

Экологическое разнообразие лесного населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae), его изменение на вырубке и в начальный период лесовозобновления

А. Л. АНЦИФЕРОВ

*Музей природы Костромской области
156000, Кострома, ул. Молочная гора, 3
E-mail: ancifer.ost@yandex.ru*

Статья поступила 26.04.2015

Принята к печати 23.07.2015

АННОТАЦИЯ

В работе рассматривается экологическая структура населения жужелиц и ее динамика при переходе от одного местообитания к другому в контексте резких экологических нарушений при лесозаготовке и дальнейшего лесовозобновления по градиенту давности вырубки. Выявлены закономерности процесса формирования сообщества жужелиц в условиях ранней стадии вторичной сукцессии на обнаженном участке леса и последующих тенденций с использованием наиболее простых показателей разнообразия, распределения обилий видов и меры доминирования. Видовое богатство жужелиц на однолетней вырубке увеличивается с 28 до 41 вида, к четырехлетнему возрасту оно сокращается до 36 видов. По биотопическому предпочтению, основу комплекса жужелиц исходного участка леса составляют характерные лесные виды с весенним типом размножения. На четырехлетней вырубке снижается доля лесных видов (с 73,4 до 65,7 %) и возрастает значимость лесоболотных, лугово-полевых и полевых. Доля видов с летне-осенним размножением возрастает. Видовой и количественный составы жужелиц на вырубке в первый год больше определяются близлежащим лесом. На более поздних сроках на вырубке складывается свой биоценоз, и влияние леса ослабевает.

Ключевые слова: лесной биотоп, вырубка, лесовозобновление, жужелицы, видовое богатство, обилие, экологический состав.

Независимо от различных приоритетных направлений исследований и интереса экологов, разнообразие биоценозов остается центральной темой экологии. Величина разнообразия часто считается показателем лучшего или худшего состояния экосистем, стабильности сообществ, что дает огромные возможности для дальнейшего развития представлений о природе [Мэгарран, 1992].

Одним из наилучших примеров, иллюстрирующих степень изменения компонентов

видового разнообразия и обилия, являются антропогенные нарушения, в частности такого рода, как сплошное сведение древостоя при лесозаготовках. Проблема массовой вырубки леса и ее влияние на структуру экосистем особенно остро стоит для регионов с промышленным запасом лесных ресурсов и, как следствие, развивающимся приоритетом лесозаготовительной отрасли. По этой причине изучение структуры экологического разнообразия и закономерностей его транс-

формации при лесных вырубках и последующих процессах вторичной сукцессии видится, несомненно, актуальным и значимым.

Оценка разнообразия наиболее информативна и легка для интерпретации, когда применяется к четко ограниченным и строго определенным таксономическим группам. В данном случае в качестве модельной группы выбрано семейство жуков-жужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*). Жужелицы являются наиболее удобным объектом для изучения процессов формирования сообществ и реструктуризации в экосистемах под влиянием антропогенных и естественных причин, так как они многочисленны, повсеместно распространены, легко отлавливаются и учитываются и, что особенно важно, чувствительны к самым разным экологическим нарушениям по характеру, величине и свойствам.

Основная цель данной работы – оценка динамики экологического разнообразия, включающего компоненты видового богатства, численности и экологического преферендума населения жужелиц, при переходе от одного местообитания к другому (дифференцирующее разнообразие) в контексте резких экологических нарушений при вырубке древостоя и дальнейшего лесовозобновления по градиенту давности вырубки.

В ходе исследований изучались видовой и экологический составы лесного населения жужелиц по критериям числа видов (видового богатства) и их относительного обилия с использованием различных способов оценки и мер, объединяющих эти два компонента. Выявлялись особенности и закономерности процесса формирования сообщества жужелиц в условиях ранней стадии вторичной сукцессии на обнаженном участке леса и дальнейшие тенденции указанных параметров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала производился с 30 апреля по 30 сентября 2014 г. в окрестностях дер. Лазарево Судиславского р-на Костромской обл. В качестве объекта исследований выбран лесной биотоп с двумя прилегающими сплошными вырубками возрастов до одного года и четырех лет. Такое расположение разновозрастных вырубков по отношению

друг к другу и исходному участку дает возможность вполне достоверно изучить смену разных стадий вторичной сукцессии одного и того же биотопа в один полевой сезон.

