

УДК 574.34: 595.76

DOI: 10.33910/2686-9519-2019-11-4-314-326

<http://zoobank.org/References/B29816AF-F6D6-43BF-9C71-D34ABD62A306>

## ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) В ПОЙМЕ МАЛОВОДНОГО ПРИТОКА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ИРТЫШ

Н. В. Важенина

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, ул. академика Юрия Осипова, д. 15, 626150,  
г. Тобольск, Россия

### Сведения об авторе

Важенина Наталья Викторовна

E-mail: [nataliavict@yandex.ru](mailto:nataliavict@yandex.ru)

SPIN-код: 6740-5844

ORCID: 0000-0002-6611-5068

**Права:** © Автор (2019). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

**Аннотация.** В работе представлен анализ многолетней динамики герпетобионтного населения жесткокрылых насекомых заливного луга в условиях пойменного режима маловодной реки Бартак (южная тайга Западной Сибири). За период с 2008 г. по 2011 г. на лугу зарегистрировано 215 видов жуков из 21 семейства. Отмечено, что на состав и численность семейств Carabidae, Cantharidae, Chrysomelidae и Elateridae оказывают влияние почвенно-растительные характеристики поймы, зависящие от уровня и длительности половодья. Структура доминирования видов нестабильна, устойчивым компонентом населения считались виды *Amara communis* (Pz., 1797), *Atheta fungi* (Grav., 1806), *Clivina fossor* (L., 1758) и *Longitarsus luridus* (Scop., 1763). За четырехлетний период наблюдений население жуков сохраняет высокие показатели разнообразия, численности, выравненности и представляет собой относительно устойчивое сообщество.

**Ключевые слова:** жесткокрылые, динамика численности, структура доминирования, центральная пойма, река Бартак, низовья Иртыша.

## POPULATION DYNAMICS FOR HERPETOBIONT BEETLES (COLEOPTERA) IN THE FLOODPLAIN OF A SMALL TRIBUTARY IN THE LOWER REACHES OF THE IRTYSH

N. V. Vazhenina

Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 15 Osipova Str., 626150,  
Tobolsk, Russia

### Author

Natalia V. Vazhenina

E-mail: [nataliavict@yandex.ru](mailto:nataliavict@yandex.ru)

SPIN: 6740-5844

ORCID: 0000-0002-6611-5068

**Copyright:** © The Author (2019). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

**Abstract.** The paper analyses the dynamics of the composition and structure of the herpetobiont beetle population in a river meadow of the central floodplain of the river Bartak, a small tributary in the lower reaches of the Irtysh (southern taiga of West Siberia). A total of 215 species from 21 families dominated by Carabidae (64), Staphylinidae (56), Chrysomelidae (17) and Curculionidae (16) were revealed. Annually, at least 93% of the numerical abundance was made up from Carabidae, Staphylinidae, Silphidae, Chrysomelidae, Elateridae and Cryptophagidae families. It was also revealed that prolonged flooding has a negative impact on some species from the Carabidae, Cantharidae, Elateridae and Chrysomelidae families and consequently reduces the overall species diversity. At relatively low flood levels, the numbers of small predators (*Clivina*, *Trechus*, *Bembidion*) and specialised phytophags (*Longitarsus*) increase. The species *Amara communis* (Pz., 1797), *Clivina fossor* (L., 1758), *Atheta fungi* (Grav., 1806) and *Longitarsus luridus* (Scop., 1763) are the basis of the dominant complex. A comparatively high indicator of population diversity recorded over a four-year period indicates community stability. It was determined that changes in soil and plant conditions as a result of hydrological processes on the floodplain are key factors influencing the formation of the beetles' population.

**Keywords:** beetles, dynamics abundance, dominance structure, central floodplain, Bartak River, Lower Irtysh.

## ВВЕДЕНИЕ

В ряду геоморфологических элементов речных долин поймы характеризуются высоким биоразнообразием и представляют несомненный интерес для проведения различных эколого-биологических исследований. В поймах, периодически затопляемых аллювиальными водами во время половодий, формируются своеобразные динамичные экосистемные комплексы, адаптированные к гидрологическому режиму рек. Характер затопления пойменных участков (частота, интенсивность, уровень подъема воды и продолжительность) имеет разногодичную изменчивость, что в первую очередь сказывается на таксономическом разнообразии и функциональной организации биоты (Максимов 1974).

В пойменных почвах и подстилке зимует большое количество беспозвоночных животных, основную часть которых составляют жесткокрылые (Insecta, Coleoptera). Выживаемость видов в период весеннего половодья зависит от условий поемкости, температурных параметров, а также стадий развития жуков, на которых они могут успешно переносить недостаток кислорода (Крышталь 1955). При этом временное затопление поймы, как абиотический фактор, и приспособление энтомофауны к этим условиям можно считать элементами непрерывно протекающего естественного отбора (Переделский 1948).

Многочисленные работы отечественных авторов посвящены выявлению закономерностей биотопического распределения беспозвоночных животных по пойменному профилю, где в разной степени рассматриваются аспекты воздействия водного режима реки на обитателей. Подобные исследования проведены на примере долин таких крупных рек, как Волга (Шафигуллина 2004, 2009), Ока (Грюнталь 1994; Переделский 1948), Большая Кокшага (Бастраков, Рыбалов, Воробьева 2014), Иртыш (Важенина, Сергеева 2018; Рыбалов, Бастраков 2012; Самойлова, Стриганова 2013), Тобол (Шуровенков 1962), Обь (Зи-

новьев 2006) и Енисей (Rybalov, Rossolimo 1998).

В отличие от пойм крупных рек, с достаточно четкой дифференциацией рельефа на высотные ярусы и наличием наносов песка в нижнем уровне, поймы малых рек имеют относительно плоскую задернованную поверхность. Протекающие в реках гидрологические процессы различны по источникам питания, величине водосбора и продолжительности стояния полых вод (Максимов 1974). Поэтому приспособления жесткокрылых к перенесению весеннего половодья в маловодных притоках могут иметь совсем иной характер, по сравнению с пойменными обитателями крупных рек. Однако этот момент к настоящему времени остается малоизученным.

Цель работы — оценить влияние водного режима малой реки на многолетнюю динамику структуры пойменного населения жесткокрылых насекомых.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в Уватском районе Тюменской области (Западная Сибирь), на заливном разнотравном лугу левого берега реки Бартак (58°43,035' с. ш., 68°41,423' в. д.), в период с 2008 г. по 2011 г. Река представляет собой приток правобережной части Нижнего Иртыша длиной 14 км. Весенний подъем уровня воды в Бартаке начинается в первой половине апреля. Среднегодовая амплитуда колебания уровней составляет 3–4 м, а продолжительность стояния высоких уровней (в среднем 6 м) — около двух недель. В летне-осенний период, с максимальным количеством осадков, коэффициент стока не превышает 0,15 (Бачурин, Нечаева 1975).

