

Особенности структуры и формирования карабидокомплексов (Coleoptera, Carabidae) на однолетних вырубках в еловых лесах Костромского Заволжья

The details of structure and development of ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) in annual felling areas in spruce forests of Kostroma's Zavolzhje, Russia

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: рубка, еловый лес, жужелицы, видовой состав, обилие, биотопическая привязанность.

Key words: felling areas, spruce forest, ground beetles, species composition, abundance, biocenotic fidelity.

Резюме. В статье предлагается обзор видового, доминантного и экологического состава жуков семейства жужелиц, формирующегося на участках сплошных лесосек в ельниках Костромского Заволжья в первый год после рубки. Рассматривается уровень видового богатства, относительного обилия и топического диапазона с использованием статистических способов оценки и мер. В разных типах однолетних вырубок зарегистрировано 70 видов, что на 19 видов больше, чем в исходных лесных местообитаниях. Наибольшая часть видов имеет широкие ареалы. Общая уловистость жужелиц в комплексе однолетних вырубок составила 306,9 экз./100 ловушко-суток. Зарегистрированные виды жужелиц были разделены на три категории по принципу их чувствительности к рубкам. Влияние близлежащих биотопов на формирование сообществ жужелиц, населяющих рубки, исследовано с помощью регрессионных моделей.

Abstract. The details of structure and development of ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) in annual felling areas in spruce forests of Kostroma's Zavolzhje, Russia is reviewed. The species abundance level and the biotopical diapason were statistically studied. 70 ground beetle species are registered in different type felling areas, this number is 19 species higher than in initial forests. Most number of species are widely spread in Palaearctic. The total number of ground beetles collected with pitfall traps reached 306.9 specimens per 100 trap-days. Three groups of ground beetles are presented according to species sensitivity to the The influence of neighboring biotopes on the formation of ground beetle communities of felling areas was studied using regression models.

Введение

В бореальных лесах наряду со вспышками численности насекомых и другими масштабными катастрофами одной из самых важных причин экологических нарушений и беспокойства является

лесопромышленная деятельность [Esseen et al., 1997]. Сплошнолесосечные рубки являются фактором, оказывающим существенное негативное влияние на таёжные экосистемы. В первый год после рубки леса происходят резкие изменения абиотических условий в данном биотопе: изменяются микроклиматические условия (освещённость, температура, распределение осадков), гидрологический режим почв [Chertovskoi, 1978; Rozhkov, Karpachevskij, 2006], а также углеродный баланс наземных экосистем [Думов et al., 2012; Думов, 2015]. Часть фитомассы (преимущественно в виде стволовой древесины) безвозвратно изымается из биогеоценоза, а на поверхность почвы поступает «залповое» количество органического вещества в виде порубочных остатков (кора, ветви, листья), а также пни и корни срубленных деревьев [Думов et al., 2012].

Эти и другие факторы отражаются на структуре хищной мезофауны, заметной частью которой являются жуки семейства жужелицы (Carabidae). Представители этого семейства являются наиболее удобным объектом для изучения процессов реструктуризации в экосистемах под влиянием антропогенных причин, так как они многочисленны, повсеместно распространены, легко поддаются учёту и чувствительны к самым разным экологическим нарушениям.

Наиболее широко данная проблема освещена в зарубежной научной литературе относительно тех стран (Канада, Германия, страны Скандинавии), где характер технологий и культура лесозаготовки заметно отличаются от российских. При этом в зарубежных исследованиях большое внимание уделяется вопросам восстановления сообщества жужелиц в ходе многолетнего периода возобновления леса после рубки [Lenski, 1982; Koivula et al., 2002; Magura et al., 2003]. В краткосрочный период после рубки реак-

ция жужелиц на лесозаготовки рассматривалась с позиции количественных изменений видового богатства и обилия (в том числе в условиях маломасштабных рубок) [Huber, Baumgarten, 2005; Saint-Germain et al., 2005; Latty et al., 2006]. Выявлялись закономерности пространственного распределения карабидофауны в условиях фрагментации поверхностного слоя территории вырубки [Pihlaja et al., 2006] и в экотонной полосе между вырубкой и нетронутым лесом [Heliola, 2001]. В качестве общей закономерности отмечается увеличение видового богатства и обилия жужелиц на лесосеке в год рубки из-за нашествия полевых видов при сохранении большинства лесных.