Выбранный лесной массив характерен для южно-таежной зоны, к которой относится большая часть территории Костромской обл.

На основании лесорастительного описания данный биотоп охарактеризован как ельник сложный (далее исходный лес). Для него характерно присутствие таких древесных пород, как ель европейская (*Picea abies* L.), сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.), береза бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh.), осина (*Populus tremula* L.). Подлесок представлен черемухой кистевидной (*Padus racemosa* C. K. Schneid) и рябиной обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.). Ель и береза в данном типе леса составляют также незначительную долю подроста. Среди кустарников наибольшей плотностью выделяются смородина черная (*Ribes nigrum* L.) и жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* L.). Травяной покров не богат видами, основная доля приходится на щитовник мужской (*Dryopteris filixmas* Schott.) и кислицу (*Oxalis acetosella* L.). Данный участок леса имеет рыхлый суглинистый гумусовый слой почвы с достаточно мощной (6–7 см) подстилкой.

Сплошная вырубка возрастом менее года (далее однолетняя вырубка) примыкает к исходному участку леса. Лесозаготовка на данном участке завершена в зимний период того же года, в котором производились учеты жужелиц. В травостое преобладает щитовник мужской, чертополох курчавый (*Carduus crispus* L.), пикульник (*Caleopsis speciosa* Mill.) и некоторые злаковые: пырей ползучий (*Triticum repens* L.), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* Rotch.), мятлик (*Poa trivialis* L.) и др. Поверхность территории вырубки неровная, подстилка сохранилась частично, почва приобрела более сухой и плотный характер.

Вырубка четырехлетнего возраста примыкает к свежесрубленному и исходному участкам леса. Данная площадка отличается густым возобновлением осины, березы и ольхи серой (*Alnus incana* L.). В среднем ярусе господствует малина (*Rubus idaeus* L.). В травостое отмечена высокая плотность кипрея уз-

колистного (*Epilobium angustifolium* L.) и злаковых. Давность рубки определялась по возрасту поросли от пня березы [Мелехов и др., 1965].

Для определения видового состава и обилия популяций жужелиц использовался метод почвенных ловушек. Благодаря этому методу можно получить наиболее полное представление о видовом составе и численности почвенных жуков исследуемых биотопов. В качестве фиксирующей жидкости применялся раствор поваренной соли, близкий к насыщенному. Ловушки устанавливались линейно, в каждом биотопе леса и вырубках, равномерно, по 15 шт. Расстояние между ловушками в пределах одной линии составляло около 10 м. Дистанция между линиями ловушек – 80–100 м. За единицу выборки принималась совокупность материала из каждой линии ловушек участка леса и каждой вырубке, взятая одновременно. Собираемый материал каждой линии суммировался. Выборки производились одновременно со всех линий, в среднем через каждые 10 сут. Всего за сезон исследований сделано по 12 выборок в каждом биотопе.

В анализе видового богатства и обилия применялся метод построения линейной регрессии (R^2) с использованием программной среды для статистических расчетов – “R”.

Классификация жужелиц по обилию проводилась по системе О. Ренконена [Renkonen, 1938]. Виды, доля которых превышает 5 % от общего сбора в отдельном биотопе, составляют группу доминантов, находится в пределах 2–5 % – группа субдоминантов, составляет менее 2 % – группа редких. Данная шкала наиболее объективно отражает соотношение видов в биотопе и широко применяется отечественными исследователями [Грюнталь, 2008].

Определение жужелиц осуществлялось по таблицам О. Л. Крыжановского и А. Ю. Исаева. Определение биотопического предпочтения видов производилось с использованием данных С. Ю. Грюнталя [2008]. Характеристика видов по типу размножения производилась с учетом данных, почерпнутых из работ И. Х. Шаровой [1981, 1982], Д. Н. Федоренко [1988], а также собственных наблюдений автора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой и доминантный составы жужелиц исходного участка леса, его изменение на вырубке и в четырехлетнем периоде лесовозобновления. Характеристика видового состава исходного участка леса (видовое богатство, обилие и доля за весь сезон) приведена в табл. 1. Общий список видового состава жужелиц исследованного лесного массива представлен 28 видами 16 родов. По суммарному обилию особей (за весь период исследований) в нем преобладают *Trechus secalis* Pz. – 1424 экз., что составляет 50,0 % от общей численности жужелиц лесного биотопа, *Pterostichus oblongopunctatus* F. – 589 экз. (20,7 %), *Carabus nemoralis* Mull. – 297 экз. (10,4 %) и *Pterostichus niger* Schaller. – 249 экз. (8,7 %). По классификации О. Ренконена [Renkonen, 1938], эти виды отнесены к категории доминантов, так как доля каждого из них превышает 5 % от общей численности. Суммарная доля доминантных видов жужелиц в лесу составила 89,8 % от общей численности жужелиц при достаточно малом количестве видов (4), представляющих эту группу. В число субдоминантов лесного участка вошел единственный вид – *Platynus assimilis* Pk., доля которого составила 3,7 % от общего числа жужелиц.

