

Изменение структуры карабидокомплексов (Coleoptera, Carabidae) лесов Костромской области в ходе многолетнего естественного лесовосстановления на вырубках

Changes in the structure of ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) of the forests of the Kostroma region during the multiyear natural reforestation of felling areas

А.А. Анциферов
A.L. Antsiferov

Музей природы Костромской области, ул. Молочная гора 3, Кострома 156000 Россия. E-mail: ancifer.ost@yandex.ru.
Nature museum of the Kostroma Region, Molochnaya Gora Str. 3, Kostroma 156000 Russia.

Ключевые слова: жуужелицы, рубка, лесовосстановление, видовой состав, обилие, экологический состав, ординация.

Key words: ground beetles, felling areas, reforestation, species composition, abundance, ecological composition, ordination.

Резюме. В статье рассматриваются особенности таксономического и экологического состава жуужелиц на рубках в еловых лесах с разными возрастными стадиями лесовосстановления: от 1–2 до 18 и более лет. Видовое богатство жуужелиц в ходе восстановительной сукцессии колеблется от 37 до 69 видов и имеет тенденцию снижения по мере зарастания рубки. Показатель суммарной уловистости увеличивается в градиенте возрастных стадий рубки, при этом отмечаются две характерные волны роста. Большинство доминантных видов характерно для последних этапов лесовосстановления. Максимальное количество видов со средним значением обилия населяет участки рубок с возрастом 1–2 и 7–11 лет после рубки. Экологический состав жуужелиц рубок всех возрастов включает 10 групп преферендума. Среди них преобладают мезофилы открытых и закрытых ландшафтов, которые в ходе лесовосстановления сменяют друг друга.

Изучены особенности ординации рубок разных возрастов в зависимости от структуры сообщества Carabidae. Выявлен характер влияния пограничного лесного массива на комплекс жуужелиц рубки на разных возрастных этапах.

Abstract. Species composition, their prevalence and ecological composition of ground beetles were studied on forest felling areas aged from 1–2 to 18 years. The diversity of species ranged from 37 to 69 and decreased with age of felling area while the abundance increased. The most abundant species inhabited the oldest felling areas while the majority of subdominant beetles were found on felling areas aged from 1–2 to 7–11 years. The ecological composition of beetles consisted of 10 ecological groups. The most abundant groups were mesophiles of open and closed landscapes. These groups succeed each other during reforestation. The ordination of age stages of felling was based on the structure of ground beetles communities. The effect of the ground beetle communities of adjoining forests on beetle communities of felling areas of different ages was studied.

Введение

Лесозаготовку, наряду с лесными пожарами - можно считать одним из главных факторов, инициирующих вторичную сукцессию. Изменяющийся при этом тип лесной растительности оказывает существенное влияние на температурные и гидрологические характеристики почв [Rozhkov, Karpachevskii, 2006; Dymov, Startsev, 2016], углеродный баланс [Dymov et al., 2012], что определяет развитие и жизнедеятельность всей биоты. В свою очередь, изменение основных свойств почвы воздействует на ход сукцессионной динамики растительности. Эти взаимосвязанные процессы находят свое отражение в сообществах почвообитающих животных, являются важнейшим фактором формирования поверхностно-почвенного зооценоза [Finegan, 1984; Razumovskii et al., 1984; Siemann et al., 1998], в том числе и сообщества жуков семейства жуужелиц (Carabidae). Изучение этих закономерностей необходимо для развития комплекса методов, которые обеспечат долгосрочное и устойчивое существование таёжных видовых сообществ.

Естественное лесовосстановление в северных странах Европы и Америки считается малоэффективным [Metsätalouden kehittämisskeskus Tapio, 2006; Leinonen et al., 2009] и основной акцент делается на изучение карабидокомплексов в условиях управляемого лесовосстановления и в так называемых управляемых лесах (managed forests) [Lenski, 1982; Koivula et al., 2002; Magura et al., 2003]. В северных регионах России, в отличие от западного зарубежья, актуальным остаётся изучение процессов формирования и изменения фауны жуужелиц в ходе естественного лесовосстановления. Например, в Костромской обла-

сти, искусственно созданные леса занимают лишь 12,7 % общей площади покрытых лесной растительностью земель [Dudin, 2011]. Наибольшие площади лесных культур заложены ещё в период 1952–1964 гг. В дальнейшем объёмы искусственного лесовосстановления неуклонно снижались. В перспективе под естественное лесовосстановление планируется около 80 % площадей сплошных рубок, а около 2 % — под комбинированное.

Цель работы: выявить закономерности восстановления и динамики сообщества Carabidae в ходе многолетнего периода естественного возобновления леса после сплошнолесосечной рубки.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: 1) выявление видового состава жужелиц на участках рубок разного срока давности, разделённых на 5 возрастных стадий лесовосстановления; 2) изучение особенностей обилия и доминантного состава жужелиц на разных стадиях лесовосстановления; 3) изучение типов биотопического предпочтения жужелиц на вырубках; 4) оценка степени сходства карабидофауны прилегающих типов леса и участков рубок в зависимости от их возраста.

Материал и методика

Зона исследований расположена в границах Верхневолжской физико-географической провинции [Physicogeographical regionalization..., 1963], в Костромском и Судиславском районах Костромской области. Сборы жуков проводились на участках рубок разного срока давности в условно-коренных еловых лесных массивах. Распределение участков по возрастным стадиям лесовосстановления (далее — ВСЛ) осуществлено согласно их соответствия тому или иному этапу изменения видового состава растительности рубок. За основу принято выделение пяти главных ВСЛ (этапов), предложенное в работах Н.Г. Улановой [Ulanova, 2006, 2007]: 1-я ВСЛ — 1–2 года после рубки (в ельниках: кисличном, травяно-черничном и кислично-щитовниковом); 2-я ВСЛ — 3–6 лет после рубки (в ельниках: кисличном, травяно-черничном и кислично-щитовниковом); 3-я ВСЛ — 7–11 лет после рубки (в ельниках: черничном, кисличном и травяно-черничном); 4-я ВСЛ — 12–17 лет после рубки (в ельниках: черничном, травяно-черничном и кисличном); 5-я ВСЛ (лесная) — 18 и более лет после рубки (старовозрастная 18-летняя рубка, производный 30-летний березняк кислично-разнотравный и условно-коренной лес ельник кисличный III класса возраста, 40–60 лет, прилегающий к первым двум биотопам). Таким образом оработано по 3 учётных территории рубок соответствующего возрастного диапазона на каждый из пяти этапов (всего 15 территорий).