Однако в контексте таксономической структуры жужелиц леса и вырубки недостаточно охвачен аспект, касающийся структуры доминирования, как наиболее важной характеристики роли видов в биоценотической оценке и классификации исследуемых сообществ, недостаточно раскрыт характер участия близлежащих биотопов в формировании сообщества жужелиц вырубки.

Целью настоящей работы было изучение особенностей таксономического и доминантного состава жуков-жужелиц на территории однолетних лесных рубок (возрастом до одного года), а также закономерностей формирования карабидокомплексов в первый год после рубки.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: 1) выявление общего уровня таксономического разнообразия жужелиц однолетних рубок, включающего общее число видов и его отношение к числу родов, типы ареалов, топический диапазон (встречаемость) вида в спектре исследуемых рубок и структуру доминирования; 2) классификация сообщества жужелиц рубок по критерию чувствительности к рубкам; 3) сравнительный анализ группировок жужелиц в исследуемом диапазоне рубок на основе показателя биоценотического сходства; 4) изучение характера влияния пограничных лесосек биотопов на состав сообщества жужелиц вырубки.

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 пяти участках однолетних (свежих) рубок в условно-коренных лесных массивах (табл. 1): ельник кисличный (ЕК), ельник травяно-черничный (ЕТЧ), ельник разнотравно-кисличный (ЕРК), ельник кислично-щитовниковый (ЕКЩ), и ельник кислично-разнотравный (ЕКР). Типология рубок выявлялась рекогносцировочным обследованием [Melekhov 1954, 1966; Melekhov et al., 1965].

Рассматриваемые рубки относятся к сплошным санитарным, а также сплошнолесосечным руб-

кам главного пользования (табл. 1). Каждая из данных лесосек в разной степени ограничена стеной исходного (условно-коренного) леса. Давность рубок на момент закладки пробных площадок не превышала одного года.

Подробная характеристика типов ельников, являющихся исходными по отношению к рассматриваемым рубкам и особенности их карабидофауны приведены в работе А.Л. Анциферова [Antsiferov, 2016 с].

Учёт динамической плотности жужелиц 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 % раствор 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 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 на вырубленных участках и аналогично под пологом исходных [Melekhov et al., 1965; Melekhov, 1966] типов леса, т.е. на участках леса, не тронутых рубкой и непосредственно граничащих с пробной площадкой вырубки и используемых как контрольные для сопоставления данных по рубкам с данными в типах леса до рубки.

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

Типы биотопического предпочтения предложены с учётом сведений, приведённых в литературе [Feoktistov, 1979; Matveev, Matveev, 2006; Gryuntal', 2008]. Выделение доминантных видов осуществлялось по системе 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 сравнительном анализе группировок жужелиц каждого типа рубок использован коэффициент биоценотического сходства (K_n), вычисляемый по формуле 1, предложенной Ю.И. Черновым [Chernov, 1975].

$$K_n = K_p \cdot K_f, \quad (1)$$

где K_p — коэффициент сходства группировок по обилию, рассчитываемый по формуле 2:

$$K_p = \frac{\sum C_{\min} \cdot 100}{(a + b - \sum C_{\min})}, \quad (2)$$

Таблица 1. Типология и характеристика исследуемых вырубок
Table 1. Typology and characteristics of felling areas

