

Относительное обилие жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae) временных и сезонных водоёмов юга Дальнего Востока России

Abundance of predaceous diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae) in temporary and seasonal ponds of the southern Far East of Russia

С.К. Холин*, А.Н. Нилссон**
S.K. Kholin*, A.N. Nilsson**

* Биолого-почвенный институт ДВО РАН, просп. 100 лет Владивостоку 159, Владивосток 690022 Россия. E-mail: h.axyridis@mail.ru.

* Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far East Branch, 100 let Vladivostoku ave., Vladivostok 690022 Russia.

** Департамент экологии и окружающей среды, Университет Умео, Умео S-90187 Швеция.

** Department of Ecology and Environmental Science, University of Umeå, Umeå S-90187 Sweden.

Ключевые слова: Dytiscidae, относительное обилие, временные и сезонные водоёмы.

Key words: Dytiscidae, diving beetles, abundance, temporary and seasonal ponds.

Резюме. Приводится сравнительная характеристика относительного обилия жуков семейства Dytiscidae юга о. Сахалин и Южного Приморья временных и сезонных водоёмов. Показано, что обилие жуков плавунцов на о. Сахалин значительно выше, чем в Приморье. Популяции обоих регионов демонстрируют сходные макроэкологические характеристики: положительную связь между обилием и числом занятых водоёмов; обратную зависимость между размером и обилием. Обсуждаются возможные причины различий в обилии жуков.

Abstract. Species' abundance of temporary and seasonal pond dytiscid water beetles were compared between two regions in Russian Far East: south Primorye and south Sakhalin. The abundance was estimated from standardized net samples from 15 ponds in both regions. Species' abundance was significantly higher in Sakhalin. Macroecological characteristics were similar in both regions: there was a positive relationship between specimen abundance and number of inhabited ponds, and an inverse relationship between beetle body sizes and abundance. Possible causes of differences in species abundance are discussed.

Жуки-плавунцы составляют значительную часть макробентоса как временных, так и постоянных водоёмов [Larson, 1985; Ranta, 1985]. В настоящее время фауна жуков-плавунцов большей части Дальнего Востока России достаточно хорошо изучена [Лафер, 1989]. Недавними исследованиями существенно пополнены сведения о фауне плавунцов о. Сахалин, Курильских о-вов, п-ва Камчатка [Nilsson, Kholin, 1994; Nilsson et al., 1997; Nilsson et al., 1999]. Проанализированы биогеографические особенности отдельных регионов [Kholin, Nilsson, 1998, 2000]. Совершенно неисследованной остаётся экология данной группы жуков на Дальнем Востоке. Лишь один экологический аспект был рассмотрен в нашей предыдущей работе [Kholin, Nilsson, 1998], а именно связь локального разнообра-

зия с характеристиками временных и сезонных водоёмов юга Приморского края и Южного Сахалина. Каких-либо других работ по экологии плавунцов Дальнего Востока России обнаружить не удалось.

Цель данного исследования — дать общую характеристику и провести сравнительный анализ относительного обилия плавунцов временных и сезонных водоёмов двух регионов юга Дальнего Востока России.

Материал и методика

Исследование было проведено в Приморском крае на полуострове Муравьёва-Амурского (ст. Спутник) и на о. Сахалин в Холмском районе на побережье от г. Холмск на север до м. Слепиковского. В каждом из этих районов было выбрано по 15 небольших временных водоёмов.

В Приморье водоёмы посещали раз в месяц с мая по сентябрь 1993–1994 гг. На Сахалине — в июне и сентябре 1993 г. и августе 1994 г. Количество посещений одного водоёма колебалось от одного до восьми и зависело от его наличия. В сумме в Приморье было взято 6–34 количественных выборки (всего 309) из отдельных водоёмов, а на Сахалине от 2 до 15 (120).