Учёт динамической плотности производился в летние сезоны с 2000 по 2015 годы (с I декады мая по III декаду сентября) стандартным методом почвенных ловушек [Golub et al., 2012]. В качестве фиксирующей жидкости в ловушках использовался 4 % ра-

створ формалина либо раствор NaCl, близкий к насыщенному. Согласно замечанию А.Л. Тихомировой [Tikhomirova, 1975] метод ловушек позволяет учитывать не реальное обилие каждого вида на площади, а лишь число особей, пересекающих в единицу времени линию определенной длины (поперечник ловушки). По этой причине, в качестве показателя, характеризующего уровень обилия или численности жужелиц, в работе используется понятие «динамическая плотность» (либо равнозначный термин «уловистость»), которая пропорциональна произведению численности на двигательную активность и сама по себе является достаточной характеристикой в данных исследованиях.

Ловушки устанавливались в одну или несколько линий равномерно через 20–25 м по 10–15 штук.

Выборка производилась в среднем через каждые 10 суток. Первичные данные учётов каждого участка преобразованы в единый показатель количества экземпляров на 100 ловушко-суток.

Для изучения потенциальных возможностей заселения жужелицами лесных рубок и их изменения в условиях смены ВСЛ применялся индекс ПАР — потенциал адаптивной радиации [Mordkovich et al., 2014]. Данный показатель отражает разнообразие свободных экологических ниш в среде обитания и вычисляется отношением числа видов семейства к числу его родов.

Типы биотопического предпочтения предложены с учётом сведений, приведённых В. Ф. Феоктистовым [Feoktistov, 1979], И. Х. Шаровой и Н. А. Булоховой [Sharova, Bulokhova, 1995], В. А. Матвеевым и И.В. Матвеевым [Matveev, Matveev, 2006], С.Ю. Грюнталем [Gryuntal, 2008].

Выделение доминантных видов осуществлялось по процентной доле от общего значения уловистости видов в каждой отдельной ВСЛ согласно шкале О. Ренконена [Renkonen, 1938]. В состав доминантов включены виды с удельной долей более 5 % от суммарной динамической плотности; виды с долей от 1 до 5 % — субдоминанты, менее 1 % — рецеденты (редкие).

В качестве меры доминирования использован индекс видового разнообразия Симпсона (D) — показатель, основанный на относительном обилии видов, учитывающий одновременно и выровненность, и видовое богатство [Levich, 1980]:

$$D = \frac{1}{\sum_{n=1}^S P_n^2},$$

где S — общее количество видов, P — доля каждого вида.

В качестве меры зависимости видового богатства и обилия жужелиц от срока давности рубки применялся коэффициент линейной корреляции (r) Пирсона. Принято считать, что при $r \leq 0,25$ — корреляция слабая, $0,25 < r \leq 0,75$ — умеренная, $r > 0,75$ — сильная [Rebrova, 2003; Halafyan, 2007].

Сила воздействия фактора ВСЛ на структуру карабидокомплекса оценивалась по значениям коэф-

фициента детерминации (RI) в анализе линейной регрессии. Эффект влияния фактора вариативности карабидокомплекса исходного леса на вариативность карабидокомплекса вырубков разных возрастов выявлялся по значениям стандартизованного регрессионного коэффициента $Beta$. Величина $Beta$ позволяет сравнить вклады каждого предиктора в предсказания отклика [Halafyan, 2007], а также произвести ранжирование предикторов по степени их влияния на зависимую переменную. При построении линейной регрессии использовались средние выборочные данные по всем исследуемым типам исходных лесов в попарном сравнении со средними выборочными данными каждой ВСЛ.

Для сравнения средних значений уловистости жужелиц в ВСЛ и выявления их зависимости от возрастного состояния лесосек применялся однофакторный дисперсионный анализ (ДА), позволяющий определить внутригрупповые описательные статистики и корреляции для зависимых переменных в каждой из нескольких групп. Для малых выборок ДА существенно более эффективен и информативен. Значимость различий при выполнении ДА отражается значениями t -критерия и F -критерия, который обобщает t -критерий на число групп больше двух. Эти результаты показывают значимость различий сравниваемых групп, позволяя судить об их неоднородности на уровне $p < 0,05$ [Borovikov, 2003; Halafyan, 2007]. Для анализа выбраны только константные виды жужелиц, со встречаемостью более 80 %. Под встречаемостью понимается процентное отношение числа заселённых видом местообитаний к их общему набору [Mordkovich et al., 2014].

Для выявления закономерностей сочетания видов в зависимости от фактора возраста вырубки, и взаимного расположения вырубков разных ВСЛ по данным видового состава и уловистости жужелиц применялся метод непрямой ординации [Jongman et al., 1999; Puzachenko, 2004; Novakovskii, 2008; Shitikov et al., 2011] с использованием функции анализа соответствия в программном пакете «Statistica 10» [Borovikov, 2003; Halafyan, 2007; Vukolov, 2008]. В результате анализа соответствий создаётся диаграмма ординации, позволяющая визуально и численно оценить степень отношения тех или иных видов к определенной ВСЛ, или степень взаимосвязи между ВСЛ по параметрам карабидокомплекса. Положение точек в двумерном пространстве графика эквивалентно значениям статистики хи-квадрат Пирсона, деленных на общее количество наблюдений (оси абсцисс и ординат). Они максимально точно воспроизводят сходство (и расстояния) между частотами в таблице эмпирических данных. В итоге рассматриваемые ВСЛ, интерпретируемые как отдельные типы местообитаний, размещаются на плоскости двумерного пространства таким образом, чтобы близкие между собой точки со сходным видовым составом соседствовали, а местообитания, различающиеся по видовому составу, находились в удалении.

Видовой состав жужелиц в градиенте ВСЛ

Общий уровень таксономического разнообразия жужелиц на учётных площадках пяти возрастных стадий лесовосстановления составил 85 видов из 29 родов (табл. 1). Наиболее богаты видами роды *Amara* (11 видов), *Harpalus* (9 видов), *Pterostichus* (8 видов), *Carabus* и *Bembidion* (по 7 видов), *Agonum* (5 видов), *Poecilus* (4 вида). Два рода имеют в своем составе 3 вида, 6 родов содержат по 2 вида и 16 родов состоят всего из одного вида жужелиц. Значение показателя адаптивной радиации (ПАР) снижается по мере увеличения возрастной стадии лесовосстановления (рис. 1), что адекватно снижению разнообразия свободных экологических ниш в соответствующих данным возрастным стадиям экосистемах [Mordkovich et al., 2014].

В диапазоне пяти рассматриваемых возрастных стадий вырубков средние значения видового богатства жужелиц каждой отдельной ВСЛ различны. Рост видового богатства отмечен на стадиях 1–2 года и 7–11 лет после рубки — 69 и 58 видов соответственно. Сокращение видового состава происходит на стадиях 3–6 лет после рубки — до 50 видов (при формировании нового травяного сообщества), а также 12–17, 18 и более лет после рубки — до 43 и 37 видов (когда формируются сомкнутые молодые лесные сообщества и происходит смена флористического состава вырубки на лесной тип). На графике (рис. 2) изображена общая тенденция изменения видового богатства жужелиц по мере зарастания вырубки с использованием значений видового богатства каждой отдельной вырубки, ранжированных от начальной (открытой) стадии до «лесного» этапа. По мере увеличения возраста вырубки видовое богатство жужелиц уменьшается с умеренной корреляцией: $r = -0,706$.