Тип исходного леса*	Тип вырубки и почвенно-растительные условия	Местоположение	Характеристика
ЕТЧ	Кипрейно-вейниковая , с отсутствием процесса заболачивания, слабым задернением и редким травяным покровом. Почва дерново-подзолистая, среднесуглинистая, с периодическим переувлажнением. Подстилка (6–7 см) сохранилась мозаично, почва обнажена на 60 % поверхности (при визуальной оценке).	Близ д. Татариново Костромского р-на, в долине р. Сендега на возвышенном участке моренной равнины (57°45'53" N, 41°6'42" E)	Лесосека сплошной санитарной рубки, вытянутой формы площадью 1 га. Валка древостоя производилась бензомоторными цепными пилами в летний период. Поверхность неровная, с глубокими следами лесовозной техники. Порубочные остатки в основной массе удалены, частично сожжены (имеются огнища, диаметром не более 2–3 м).
ЕК	Кипрейно-малинниковая , с отсутствием процесса заболачивания, слабым задернением и редким травяным покровом. Почва подзолистая, суглинистая, влажная, с признаками временного переувлажнения, но в целом, хорошо дренированная. Подстилка (6–7 см) сохранилась мозаично, почва обнажена на 50 % поверхности (при визуальной оценке).	Близ д. Калинки Судиславского р-на, в долине р. Покша на водораздельном плато моренной равнины (57°46'14" N, 41°18'6" E)	Рубка главного пользования сплошнолесосечного типа, вытянутой формы площадью 5,8 га, без остатков древостоя (полная вырубка). Применялась валка бензомоторными цепными пилами с последующей машинной трелевкой, погрузкой и вывозкой в зимний период. Поверхность неровная, с глубокими следами лесовозной техники, имеет слабый уклон к северу. Порубочные остатки в основной массе удалены, частично сожжены (имеются огнища, диаметром не более 2–3 м).
ЕКР	Кипрейная , с признаками заболачивания (в пониженных краевых участках северной стороны), слабым задернением и редким травяным покровом. Почва подзолистая суглинистая, временно испытывающая переувлажнения. Подстилочный слой (6–7 см) сохранился мозаично, почва обнажена примерно на 60 % поверхности (при визуальной оценке).	Близ д. Семёновское Судиславского р-на на поверхности водораздельного плато долины р. Покша (57°46'12" N, 41°18'27" E)	Рубка главного пользования сплошнолесосечного типа. Форма лесосеки подковообразно изогнутой формы площадью 2 га, без остатков древостоя (полная вырубка). Рубка производилась в осенне-зимний период бензомоторными цепными пилами с последующей машинной трелевкой, погрузкой и вывозкой. Поверхность ровная, со следами лесовозной техники, имеет слабый уклон к северу. Порубочные остатки в основной массе удалены, частично сожжены (имеются огнища, диаметром не более 2–3 м).
ЕКЩ	Вейниковая , с признаками заболачивания, средним задернением и густым травяным покровом (сомкнутость более 0,4). Почва средне-подзолистая суглинистая, удовлетворительно дренируемая, с признаками временного избыточного увлажнения. Подстилочный слой (6–7 см) сохранился мозаично, почва обнажена на 40 % поверхности (при визуальной оценке).	Близ д. Слободка Судиславского р-на на водораздельном плато рек Межа и Покша (57°47'17" N, 41°24'1" E)	Относится к рубкам главного пользования сплошнолесосечного типа. Лесосека трапециевидной формы площадью 2 га, без остатков древостоя (полная вырубка). Рубка производилась в осенне-зимний период бензомоторными цепными пилами с последующей машинной трелевкой, погрузкой и вывозкой. Поверхность неровная, со следами лесовозной техники. Порубочные остатки сложены в отдельные кучи на территории вырубки, частично сожжены (имеются огнища, диаметром 2–3 м). Данная лесосека примыкает к более старой, давность которой — 4 года.
ЕРК	Кипрейно-малинниковая , с признаками заболачивания, средним задернением и густым травяным покровом (сомкнутость более 0,4). Почва подзолистая суглинистая, испытывающая временные избытки увлажнения. Подстилочный слой (до 6 см) сохранился мозаично, почва обнажена примерно на 50 % поверхности (при визуальной оценке).	Близ с. Буртасово Судиславского р-на на возвышенном плато слабохолмистой моренной равнины (57°46'6" N, 41°18'11" E)	Рубка главного пользования сплошнолесосечного типа. Лесосека имеет форму неправильного прямоугольника площадью 5,6 га, с остатками осинового древостоя (неполная вырубка) в виде отдельных групп на периферии лесосеки. Рубка производилась в осенне-зимний период механизированным способом с последующей машинной трелёвкой, погрузкой и вывозкой. Поверхность относительно ровная, со следами лесовозной техники. Порубочные остатки сложены на территории вырубки в параллельные прямые ряды буртов.

* Условные обозначения типов леса: ЕТЧ — ельник травяно-черничный, ЕК — ельник черничный, ЕКР — ельник кислично-разнотравный, ЕКЩ — ельник кислично-щитовниковый, ЕРК — ельник разнотравно-кисличный.

* Symbols of forest types: ЕТЧ — spruce forest with grasses and blueberries; ЕК, — spruce forest with oxalis in various places; ЕКР — spruce forest with oxalis and grass; ЕКЩ — spruce forest with oxalis and ferns Dryopteris; ЕРК — spruce forest with grass and oxalis.