Личинки и имаго плавунцов собирались с помощью небольшого сачка (диаметр рамки 15 см, размер ячеек сетки 0,6 мм). Каждая выборка бралась следующим образом. По краю водоёма на протяжении 1 м в течение 15 с. ногой взбаламучивались донный осадок и растительность и одновременно постоянно сачком проводилось своеобразное «трапение». Собраный материал сразу помещался в просторную кювету с небольшим количеством воды для выбора пойманных насекомых.

Чтобы избежать влияния размера водоёма на так называемый «перевыбор»¹, число выборок, взятых в одно время, зависело от текущей площади поверхности водоёма, а именно: одна выборка при площади 0,1–0,5 м², две при 0,5–2,0 м², три при 2,0–10 м², четыре при 10–100 м², пять при более 100 м². Численность отдельных видов выражена как среднее относительное обилие — число экземпляров/число выборок.

Для каждого водоёма измеряли максимальную площадь водной поверхности, глубину, температуру воды в центре водоёма на глубине 5 см, долю береговой линии, покрытой мхом, проективное покрытие плавающей и прямостоячей растительностью (табл. 1). Кроме того, определялась степень постоянства водоёма, выраженная как доля посещений водоёмов, когда они были пересохшими.

Более подробно районы исследования и методика сбора материала описана в предыдущей нашей работе [Kholin, Nilsson, 1998].

Различия между рассматриваемыми регионами тестировались с помощью одностороннего дисперсионного анализа (ANOVA) и критерия Стьюдента (*t*). Для нормализации выборочных значений использована Бокс-Кокс трансформация, а в случае значений, выраженных в долях, арксинус-преобразование [Krebs, 1989]. Корреляция между относительной численностью и другими параметрами рассчитывалась с помощью стандартного линейного регрессионного анализа. Связь между размером жуков и их относительным обилием не имеет линейного характера. На графике точки концентрируются в форме треугольника в левом нижнем углу. В этом случае для определения статистической достоверности наблюдаемой закономерности был использован рандомизационный тест, реализованный в модуле Macroecology в программе EcoSim [Gotelli, Entsminger, 2004]. С помощью этого теста можно получить два типа статистической оценки. Это оценка статистической достоверности формы распределения точек на графике и оценка вероятности выброса точек за пределы некоей границы. В каждом случае производят 1000 случайных сочетаний наблюдений и оценивают число смоделированных выборок, которые соответствуют исходным данным. Подробнее см. описание программы [Gotelli, Entsminger, 2004].

Результаты

Всего было собрано 1500 экз. имаго и личинок, относящихся к 30 видам. На Сахалине собрано 784 экз. (14 видов), в Приморье 716 экз. (26 видов). На Сахалине среднее число экз. на выборку составило 1,00–15,07 (5,81±1,09) и было статистически значимо выше, чем в Приморье 0,69–9,75 (2,60±0,58) (ANOVA: $F=13,43$, $p<0,0025$). Сравне-

Таблица 1. Характеристика исследованных водоёмов по некоторым параметрам среды
Table 1. Characteristics of water reservoirs studied by several environmental parameters

Параметр	Сахалин	Приморье	<i>t</i>	<i>p</i>
Площадь, м ²	1-432 (71,0±30,8)	0,5-240 (41,5±16,7)	0,843	0,406
Глубина, м	0,07-1,00 (0,30±0,06)	0,1-1,3 (0,47±0,08)	1,609	0,119
Температура воды	16,0-21,5 (18,5±0,4)	13,2-19,9 (17,1±0,5)	1,984	0,057
Частота пересыхания*, %	33,3-66,7 (50,0±4,5)	12,5-62,5 (31,9±6,3)	2,330	0,034**
Мох, % покрытия	0-100 (23,1±9,9)	0-20 (1,7±1,4)	2,243	0,033**
Надводная растительность, % покрытия	0-90 (42,0±9,2)	0-90 (45,3±8,8)	0,725	0,475

* — только для пересыхающих водоёмов; ** — различия статистически значимы.

* — for intermittent reservoirs only; ** — statistically significant differences.