Население и доминантный состав жужелиц в градиенте ВСЛ

По расчётам линейной регрессии величина зависимости между значением уловистости, экз./100 л.-с. и ВСЛ находится на среднем уровне — $R^2 = 0,52$ ($p = 0,011$). При общем увеличении значений динамической плотности (рис. 3) в градиенте ВСЛ

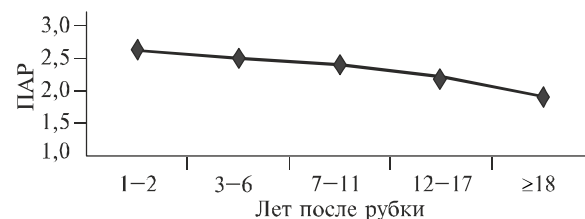


Рис. 1. Изменение потенциала адаптивной радиации карабидокомплекса в градиенте ВСЛ.

Fig. 1. Change in the potential of adaptive radiation of the ground beetle communities during reforestation.

Таблица 1. Видовой состав, обилие (выборочное среднее экз./100 л.с.), экологическая характеристика карабидокомплекса на разных стадиях лесовосстановления
 Table 1. Species composition, abundance (insects/100 trap-days), ecological characteristics of the ground beetle communities at different stages of reforestation

Виды	ВСЛ (лет после рубки)					Экологические группы*
	1–2	3–6	7–11	12–17	≥18	
<i>Cicindela campestris</i> Linnaeus, 1758	4,9	4,1	0,5			Луг
<i>Cylindera germanica</i> (Linnaeus, 1758)	0,2	0,1				Луг
<i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	0,1		0,5	0,2	Луг
<i>L. terminatus</i> (Hellwig, 1793)	0,8	1,1	1,1	0,4	0,9	Луг
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	1	0,3	0,2	0,2	0,2	Э
<i>N. aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)				0,1	0,2	Э
<i>N. germnyi</i> Fauvel, 1863	0,04	0,04	0,03			Э
<i>Carabus nemoralis</i> O.Müller, 1764	3,7	0,4	0,3	8,5	0,8	Л
<i>C. cancellatus</i> Illiger, 1798	0,6	0,4	0,1	0,4		Л
<i>C. hortensis</i> Linnaeus, 1758	0,2	0,2	0,1	1,4	1,7	Л
<i>C. glabratus</i> Paykull, 1790	0,2	0,1	1	0,5	1,8	Л
<i>C. granulatus</i> Linnaeus, 1758	3,3	1,5	12,1	0,6	7,3	Л
<i>C. arcensis</i> Herbst, 1784				0,2		Л
<i>C. nitens</i> Linnaeus, 1758	0,7	0,1				Луг
<i>Cychnus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	0,1		0,3	0,5	0,9	Л
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid, 1812		0,1				Пр
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)			0,1	0,1	0,2	Л–Б
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	0,4	0,3	0,3	0,1	0,1	П
<i>Dyschirius arenosus</i> Stephens, 1827	0,02					П–Пр
<i>Dyschiriodes globosus</i> (Herbst, 1783)	0,4	0,2	0,2			П–Пр
<i>Brosicus cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)	0,8	0,2	0,3	0,1		П–Пр
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	7,6	15,2	7,8	4	32,5	Л
<i>Asaphidion pallipes</i> (Duftschmid, 1812)	0,5	0,2	0,3			Пр
<i>A. flavipes</i> (Linnaeus, 1758)	0,2		0,1			Пр
<i>Bembidion assimile</i> Gyllenhal, 1810	1,3	0,5	0,6			Пр
<i>B. quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761)	0,3	0,1	0,1			Э
<i>B. lampros</i> (Herbst, 1784)	1,4	0,8	1,4			Луг–П
<i>B. andreae</i> (Fabricius, 1787)	0,2					Пр
<i>B. obliquum</i> Sturm, 1825	0,04					Пр
<i>B. gilvipes</i> Sturm, 1825	0,04					Пр
<i>B. guttula</i> (Fabricius, 1792)	0,02					Пр
<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir, 1844	0,1			0,3		Л
<i>P. atrorufus</i> (Ströem, 1768)	0,1				0,2	Л
<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer, 1796)	0,1	0,2		0,1	0,1	Л–Б
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	7,5	14,3	4,1	0,7	0,1	Луг–П
<i>P. cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	6,7	5	7,7	0,3	0,4	Луг–П
<i>P. punctulatus</i> (Schaller, 1783)	0,2	0,1		0,2		Луг–П
<i>P. lepidus</i> (Leske, 1785)	2,2	0,4	4,2	0,1		Луг–П

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Виды	ВСЛ (лет после рубки)					Экологические группы*
	1–2	3–6	7–11	12–17	≥18	
<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1797)	0,04		0,2		0,6	Л
<i>P. niger</i> (Schaller, 1783)	3,6	3	3,1	1,7	8,4	Л
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	6,7	5,4	9,5	15,1	28,6	Л
<i>P. strenuus</i> (Panzer, 1796)	0,6	1,7	1,2	2,6	2,4	Л–Б
<i>P. melanarius</i> (Illiger, 1798)	1,2	1,5	9,9	5,7	18,2	Э
<i>P. minor</i> (Gyllenhal, 1827)	0,1	0,04	0,2		0,1	Л–Б
<i>P. nigrita</i> (Paykull, 1790)	0,1	0,04	0,5	0,1	0,3	Л–Б
<i>P. vernalis</i> (Panzer, 1796)	0,2	0,9	1,3	0,2		Л–Б
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	1,8	0,8	1,6	2,5	4,4	Л
<i>C. erratus</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	2,6	0,4	2,5	0,1	0,2	Луг–П
<i>C. melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	0,6	0,2	2,2			Луг
<i>Dolichus halensis</i> (Schaller, 1783)	0,02					Л
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)			0,1			Б
<i>A. gracile</i> Sturm, 1824	0,1		0,1	0,1	0,1	Пр
<i>A. sexpunctatum</i> (Linnaeus, 1758)	2	1,2	6			Луг
<i>A. muelleri</i> (Herbst, 1784)	0,1		1,1		0,1	Луг–Пр
<i>A. lugens</i> (Duftschmid, 1812)	0,6		0,8			Луг
<i>Platynus assimilis</i> (Paykull, 1790)	0,6		1,1	0,1	2,8	Л
<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)	0,4	0,7	0,03	0,1	0,7	Л–Б
<i>Synuchus vivalis</i> Illiger, 1798					0,4	Луг–П
<i>Amara littorea</i> C. Thomson, 1857				0,3		Луг–П
<i>A. bifrons</i> (Gyllenhal, 1810)				0,1		Луг–П
<i>A. brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	0,6	0,7	0,1	0,1	0,1	Л
<i>A. aenea</i> (De Geer, 1774)	0,8	1,2	1,3	0,4	0,2	Луг–П
<i>A. familiaris</i> (Duftschmid, 1812)	0,2	0,3	1,8		0,3	Луг
<i>A. lunicollis</i> Schiödte, 1837		0,2	0,03			Луг
<i>A. eurynota</i> (Panzer, 1796)	0,1		0,1			Луг
<i>A. famelica</i> Zimmermann, 1832			1,9			Луг
<i>A. municipalis</i> (Duftschmid, 1812)	0,02		0,2	0,1		Луг–П
<i>A. communis</i> (Panzer, 1797)	0,2	0,2				Луг–П
<i>A. infima</i> (Duftschmid, 1812)	0,04					Луг–П
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1796)	0,1		0,3	0,1		Луг–П
<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	0,1		0,1			Луг–П
<i>Acupalpus flavicollis</i> (Sturm, 1825)			0,7			Б
<i>A. meridianus</i> (Linnaeus, 1761)					0,1	Луг–П
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	2,5	1,7	2	0,1		П
<i>H. laevipes</i> (Zetterstedt, 1828)	1,2	2	2,7	2,6	2,8	Л
<i>H. affinis</i> (Schränk, 1781)	0,2	0,2	0,7	0,1		Луг–П
<i>H. tardus</i> (Panzer, 1796)	0,5	0,3	0,1		0,2	Луг–П
<i>H. flavescens</i> (Piller et Mitterpacher, 1783)				0,1		Пр