Характер видового состава жужелиц данного биотопа схож с таковым в аналогичном типе леса – ельнике сложном (с преобладанием хвойных пород), обследованном ранее, в 2005 г. в той же географической местности [Анциферов, Смирнов, 2009]. Расстояние между двумя площадками относительно небольшое – около 300 м. Фитоценозы этих двух участков имеют высокую общность. Разница в видовом богатстве исследованных территорий представлена незначительно – в ельнике сложном 2005 г. отмечено на один вид меньше – 27. Число общих видов – 18. При этом сходство доминантной и субдоминантной частей фаун жужелиц обоих участков достаточно высоко. Особое различие заключается в том, что на участке ельника 2014 г. *Carabus nemoralis* Mull. отмечен в числе доминантов с высоким значением доли (20,7 %), тогда как в ельнике сложном 2005 г. этот вид редок (0,2 %). Так как *Carabus*

Т а б л и ц а 1

Видовое богатство, обилие и доля жужелиц в исследуемых биотопах

Вид	Исходный участок леса		Однолетняя вырубка		Четырехлетняя вырубка	
	обилие, экз.	доля, %	обилие, экз.	доля, %	обилие, экз.	доля, %
1	2	3	4	5	6	7
<i>Pterostichus niger</i> Schaller	249	8,7	209	12,4	77	6,4
<i>P. oblongopunctatus</i> F.	589	20,7	313	18,6	42	3,5
<i>P. strenuus</i> Panzer	44	1,5	40	2,4	75	6,2
<i>P. vernalis</i> Panzer			5	0,3	20	1,7
<i>P. melanarius</i> Ill.	16	0,6	34	2,0	34	2,8
<i>P. nigrita</i> Payk.	1	0,04	1	0,1	1	0,1
<i>P. minor</i> Gyll.	2	0,1	3	0,2	1	0,1
<i>P. aethiops</i> Panzer	1	0,04				
<i>Poecilus cupreus</i> L.			96	5,7	11	0,9
<i>P. versicolor</i> Sturm			107	6,4	140	11,6
<i>P. punctulatus</i> Schaller			7	0,4	2	0,2
<i>Carabus nemoralis</i> O. Muller	297	10,4	90	5,4	14	1,2
<i>C. granulatus</i> L.	30	1,1	79	4,7	27	2,2
<i>C. hortensis</i> L.			2	0,1		
<i>C. cancellatus</i> Ill.	1	0,04	32	1,9	4	0,3
<i>C. glabratus</i> Paykull			2	0,1	1	0,1
<i>Bembidion lampros</i> Herbst.	1	0,04	4	0,2	7	0,6
<i>B. assimile</i> Gyllenhal			31	1,8	12	1,0
<i>B. quadrimaculatum</i> L.			1	0,1		
<i>Harpalus laevipes</i> Zett.	10	0,4	37	2,2	14	1,2
<i>H. affinis</i> Schrank			1	0,1	1	0,1
<i>H. latus</i> L.			1	0,1	2	0,2
<i>H. rufipes</i> Deg.	1	0,04	7	0,4	13	1,1
<i>H. xanthopus</i> Gem. & Harp.					1	0,1
<i>H. sp.</i>	1	0,04				
<i>Notiophilus palustris</i> Duftschmid	3	0,1	3	0,2	5	0,4
<i>N. hypocrita</i> Curtis			1	0,1	1	0,1
<i>Platynus assimilis</i> Paykull	105	3,7	17	1,0		
<i>Calathus micropterus</i> Duftschmid	19	0,7	27	1,6	3	0,2
<i>Badister bullatus</i> Schrank	3	0,1	3	0,2	1	0,1
<i>Amara aenea</i> De Geer			13	0,8	47	3,9
<i>A. communis</i> Panzer	1	0,04	6	0,4	4	0,3
<i>A. eurynota</i> Panzer			1	0,1		
<i>A. familiaris</i> Duft.			3	0,2	1	0,1
<i>A. brunnea</i> Gyll.	4	0,1			1	0,1
<i>Cicindela campestris</i> L.			11	0,7	1	0,1
<i>Clivina fossor</i> L.					8	0,7
<i>Cychrus caraboides</i> L.	3	0,1	2	0,1		
<i>Agonum sexpunctatum</i> L.			22	1,3	3	0,2
<i>Ag. gracile</i> Sturm.			4	0,2		
<i>Oxytelus obscurus</i> Herbst.	18	0,6	7	0,4	15	1,2
<i>Loricera pilicornis</i> F.	1	0,04				
<i>Stomis pumicatus</i> Pz.	7	0,2	6	0,4	7	0,6