Луг расположен в центральной области пойменного профиля, в 50 м от уреза воды (в межень) и является вершиной бугра — останца коренной террасы. Почва участка лугово-болотная, с залеганием грунтовых вод на уровне 80 см. В растительном покрове преобладали двукисточник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea*), осока острая (*Carex acuta*), василистник простой

(*Thalictrum simplex*), подмаренник вздутоплодный (*Galium physocarpum*), вероника длиннолистная (*Veronica longifolia*), сабельник болотный (*Comarum palustre*) и вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris*). С одной стороны луг граничит с осоковым склоном бугра (прирусловая область), с другой — с березово-осиновым елово-пихтовым лесом (притеррасная область).

Насекомых учитывали почвенными ловушками (Barber 1931) с момента выхода центральной поймы из зоны затопления (май — вторая декада июня) до конца августа. Ежегодно линейно устанавливали по 10 ловушек объемом 200 мл, на 1/3 заполненных 4%-ным раствором формальдегида. Выборку производили ежедекадно. Всего отработано 2810 ловушко-суток и отловлен 4171 экземпляр жуков.

Численность (активность) жуков выражена в показателях динамической плотности ( $D$  — величина, отражающая число экземпляров жуков, попавших в ловчую банку, в перерасчете на 100 ловушко-суток, в тексте экз. / 100 лов.-сут.).

Кластерный анализ сходства видового состава населения жесткокрылых разных учетных периодов выполнен в программе PAST V.2.17 (Hammer et al. 2001) на основе коэффициента общности Жаккара ( $K_j$ ). Диаграмма соотношения численного обилия семейств построена в программе Excel 2010.

Оценка степени разнообразия и выравненности населения жуков проводилась с использованием индекса Бергера — Паркера ( $d$ ), индекса Менхиника ( $D_{mn}$ ), индексов разнообразия ( $H'$ ) и выравненности Шеннона ( $E$ ), учитывающих относительное обилие видов (Песенко 1982).

К доминантам отнесены виды с участием в сборах не менее 5%, к субдоминантам — от 2 до 5%, остальные составили категорию редких.

Номенклатура семейств и видов приводится в соответствии с палеарктическими каталогами жесткокрылых (Alonso-Zarazaga 2017; Löbl & Smetana 2006, 2007, 2008, 2010; Löbl & Löbl 2015).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего следует сказать, что в 2007 г. в период весеннего половодья в пойме реки Бартак наблюдался продолжительный и аномально высокий уровень подъема воды. Так, центральная пойма реки освободилась от полых вод лишь к середине августа. В дальнейшем, за весь период исследований (2008–2011 гг.), подобных явлений не отмечалось, а сухие участки поймы появлялись уже к первой декаде мая, и луг полностью освобождался от воды ко второй декаде июня. Очевидно, что такое половодье впоследствии отразилось на видовой и структурной организации населения герпетобионтов.

За весь период наблюдений на лугу зарегистрировано 215 видов жуков из 21 семейства. Более половины видов составляли Carabidae (64 вида из 25 родов) и Staphylinidae (56 видов из 25 родов). Довольно высоким числом видов были представлены семейства Chrysomelidae — 17 и Curculionidae — 16. Прочие семейства насчитывали не более 7 видов.

Видовое богатство герпетобионтов на протяжении четырех лет варьировало от 78 до 110. Минимальное число видов приходилось на 2008 г., что, скорее всего, связано с продолжительным затоплением луга в 2007 г. Половодье оказало губительное влияние на развивающихся в почве личинок некоторых видов. Об этом свидетельствует отсутствие в учетах 2008 г. представителей семейства мягкотелок, щелкунов из рода *Oedostethus*, листоедов *Longitarsus suturellus* (Duft., 1825) и жужелиц *Leistus terminates* (Hellw. in Pz, 1793), регулярно встречающихся в последующие годы.

Из всего состава только 11% жуков встречались на лугу ежегодно. Однако к характерным обитателям околородных местообитаний из них можно отнести лишь семь видов жужелиц: *Carabus menetriesi* Hummel, 1827, *Bembidion gilvipes* Sturm, 1825, *Dyschiriodes globosus* (Herbst, 1783), *Oxytelus obscurus* (Hbst, 1784), *Pterostichus anthracinus* (Ill., 1798), *P. strenuus*

(Pz., 1796), *Trechus secalis* (Pk., 1790), и два вида стафилинид: *Aleochara brevipennis* Grav., 1806, *Gabrius austriacus* Scheer., 1947. Остальные жуки обладают высокой степенью экологической пластичности и широко распространены в подзоне южной тайги Западной Сибири: жужелицы *Amara communis* (Pz., 1797), *Carabus granulatus* (L., 1758), *Clivina fossor* (L., 1758), *Harpalus latus* (L., 1758), *Poecilus cupreus* (L., 1758), *P. versicolor* (Sturm, 1824), *Pterostichus melanarius* (Ill, 1798), *P. niger* (Schall., 1783), мертвоеды *Nicrophorus vespillo* L., 1758, *N. vespilloides* Herbst, 1784, *Silpha carinata* Hbst., 1783, стафилиниды *Atheta fungi* (Grav., 1806), *Staphylinus erythropterus* (L., 1758), навозник *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) и листоед *Longitarsus luridus* (Scop., 1763).