где C_{\min} — меньший из двух сравниваемых показателей уловистости каждого вида; a — суммарная уловистость всех видов в одном из биотопов; b — суммарная уловистость всех видов в другом биотопе.

Кф — коэффициент фаунистического сходства, рассчитываемый по формуле Жаккара (3):

$$Kf = C / (A + B - C), \quad (3)$$

где C — число видов, общих для двух сравниваемых биотопов, A — число видов в первом биотопе, B — число видов во втором биотопе.

Для оценки стабильности населения жужелиц (по уловистости) в том или ином типе вырубки использован коэффициент вариации (CV) [Ivanter, Korosov, 2005]:

$$CV = \delta \cdot 100 / M$$

где δ — стандартное отклонение, M — среднее арифметическое признака.

Для выявления достоверных отличий сообществ жужелиц на вырубках с таковыми в нетронутых участках леса использован непараметрический критерий Вилкоксона (W), не зависящий от принципа нормального распределения [Воговиков, 2003].

Для реализации кластерного анализа в оценке распределения сообщества жужелиц однолетних вырубков в еловых лесах на основе вышеуказанного индекса биоценотического сходства использован последовательный иерархический алгоритм, оправданный для небольшого числа сопоставляемых объектов. Так как индекс Чернова выражает сходство, а для построения дендрограммы («деревя») требуется выражение дистанций (т.е. различий), то для этого применялись преобразованные значения, которые вычислялись вычитанием значения индекса Чернова из единицы. При этом, для определения достоверной вероятности полученных значений использован метод бутстреп-теста, как наиболее эффективный в условиях недостаточного объема выборок [Shitikov, Rozenberg, 2013]. Фрагменты древовидной структуры считаются достоверными, если с ветвями бутстрепного «деревя» связывается вероятность 70–80 %. Цифровые значения в узлах дендрограммы выражают величину бутстреп-вероятности: au — несмещённая, br — приближённая.

Для выяснения того, каким образом вариативность комплекса жужелиц исходного участка леса, а также сопредельных сельскохозяйственных земель обуславливают вариативность комплекса однолетних вырубков, применялся метод построения линейной регрессии [Ivanter, Korosov, 2005] в попарном сравнении численности различных видов жужелиц соседствующих биотопов лесного участка, агробиоценозов и однолетних вырубков. Чтобы оценить характер указанного эффекта, взяты только общие виды для сравниваемых биотопов. Исключены также случайные виды (численность которых в одной из площадок равна 1). Так как в данных имеется большой размах значений, для их анализа применялось логарифмическое трансформирование. Предиктором является логарифм численности жуков в биотопах леса и соседних агробиоценозов, а предсказываемой

величиной — логарифм численности жуков на вырубке.

Результаты и обсуждение

Таксономическая структура населения жужелиц однолетних вырубков. Во всех исследуемых типах однолетних вырубков зарегистрировано 70 видов жужелиц из 26 родов (табл. 2). Это на 19 видов больше, чем в исходных типах леса. Наиболее богаты видами роды *Pterostichus* и *Amara* (по 8 видов), *Bembidion* и *Harpalus* (по 7 видов), *Carabus* (6 видов), *Poecilus* и *Agonum* (по 4 вида). Больше количество родов жужелиц (20) имеют в своем составе не много видов — от 1 до 3. Потенциал адаптивной радиации (ПАР) [Mordkovich et al., 2014] экосистемы однолетних вырубков составляет 2,6. Значение ПАР на свежих вырубках в сравнении с таковым по исходным лесным биотопам (2,1) оказалось выше на 0,5. Это отражает небольшое увеличение объёма среды обитания и разнообразия экологических ниш поверхностно-почвенного яруса в результате сплошно-лесосечной рубки.

В отдельных типах лесосек амплитуда видового богатства жужелиц заключается в пределах от 28 видов на вырубке в ельнике кисличном до 52 видов на вырубке в ельнике разнотравно-кисличном.