1	2	3	4	5	6	7
<i>Leistus terminatus</i> Helb.	9	0,3	6	0,4	16	1,3
<i>L. ferrugineus</i> L.					4	0,3
<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir	5	0,2	2	0,1		
<i>P. atrorufus</i> Strom.	4	0,1	4	0,2		
<i>Trechus secalis</i> Pz.	1424	50,0	439	26,1	595	49,3
Всего						
	видов	28		41		36
	особей	2849		1679		1211

nemoralis является чутким индикатором, увеличивающим свою численность с ростом фактора рекреации [Грюнталь, Бутовский, 1997; Грюнталь, 2008], это может характеризовать исследуемый участок леса как территорию с повышенной рекреационной нагрузкой. Однако прямых фактов рекреационного воздействия на исходный лес автором не обнаружено.

Основу комплекса жуужелиц исходного участка леса составляют характерные лесные виды (15 видов – 96,6 % от общего обилия). Из них самые массовые – *Trechus secalis* Pz. (50,0 %), *Pterostichus oblongopunctatus* F. (20,7 %), *Carabus nemoralis* (10,4 %), *Pterostichus niger* Schaller (8,7 %) и *Platynus assimilis* Pk. (3,7 %).

Сведения о структуре фауны и населения жуужелиц исследуемого лесного биотопа во многом согласуются с аналогичными данными, приведенными для разных типов ельников Костромской [Еремин, 1986], Московской [Грюнталь, 1983, 2008] областей и Марийской АССР [Арнольди, Матвеев, 1973]. Это указывает на типичность выявленного состава жуужелиц для данного типа леса, а перечисленные доминантные виды можно назвать его количественными индикаторами.

Анализ структуры сообщества жуужелиц показывает резкую смену фауны и населения в первом же году после вырубке. Число видов на однолетней вырубке не падает, а, напротив, увеличивается с 28 до 41 вида 18 родов. Суммарное обилие жуужелиц при этом снизилось с 2849 до 1679 особей. *Trechus secalis* Pz. по-прежнему возглавляет перечень доминирующих видов наряду с *Pterostichus oblongopunctatus* F. (18,6 %), *Pterostichus niger* Schall. (12,4 %), *Carabus nemoralis* Mull. (5,4 %), но с дополнением новых видов-вселенцев: *Poecilus versicolor* Sturm. (6,4 %) и *Poecilus cup-*

reus L. (5,7 %). Доминирующий в лесном участке *Carabus nemoralis* и субдоминант *Platynus assimilis* утрачивают свою значимость на вырубке первого года. Общая доля доминантных видов однолетней вырубке снизилась по отношению к исходному участку с 89,8 до 74,6 %. Комплекс субдоминантов на данной вырубке формируют *Carabus granulatus* L. (4,7 %), *Pterostichus strenuus* Pz. (2,4 %) и *P. melanarius* Ill. (2,0 %), их общее обилие составляет 9,1 % от общей численности (см. табл. 1).

На вырубке четырехлетнего возраста происходит смена растительных условий, характерная для процесса заболачивания, сопровождающаяся формированием густого травостоя с преобладанием кипрея и примесью осоки, свето- и влаголюбивых пород кустарников и деревьев. В свою очередь, происходит и трансформация сообщества герпетобионтной мезофауны, отражающаяся на признаках, составляющих ее экологическое разнообразие.