На основании коэффициента общности Жаккара построена дендрограмма сходства видового состава населения жуков четырех учетных периодов (рис. 1). На рисунке выделяются две группы с почти одинаковыми низкими значениями коэффициентов ( $K_j = 0,35-0,36$ ). Первая группа объединяет учеты 2008 г. и 2009 г. исследования. Только в эти сезоны встречались жужелицы *Agonim micans* (Nic., 1822), *Badister unipustulatus* (Bon., 1813), *Bembidion guttula* (F., 1792), стафилиниды *Stenus opticus* (Grav., 1806), долгоносики *Bagous lutulentus* (Gyll., 1813) и щелкуны *Paraphotistus nigricornis* (Pz., 1799), тяготеющие к влажным и околоводным местообитаниям. Вторая группа включает учеты 2010 г. и 2011 г., лишь в эти годы на лугу отмечались жужелицы *Amara*

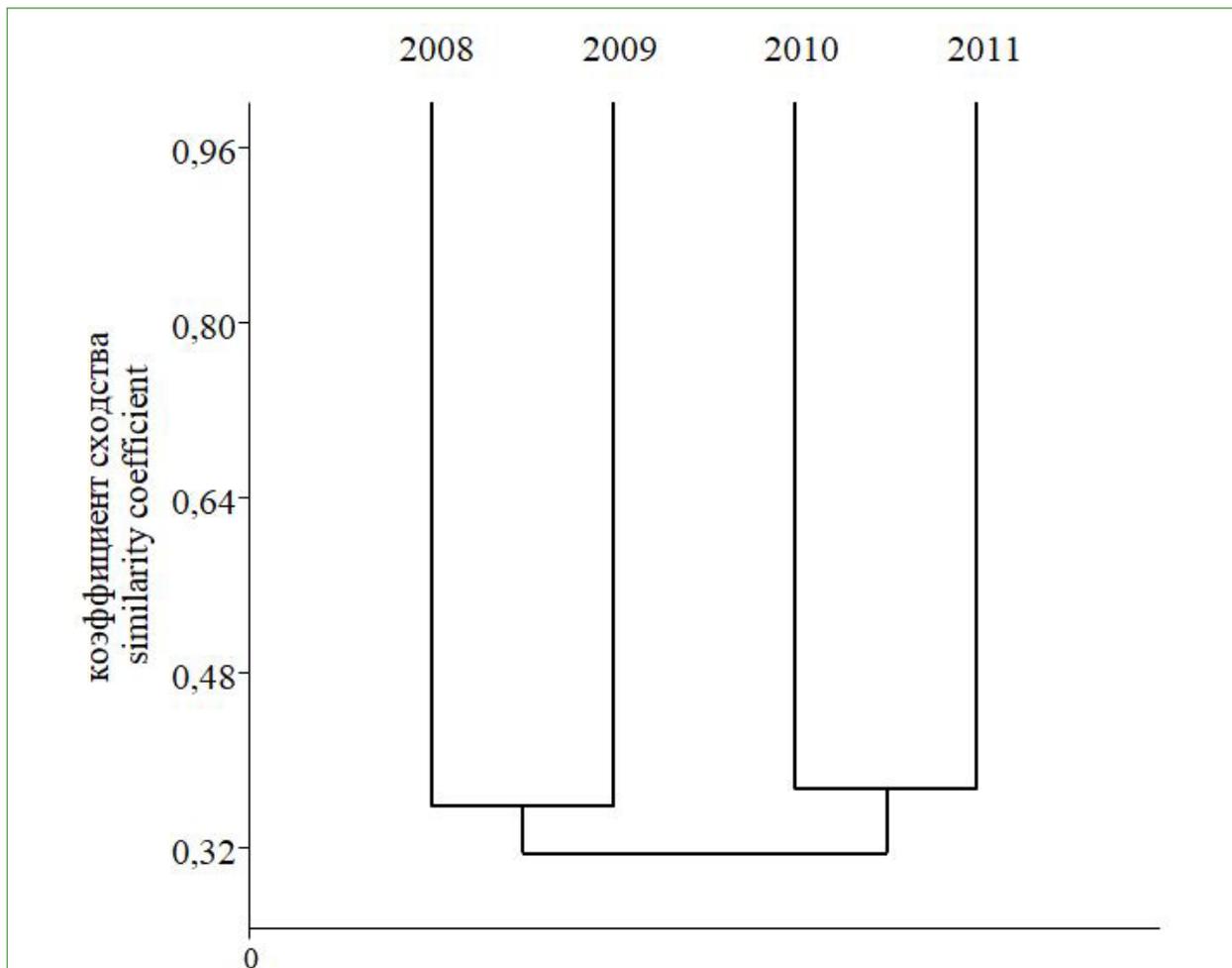


Рис. 1. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) состава населения герпетобиянтных жесткокрылых поймы разных лет (2008–2011 гг.)

Fig. 1. The dendrogram of faunistic similarity (Jacquard coefficient) for the population composition of herpetobiont beetles in different years (2008–2011)

*aenea* (Deg., 1774), *Calathus melanocephalus* (L., 1758), стафилиниды *Amischa analis* (Grav., 1802), *Tachyporus obscurellus* (Zett., 1838), *T. atriceps* (Steph., 1832), чернотелки *Lagria hirta* (L., 1758) и листоеды *Phyllobrotica quadrimaculata* (L., 1758), *Psylliodes cucullatus* (Ill., 1807), типичные обитатели лугов, полей и лесных опушек.

Межгодовые колебания динамической плотности жуков не имели общей направленности и варьировали от 106,43 до 138,64 экз. / 100 лов.-сут. (табл. 1). Максимальные показатели плотности среди семейств (от 45,22 до 92,87 экз. / 100 лов.-сут.) выявлены у жувелиц (Carabidae). Наибольшей активностью в семействе обладали характерные обитатели заливных лугов и влажных, преимущественно лиственных лесов (*Agonum*, *Bembidion*, *Carabus*, *Leistus*, *Pterostichus*, *Trechus*, *Oxypselaphus*), а также виды, предпочитающие разнотравные мезофитные луга (*Poecilus*).

Жувелицы, большинство из которых хищники, формировали ядро населения поймы, составляя не менее 42% численного обилия ежегодно (рис. 2). Самые высокие показатели плотности и обилия жувелиц наблюдались в 2009 г. и были определены массовым выходом имаго *Amara communis* (24,92 экз. / 100 лов.-сут.) в первой половине лета (табл. 1). Этот эвритопный вид с весенним размножением частый обитатель лугов и прибрежных лесов в районе исследования (Бухкало, Алемасова, Сергеева 2010). Значительная активность *Amara communis* учитывалась и в 2008 г., но на фоне низкой численности остальных представителей семейства не повлияла на увеличение показателей общего обилия.

Динамическая плотность и обилие остальных семейств были значительно ниже (табл. 1, рис. 2). В период спада уровня половодья влажная, богатая разлагающейся растительной органикой и сапрофагами луговая подстилка привлекает стафилинид (Staphylinidae) с разными трофическими предпочтениями (хищников, сапро-, альго-, мицетофагов и др.). Среди

выявленных видов с околотовными местобитаниями тесно связаны немногочисленные представители родов *Aleochara*, *Gabrius*, *Lathrobium*, *Oxypoda*, *Philonthus*, *Stenus*, *Tachinus*. В составе населения численно преобладали виды рода *Tachyporus*, обитатели лесной подстилки, а также эврибионтные, широко распространенные в регионе виды *Atheta fungi* и *Staphylinus erythropterus* (табл. 1).