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Виды		ВСЛ (лет после рубки)					Экологические группы*
		1–2	3–6	7–11	12–17	≥18	
<i>Harpalus signaticornis</i> (Duftschmid, 1812)				0,03			Луг–П
<i>H. latus</i> (Linnaeus, 1758)		0,04	0,1				Э
<i>H. xanthopus</i> Gemminger et Harold, 1868			0,04				Луг–П
<i>H. luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)		0,1					Луг
<i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798)		0,1	0,1	0,03	0,1		Л
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815				0,2		0,2	Л
<i>Lebia cruxminor</i> (Linnaeus, 1758)		0,1					Луг
ВСЕГО	особей	61,3	61,9	71	48,6	115,8	
	видов	69	50	58	43	37	

*Условные обозначения экологических групп: Л — лесные; Луг–П — лугово-полевые; Л–Б — лесоболотные; Пр — прибрежные; Э — эврибионты; П — полевые; Луг — луговые; П–Пр — полево-прибрежные; Луг–Пр — лугово-прибрежные; Б — болотные.

*Symbols of ecological groups: Л — forest inhabitants; Луг–П — the inhabitants of meadows and fields; Л–Б — the inhabitants of the forests and swamps; Пр — riparian; Э — eurybionts; П — the inhabitants of fields; Луг — the inhabitants of meadows; П–Пр — the inhabitants of the fields and coasts; Луг–Пр — the inhabitants of meadows and coasts; Б — the inhabitants of the swamps.

($r=0,722$), значимый рост численности жужелиц (до $71 \pm 48,6$ экз./100 л.-с.) происходит дважды.

Первая волна роста отмечается в период максимального развития травянистой и кустарниковой растительности — на стадии 7–11 лет после рубки (рис. 4). Условия растительности данной ВСЛ обеспечивают оптимальный режим освещения, температуры и влажности воздуха и почвы для обитания жужелиц-мезофилов — наиболее богатой видами группы по гидротермическому преферентуму [Kryzhanovskii, 1983], к которой относится большинство луговых, полевых и лесных видов [Gryuntal, 1987].

Вторая значимая волна роста средней численности карабидокомплекса (до $115,8 \pm 26,3$ экз./100 л.-с.) наблюдается в условиях формирования лесной экосистемы (18 и более лет после рубки).

Перечень доминирующих видов, как облигатных, так и факультативных в диапазоне разновозрастных вырубок представлен 12 видами (табл. 2). В общей сложности численная доля доминантных видов составляет 13,1 % от общей динамической плотности жужелиц всех рассматриваемых местообитаний. В число субдоминантов вошли 13 видов жужелиц, составляющих 7,8 % от суммы средних значений экз./100 л.-с. всех учётных площадок. Остальные 67 видов (79,1 %) отнесены к категории рецедентов.

Влияние смены возрастных стадий лесовосстановления отражается на видовом составе доминантных видов. Выявлено два вида облигатных доминантов, которые встречаются в данном статусе на вырубках всех ВСЛ: *Trechus secalis* и *Pterostichus oblongopunctatus*. Ряд видов присутствуют в статусе доминанта факультативно, т. е. на участках опреде-

лённых ВСЛ (табл. 2). Например, *Poecilus cupreus* доминирует на вырубках только в безлесный этап, предшествующий образованию леса — типы вырубок от первого года до периода 7–11 лет после рубки, тогда как *Pterostichus melanarius* становится доминирующим на вырубках стадии 7–11 лет и сохраняет данный статус все последующие этапы лесовосстановления. *Poecilus versicolor* и *Cicindela campestris* господствуют в первые два этапа зарастания; *Harpalus laevipes*, *Pterostichus niger* и *Pterostichus strenuus* доминируют только в лесных условиях — 12–17 и ≥ 18 лет после рубки.

Основная масса доминантных видов приходится на два последних этапа восстановительной сукцессии при минимальных значениях обилия субдоминантов и рецедентов (рис. 5).

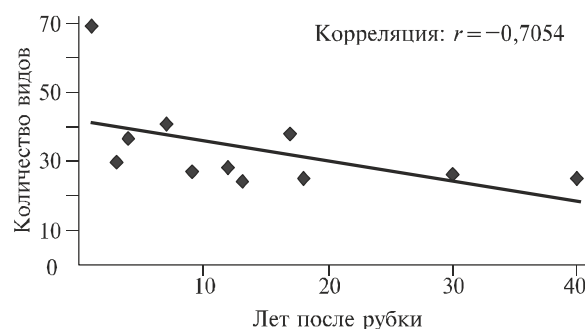


Рис. 2. Изменение видового богатства жужелиц в градиенте возраста вырубки (маркерами отмечены варианты отдельных участков вырубок).

Fig. 2. Change of species richness of ground beetles in the gradient of the felling age (Markers marked variants of separate felling).

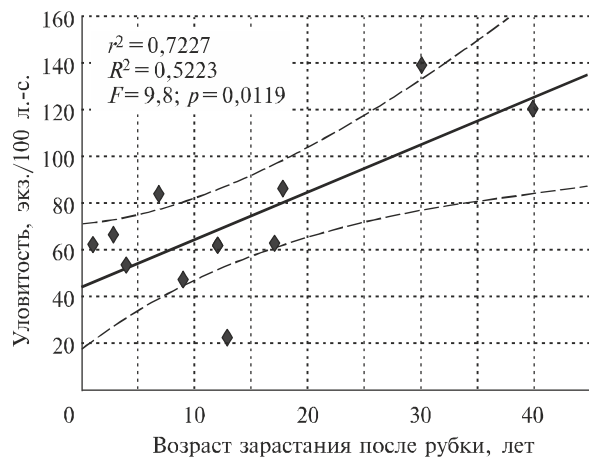


Рис. 3. Изменение уловистости жужелиц в градиенте возраста вырубок (маркерами отмечены варианты отдельных участков вырубок).