В целом по истечении четырех лет видовое богатство жуужелиц на вырубке снизилось с 41 до 36 видов 16 родов. Общее обилие при этом продолжает уменьшаться, и по отношению к однолетней вырубке снизилось с 1679 до 1211 особей. Независимо от изменения своей численности на разных площадках, преобладающим остается *Trechus secalis* Pz. В отношении остального доминантно-субдоминантного комплекса жуужелиц участка четырехлетней вырубке следует отметить характерную реструктуризацию. В частности, лесной вид *Pterostichus oblongopunctatus* F., сократив численность с 18,6 до 3,5 %, перешел в категорию субдоминантов. Его место занял лугово-полевой *Poecilus versicolor* Sturm., доля которого возросла с 6,4 до 11,6 %. Лесоболотный *Pterostichus strenuus* Pz. из раз-

Т а б л и ц а 2
Состав и обилие группировок жуужелиц
по биотопическому преферендуму

	Исходный участок	Однолетняя вырубка	Четырехлет- няя вырубка
Лесные	96,6	73,4	65,7
Лесоболотные	2,3	3,3	9,3
Лугово-полевые	0,08	16,4	19,1
Луговые		1,8	0,3
Полевые	0,04	0,4	1,8
Прибрежные	0,2	0,4	0,6
Эврибионты	0,7	4,2	3,7

ряда субдоминантов (2,4 %) поднялся до уровня доминантов, увеличив свою значимость до 6,4 %. В свою очередь, к числу субдоминантов четырехлетней вырубки присоединился лугово-полевой вид *Amara aenea* Deg. (3,9 %).

Экологический состав жуужелиц исходного участка леса в сравнении с сопредельными вырубками однолетнего и четырехлетнего возрастов. По биотопическому преферендуму основу комплекса жуужелиц исходного участка леса составляют характерные лесные виды (15 видов – 96,6 % от общего обилия). Из них самые массовые – *Trechus secalis* Pz. (50,0 %), *Pterostichus oblongopunctatus* F. (20,7 %), *Carabus nemoralis* Mull. (10,4 %), *Pterostichus niger* Schaller (8,7 %) и *Platynus assimilis* Pk (3,7 %). Лесоболотные жуужелицы представлены пятью видами (2,3 %), из которых самый многочисленный – *Pterostichus strenuus* Pz. (1,5 %). Из других групп в этом биотопе присутствуют лугово-полевые (2 вида), полевые (1), прибрежные (1) и эврибионты (3 вида) с суммарным обилием 1,1 % от общей численности (табл. 2).

По фенологическому признаку структура фауны жуужелиц отличается от структуры населения. Для фауны жуужелиц исходного лесного участка характерно преобладание видов с весенним размножением – 16 видов из 28, тогда как в населении ведущая роль принадлежит летне-осенним видам – 51,3 % от общей численности. Основу всего обилия летне-осенних видов составляет *Trechus secalis* Pz. – 50,0 %.

Резкое изменение среды обитания для тенелюбивых лесных видов жуужелиц на вырубке приводит к заметному снижению их значимости в отношении остальных групп.

Процентная доля характерных лесных видов на однолетней вырубке по-прежнему высока, но ниже, чем на исходном участке (95,6 %), и составила 73,4 % от остального населения жуужелиц (см. табл. 2). Число видов, составляющих эту группу, изменяется незначительно, но резко уменьшаются в обилии фоновые жуужелицы, такие как *Trechus secalis* Pz., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *Carabus nemoralis* Mull., *Platynus assimilis* Pk. Одновременно на вырубке существенно возросло значение лугово-полевых жуужелиц, обилие которых составило 16,4 % (9 видов). В массе появляются новые виды-вселенцы: *Poecilus versicolor* Sturm. (6,4 %), *P. cupreus* L. (5,7 %), *Bembidion assimile* Gyll. (1,8 %). На однолетней вырубке отмечены новые вселенцы – четыре вида луговых жуужелиц: *Agonum sexpunctatum* L., *A. gracile* Sturm., *Amara familiaris* Duft. и *A. eurynota* Pz., в общей сложности составляющие 1,8 %. Нарастает в численности и группа эврибионтов – их доля увеличилась с 0,7 % в исходном участке до 4,2 % на месте вырубки. Значение лесоболотных видов выросло с 2,3 до 3,3 %.