Стопроцентной встречаемости в системе однолетних вырубков достигают следующие 15 видов: *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758, *Leistus terminates* (Hellwig, 1793), *Carabus nemoralis* O.Müller, 1764, *Trechus secalis* (Paykull, 1790), *Bembidion quadrimaculatum* (Linnaeus, 1761), *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *Pterostichus strenuus* (Panzer, 1796), *Calathus micropterus* (Duftschmid, 1812), *Agonum sexpunctatum* (Linnaeus, 1758), *Amara familiaris* (Duftschmid, 1812), *Amara aenea* (DeGeer, 1774), *Harpalus laevipes* (Zetterstedt, 1828), *Harpalus rufipes* (DeGeer, 1774). При этом внутри комплекса изучаемых местообитаний по коэффициенту вариации (CV) относительно равномерно (значение коэффициента не превышает 1) распределены: *Trechus secalis* (CV = 0,9), *Calathus micropterus* (CV = 0,8), *Bembidion quadrimaculatum* и *Agonum sexpunctatum* (CV = 0,7), *Pterostichus oblongopunctatus* (CV = 0,6), *Amara aenea* и *Harpalus laevipes* (CV = 0,3).

В порядке дополнительной характеристики таксономического разнообразия [Mordkovich et al., 2014] жужелиц однолетних вырубков в сравнении с таковым исходного леса целесообразно рассмотреть и особенности зоогеографического состава. В этом отношении фауна жужелиц комплекса однолетних вырубков относительно схожа по составу типов ареалов, но отличается большим разнообразием в сравнении с нетронутыми лесными массивами. На однолетних лесосеках дополнительно встречено по одному представителю европейско-средиземноморского (*Cylindera germanica* (Linnaeus, 1758)) и за-

Таблица 2. Общий видовой состав, обилие (экз./100 л.-с.), соотношение (в % от суммарной уловистости) и биотопические предпочтения жукелиц в комплексе однолетних вырубок

Table 2. Species composition, abundance (insects / 100 trap-days), percentage (in % of total abundance) and ecological groups of ground beetles in a one-year-old felling areas

Виды	Вырубки в лесах*					Всего	%	Группа предпочтудума**
	ЕТЧ	ЕК	ЕКР	ЕКЦ	ЕРК			
<i>Cicindela campestris</i> L.	0,5	0,1	14,1	0,5	9,2	24,4±6,4	8	Луг
<i>Cylindela germanica</i> L.			0,3		0,02	0,3±0,2	0,1	Луг
<i>Leistus ferrugineus</i> L.	0,1					0,1	0,03	Луг
<i>Leistus terminatus</i> Helb.	0,5	1,1	0,2	0,3	2,1	4,2±0,8	1,4	Луг
<i>Notiophilus palustris</i> Duft.	1,2			0,1	1,8	3,1±0,9	1	Э
<i>Notiophilus germynyi</i> Fauvel				0,04		0,04	0,01	Э
<i>Carabus nemoralis</i> Mull.	0,6	0,2	2,1	3,9	11,5	18,3±4,6	6	Л
<i>Carabus glabratus</i> Payk.		0,3	0,2	0,1	0,06	0,7±0,1	0,2	Л
<i>Carabus nitens</i> L.	0,7					0,7	0,2	Луг
<i>Carabus hortensis</i> L.	0,1	0,4		0,1		0,6±0,2	0,2	Л
<i>Carabus granulatus</i> L.		8,1	1,2	3,4	0,4	13,1±3,5	4,3	Л
<i>Carabus cancellatus</i> Ill.		0,6	0,4	1,4	0,06	2,5±0,6	0,8	Л
<i>Cychrus caraboides</i> L.				0,1		0,1	0,03	Л
<i>Clivina fossor</i> L.	0,8	0,2			0,2	1,2±0,3	0,4	П
<i>Dyschiriodes globosus</i> Hbst.	0,4					0,4	0,1	П-Пр
<i>Dyschirius arenosus</i> Stephens					0,02	0,02	0,01	П-Пр
<i>Broscus cephalotes</i> L.	1,5		0,06			1,6±1,0	0,5	П-Пр
<i>Trechus secalis</i> Pk.	8,2	3,2	0,3	19,1	7,3	38,1±7,2	12,4	Л
<i>Asaphidion pallipes</i> Duft.	1,1	0,2			0,1	1,4±0,6	0,5	Пр
<i>Asaphidion flavipes</i> L.	0,1				0,2	0,3±0,1	0,1	Пр
<i>Bembidion lampros</i> Hbst.	1,4	0,5		0,2	3,5	5,6±1,5	1,8	Луг-П
<i>Bembidion assimile</i> Gyll.	0,2		0,3	1,4	3,3	5,2±1,4	1,7	Пр
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> L.	0,2	0,7	0,3	0,04	0,3	1,5±0,2	0,5	Э
<i>Bembidion andreae</i> F.			0,2			0,2	0,1	Пр
<i>Bembidion obliquum</i> Sturm			0,06		0,02	0,1±0,03	0,03	Пр
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm					0,04	0,04	0,01	Пр
<i>Bembidion guttula</i> F.					0,02	0,02	0,01	Пр
<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir				0,1		0,1	0,03	Л
<i>Patrobus atrorufus</i> Strom.				0,2	0,06	0,3±0,1	0,1	Л
<i>Stomis pumicatus</i> Pz.			0,06	0,3	0,02	0,4±0,2	0,1	Л-Б
<i>Poecilus cupreus</i> L.	0,1		12,8	4,2	9,7	26,8±5,7	8,7	Луг-П
<i>Poecilus versicolor</i> Sturm	4,5	20,5	6,6	4,7	1	37,3±7,6	12,2	Луг-П
<i>Poecilus lepidus</i> Leske	2,2					2,2	0,7	Луг-П
<i>Poecilus punctulatus</i> Schall.			0,2	0,3	0,02	0,5±0,1	0,2	Луг-П
<i>Pterostichus niger</i> Schall.	1,9	1,6	4,8	9,1	0,5	17,9±3,5	5,8	Л
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	4,9	7,7	3,3	13,6	3,8	33,3±4,2	10,9	Л
<i>Pterostichus strenuus</i> Pz.	0,2	0,1	0,3	1,7	0,9	3,2±0,7	1	Л-Б
<i>Pterostichus vernalis</i> P.z.			0,3	0,2	0,2	0,7±0,1	0,2	Л-Б
<i>Pterostichus nigrita</i> Payk.			0,1	0,04	0,1	0,2±0,03	0,1	Л-Б

