0,267		-0,924
Минимальная t , °С на почве в июне	-0,23	0,385	-0,857
Минимальная t , °С на почве в июле	-0,255		
Минимальная t , °С на почве в августе		-0,589	-0,898
Минимальная t , °С на почве в сентябре	0,39		0,904
Глубина снежного покрова	-0,373	-0,203	0,131
Предыдущий год			
Уровень годовых осадков	0,520	0,348	0,877
Уровень летних осадков	0,447	0,473	0,914
Уровень зимних осадков	-0,58	-0,371	-0,879
Дата установления снежного покрова	-0,502	-0,413	-0,841
Дата начала весеннего сезона	-0,276	-0,409	0,877
Дата начала летнего сезона	0,125	0,43	-0,863
Дата начала осеннего сезона	-0,417	-0,417	0,858
Сумма $t > 10$ °С	-0,281	-0,37	0,861
ГТК Рубцова	0,459	0,447	0,91
Продолжительность безморозного периода среднегодовая	-0,275	0,364	
Продолжительность безморозного периода в мае	0,333		0,871
Продолжительность безморозного периода в сентябре	0,424	-0,342	-0,844
Минимальная t , °С на почве в мае			0,895
Минимальная t , °С на почве в июне	-0,382		
Минимальная t , °С на почве в июле			0,868
Минимальная t , °С на почве в августе	-0,445	-0,463	-0,896
Минимальная t , °С на почве в сентябре	-0,326	0,347	0,854

Примечание. Отсутствие значений – данные статистически незначимы.

Наибольший пик численности зафиксирован в 2013 г. – 360,7 (превышение в 5,7 раза от среднегодовой) (см. рис. 2).

Статистически значимые данные, полученные в ходе корреляционного анализа “метеофакторы – численность”, приведены в таблице.

Наиболее важные результаты, полученные в ходе корреляционного анализа “метеопараметры – численность” из общего набора факторов:

а) наличие связей с напочвенными (минимальными) температурами в течение всего вегетационного периода;

б) наличие связей с продолжительностью безморозного периода в мае и сентябре (окончание и приход заморозков) в предыдущем году;

в) наличие связей с уровнем годовых, зимних и летних осадков, ГТК Рубцова;

г) отсутствие достоверных связей численности жужелиц со среднегодовыми и среднемесячными температурами воздуха, суммами накопленного тепла 0, 5, 10 °С, глубинными температурами почвы;

д) количество установленных корреляционных связей “численность – метеофакторы предыдущего года” превышает такое “численность – метеофакторы текущего года”.

В ходе спектрального анализа обнаружены повторяющиеся циклы разных рангов (рис. 3).

Установлено, что динамические ряды состоят из периодов (T) различной длины. Короткие периоды у *C. odoratus*, *C. loschnicovi* и *C. henningi* повторяются каждые