Среди листоедов (Chrysomelidae) численно преобладали представители рода *Longitarsus*, часто встречающиеся на луговой растительности (табл. 1). Наиболее массовый из них *Longitarsus luridus* — обитатель пойменных лугов, питающийся на лютиковых и сложноцветных растениях (Долгин, Беньковский 2011). При том, что вид регулярно составлял не менее 2% обилия за сезон, с 2010 г. его активность значительно возросла. Логично предположить, что на численность вида повлияло увеличение обилия кормовых растений (василистник, сабельник) в флористическом составе луга. То же самое можно сказать про увеличение численности *Longitarsus suturellus*, предпочитающего относительно сухие луга и питающегося на сложноцветных: крестовник, белокопытник, мать-и-мачеха (Долгин, Беньковский 2011).

Наибольшая концентрация щелкунов (Elateridae) отмечалась в 2008 г. (рис. 2), где 98,7% обилия семейства составил вид *Paraphotistus nigricornis* (табл. 1). Личинки этого вида могут развиваться в переувлажненной почве и нередко встречаются у самой кромки воды, ежегодно затапливаемой полыми водами (Самойлова, Стриганова 2015). С 2010 г. *P. nigricornis* не учитывался, его сменил *Oedostethus quadripustulatus*, предпочитающий открытые, прогреваемые суходольные луга (Медведев 2005). Такая смена видовой обилия может свидетельствовать о существенных изменениях почвенно-растительных условий в сторону мезофитности.

Основные показатели численности мертвоедов (Silphidae) обусловлены активностью личинок, составлявших от

Таблица 1

Численность семейств и некоторых видов герпетобионтных жесткокрылых в пойме р. Бартак за 2008–2011 гг. Семейства ранжированы по суммарной плотности

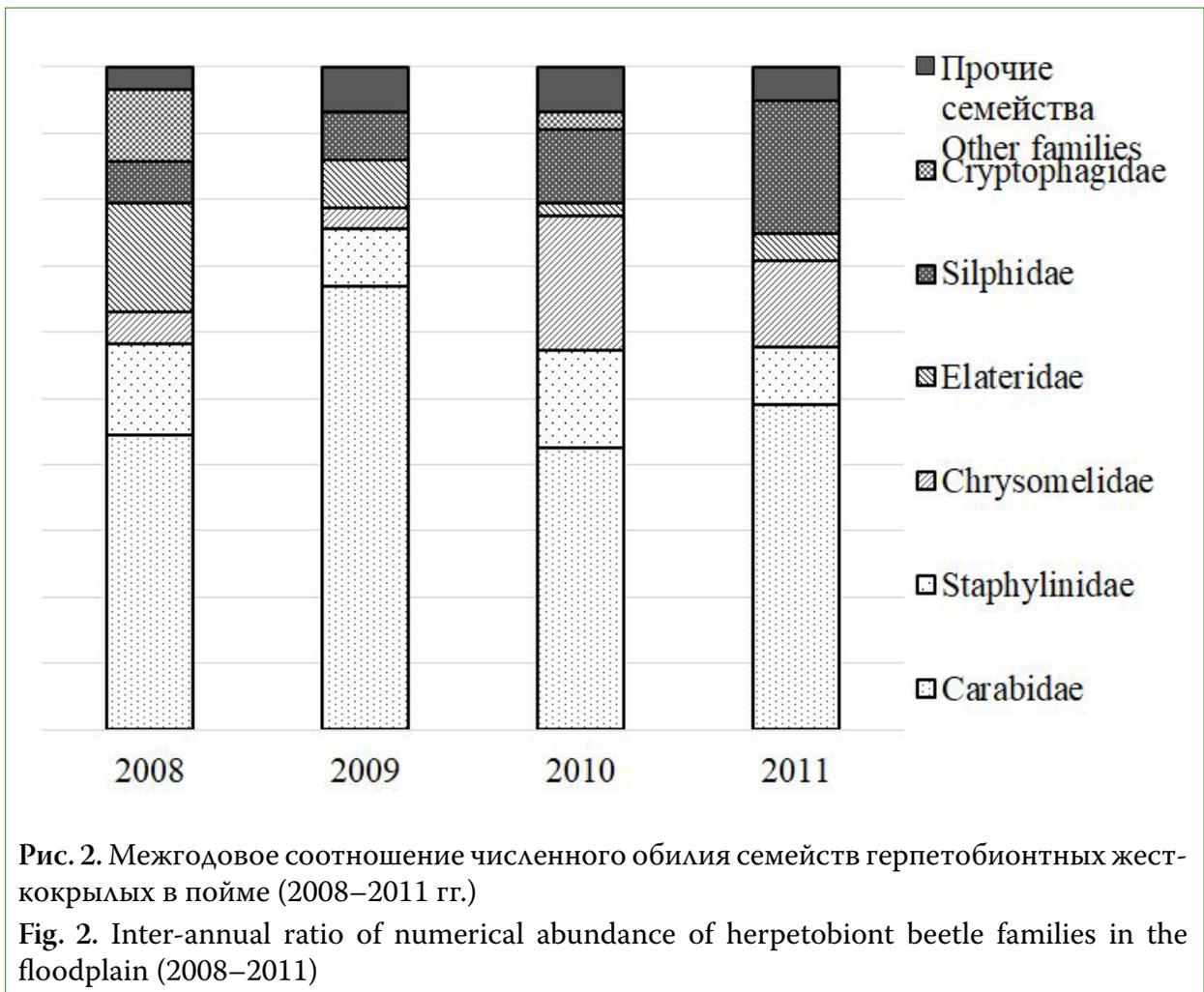
Table 1  
The abundance of families and some species of herpetobiont beetles in the floodplain of the river Bartak, for the years 2008–2011. Families are ranked by total density