ние относительного обилия 10 общих для двух регионов видов показало, что обилие жуков на Сахалине выше — 0,60±0,31 экз. на выборку, в сравнении с Приморьем — 0,08±0,04 (ANOVA: $F=9,47$, $p<0,01$). В целом, относительное обилие отдельных видов в среднем значимо выше на Сахалине от 0,01 до 3,09 экз. на выборку (0,47±0,23) и от 0,003 до 0,39 (0,09±0,02) в Приморье (ANOVA: $F=8,59$, $p<0,01$) (табл. 2).

Анализ корреляций между характеристиками водоёмов и относительным обилием плавунцов показал, что в большинстве случаев прямой зависимости между этими параметрами нет (табл. 3). Только в одном случае наблюдается статистически достоверная отрицательная корреляция между степенью покрытия надводной растительностью и относительным обилием жуков в водоёмах юга Приморского края. Если опустить степень связи и её достоверность, то следует указать на разнонаправленную зависимость обилия плавунцов от параметров среды в рассматриваемых регионах.

На рисунке 1 показана зависимость между относительным обилием отдельных видов плавунцов и числом водоёмов, в которых они были встречены. В обоих случаях наблюдается прямая зависимость между числом занятых водоёмов и обилием жуков. Однако для Сахалина корреляция не достигает значимого уровня за счёт относительно высокого обилия *Hygrotus inaequalis*.

На рисунке 2 показан характер зависимости между размером отдельных видов и их относительным обилием. Здесь использованы данные только по имаго. Поскольку в данном случае невозможно стандартное статистическое тестирование, был использован рандомизационный тест в двух его вариантах (см. материал и методику). Для обоих райо-

¹ При равном количестве выборок результаты из водоёмов меньшего размера оказываются завышенными в сравнении с большими водоёмами [Colwell, Hurr, 1994].

Таблица 2. Размеры, число пойманных экземпляров личинок (l) и имаго (i), среднее относительное обилие плавунцов в исследованных водоёмах

Table 2. Sizes, number of captured larva (l) and adult (i) specimens and average relative abundance of diving beetles in studied water reservoirs

Вид	Размер*, мм	Сахалин		Приморье	
		l+i, экз.	Обилие	l+i, экз.	Обилие
<i>Agabus aequalis</i> Sharp, 1882	7,0	-	-	5+7	0,04
<i>A. affinis</i> Paykull, 1798	6,6	-	-	2+1	0,01
<i>A. congener</i> Thuberg, 1794	7,5	0+1	0,01	0+1	0,003
<i>A. conspicuus</i> Sharp, 1873	10,5	11+3	0,12	-	-
<i>A. japonicus</i> Sharp, 1873	6,8	0+13	0,11	0+1	0,003
<i>A. kholini</i> Nilsson, 1994	7,0	-	-	2+2	0,01
<i>Acilius sulcatus</i> Linne, 1758	16,5	29+0	0,24	4+1	0,02
<i>Copelatus weymami</i> J. Balfour-Brown, 1946	5,8	-	-	2+7	0,03
<i>Dytiscus dauricus</i> Gebler, 1832	32,0	7+1	0,07	-	-
<i>D. marginalis</i> Linne, 1758	33,5	-	-	18+2	0,06
<i>Eretes sticticus</i> Linne, 1767	13,5	-	-	1+0	0,003
<i>Hydaticus aruspex</i> Clark, 1864	14,0	18+3	0,18	6+0	0,02
<i>Hydroglyphus japonicus</i> Sharp, 1873	2,1	-	-	0+47	0,15
<i>Hydroporus angusi</i> Nilsson, 1990	2,6	-	-	0+11	0,04
<i>H. brevisculus</i> Poppius, 1905	2,7	-	-	1+99	0,32
<i>H. fuscipennis</i> Schaum, 1868	3,2	0+8	0,07	0+1	0,003
<i>H. laticollis</i> Zimmermann, 1922	3,4	-	-	0+12	0,04
<i>H. uenoi</i> Nakane, 1963	3,7	7+21	0,23	4+118	0,39
<i>Hygrotus chinensis</i> Sharp, 1882	4,5	-	-	12+39	0,17
<i>H. impressopunctatus</i> Schaller, 1783	4,4	153+31	1,53	8+14	0,07
<i>H. inaequalis</i> Fabricius, 1777	3,2	141+230	3,09	10+65	0,24
<i>Hyphydrus japonicus</i> Sharp, 1873	4,3	-	-	9+2	0,04
<i>Ilybius apicalis</i> Sharp, 1873	9,3	23+9	0,27	8+5	0,04
<i>I. chishimanus</i> Kono, 1944	11	-	-	85+21	0,34
<i>I. lateralis</i> Gebler, 1832	8,5	-	-	0+2	0,01
<i>I. nakanei</i> Nilsson, 1994	11,0	2+8	0,08	-	-
<i>I. poppiusi</i> Zaitzev, 1907	10,9	16+14	0,25	0+14	0,05
<i>Laccophilus difficilis</i> Sharp, 1873	4,4	-	-	0+2	0,01
<i>Rhantus notaticollis</i> Aube, 1837	10,2	22+13	0,29	-	-
<i>Rh. suturalis</i> MacLeay, 1825	11,5	-	-	51+14	0,21
Всего		429+355		228+488	