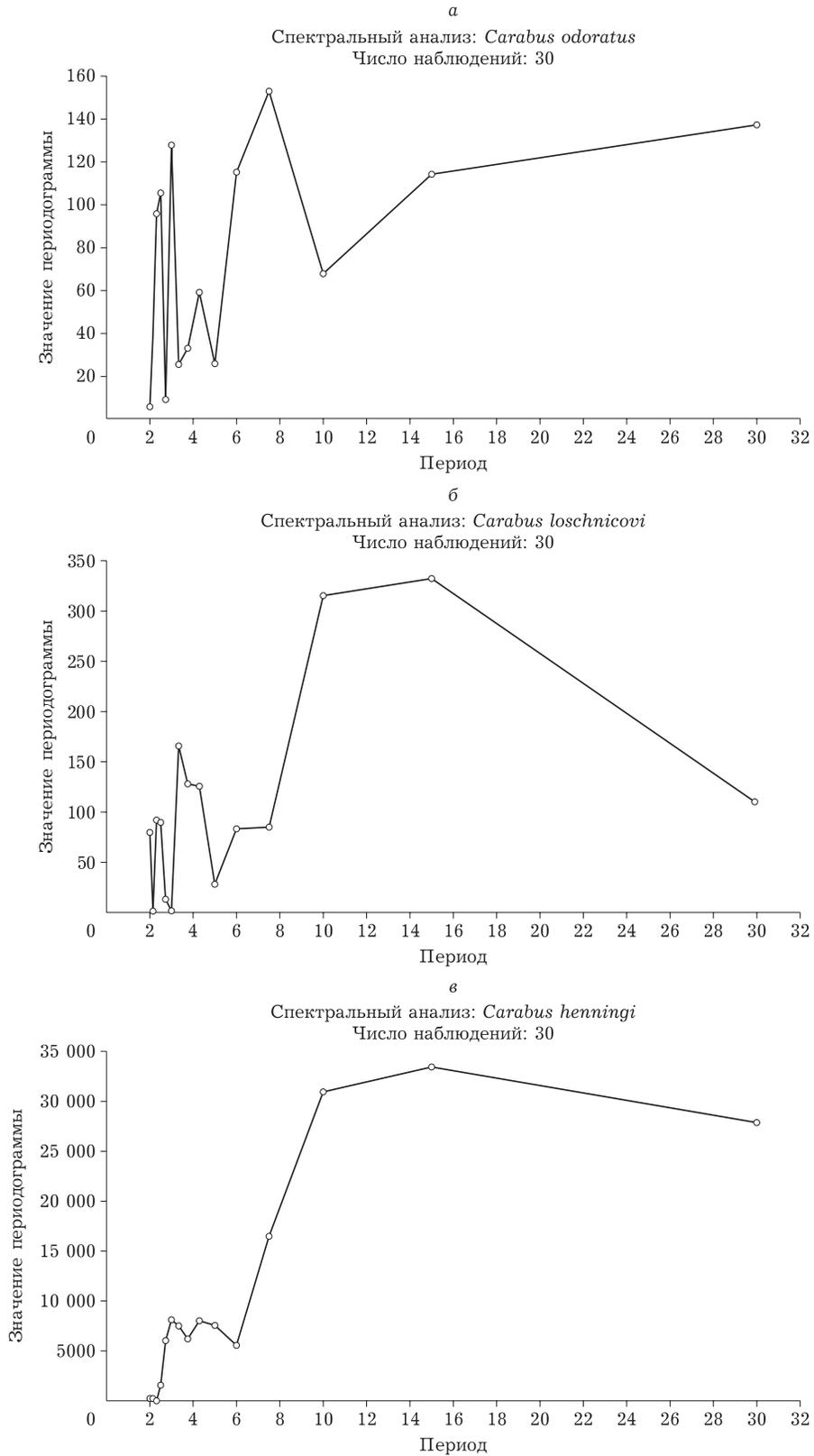


Рис. 3. Оценка спектральной периодичности (одномерный анализ Фурье) долговременных рядов *C. odoratus* (а), *C. loschnicovi* (б) и *C. henningi* (в), полученные с использованием окна Хэмминга

3–4 года ($T = 3$, $T = 4$). Длинные периоды у *C. odoratus* повторяются каждые 7 лет ($T = 7$), у *C. loschnicovi* и *C. henningi* – каждые 10 ($T = 10$). Оценка относительной величины вклада периодических компонент (пять наибольших пиков периодограммы) после преобразования представлена в таблице в виде весовых коэффициентов Хэмминга (см. рис. 3).

Фазовые портреты жужелиц представлены на рис. 4.

У всех трех видов в первом десятилетии (1988–1997 гг.) амплитуды колебания численности и коэффициентов размножения имели невысокие значения, и скорость изменения временного ряда была замедлена. Во втором десятилетии (1998–2007 гг.) фазовая скорость *C. odoratus* и *C. henningi* увеличилась, у *C. loschnicovi* оставалась на прежнем уровне. Наконец, в третьем десятилетии (2008–2017 гг.) у всех трех видов скорость изменения и роста численности достигала предельных значений (см. рис. 4).