Fig. 3. Change of ground beetles catching efficiency in the gradient of the felling age (Markers marked variants of separate felling).

Максимальное количество видов жужелиц со средним значением обилия (субдоминантов) населяет участки вырубок с возрастом 1–2 и 7–11 лет после рубки, что говорит о выровненности обилий и показательно для оценки разнообразия сообщества, которое выше в том сообществе, где виды представлены равномернее (т.е. количественные доли их сходны). Данная особенность подтверждается значениями индекса разнообразия Симпсона (D): $D = 0,18$ и $D = 0,16$ соответственно (рис. 6). На участках ВСЛ 3–6 и 12–17 лет после рубки индекс D заметно снижен: 0,09 и 0,07 соответственно.

Ординация ВСЛ относительно видового состава и населения карабидофауны

Характер отношения видов жужелиц, населяющих вырубки, к определенной ВСЛ и уровень взаимосвязи между ВСЛ по параметрам карабидокомплекса виден на диаграмме ординации (рис. 7). В анализе участвуют преимущественно повсеместные виды — с топическим диапазоном 75–100 % [Mordkovich et al., 2014].

При рассмотрении координат круглых точек, соответствующих возрастным категориям лесовосстановления, наиболее тесная связь видна между первыми двумя возрастными стадиями зарастания: 1–2 и 3–6 лет после рубки (рис. 7). Угол между данными двумя точками при соединении их отрезками с центром тяжести (точка пересечения осей) наиболее острый, что говорит о наличии положительной корреляции между этими двумя признаками [Borovikov, 2003]. Точки возрастных категорий 1–2 и 3–6 лет после рубки лежат на диаграмме ординации в центре тяжести тех видов, которые в них встречаются [Jongman et al., 1999]. В данном случае к таким видам относятся *Clivina fossor*, *Amara aenea*, *Harpalus tardus* и другие виды, преимущественно обитатели открытых пространств.

В дальнейшем градиенте лесовосстановления между местообитаниями вырубок 3–6 и 7–11-летнего возраста имеется положительная корреляция по общим видам: *Leistus terminatus*, *Poecilus cupreus*, *Calathus erratus*, *Pterostichus vernalis* и другим. Местообитания с возрастом восстановительной сукцессии 12–17-лет имеют отрицательную корреляцию

Таблица 2. Смена доминантного состава жужелиц в градиенте ВСЛ (статус доминирования: ■ — доминант, □ — субдоминант, + — рецедент)

Table 2. Changes in the abundance of ground beetles at different stages of reforestation (Status of dominance: ■ — dominant, □ — subdominant, + — rare)

Виды	ВСЛ (лет после рубки)				
	1-2	3-6	7-11	12-17	≥18
<i>Trechus secalis</i>	■	■	■	■	■
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	■	■	■	■	■
<i>Poecilus cupreus</i>	■	■	■	+	+
<i>Pterostichus melanarius</i>	□	□	■	■	■
<i>Poecilus versicolor</i>	■	■	□	□	+
<i>Cicindela campestris</i>	■	■	+	-	-
<i>Carabus nemoralis</i>	■	+	+	■	+
<i>Carabus granulatus</i>	□	□	■	□	■
<i>Harpalus laevipes</i>	□	□	□	■	□
<i>Pterostichus niger</i>	□	□	□	□	■
<i>Pterostichus strenuus</i>	+	□	□	■	□
<i>Agonum sexpunctatum</i>	□	□	■	-	-

с таковыми предыдущих возрастных стадий зарастания. Данная ВСЛ положительно коррелирует только с вырубками более старшего возраста — от 18 лет. Их объединяют следующие, преимущественно лесные виды: *Carabus hortensis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *Calathus micropterus*, *Cychrus caraboides* и другие.

Экологический состав жуужелиц в диапазоне ВСЛ

Всего в местообитаниях разновозрастных вырубок насчитывается 10 групп биотопического преферендума (табл. 1). В дальнейшем анализе данная совокупность жуужелиц разного биотопического преферендума генерализована в соответствии со степенью увлажнения предпочитаемых биотопов [Kryzhanovskii, 1983; Sharova, Bulokhova, 1995] в 4 экологические группы: 1) гигрофилы (прибрежные и болотные), 2) мезофилы открытых пространств (луговые, лугово-полевые, лугово-прибрежные, полевые, полево-прибрежные), 3) мезофилы закрытых ландшафтов (лесные и лесо-болотные), 4) эврибионты.

Первые три ВСЛ (1–2, 3–6 и 7–11 лет после рубки) относительно друг друга однородны по обилию всех представленных групп преферендума (рис. 8). Численность мезофилов открытых пространств значительно ($p = 0,022$) снижается в период 12–17-летнего возраста зарастания вырубке. Данный эффект снижения значимости мезофилов открытых пространств проявляется по отношению к таковым во всех предыдущих ВСЛ. На мезофилов закрытых ландшафтов, а также эврибионтов, изменение растительных условий в период 12–17 лет после рубки оказывает противоположное воздействие. Их присутствие возрастает, но статистической значимости ($p = 0,0043$) этот эффект достигает лишь к последнему, «лесному» этапу лесовосстановления (≥ 18 лет после рубки). Значимый рост динамической плотности эврибионтной группы жуужелиц обеспечивает главным образом *Pterostichus melanarius*, для которого условия леса оказываются более предпочтительными, чем предыдущие стадии зарастания вырубке (до смыкания древесного полога). Его улов при переходе к последней стадии ВСЛ (≥ 18 лет после рубки) возрастает с 5,7 до 18,2 экз./100 л.с.

Значимая численная разница между мезофилами закрытых ландшафтов и мезофилами открытых пространств, проявляется на стадиях 12–17 ($p = 0,031$) и 18 и более лет ($p = 0,0015$) после рубки.

Дисперсия малочисленной гигрофильной группы жуужелиц в ходе многолетней динамики лесовосстановления остаётся на незначительном уровне ($p = 0,13$).