Таксоны Taxons	Динамическая плотность, экз. / 100 лов.-сут. Dynamical density, specimens per 100 trap-nights			
	2008	2009	2010	2011
1	2	3	4	5
<b>Carabidae, i+l</b>	56,16	92,87	45,22	54,33
<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig in Panzer, 1793)	–	0,62	1,22	3,44
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	7,12	8,85	2,67	1,89
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	5,21	3,31	5,11	7,67
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	0,68	5,69	8,44	12,56
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm, 1825	0,14	0,38	0,89	2,67
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	2,05	3,92	1,33	2,11
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	0,41	2,00	0,33	1,56
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	2,33	1,23	2,00	2,78
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	1,51	1,31	4,11	0,33
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	1,64	3,46	0,56	0,44
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	1,10	2,46	2,22	0,89
<i>Agonum dolens</i> (C. R. Sahlberg, 1827)	2,33	0,54	0,78	–
<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)	2,47	4,85	2,11	4,67
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	20,00	24,92	2,89	3,78
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	0,82	3,08	3,89	2,22
<b>Staphylinidae, i+l</b>	18,21	11,98	16,33	10,22
<i>Tachyporus chrysomelinus</i> (Linnaeus, 1758)	2,74	–	0,11	0,11
<i>Tachyporus pulchellus</i> Mannerheim, 1843	3,70	0,40	–	–
<i>Tachinus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	0,82	2,57	0,22	–
<i>Atheta fungi</i> (Gravenhorst, 1806)	4,11	4,06	7,89	3,67
<i>Stenus opticus</i> Gravenhorst, 1806	2,19	0,10	–	–
<i>Staphylinus erythropterus</i> Linnaeus, 1758	0,14	1,39	0,33	0,78
<b>Silphidae, i+l</b>	8,22	10,00	11,78	22,22
<i>Silpha carinata</i> Herbst, 1783	0,96	1,49	2,67	2,00
<i>Nicrophorus vespillo</i> (Linnaeus, 1758)	0,82	2,77	1,00	1,67
<b>Chrysomelidae, i+l</b>	6,03	4,06	21,44	14,56
<i>Longitarsus suturellus</i> (Duftschmid, 1825)	–	0,20	0,67	2,44
<i>Longitarsus melanocephalus</i> (De Geer, 1775)	2,05	–	–	0,11
<i>Longitarsus luridus</i> (Scopoli, 1763)	3,56	2,87	17,78	9,78
<b>Elateridae, i+l</b>	20,68	10,20	2,00	4,56
<i>Paraphotistus nigricornis</i> (Panzer, 1799)	20,41	4,06	–	–
<i>Oedostethus quadripustulatus</i> (Fabricius, 1792)	–	5,25	1,89	3,22
<b>Cryptophagidae</b>	13,56	–	2,89	–
<i>Atomaria</i> sp.	13,56	–	2,89	–
<b>Histeridae</b>	–	3,17	0,33	0,78
<i>Margarinotus purpurascens</i> (Herbst, 1792)	–	3,17	0,33	0,78
<b>Cantharidae, i+l</b>	–	2,48	1,00	1,33

Таблица 1. Окончание  
Table 1. Completion

1	2	3	4	5
<b>Curculionidae</b>	0,41	1,39	1,56	0,67
<b>Leiodidae</b>	0,55	0,20	1,77	1,33
<b>Latridiidae</b>	1,51	0,50	0,67	–
<b>Anthicidae</b>	0,55	0,59	0,11	–
<b>Tenebrionidae (Lagriinae), i+l</b>	–	–	0,22	0,89
<b>Hydrophilidae</b>	0,14	–	0,56	0,33
<b>Geotrupidae</b>	0,27	0,20	0,33	0,22
<b>Dytiscidae</b>	–	0,50	0,11	–
<b>Coccinellidae</b>	–	0,20	0,33	–
<b>Sphindidae</b>	0,14	0,10	–	–
<b>Phalacridae</b>	–	–	0,11	–
<b>Scirtidae</b>	–	0,10	–	–
<b>Lampyridae</b>	–	0,10	–	–
Общая плотность Total density	126,43 ±12,86	138,64 ±19,68	106,43 ±10,72	110,66 ±12,40

Примечание: i — имаго, l — личинки.  
Note: i — imago, l — larvae.



6,16 до 16,28 экз. / 100 лов.-сут. (не менее 70% обилия ежегодно, рис. 2). Среди имаго наибольшей численностью были представлены некрофаги из родов *Nicrophorus* и *Silpha* (табл. 1). Уловистость мертвеедов носила случайный характер и часто была обусловлена попаданием мышевидных грызунов в ловушки.

Скрытноеды (Cryptophagidae) были представлены видами рода *Atomaria*, питающимися разлагающейся растительной органикой, грибами и являющимися частыми поселенцами влажной луговой и лесной подстилки. Жуки были наиболее обильны в 2008 г. (табл. 1, рис. 2).

**Таблица 2**  
**Структура доминирования герпетобионтных жесткокрылых в пойме р. Бартак за 2008–2011 гг. Виды ранжированы по обилию**

**Table 2**  
**Herpetobiont beetles' dominance structure in the floodplain of the river Bartak, for the years 2008–2011. The species are ranked by abundance**

Таксоны Taxons	% от общей численности % of total density			
	2008	2009	2010	2011
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	<b>15,8</b>	<b>21,4</b>	2,7	3,4
<i>Longitarsus luridus</i> (Scopoli, 1763)	2,8	2,1	<b>16,7</b>	<b>8,8</b>
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	4,2	3,0	4,8	<b>6,9</b>
<i>Atheta fungi</i> (Gravenhorst, 1806)	3,5	2,9	<b>7,4</b>	3,3
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	+	4,2	<b>7,9</b>	<b>11,4</b>
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	<b>5,6</b>	<b>7,9</b>	+	+
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	+	2,8	3,6	2,1
<i>Oxytelus obscurus</i> (Herbst, 1784)	+	4,5	+	4,2
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	+	3,3	2,5	+
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	+	2,3	2,1	+
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	+	+	3,8	+
<i>Nicrophorus vespillo</i> (Linnaeus, 1758)	+	2,7	+	+
<i>Silpha carinata</i> Herbst, 1783	+	+	2,5	+
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	+	+	+	2,5
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	+	2,4	+	+
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm, 1825	+	+	+	2,4
<i>Atomaria</i> sp.	<b>10,7</b>	–	2,7	+
<i>Oedostethus quadripustulatus</i> (Fabricius, 1792)	–	3,8	2,0	3,1
<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig in Panzer, 1793)	–	+	+	3,2
<i>Longitarsus suturellus</i> (Duftschmid, 1825)	–	+	+	2,2
<i>Margarinotus purpurascens</i> (Herbst, 1792)	–	2,3	+	+
<i>Tachyporus chrysomelinus</i> (Linnaeus, 1758)	2,1	–	+	+
<i>Paraphotistus nigricornis</i> (Panzer, 1799)	<b>16,2</b>	3,0	–	–
<i>Tachyporus pulchellus</i> Mannerheim, 1843	2,9	+	–	–
Число доминантов Number of dominants	3	2	3	3
Число субдоминантов Number of subdominants	5	13	9	9

Примечание: жирным шрифтом выделены доминанты, обычным — субдоминанты, + встречаются редко, – не встречены.