На диаграммах рассеяния визуализируются ТДЧ жужелиц рода *Carabus* (рис. 5).

Мы определяли ТДЧ по амплитуде вариации КР, углу линейного тренда, форме диаграммы рассеяния.

У исследованных видов жужелиц выявлены стабильный и продромальный типы динамики численности. Стабильный ТДЧ отличается невысокой амплитудой КР, углом наклона линии тренда, близким к 45° , компактной диаграммой рассеяния; продромальный ТДЧ – высокой амплитудой КР, углом наклона линии тренда больше 45° , диаграммой рассеяния с большим размахом.

Предельная амплитуда вариации КР у *C. loschnicovi* и *C. odoratus* (КР = 2,5 и КР = 3,5) почти в 2 раза меньше, чем у *C. henningi* (КР=4,3). Угол наклона линии тренда у *C. loschnicovi* и *C. odoratus* близок к 45° , диаграммы рассеяния компактные – ТДЧ стабильный. Угол наклона линии тренда у *C. henningi* приближен к 90° , диаграммы рассеяния с большим размахом – ТДЧ продромальный.

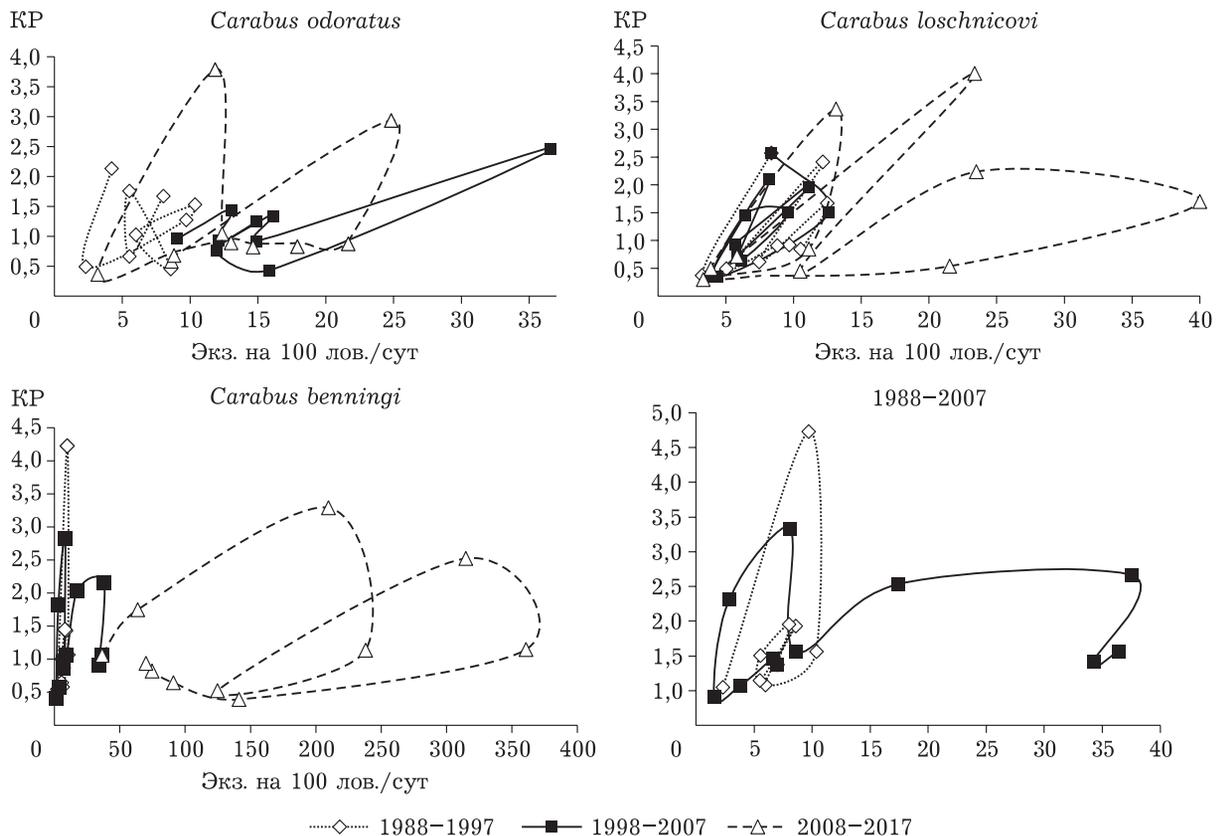


Рис. 4. Фазовые портреты долговременных рядов численности жужелиц рода *Carabus*, разбитые по десятилетиям (1988–1997 гг., 1998–2007 гг., 2008–2017 гг.) долговременного ряда

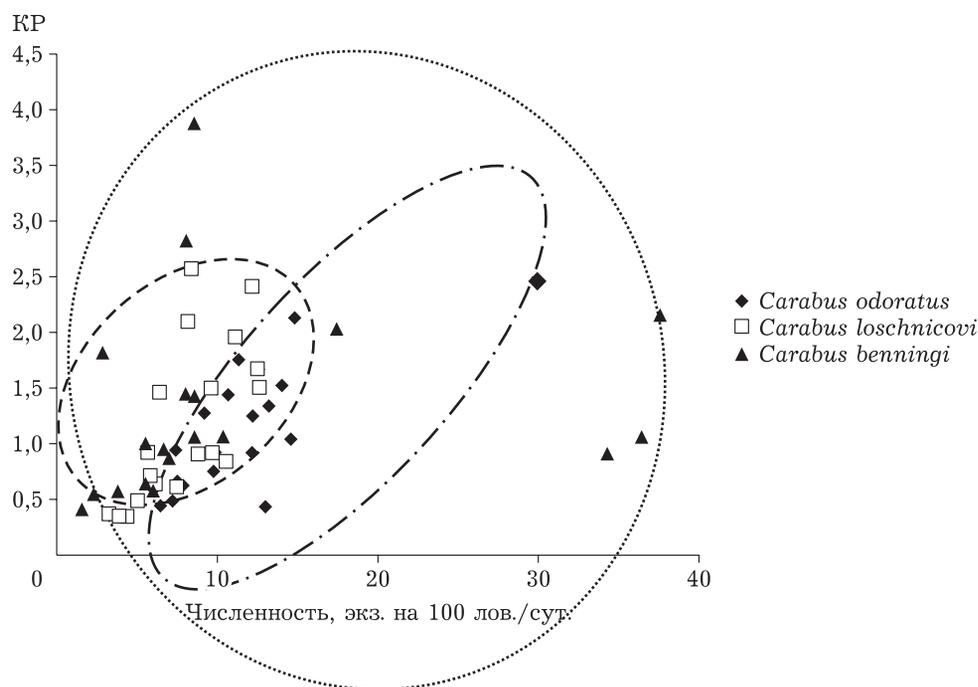


Рис. 5. Диаграммы рассеяния, характеризующие типы динамики численности видов рода *Carabus* на декартовой плоскости

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами проведен анализ по выявлению взаимосвязи динамики численности трех видов жужелиц рода *Carabus* с абиотическими факторами среды. Предыдущими исследованиями установлено, что в первые десятилетия XXI в. в Северном Прибайкалье климат стал резко меняться. Среднегодовые температуры воздуха увеличились по сравнению с 60-ми годами XX в. с $-4,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $-2,7\text{ }^{\circ}\text{C}$. Произошли изменения в увеличении продолжительности безморозного периода ($R^2 = +0,343$), в изменении режима выпадения атмосферных осадков ($R^2 = -0,142$). Даты прихода весны стали опережать среднелетние данные, а начала наступления осени – запаздывать. Изменение гидротермического режима местообитаний оказало непосредственное влияние на развитие онтогенетических стадий и на уровень численности герпетобионтных видов насекомых [Ананина, 2010б, 2018]. Жизненный цикл развития у жужелиц рода *Carabus* двухлетний, поэтому уровень численности зависит от метеорологических условий минимум двух лет. На начальные стадии (яйца и личинки, куколки) влияют погодные факторы первого, а на конечные (ювенильные, иматурные, генеративные) – второго