Влияние карабидокомплекса сопредельного лесного биоценоза на карабидокомплекс вырубок

Важнейшим источником для заселения и дальнейшего формирования карабидокомплекса является

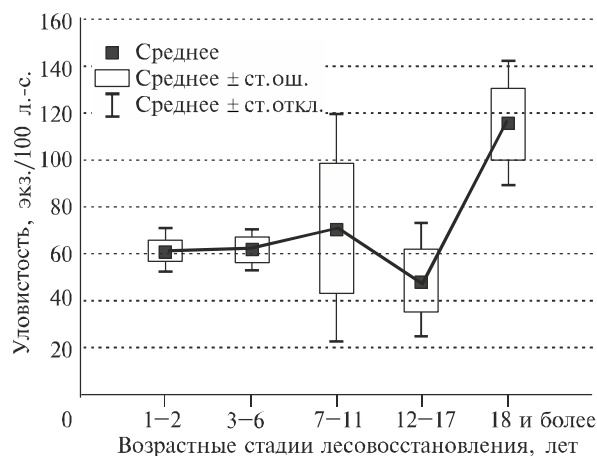


Рис. 4. Изменение средней уловистости жуужелиц в диапазоне ВСЛ. Средняя уловистость жуужелиц вычислялась по группе из трёх биотопов в каждой отдельной ВСЛ.

Fig. 4. Change in the average catching efficiency of ground beetles during reforestation. The average number of ground beetles was calculated for three biotopes for different stages of reforestation.



Рис. 5. Изменение доли доминирующих видов в градиенте ВСЛ (соотношение в % от общей уловистости).

Fig. 5. Change in the dominant composition of ground beetles in the range of stages of reforestation. (Ratio in % of total abundance).

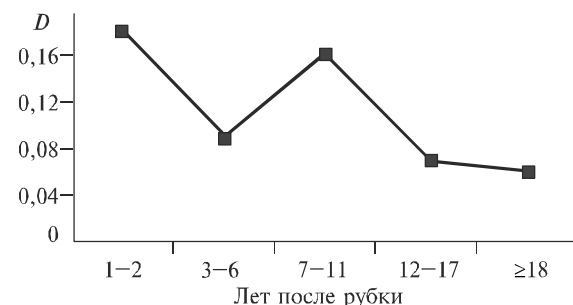


Рис. 6. Изменение значений индекса Симпсона (D) в градиенте ВСЛ.

Fig. 6. The changes of the value of Simpson's index (D) during reforestation.

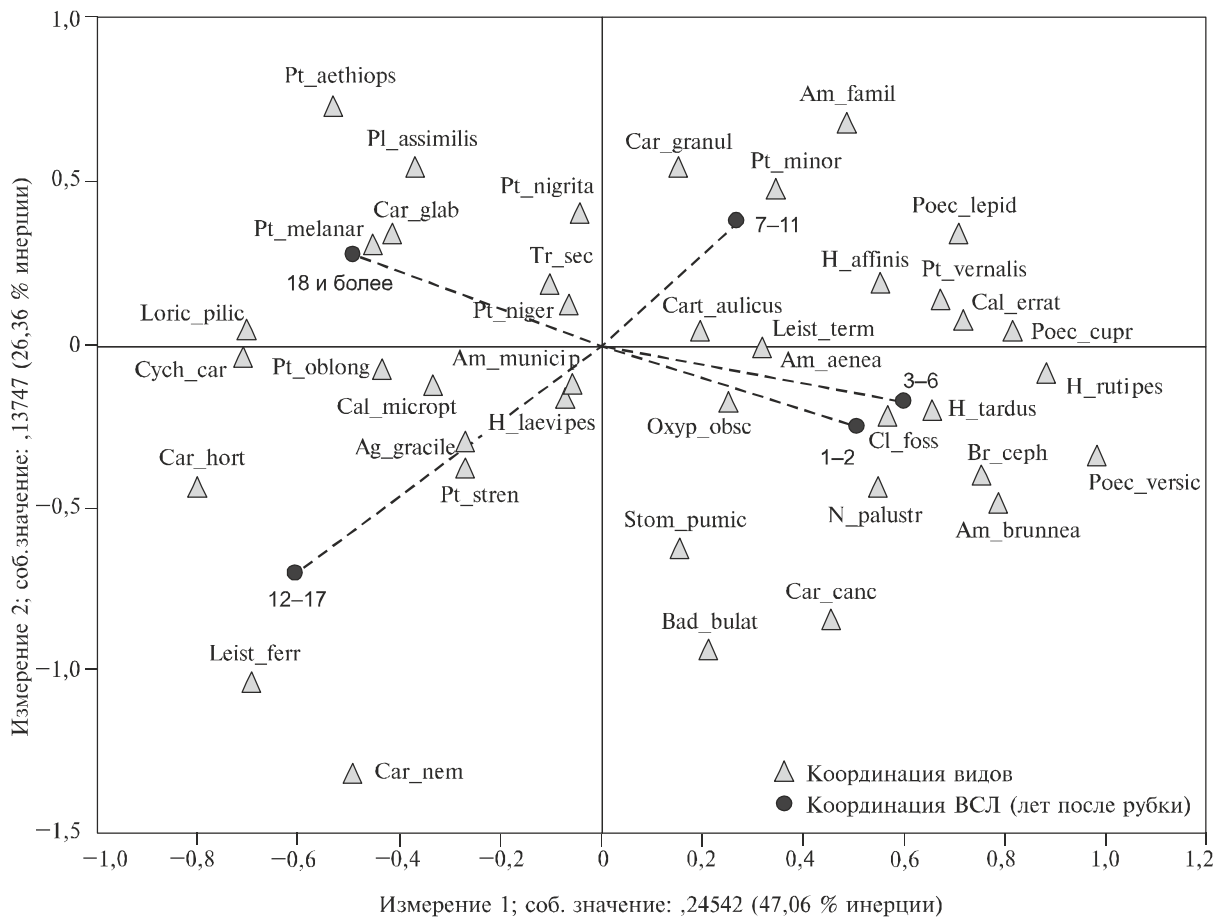


Рис. 7. Ординация ВСЛ в зависимости от параметров видового состава и обилия карабидокомплекса.
Fig. 7. The ordination of felling areas due to species diversity and abundance of the ground beetles.

ся соседствующий исходный лес [Antsiferov, 2016a, 2016b]. Однако в разные периоды восстановительной сукцессии характер данной зависимости не постоянен. В большей степени, видовой и количественный состав жужелиц определяется соседствующим лесом в начальную и заключительную стадии лесовосстановления (1–2 и ≥ 18 лет после рубки) (рис. 9).

Количество общих видов жужелиц между лесом и вырубкой в диапазоне ВСЛ вначале снижается и достигает минимума в период 7–11 лет после рубки. Далее, с началом формирования лесного полога значение регрессионного индекса растёт, и на стадии формирования лесной растительности (производный лес ≥ 18 лет после рубки) вариативность соседствующего исходного леса обуславливает уже около 90 % ($Beta = 0,91, p < 0,01$) вариативности данной старо-возрастной вырубке.