Note: dominants are highlighted in **bold**, regular font is used for subdominants, + the species is rare, – the species not found.

Остальные семейства в сумме не превышали 7,22 экз. / 100 лов.-сут., или 6,8% обилия (табл. 1, рис. 2).

Выявлено элиминирующее действие высокого и длительного половодья на обилие жужелиц *Trechus secalis* и *Leistus terminates*, размножающихся в осенний период и зимующих на стадии личинки (Маталин 2011). Продолжительное затопление поймы в 2007 г. губительно сказалось на отрождении насекомых ко второй половине лета. С 2008 г. наблюдалось постепенное восстановление численности популяций этих видов (табл. 1). Подобные результаты были получены при рассмотрении многолетних колебаний численности жужелиц в пойме бассейна нижнего течения Иртыша (Важенина, Сергеева 2018).

Особенностью структуры доминирования видов в пойме считается ее непостоянство (табл. 2). Число доминантов за период наблюдений не превышало 3, а число субдоминантов варьировало в широких пределах: от 5 до 13 видов. В общей сложности виды *Amara communis*, *Atheta fungi*, *Clivina fossor* и *Longitarsus luridus*, ежегодно входящие в число доминантов и субдоминантов, можно отнести к устойчивым компонентам сообщества. При этом ни один из перечисленных видов нельзя назвать специализированным обитателем

пойменных или луговых комплексов.

Обращает на себя внимание смена доминантов за период наблюдений. Здесь прослеживается тенденция снижения доли жуков, предпочитающих влажные лесо-луговые местообитания (*Amara communis*, *Carabus granulatus*, *Paraphotistus nigricornis*), и увеличение доли видов, обитателей сообществ с умеренной влажностью почвы, подстилки (*Clivina fossor*, *Trechus secalis*) и флористическим составом, свойственным мезофитным лугам (*Oedostethus quadripustulatus*, *Longitarsus luridus*).

Показатели разнообразия и выравниваемости структуры населения были достаточно высокими и незначительно варьировали за все время исследований (табл. 3). Их наибольшие значения выявлены в 2010–2011 гг. вследствие увеличения степени таксономической насыщенности и выравниваемости численного обилия. Видимые различия проявлялись только в показателях выравниваемости (d): минимальные значения в 2009 г. были обусловлены резким преобладанием в населении лишь одного вида *Amara communis*, с обилием 21,4%, а максимальные, в 2011 г., — с относительной выравниванностью обилия доминантной группы (табл. 2).

Таким образом, межгодовые различия в составе и структуре населения жестко-

**Таблица 3**  
**Структурные характеристики населения герпетобионтных жесткокрылых поймы р. Бартак за 2008–2011 гг.**

**Table 3**  
**Structural characteristics of the herpetobiont beetle population in the floodplain of the river Bartak, for the years 2008-2011**

Показатели Indicators	2008	2009	2010	2011
Видовое богатство, S Species richness	78	103	110	90
Индекс Шеннона, H' An index of a variety of Shannon	3,14	3,29	3,59	3,49
Выравниваемость, E An index of a equalization of Shannon	0,72	0,71	0,76	0,76
Индекс Менхиника, D <sub>mn</sub> An index of Menhinick	2,65	2,90	3,74	3,21
Индекс Бергера — Паркера, d An index of dominance Berger-Parker	5,81	4,19	5,43	6,95

крылых насекомых заливного луга поймы маловодной реки Бартак носят двойственный характер. С одной стороны, гидрологический режим реки с разным уровнем поемкости оказывает влияние на все компоненты сложной биогеоэкологической системы луга, включая и герпетобионтное население. Так, длительное половодье негативно воздействует на виды с осенним типом размножения (Carabidae), снижает флористическое разнообразие луга и, соответственно, долю фитофагов (Chrysomelidae, Cantharidae). Однако насыщенная влагой почва и богатая разлагающейся органикой подстилка привлекает сапротрофов (Cryptophagidae), активных хищников (Carabidae, *Carabus*) и жуков, личинки которых развиваются в сырых местах (Elateridae, *Oedostethus*). На протяжении четырех сезонов с относительно низким уровнем половодья в центральной пойме наблюдается повышение мезофитности лугового разнотравья и увеличение скваженности почвы, что опосредованно отразилось на составе и обилии герпетобионтных жесткокрылых. Уже к третьему сезону как по численности, так и по обилию возрастает доля мелких хищников (Carabidae, *Clivina fossor*, *Trechus secalis*, *Bembidion gilvipes*) и специализированных фитофагов (Chrysomelidae, *Longitarsus*).

С другой стороны, даже после длительного затопления луга, несмотря на значительные флуктуации численности видов и нестабильность структуры доминирования, население жесткокрылых сохраняет относительную устойчивость, выраженную в достаточно высоких показателях разнообразия за последующий четырехлетний период.

### Литература

- Бастраков, А. И., Рыбалов, Л. Б., Воробьева, И. Г. (2014) Почвенная мезофауна долины среднего течения р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл). *Поволжский экологический журнал*, № 4, с. 452–462.
- Бачурин, Г. В., Нечаева, Е. Г. (ред.). (1975). *Южная тайга Прииртышья*. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 248 с.

### ВЫВОДЫ

1. На заливном лугу центральной поймы р. Бартак за период исследования обнаружено 215 видов герпетобионтных жесткокрылых. К постоянным и характерным обитателям поймы относятся жужелицы *Carabus menetriesi*, *Bembidion gilvipes*, *Dyschiriodes globosus*, *Oxypselaphus obscurus*, *Pterostichus anthracinus*, *P. strenuus*, *Trechus secalis* и стафилиниды *Aleochara brevipennis*, *Gabrius austriacus*.

2. Выявлено, что на состав и численность представителей семейств Carabidae, Cantharidae, Chrysomelidae и Elateridae влияют почвенно-растительные характеристики поймы, зависящие от уровня и длительности весеннего половодья.

3. Структура доминирования видов нестабильна, наиболее устойчивыми компонентами населения являлись виды *Amara communis*, *Atheta fungi*, *Clivina fossor* и *Longitarsus luridus*, ежегодно входящие в число доминантов и субдоминантов.

4. Население жуков поймы, несмотря на значительные межгодовые флуктуации состава и динамической плотности, связанные со спецификой условий обитания, сохраняет высокие показатели разнообразия, численности, выравненности и представляет собой относительно устойчивое сообщество.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы ФНИ «Биоразнообразие ветландных экосистем юга Западной Сибири» (AAA-A19-119011190112-5).