года развития. Метеопараметры предыдущего года влияют на уровень численности в большей мере, чем таковые текущего года. Этому есть объяснение – покровы яиц и личинок у жужелиц более нежные, они менее защищены от неблагоприятных погодных факторов и более подвержены смертности, чем имаго. На начальном этапе онтогенеза жужелиц важнейшее значение играют почвенные гидротермические параметры (уровень годовых и летних осадков, ГТК Рубцова), на конечном этапе – значение напочвенных температур (минимальные температуры на почве в мае – сентябре), определяющие продолжительность периода сезонной активности имаго. Все исследуемые виды реагировали положительно на уровень летних и годовых атмосферных осадков, отрицательно – на уровень зимних атмосферных осадков, глубину и сроки установления снежного покрова. Позднее установление снежного покрова и малая его глубина способствуют промерзанию почвы, вызывают гибель жуков на разных стадиях развития. Период жизнедеятельности жужелиц рода *Carabus* на исследуемой территории ограничен приходом положительных весенних (V-3) и наступлением осенних (IX-1) температур воздуха.

Напочвенные температуры воздуха в переходные сезоны года оказывают на все стадии онтогенеза жужелиц немаловажное значение. Запоздалый приход весны предыдущего года из-за разных фенологических особенностей размножения и процессов снеготаяния высотных растительных поясов влияет на *C. loschnicovi* и *C. odoratus* отрицательно ($r_t = -0,276$, $r_t = -0,409$ соответственно), а на *C. henningi* – положительно ($r_t = +0,877$). Позднее наступление отрицательных температур (начало осени) при отсутствии снежного покрова также негативно сказывается на численности среднегорного *C. odoratus* ($r_t = -0,417$), высокогорного *C. loschnicovi* ($r_t = -0,417$) и низкогорного *C. henningi* ($r_t = +0,858$). В этот период года температуры воздуха в высокогорном и среднегорном отделах высотного трансекта значительно ниже, чем в низкогорном [Ананина, 2018]. Температуры на почве в августе, самом теплом месяце Прибайкалья, на все стадии развития жужелиц рода *Carabus* влияют отрицательно, особенно у видов открытых прогреваемых биотопов – *C. loschnicovi* ($r_t = -0,589$) и *C. henningi* ($r_t = -0,898$). На основании установленных корреляционных связей мы рассматриваем *C. henningi* как тепло- и влаголюбивый, а *C. loschnicovi* и *C. odoratus* – как холодолюбивые представители рода *Carabus* (см. таблицу).

Обладая высокой потенциальной способностью к размножению, популяции жужелиц при воздействии модифицирующих (погодных) факторов способны изменять амплитуды колебания численности [Исаев и др., 1984], что можно заметить на фазовых портретах видов жужелиц рода *Carabus*. Амплитуды колебания коэффициента размножения (высота фазового портрета) и направление движения фазовой траектории у трех видов сходны между собой (см. рис. 4). На улучшение погодных условий в третьем десятилетии виды откликнулись повышением численности. Вероятно, такая конфигурация фазовой траектории характерна для видов рода *Carabus*.

Улучшение обстановки (благоприятные погодные условия) способствует смещению окружности рассеивания на плоскости (x, y) вправо, ухудшение возвращает ее обратно. При нестабильном типе динамики численности виды могут увеличивать свою чис-

ленность в несколько раз [Исаев и др., 1984]. У исследованных видов жужелиц показаны стабильный и продромальный типы динамики численности (см. рис. 5).