В обилии фенологических групп для фауны жуужелиц однолетней вырубки характерно господство весенних видов по отношению к исходному участку леса – 56,3 и 39,1 % соответственно, тогда как летне-осенние виды, преобладавшие в лесном массиве, резко снизили свою значимость на вырубке – с 51,3 до 29,0 % (рис. 1). Такое изменение обусловлено существенным снижением численности *Trechus secalis* Pz., обилие которого составляет основу всего комплекса летне-осенних жуужелиц. В группе жуужелиц с весенним типом размножения доминирует *Pterostichus oblongopunctatus* F. (18,6 %), хотя и с меньшей численностью по отношению к исходному лесу.

На четырехлетней вырубке структура экологических групп по преферендуму отличается от таковой на однолетней лесосеке. Наблюдается продолжение тенденции снижения доли лесных видов (с 73,4 до 65,7 %) и увеличения значимости лесоболотных, лугово-полевых и полевых (см. табл. 2). При этом основную роль во всем сообществе жуужелиц по-прежнему играют лесные виды.

Условия четырехлетней вырубки оказались менее благоприятны для жуужелиц с весенним типом размножения (см. рис. 1). Их

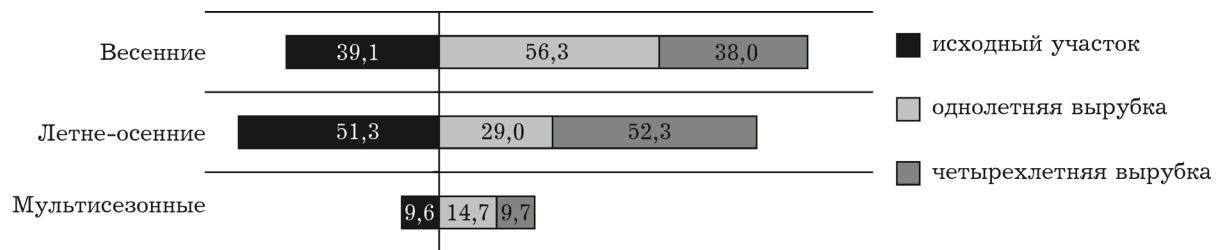


Рис. 1. Изменение обилия (%) фенологических групп жужелиц

доля снизилась с 56,3 до 38 % за счет существенного сокращения обилия таких видов, как *Pterostichus oblongopunctatus* F. (с 18,6 до 3,5 %), *Poecilus cupreus* L. (с 5,7 до 0,9 %), *Carabus nemoralis* Mull. (с 5,4 до 1,2 %), *Carabus granulatus* L. (с 4,7 до 2,2 %), *Carabus cancellatus* Ill. (с 1,9 до 0,3 %). Доля летне-осенних жужелиц, напротив, возросла – с 29 до 52,3 % по причине отмеченного ранее роста численности *Trechus secalis* Pz.

Зависимость формирования экологического разнообразия жужелиц на вырубке и в начальном периоде лесовозобновления от показателей исходного участка леса. Для заселения обнаженной территории в первый год вырубке и формирования видовой структуры и обилия жужелиц в дальнейшем лесовозобновлении исходный лесной биотоп является не единственным, но все же важнейшим источником. Характер подобной зависимости наиболее заметно проявляется при построении линейной регрессии (R^2) в попарном сравнении численности различных видов

исходного (референсного) лесного участка и соседствующих вырубок.

Многие виды из общего списка (см. табл. 1) обнаружены либо преимущественно в лесу, либо преимущественно на вырубке. Чтобы оценить эффект вырубке на численность жуков, взяты только общие виды для двух сравниваемых биотопов ($n = 19$ для леса и однолетней вырубке и $n = 13$ для четырехлетней). Исключаются также случайные виды (численность которых в одной из площадок равна единице). Кроме того, в данных имеются как очень маленькие, так и очень большие значения. Поэтому для их анализа применено логарифмическое трансформирование. Предиктором является логарифм численности жуков в лесу, а предсказываемой величиной – логарифм численности жуков на вырубке.