### ACKNOWLEDGEMENTS

This study is a part of fundamental scientific research on the topic “The biological diversity of Western Siberia wetland ecosystems” (AAA-A19-119011190112-5).

- Бухкало, С. П., Алемасова, Н. В., Сергеева, Е. В. (2010) Фауна и зоогеографическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) центральной части южной тайги Западной Сибири. *Евразийский энтомологический журнал*, т. 9, вып. 4, с. 616–624.
- Важенина, Н. В., Сергеева, Е. В. (2018) Структура и динамика населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) поймы Нижнего Иртыша. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, № 43, с. 111–135. DOI: 10.17223/19988591/43/6
- Грюнталь, С. Ю., Орлов, В. А. (1994) Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) в лесах левобережья р. Оки. В кн.: Б. Р. Стриганова, Л. Б. Рыбалов (ред.). *Особенности животного населения почв Московской области*. М.: Наука, с. 117–126.
- Долгин, М. М., Беньковский, А. О. (2011) *Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 8. Ч. 3: Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae)*. СПб.: Наука, 290 с.
- Зиновьев, Е. В. (2006) Материалы по фауне жесткокрылых Среднего Приобья. *Вестник Оренбургского государственного университета*, № 4S (54) «Биоразнообразие и биоресурсы», с. 44–47.
- Крышталь, О. П. (1955) К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепра. *Зоологический журнал*, т. 34, № 1, с. 120–139.
- Максимов, А. А. (1974) *Структура и динамика биоценозов речных долин*. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 260 с.
- Маталин, А. В. (2011) *Жизненные циклы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики. Автореферат диссертации на соискание степени доктора биол. наук*. М., Московский педагогический государственный университет, 46 с.
- Медведев, А. А. (2005) *Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 8. Ч. 1: Жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae)*. СПб.: Наука, 157 с.
- Передельский, А. А. (1948) Поймы рек как арена, а паводки как фактор эволюционного процесса. *Известия Академии наук СССР. Серия биологическая*, № 6, с. 674–683.
- Песенко, Ю. А. (1982) *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. М.: Наука, 287 с.
- Рыбалов, Л. Б., Бастраков, А. И. (2012) Таксономическая и функциональная структура населения почвенной мезофауны пойменных биоценозов Нижнего Иртыша. *Проблемы региональной экологии*, № 5, с. 111–115.
- Самойлова, Е. С., Стриганова, Б. Р. (2013) Особенности биотопического распределения личинок жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) в экосистемах речной долины. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*, № 6, с. 720–727. DOI: 10.7868/S0002332913060143
- Шафигулина, С. М. (2004) Влияние послепаводкового гидрорежима Куйбышевского водохранилища на прибрежные сообщества жужелиц (Coleoptera, Carabidae). *Экология*, № 1, с. 56–60.
- Шафигулина, С. М. (2009) Роль паводков в многолетней динамике сообществ гео- и хортобионтов на островах Куйбышевского водохранилища. *Экология*, № 3, с. 232–240.
- Шуровенков, Б. Г. (1962) К вопросу о влиянии затопления паводковыми водами и орошения на почвообитающие стадии развития насекомых. *Вопросы экологии*, т. 7, с. 208–209.
- Alonso-Zarazaga, M. A. (ed.) (2017) *Cooperative catalogue of Palearctic Coleoptera Curculionoidea*. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, 729 p. (Monografías electrónicas SEA. Vol. 8).
- Barber, H. S. (1931) Traps for cave-inhabiting insect. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, vol. 46, no. 2, pp. 259–266.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, article 4.
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2006) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 3. Stenstrup: Apollo Books, 690 p.
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2007) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 935 p.
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2008) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 5. Stenstrup: Apollo Books, 670 p.
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2010) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 6. Stenstrup: Apollo Books, 924 p.
- Löbl, I., Löbl, D. (eds.) (2015) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 2/1. 2<sup>nd</sup> ed., rev. and upd. Leiden; Boston: Brill, 900 p.
- Löbl, I., Löbl, D. (eds.) (2017) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 1. Leiden; Boston: Brill, 1443 p.
- Rybalov, L. B., Rossolimo, T. E. (1998) Asian ecological transect: Evaluation of biodiversity of soil animal communities in the Central Siberia. In: *Personal, societal, and ecological values of Wilderness: Sixth World wilderness Congress proceedings on research, management and allocation. 1997 October*;

Bangalore, India. Vol. 1. Ogden, UT: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 49–54.