ВЫВОДЫ

В процессе анализа долговременных рядов мониторинга численности жужелиц рода *Carabus* установлено:

1. Изменение температурного режима Северного Прибайкалья оказало корректирующее воздействие на уровень численности эпигеобийонтных видов рода *Carabus*. В последние десятилетия у всех видов в ответ на повышение температуры воздуха наблюдалась реакция в форме всплеска численности, превышающего среднееголетние значения в несколько раз.

2. Стенобийонтные виды жужелиц *C. henningi* и *C. loschnicovi* более чувствительны к воздействию факторов среды – в долговременных рядах присутствуют тренды. У эврибийонтного *C. odoratus* флуктуации численности не выходили за рамки стационарного процесса – тренд отсутствовал.

3. Метеопараметры предыдущего года влияют на уровень численности жужелиц в большей мере, чем метеопараметры текущего года.

4. Температура воздуха влияет на численность жужелиц опосредованно – через продолжительность биологического лета, ограниченное сроками прихода весны и осени. Уровень осадков, продолжительность безморозного периода и температуры на поверхности почвы – наиболее важные факторы в жизни жужелиц рода *Carabus*.

5. Удельное значение воздействия абиотических факторов на виды неодинаково: *C. henningi* как наиболее теплолюбивый более чувствителен к изменению климата и реагирует гораздо активнее холодолюбивых *C. loschnicovi* и *C. odoratus*.

6. Определены градационные циклы – в долговременных рядах численности они состоят из коротких (3–4-годичных) и длинных (7–10-годичных) периодов, которые обусловлены внутривидовыми и климатическими процессами.

7. Установлено два основных типа динамики численности жужелиц Баргузинского хребта – стабильный и продромальный.