Заключение

Итогом данного исследования стало выявление закономерностей многолетней динамики сообщества жужелиц на сплошнелесосечных вырубках в процессе естественного лесовосстановления. Наи-

большой показатель видового богатства жужелиц (60 видов) зафиксирован на территориях лесосек в первые годы после удаления древостоя так как в первые годы происходит активное заселение из соседних биотопов, таких, как культурные земли, редины, гари, окна в пологе, из сопредельного исходного леса. Значения видового богатства и показатель его отношения к числу родов (ПАР) в ходе лесовосстановления имеет тенденцию уменьшения, что связано со снижением разнообразия свободных экологических ниш в экосистеме вырубек по мере их зарастания и восстановления лесной растительности.

Величина обилия жужелиц положительно коррелирует на среднем уровне ($R^2 = 0,52$) с возрастом стадии лесовосстановления. При этом наиболее заметный рост динамической плотности жужелиц наблюдается дважды: в период формирования подростом сомкнутого яруса — 7–11 лет после рубки и на этапе формирования лесной экосистемы — 18 и более лет после рубки.

Доминантный состав жужелиц на разных возрастных стадиях лесовосстановления не однороден. Отдельные виды жужелиц в доминирующем статусе встречаются факультативно, т.е. на определённых

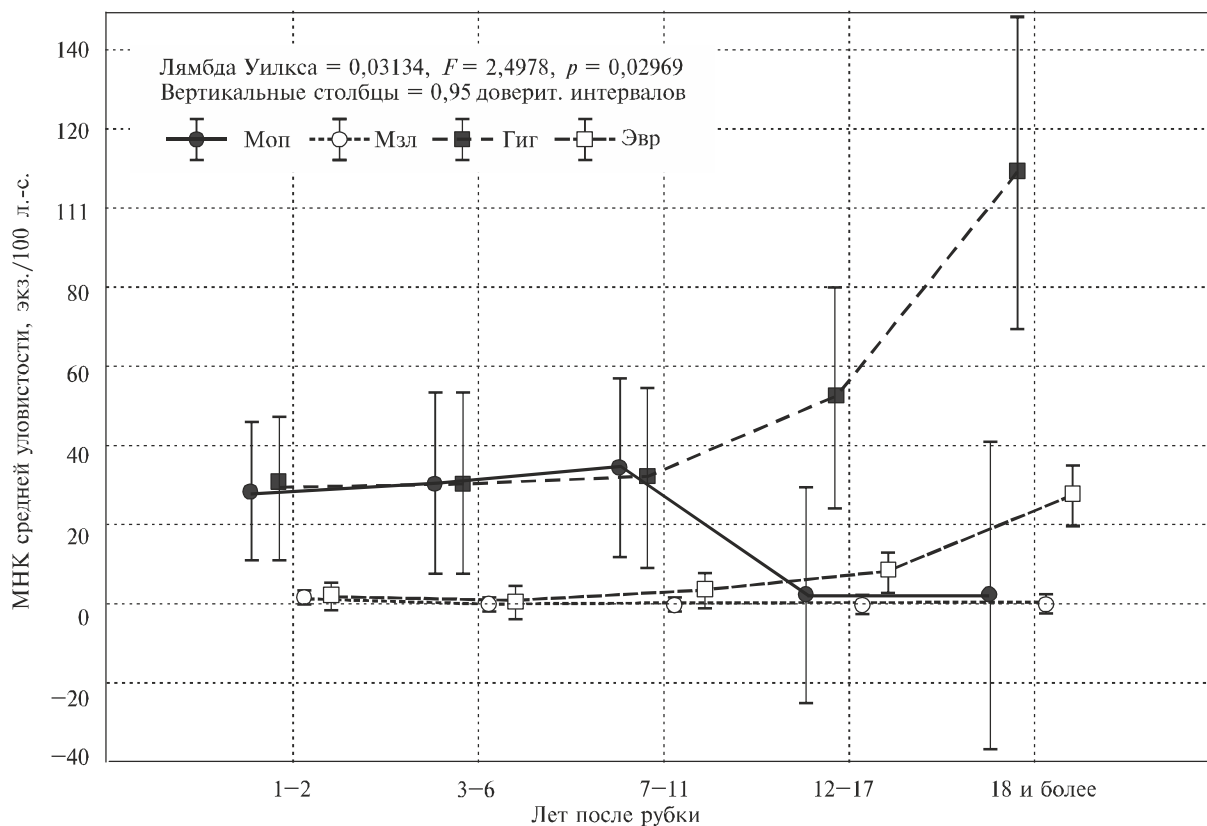


Рис. 8. Дисперсия экологических групп жуужелиц в диапазоне ВСА (условные обозначения: Моп — мезофилы открытых пространств, Мзл — мезофилы закрытых ландшафтов, Гиг — гигрофилы, Эвр — эврибионты)

Fig. 8. The dispersion of ecological groups of ground beetles at different stages of reforestation (Symbols of ecological groups: Моп — mesophiles of open landscapes, Мзл — mesophiles of closed landscapes, Гиг — hygrophiles, Эвр — eurybionts)

стадиях лесовосстановления. Лишь два вида: *Trechus secalis* и *Pterostichus oblongopunctatus* доминируют на вырубках всех возрастных стадий. Наибольшее количество видов с высокими значениями численности присутствует на самых старовозрастных лесосеках — 12–17 и от 18 лет после рубки. Наиболее равномерно видовой состав представлен на вырубках возрастом 1–2 и 7–11 лет.

По данным анализа соответствия первые три возрастные категории вырубков (1–2, 3–6 и 7–11 лет) достаточно однородны относительно друг друга по видовому составу и численности жуужелиц, а также по обилию всех представленных групп преферендума. Заметное переформирование в составе Carabidae отмечается на стадии 12–17 лет после рубки, когда формируются сомкнутые молодые лесные сообщества и происходит смена флористического состава вырубки на лесной тип. В этот период значительно снижается численность мезофилов открытых пространств и в тоже время возрастает население мезофилов закрытых ландшафтов.

Влияние исходного типа леса, граничащего с разновозрастными вырубками, на формирование карабидокомплекса лесосек наибольшим образом сказывается в начальный (1–2 года) и завершающий

(18 и более лет) этапы восстановительной сукцессии. Данные регрессионного анализа о влиянии карабидокомплекса исходного типа леса на состав жуужелиц вырубки следует интерпретировать как предварительные, в силу ограниченного количества учитываемых факторов. Более точная оценка возможна после изучения миграционных процессов жуужелиц из леса на вырубку и сравнения их половозрастной структуры. Например, большое количество общих видов жуужелиц между лесом и выруб-

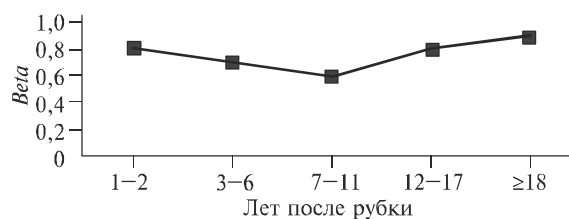


Рис. 9. Сила влияния карабидокомплекса исходного леса на карабидокомплекс вырубки в диапазоне ВСА.