## References

- Alonso-Zarazaga, M. A. (ed.) (2017) *Cooperative catalogue of Palearctic Coleoptera Curculionoidea*. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, 729 p. (Monografías electrónicas SEA. Vol. 8). (In English)
- Bachurin, G. V., Nechaeva, E. G. (eds.) (1975) *Yuzhnaya tayga Priirtysh'ya [Southern taiga of Priirtyshye]*. Novosibirsk: Nauka (Siberian Branch) Publ., 248 p. (In Russian)
- Barber, H. S. (1931) Traps for cave-inhabiting insect. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, vol. 46, no. 2, pp. 259–266. (In English)
- Bastrakov, A. I., Rybalov, L. B., Vorobyova, I. G. (2014) Pochvennaya mezofauna doliny srednego techeniya r. Bol'shaya Kokshaga (Respublika Marij El) [Soil macrofauna of floodplain biocenoses of the middle stream of the Bolshaya Kokshaga river (Republic of Mari El)]. *Povolzhskij ekologicheskij zhurnal — Povolzhskiy Journal of Ecology*, no. 4, pp. 452–462. (In Russian)
- Bukhhalo, S. P., Alemasova, N. V., Sergeeva, E. V. (2010) Fauna i zoogeograficheskaya karakteristika zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) tsentral'noj chasti yuzhnoj tajgi Zapadnoj Sibiri [Fauna and zoogeographic analysis of the ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the central part of southern taiga in Western Siberia]. *Evrasiatskij entomologicheskij zhurnal — Euroasian Entomological Journal*, vol. 9, no. 4, pp. 616–624. (In Russian)
- Dolgin, M. M., Bienkowski, A. O. (2011) *Fauna evropejskogo Severo-Vostoka Rossii. Vol. 8. Pt. 3: Zhukilistoedy (Coleoptera, Chrysomelidae)[Fauna of European North-East of Russia. Vol. 8. Pt. 3: Leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae)]*. Saint Petersburg: Nauka Publ., 290 p. (In Russian)
- Gryuntal, S. Yu., Orlov, V. A. (1994) Zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) v lesakh levoberezh'ya r. Oki [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in forests of the left Bank of Oka River]. In: B. R. Striganova, L. B. Rybalov (eds.). *Osobennosti zhivotnogo naseleniya pochv Moskovskoj oblasti [Features of animal population of soils of the Moscow region]*. Moscow: Nauka Publ., pp. 117–126. (In Russian)
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, article 4. (In English)
- Kryshchal, O. P. (1955) K izucheniyu dinamiki entomofauny pochv i podstilki v svyazi s polovod'em v usloviyakh doliny srednego techeniya r. Dnepra [Study dynamics of entomofauna soils and litter in connection with the flood in valley of middle reaches of the Dnieper River]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 34, no. 1, pp. 120–139. (In Russian)
- Löbl, I., Löbl, D. (eds.) (2015) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 2/1. 2<sup>nd</sup> ed., rev. and upd. Leiden; Boston: Brill, 900 p. (In English)
- Löbl, I., Löbl, D. (eds.) (2017) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 1. Leiden; Boston: Brill, 1443 p. (In English)
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2006) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 3. Stenstrup: Apollo Books, 690 p. (In English)
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2007) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 935 p. (In English)
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2008) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 5. Stenstrup: Apollo Books, 670 p. (In English)
- Löbl, I., Smetana, A. (eds.) (2010) *Catalogue of Palaeartic Coleoptera*. Vol. 6. Stenstrup: Apollo Books, 924 p. (In English)
- Maksimov, A. A. (1974) *Struktura i dinamika biotsenozov rechnykh dolin [Structure and dynamics biocenoses of river valleys]*. Novosibirsk: Nauka (Siberian Branch) Publ., 260 p. (In Russian)
- Matalin, A. V. (2011) *Zhiznennye tsikly zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) Zapadnoj Palearktiki [Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) from Western Palearctic]. Extended abstract of PhD dissertation (Byology)*. Moscow, Moscow State Pedagogical University, 46 p. (In Russian)
- Medvedev, A. A. (2005) *Fauna evropejskogo Severo-Vostoka Rossii. T. 8. Ch. 1: Zhuki-shchelkuny (Coleoptera, Elateridae) [Fauna of European North-East of Russia. Vol. 8. Pt. 1: Click-beetles (Coleoptera, Elateridae)]*. Saint Petersburg: Nauka Publ., 157 p. (In Russian)
- Peredelskij, A. A. (1948) Pojmy rek kak arena, a pavodki kak faktor evolyutsionnogo protsessa [Floodplains as an arena, and floods as a factor of the evolutionary process]. *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya*, no. 6, pp. 674–683. (In Russian)

- Pesenko, Yu. A. (1982) *Printsiipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka Publ., 287 pp. (In Russian)
- Rybalov, L. B., Bastrakov, A. I. (2012) Taksonomicheskaya i funktsional'naya struktura naseleniya pochvennoj mezofauny pojmenykh biotsenozov Nizhnego Irtysha [Taxonomic and functional structure of soil dwelling macrofauna in floodplain of the lower Irtysh River]. *Problemy regional'noj ekologii — Regional Environmental Issues*, no. 5, pp. 111–115. (In Russian)
- Rybalov, L. B., Rossolimo, T. E. (1998) Asian ecological transect: Evaluation of biodiversity of soil animal communities in the Central Siberia. In: *Personal, societal, and ecological values of Wilderness: Sixth World wilderness Congress proceedings on research, management and allocation. 1997 October; Bangalore, India*. Vol. 1. Ogden, UT: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 49–54. (In English)
- Samoylova, E. S. Striganova, B. R. (2013) Osobennosti biotopicheskogo raspredeleniya lichinok zhukov-shchelkunov (Coleoptera, Elateridae) v ekosistemakh rechnoj doliny [Peculiarities of the biotope distribution of click beetle larvae (Coleoptera, Elateridae) in the Irtysh River valley]. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, no. 6, pp. 720–727. DOI: 10.7868/S0002332913060143 (In Russian)
- Shafigullina, S. M. (2004) Vliyanie poslepavodkovogo gidrorezhima Kujbyshevskogo vodokhranilishcha na pribrezhnye soobshchestva zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) [Influence of postflood hydrologic conditions in the Kuibyshev Reservoir on coastal communities of ground beetles (Coleoptera, Carabidae)]. *Ekologiya*, no. 1, pp. 56–60. (In Russian)
- Shafigullina, S. M. (2009) Rol' pavodkov v mnogoletnej dinamike soobshchestv geo- i khortobiontov na ostrovakh Kujbyshevskogo vodokhranilishcha [The role of floods in the Long-term dynamics of geobiont and chortobiont communities on islands of the Kuibyshev Reservoir]. *Ekologiya*, no. 3, pp. 232–240. (In Russian)
- Shurovenkov, B. G. (1962) K voprosu o vliyanii zatopleniya pavodkovymi vodami i orosheniya na pochvoobitayushchie stadii razvitiya nasekomykh [On the effect of flooding with flood waters and irrigation on the soil-inhabiting stages of insect development]. *Voprosy ekologii*, vol. 7, pp. 208–209. (In Russian)
- Vazhenina, N. V., Sergeeva, E. V. (2018) Struktura i dinamika naseleniya zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) pojmy Nizhnego Irtysha [Structure and dynamics of the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the floodplain of the lower Irtysh River]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya — Tomsk State University Journal of Biology*, vol. 43, pp. 111–135. DOI: 10.17223/19988591/43/6 (In Russian)
- Zinoviev, E. V. (2006) Materialy po faune zhestkokrylykh Srednego Priob'ya [Materials of Coleoptera fauna of the Middle Priobie]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta — Bulletin of the Orenburg State University*, no. 4S (54) “Bioraznoobrazie i bioresursy” [“Biodiversity and bioresources”], pp. 44–47. (In Russian)

**Для цитирования:** Вазенина, Н. В. (2019) Динамика населения герпетобионтных жесткокрылых (Coleoptera) в пойме маловодного притока нижнего течения реки Иртыш. *Амурский зоологический журнал*, т. XI, № 4, с. 314–326. DOI: 10.33910/2686-9519-2019-11-4-314-326

**Получена** 26 июля 2019; прошла рецензирование 2 октября 2019; принята 12 декабря 2019.

**For citation:** Vazhenina, N. V. (2019) Population dynamics for herpetobiont beetles (Coleoptera) in the floodplain of a small tributary in the lower reaches of the Irtysh. *Amurian Zoological Journal*, vol. XI, no. 4, pp. 314–326. DOI: 10.33910/2686-9519-2019-11-4-314-326

**Received** 26 July 2019; reviewed 2 October 2019; accepted 12 December 2019.