* В качестве размера указано медианное значение по различным литературным источникам.

* Median meaning of size index given by literature data.

нов тестирование показало высокое соответствие смоделированных выборок исходным данным. Соответственно для Сахалина и Приморья тест формы распределения точек на графике $p=1,000$ и $p=0,717$, и тест выброса за пределы границы $p=0,924$ и $0,874$.

Обсуждение

Как показал сравнительный анализ выборок из двух районов, относительное обилие плавунцов на юге о. Сахалин в целом выше, чем на юге Приморья. Характеристики водоёмов и условий наблюдения значительно отличаются только по частоте пере-

сыхания и количеству мха (табл. 1). Однако корреляционный анализ показал, что эти факторы не имеют связи с относительным обилием (табл. 3). Фактическое отсутствие значимого влияния какого-либо из рассмотренных биотических и абиотических факторов на относительное обилие жуков в обоих районах не позволяет точно определить причину наблюдаемой картины.

К сожалению, в нашем исследовании отсутствуют данные, как по численности потенциальных жертв плавунцов, так и по численности хищных видов, способных охотиться на плавунцов и их личинок, как, например, хищные клопы и личинки стрекоз [Larson, 1990; Bosi, 2001]. Отметим, однако,

Таблица 3. Корреляционный анализ связи между характеристиками водоёмов и относительным обилием плавунцов

Table 3. Correlation analysis between water reservoir characteristics and relative abundance of diving beetles

Параметр	Сахалин		Приморье	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Площадь	0,405	0,135	-0,188	0,503
Глубина	-0,230	0,409	-0,210	0,452
Температура воды	0,451	0,092	-0,038	0,892
Частота пересыхания*	0,432	0,285	-0,292	0,446
Мох	0,273	0,325	-0,049	0,863
Надводная растительность	-0,075	0,792	-0,590	0,021**

что личинки стрекоз отмечались практически всегда при взятии выборок.

В предыдущей нашей работе [Kholin, Nilsson, 1998] было показано, что разнообразие плавунцов в обоих рассматриваемых районах и плюс в таком удалённом регионе, как Скандинавия, зависит сходным образом от тех факторов среды, которые были выбраны нами (табл. 1), а различия связаны с географическим положением, влиянием исторических и региональных факторов. В других работах было, кроме того, отмечено, что разнообразие водных жуков в отличие от их обилия более сильно зависит от таких факторов, как, например, физико-химические и трофические условия водоёмов, а так-

же географического положения [Ranta, 1985; Larson, 1985; Nilsson et al., 1994; Nilsson, Söderberg, 1996].