Таким образом, в случае однолетней вырубке вариативность комплекса жужелиц исходного участка на 83,9 % ($R^2 = 0,839$) обуславливает вариативность карабидокомплекса лесосеки (рис. 2). В данном случае, когда

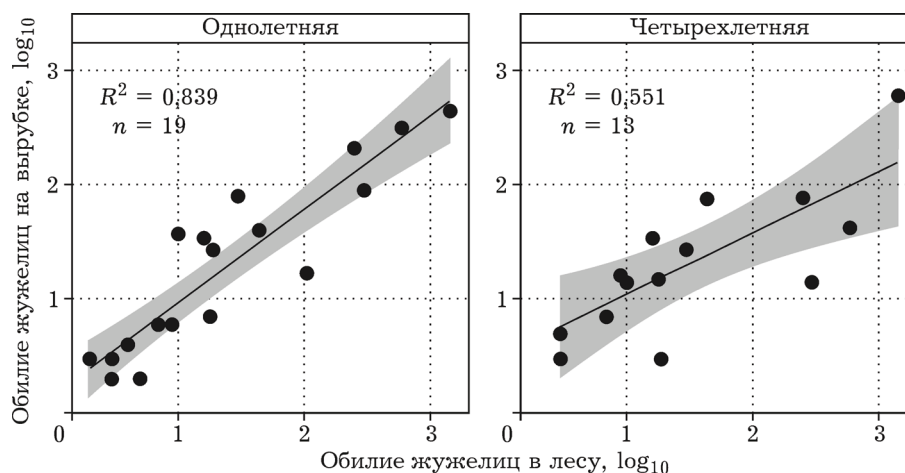


Рис. 2. Модель зависимости формирования экологического разнообразия жужелиц на вырубке и в начальном периоде лесовозобновления от показателей исходного участка леса на основе вычисления линейной регрессии (R^2)

исходный участок леса и сравниваемый участок вырубki соседствуют друг с другом, высокий уровень корреляции вполне естественен: жуки проникают на вырубку пропорционально той численности, которая наблюдается в лесу. При этом в полученной модели есть виды, которые меньше вписываются в общую закономерность, соответствующие точкам, наиболее удаленным от линии регрессии (см. рис. 2): *Carabus granulatus* L., *Carabus nemoralis* Mull., *Harpalus laevipes* Zett., *Platynus assimilis* Payk. Данные виды объединены высокими значениями обилия по отношению к противоположному сопоставимому участку, что позволяет, в свою очередь, относить их к определенной группе биотопического преферендума, в частности к характерным лесным видам.

Аналогичное действие произведено относительно четырехлетней вырубki. Общих видов между исходным лесом и четырехлетней вырубкой стало меньше, и корреляция между их численностями снизилась (см. рис. 2). Рассчитав регрессию, обнаруживаем виды, не отвечающие общей закономерности в измененном составе – *Carabus nemoralis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. strenuus*, *P. niger*.

Таким образом, видовой и количественный составы жужелиц на вырубке в первый год больше определяются близлежащим лесом. На более поздних сроках на вырубке складывается свой биоценоз, и влияние леса ослабевает. Мы видим уменьшение количества общих видов, а также ослабевание количественной взаимосвязи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итогом данного исследования стало выявление особенностей формирования фауны и населения жужелиц в первый год после сведения древостоя, что соответствует фазе обнажения и миграции, т. е. появлению незаселенного пространства и заселению первыми пионерными видами [Clements, 1916] и дальнейшие тенденции в экологической структуре жужелиц на фоне меняющихся условий микроклимата.

Видовое разнообразие и выровненность обилий жужелиц на свежей вырубке значительно больше, чем в исходном лесу. Это

может быть объяснено тем, что территория вырубki активно заселяется из соседних биотопов, прежде всего, из соседствующего исходного леса. В пользу этого утверждения говорят расчеты линейной регрессии (R^2) в попарном сравнении численности различных видов исходного лесного участка и соседствующих вырубок.