Fig. 9. The effect of the ground beetle communities of adjoining forests on ground beetle communities of felling areas at different stages of reforestation.

кой в начальном периоде лесовосстановления может быть вызвано временно высокой миграционной активностью (транзитом), связанной с образованием свободного кормового пространства. В этом случае затруднительно говорить о факте постоянного заселения вырубki, что подтверждается и дальнейшим снижением показателя *Beta* к периоду 7–11 лет после рубки. На завершающих стадиях восстановительной сукцессии повышение регрессионного индекса вызвано другой причиной: например, началом формирования «лесных» условий, пригодных для полноценной реализации жизненного цикла жуужелиц (преимущественно лесной группы преферендума), т. е. для постоянного обитания и размножения.

Литература

- Antsiferov A.L. 2016a. Changes in Ecological Diversity of the Forest Population of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) after Deforestation and During the Initial Period of Reforestation // Contemporary Problems of Ecology. Vol.9. No.1. P.37–44.
- Antsiferov A.L. 2016b. [The details of structure and development of ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) in annual felling areas in spruce forests of Kostroma's Zavolzhe, Russia] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.15. No.5. P.463–476. [in Russian]
- Borovikov V. 2003. [STATISTICA. The art of data analysis on the computer for professionals]. SPb.: Piter. 688 p. [In Russian].
- Dudin V.A. 2011. [Forests of Kostroma land]. Kostroma: Izdat. dom «Linija Grafik Kostroma». 264 p. [In Russian].
- Dymov A.A., Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V., Rakina D.A. 2012. [Tree Waste in an Aboriginal Spruce Forest and Mixed Stands] // Lesnoi zhurnal. No.3. P.7–18. [In Russian].
- Dymov A.A., Startsev V.V. 2016. [Change in the temperature regime of podzolic soils in the process of natural regeneration after clear-cutting] // Pochvovedenie. No.5. P.599–608. [In Russian].
- Feoktistov V.F. 1979. [Complexes ground beetle in phytocenotic ranks Mordovia reserve] // Fauna i ekologiya bespozvochnykh. Sbornik nauchnykh trudov. M. P.26–40. [In Russian].
- Finegan B. Forest succession. Nature. 1984. Vol.312. P.109–114.
- Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. 2012. [Collections of insects: collection, processing and storage of material]. Moskva: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 339 p. [In Russian].
- Gryuntal S.Yu. 1987. [Distribution of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in coniferous forests of the European part of the USSR] // Pochvennaja fauna Severnoj Evropy. P.51–59. [In Russian].
- Gryuntal S.Yu. 2008. [Organization of ground beetle communities of forests Eastern European (Russian) Plain]. M.: Gallea-Print. 463 p. [In Russian].
- Halafyan A.A. 2007. STATISTICA 6. [Statistical analysis of data. 3 edition. Textbook]. M.: OOO «Binom-Press». 512 p. [In Russian].
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.N. 1999. [Analysis of data in the ecology of communities and landscapes]. M.: RASHN. 306 p. [In Russian].
- Koivula M., Kukkonen J., Niemela J. 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession. Biodiversity and Conservation. Vol.11. P.1269–1288.
- Kryzhanovskii O.L. 1983. [Beetles of suborder Adephaga: Families of Rhysodidae, Trachypachidae, family of Carabidae: (Introduction and overview of the fauna of the USSR)]. L.: Nauka. 341 p. [In Russian].
- Lenski R.E. 1982. The impact of forest cutting on the diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the southern Appalachians // Ecological Entomology. No.7. P.385–390.
- Leinonen T., Turtiainen M., Siekkinen A. 2009. [Reforestation in North-West Russia and comparison with Finland: comments by Finnish specialists]. NII Lesa Finlyandii: Ioensuu. 39 p. [In Russian].
- Levich A.P. 1980. [Structure of ecological communities]. M.: MGU. 181 p. [In Russian].
- Magura T., Tothmeresz B., Elek Z. 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. Biodiversity and Conservation. Vol.12. P. 73–85.
- Matveev V.A., Matveev I.V. 2006. [Fauna and ecology of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) of the Republic of Mari El: monograph]. Yoshkar-Ola. 104 p. [In Russian].
- Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. Hyvän metsänhoidon suositukses. 2006. Metsäkustannus Oy, Helsinki. 100 p.
- Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievskii V.S. 2014. [Zoedafon of the West Siberian northern taiga: Spatial ecology of soil arthropod populations in natural and disturbed habitats] M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 168 p. [In Russian].
- Novakovskii A.B. 2008. [Methods of ordination in modern geobotany] // Vestnik instituta biologii Komi NTs UrO RAN. No.10. P.2–8. [In Russian].
- Puzachenko Yu.G. 2004. [Mathematical Methods in Environmental and Geographical Research]. M. 416 p. [In Russian].
- Physicogeographical regionalization Nonchernozem center. 1963. M.: MGU. 451 p. [in Russian]
- Razumovskii S.M., Tikhomirova A.L., Bogach Ya., Karaseva N.A. 1984. [Dynamics of biocenoses of the Kostroma station] // Zhivotnyi mir yuzhnoi taigi. Problemy i metody issledovaniya. M.: Nauka. P.91–122. [In Russian].
- Rebrova O.Yu. 2003. [Statistical analysis of medical data. Application of the STATISTICA software package]. M.: MediaSfera. 312 p. [In Russian]
- Renkonen O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae «Vanamo». Vol.6. Fasc.1. P.1–231.
- Rozhkov V.A., Karpachevskii L.O. 2006. [The forest cover Russia and soil protection] // Pochvovedenie. No.10. P.1157–1164. [In Russian].
- Sharova I.H., Bulokhova N.A. 1995. [Dynamics of the ecological structure of the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in meadow communities under the influence of anthropogenic factors] // Fauna i ekologiya zhuzhelits lugov yugo-zapada Rossii. Bryansk: Izd-vo Bryanskogo gospeduniversiteta. P.38–45. [In Russian].
- Shitikov V.K., Zinchenko T.D., Rozenberg G.S. 2011. [Macroecology of river communities: concepts, methods, models]. Tol'yatti: Kassandra. 255 p. [In Russian].
- Siemann E., Tilman D., Haarstad J., Ritchie M. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. American Naturalist. Vol.152. P.738–750.
- Tikhomirova A.L. 1975. [Accounting of soil invertebrate] // Metody pochvennozoologicheskikh issledovaniy. M.: Nauka. P.73–85. [In Russian]
- Ulanova N.G. 2006. [Reconstructive dynamics of vegetation of continuous felling and mass windfall in spruce forests of southern taiga (by the example of the European part of Russia)]. Diss... dokt. biol. nauk. M. 434 p. [In Russian].
- Ulanova N.G. 2007. [Mechanisms of succession of vegetation in solid felling in spruce forests of southern taiga] // Aktual'nye problemy geobotaniki. III Vserossijskaya shkola-konferentsiya. Lektsii. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN. P.198–211. [In Russian].