Одной из возможных причин, объясняющих столь значимые различия в обилии жуков, может быть фактор времени взятия выборок. В Приморье исследования проводились два года регулярно на протяжении всего сезона, тогда как на Сахалине выборки были взяты в те же два года, но в разные месяцы (см. материал и методику). Таким образом, возможно не был учтён фактор сезонной динамики численности жуков, который мог дать эффект переоценки относительного обилия на Сахалине.

Несмотря на отмеченные различия в относительном обилии плавунцов между двумя регионами, в обоих случаях обилие сходным образом связано с числом занятых водоёмов и размером жуков. Положительная корреляция между обилием и распространением известна для разных типов организмов [Brown, 1984]. Аналогично связь между размерами и обилием отмечается также для многих организмов [Blackburn et al., 1993; White et al., 2007]. Для плавунцов обе эти зависимости были отмечены в разных типах водоёмов Швеции [Nilsson et al., 1994; Nilsson, Söderberg, 1996] и Канады [Larson, 1985].

Таким образом, между исследованными регионами существует высокое различие в обилии, что можно связать с региональными особенностями. В то же время жуки демонстрируют сходные макроэкологические характеристики, которые также наблюдаются в популяциях весьма удалённых регионов.

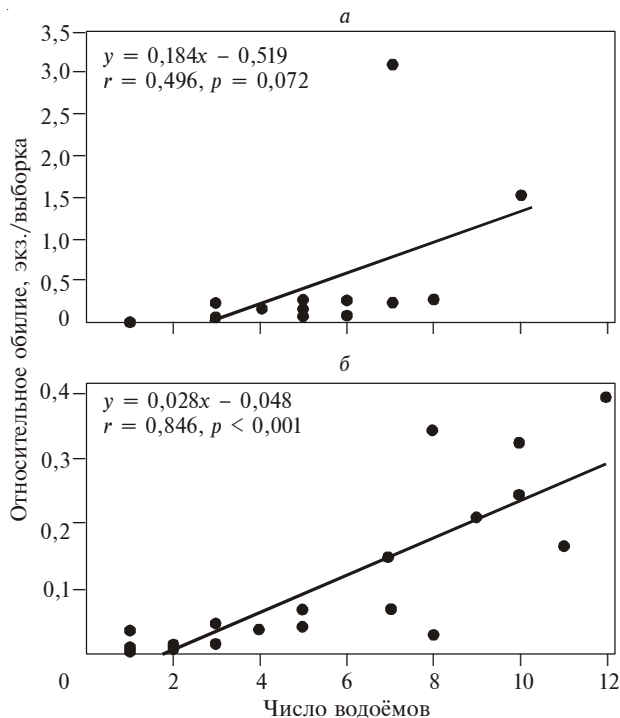


Рис. 1. Зависимость между числом занятых водоёмов и относительным обилием плавунцов. а — Сахалин, б — Приморье.

Fig. 1. Relation between inhabited water reservoirs number and relative abundance of diving beetle. а — Sakhalin, б — Primorie.