Топическое влияние леса на однолетнюю вырубку остается высоким, но в ближайшие годы показатели экологического разнообразия вырубki начинают снижаться, в том числе и количественная взаимосвязь с исходным лесным биотопом. Характерные лесные виды жужелиц сохраняют господство как на однолетней, так и на четырехлетней вырубках. Однако имеет место тенденция нарастания значимости лесоболотных, лугово-полевых и полевых видов жужелиц. Наличие на однолетней вырубке видов жужелиц, не встречающихся в исходном участке леса, говорит о том, что прилегающий лес – не единственный биотоп, из которого идет заселение вырубki жуками. Резкая смена населения жужелиц в первом году, быстрое и массовое появление лугово-полевых *Poecilus versicolor* Sturm., *P. cupreus* L. и др. связано, несомненно, с миграцией, которая совершается частично путем перелета (Bembidion, Amara). Базой для существования таких видов и многих других более тепло- и светолюбивых жужелиц является связь с культурными землями, а также рассеянные в самих ельниках разреженные участки – редины, гари, окна в пологе и другие, более давние лесосеки, в данном случае – примыкающая четырехлетняя вырубка.

Микроклимат вырубki первого года сказывается на соотношении фенологических групп. Ее территория при этом становится более благоприятной для видов с весенним сроком размножения, в отличие от исходного лесного биотопа, где преобладают летне-осенние жуки. Характерно, что к четырехлетнему возрасту соотношение этих типов размножения изменяется в сторону исходного состояния.

В ходе исследований выявлен комплекс видов жужелиц, специфически реагирующих на определенные факторы изменяющихся экологических условий в ходе лесовозобнов-

ления (*Trechus secalis* Pz., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *P. niger* Schaller, *P. strenuus* Pz., *Carabus nemoralis* Mull., *Platynus assimilis* Pk., *Poecilus versicolor* Sturm., *P. cupreus* L.), что подтверждает высокое биоиндикационное значение данного семейства.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В., Матвеев В. А. Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 131–173.
- Анциферов А. Л., Смирнов И. В. Структура сообщества жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесного массива Костромской области // Евразият. энтомол. журн. 2009. Т. 8, вып. 2. С. 227–235.
- Грюнталь С. Ю. Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах подзоны широколиственно-еловых лесов // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 85–99.
- Грюнталь С. Ю. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской равнины. М.: Галлея-Принт, 2008. 463 с.
- Грюнталь С. Ю., Бутовский Р. О. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как индикаторы рекреационного воздействия на лесные экосистемы // Энтомол. обозрение. 1997. Т. 76, № 3. С. 547–554.
- Еремин П. К. Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) девственных еловых лесов южной тайги // Кологривский лес. М.: Наука, 1986. С. 110–115.
- Мелехов И. С., Корконосова Л. И., Чертовской В. Г. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М.: Наука, 1965. 172 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 161 с.
- Федоренко Д. Н. Фауна жужелиц Московской области // Насекомые Московской области. М.: Наука, 1988. С. 20–46.
- Шарова И. Х. Жизненные формы жужелиц. М.: Наука, 1981. 293 с.
- Шарова И. Х. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области и степень ее изученности // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 223–236.
- Clements F. E. Plant Succession: An Analysis of Vegetation. Washington D.C.: Carnegie Institution of Washington, 1916. 512 p.
- Renkonen O. Statisch-okologische Untersuchungen uber die terrestrische Kaferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Zool. – Bot. Fenn. Vanamo. 1938. Bd. 6. 231 s.

Changes in Ecological Diversity of the Forest Population of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) after Deforestation and During the Initial Period of Reforestation

A. L. ANTSIFEROV

*Nature Museum of the Kostroma Region
156000, Kostroma, Molochnaya gora str., 3
E-mail: ancifer.ost@yandex.ru*

Ecological structure of ground beetles and its dynamics during the transition of ground beetles from one habitat to another due to felling and subsequent reforestation were studied. The regularities in the formation and development of ground beetles community in the early stage of secondary succession on the felling site were determined. The simplest indices of diversity, species abundance, distribution and dominance were used. Species richness of ground beetles on the felling site increased from 28 to 41 species a year after felling. In four years it decreased to 36 species. According to the ecological preference, the basis of the ground beetles complex on the forest site before felling was formed by spring-breeding forest species. Four years after felling the proportion of forest species decreased from 73,4 to 65,7 %, and the significance of forest-marsh species and meadow-field species increased. The number of summer-breeding and autumn-breeding species also increased. The species and quantitative composition of ground beetles on the felling area during the first year was mostly determined by a neighboring forest. In the following years a separate biocenosis was formed on the site, and the influence of the forest diminished.

Key words: forest biotopes, felling, forest regeneration, ground beetles, species richness, abundance, ecological structure.