8. Флуктуации в долговременных рядах численности жужелиц рода *Carabus* в иссле-

дованный промежуток времени не выходили за границы стационарного процесса. Полученные результаты свидетельствуют лишь о многолетних тенденциях.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананина Т. Л. Динамика численности жуужелиц в горных условиях Северного Прибайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2010а. 136 с.
- Ананина Т. Л. К оценке влияния метеорологических факторов на динамику численности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Баргузинского хребта (Северное Прибайкалье) // *Фундаментальные науки и практика: сб. науч. тр. 3-й Междунар. телеконф. (Томск, 25 октября – 6 ноября, 2010 г.)*. – Томск: СибГМУ, 2010б. С. 6–7.
- Ананина Т. Л. Полицикличность долговременных рядов динамики численности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в горах Южной Сибири // *Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития: материалы Междунар. конф. Т. 1. (Улан-Батор (Монголия), 8–11 сентября 2015 г.)*. Улан-Батор, 2015. С. 284–285.
- Ананина Т. Л. Влияние климатических изменений в Северном Прибайкалье на численность жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // *Науч. электрон. журн. “Принципы экологии”*. 2016. Т. 5, № 3. С. 20.
- Ананина Т. Л. Изменения уловистости жуужелиц (Carabidae, Coleoptera) в ответ на климатические сдвиги в Северном Прибайкалье (Баргузинский заповедник) // XVIII Всерос. совещ. по почвенной зоологии. 22–26 октября 2018 г., Москва, ИПЭЭ РАН: материалы докл. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. С. 15–16.
- Гречаниченко Т. Э. Перспективы мезодинамического биомониторинга в заповеднике (на примере жуужелиц) // *Актуальные вопросы в области охраны природной среды: информ. сб. ФГУ “Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы”*. М.: ФГУ “ВНИИ природы”, 2009. С. 140–145.
- Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г. Принцип стабильности в динамике численности насекомых // *Докл. АН СССР*. 1973. Т. 208, № 1. С. 225–228.
- Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Киселев В. В., Кондаков Ю. П. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 224 с.
- Коросов А. В. Специальные методы биометрии: учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 364 с.
- Максимов А. А. Цикличность массовых размножений животных – основа долгосрочного прогнозирования // *Экология*. 1978. № 6. С. 5–13.
- Маталин А. В. Типология жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // *Зоол. журн.* 2006. Т. 85, № 10. С. 573–585.
- Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Изд-во “Тесса”, 2010. 344 с.
- Тюрин Ю. Н., Макаров А. А. Статистический анализ данных на компьютере. М.: ИНФРА-М, 1998. 528 с.
- Филонов К. П., Нухимовская Ю. Д. Летопись природы в заповедниках СССР: методич. пособие. М.: Наука, 1990. 143 с.
- Хобракова Л. Ц., Шарова И. X. Жизненные циклы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) горной тайги и горной лесостепи Восточного Саяна // *Изв. РАН. Сер. Биол.* 2005. № 6. С. 688–693.
- Хобракова Л. Ц., Шиленков В. Г., Дудко Р. Ю. Жуки-жуужелицы (Coleoptera, Carabidae). Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2014. 380 с.
- Ananina T. L., Ananin A. A. Some results of monitoring the temperature regime in the altitude zone of the Barguzin Ridge (Northern Baikal region) // *Material of the International Conference (Birmingham, United Kingdom, November 14, 2019)*. Birmingham: United Kingdom, 2019. P. 113–121.
- Barber H. Traps for cave-inhabiting insects // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1931. N 46. P. 259–266.
- Bommarco R. Reproduction and energy reserves of predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity // *Ecol. Appl.* 1998. N 8. P. 846–853.
- Brandmayer P., Pizzalotto R. Climate change and its impact on epigeal and hypogean carabid beetles // *Periodicum Biologorum*. 2016. Vol. 118, N 3. P. 147–162.
- Den Boer P. J., Gradwell G. R. (eds.) Dynamics of populations, proceedings of advanced study institute on Dynamics of Numbers in Populations, Oosterbeek, the Netherlands 7–18 September 1970, Centre for agricultural publishing and documentation. Wageningen, 1971. 611 p.
- Desender K. Theory versus reality: a review on the ecological and population genetic effect of forest fragmentation on wild organisms, with an emphasis on ground beetles. DIAS report N 114. 2005. P. 49–72.
- Hodkinson I. D. Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude // *Biol. Rev.* 2005. Vol. 80 (3). P. 489–513.
- Luff M. L. The carabidae (ground beetles) of Britain and Ireland. RES Handbook. Field Studies Council, Shrewsbury, 2007. Vol. 4 (2). 247 p.
- Skłodowski J. J. W. Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Białowieża forest, Poland: from primeval forest to managed woodlands of various ages // *Entomol. Fennica*. 2006. N 17. P. 296–309.

Results of long-term monitoring of the genus *Carabus* (Coleoptera: Carabidae) in the Barguzinsky range (Northern Baikal Region)

T. L. ANANINA

*Federal State Establishment "United Administration of Barguzinsky State
Natural Biosphere Reserve and Zabaikalsky National Park"
(FSE "Zapovednoe Podlemorye")
670045, Ulan-Ude, Komsomolskaya str., 44-64
E-mail: t.l.ananina@mail.ru*

A study of the long-term abundance of ground beetles of the genus *Carabus* over a thirty-year period made. The ratios of climatic factors that have a corrective effect on the level of their numbers are established. The level of precipitation, the duration of the frost-free period and the ground temperature on the soil surface are the most important meteorological parameters in the ground beetles life of genus *Carabus*. Air temperature effects through the duration of the biological summer, limited by the timing of the onset of spring and autumn indirectly. The gradation cycles of long-term series determined by intra-population and climatic processes are determined. It's consists of short 2–4 years and long 7–10 summer periods. Within the framework of phase portraits, the mechanism of action of regulatory factors on the process of numbers long-term dynamics are considered. Stable and prodromal types of the number dynamics of long-term series were established. Fluctuations in the abundance of ground beetles of the genus *Carabus* did not go beyond the framework of the stationary process during the studied period.

Key words. Ground beetles, climate, abundance, correlation, period.