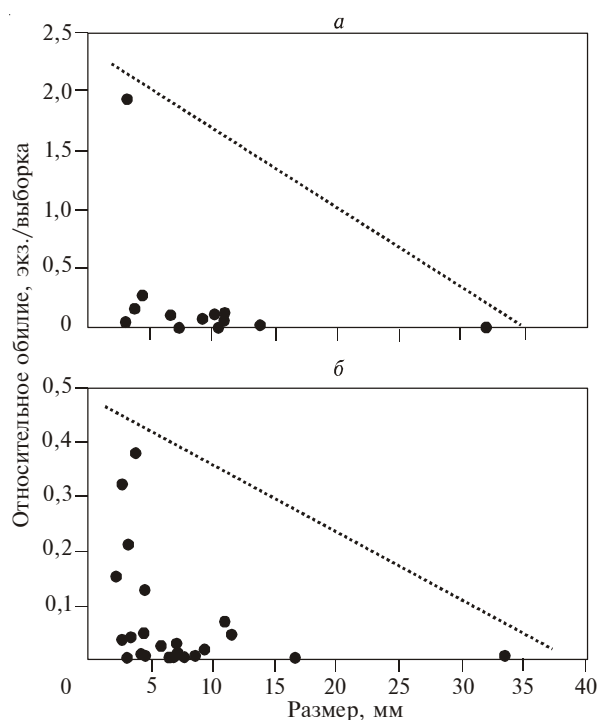


Рис. 2. Зависимость между размером и относительным обилием имаго плавунцов. а — Сахалин, б — Приморье.

Fig. 2. Relation between size and relative abundance of diving beetle imagoes. а — Sakhalin, б — Primorie.

Литература

- Лафер Г.Ш. 1989. 7. Сем. Dytiscidae — Плавунцы // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.3. Жесткокрылые, или жуки. Ч.1. Ленинград: Наука. С.229–253.
- Blackburn T.M., Brown V.K., Doube B.M., Greenwood J.J.D., Lawton J.H., Stork N.E. 1993. The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages // *Journal of Animal Ecology*. Vol.62. P.519–528.
- Bosi G. 2001. Abundance, diversity and seasonal succession of dytiscid and noterid beetles (Coleoptera: Adepaga) in the two marshes of the Eastern Po Plane (Italy) // *Hydrobiologia*. Vol.459. P.1–7.
- Brown J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species // *American Naturalist*. Vol.124. P.255–279.
- Gotelli N.J., Entsminger G.L. 2004. EcoSim: null models software for ecology, version 7.72. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear, Jericho, VT.
- Kholin S.K., Nilsson A.N. 1998. Regional enrichment of predaceous water beetles in temporary ponds at opposite east-west ends of the Palaearctic // *Journal of Biogeography*. Vol. 25. No.1. P.47–55.
- Kholin S.K., Nilsson A.N. 2000. Biogeography of the Dytiscidae (Coleoptera) of Kamchatka: preliminary note // *Natural History Research Special Issue*. No.7. P.93–99.
- Krebs J.C. 1989. *Ecological Methodology*. New York: Harper & Row Publishers. 654 p.
- Larson D.J. 1985. Structure in temperate predaceous diving beetle communities (Coleoptera: Dytiscidae) // *Holarctic Ecology*. Vol.8. P.18–32.
- Larson D.J. 1990. Odonate predation as a factor influencing dytiscid beetle distribution and community structure // *Quaestiones Entomologicae*. Vol.26. P.151–162.
- Nilsson A.N., Elmberg J., Sjöberg K. 1994. Abundance and species richness patterns of predaceous diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae) in Swedish lakes // *Journal of Biogeography*. Vol.21. P.197–206.
- Nilsson A.N., Kholin S. 1994. The diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae) of Sakhalin — an annotated checklist // *Entomologisk Tidskrift*. Vol.115. No.3. P.143–156.
- Nilsson A.N., Kholin S.K., Minakawa N. 1999. The Dytiscidae (Coleoptera) of Kamchatka, with additional records for Sakhalin and the Kuril Islands // *Beitrag zur Entomologie*. Vol.49. No.1. P.107–131.
- Nilsson A.N., Minakawa N., Oberg P.B.H. 1997. The diving beetles of the Kuril Archipelago in the Far East of Russia // *Beitrag zur Entomologie*. Vol.47. No.2. P.365–376.
- Nilsson A.N., Söderberg H. 1996. Abundance and species richness patterns of diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae) from exposed and protected sites in 98 northern Swedish lakes // *Hydrobiologia*. Vol.321. P.83–88.
- Ranta E. 1985. Communities of water-beetles in different kinds of water in Finland // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Vol.137. P.33–45.
- White E.P., Morgan S.K.E., Kerkhoff A.J., Brian J.E. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol.22. No.6. P.323–330.

Поступила в редакцию 5.05.2010