Таблица 2. (продолжение)
Table 2. (continuation)

Виды	Вырубки в лесах*					Всего	%	Группа преферендума**
	ЕТЧ	ЕК	ЕКР	ЕКЩ	ЕРК			
<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.			0,5	1,5	1,7	3,7±0,6	1,2	Э
<i>Pterostichus minor</i> Gyll.				0,1	0,1	0,2	0,1	Л-Б
<i>Pterostichus aethiops</i> Panzer					0,04	0,04	0,01	Л
<i>Calathus micropterus</i> Duft.	3,8	2,8	0,5	1,2	0,6	8,9±1,5	2,9	Л
<i>Calathus erratus</i> Sahlb.	4,9	0,2				5,1±3,3	1,7	Луг-П
<i>Calathus melanocephalus</i> L.	0,6					0,6	0,2	Луг
<i>Dolichus halensis</i> Schaller					0,02	0,02	0,01	Л
<i>Agonum sexpunctatum</i> L.	1,1	4,3	2,3	1,0	1,4	10,1±1,4	3,3	Луг
<i>Agonum lugens</i> Duft.	0,6					0,6	0,2	Луг
<i>Agonum gracile</i> Sturm		0,1		0,2	0,1	0,4±0,1	0,1	Пр
<i>Agonum muelleri</i> Herbst					0,1	0,1	0,03	Луг-Пр
<i>Oxypselaphus obscurus</i> Herbst.				0,3	0,4	0,7±0,1	0,2	Л-Б
<i>Platynus assimilis</i> Payk.			0,06	0,7	1,1	1,9±0,3	0,6	Л
<i>Amara brunnea</i> Gyll.	1,3	0,2			0,2	1,7±0,6	0,6	Л
<i>Amara familiaris</i> Duft.	0,5	0,3	0,1	0,1	0,2	1,2±0,2	0,4	Луг
<i>Amara aenea</i> Deg.	1,1	0,7	0,7	0,6	0,7	3,8±0,2	1,3	Луг-П
<i>Amara communis</i> Pz.		0,2		0,3	0,1	0,6±0,1	0,2	Луг-П
<i>Amara eurynota</i> Panzer				0,04	0,2	0,2±0,1	0,1	Луг
<i>Amara infima</i> Duft.					0,04	0,04	0,01	Луг-П
<i>Amara municipalis</i> Duft.					0,02	0,02	0,01	Луг-П
<i>Curtonotus aulicus</i> Pz.	0,1				0,04	0,1±0,04	0,03	Луг-П
<i>Anisodactylus binotatus</i> F.					0,06	0,1	0,03	Луг-П
<i>Harpalus laevipes</i> Zett.	1,4	1,2	1,1	1,6	0,5	5,8±0,4	1,9	Л
<i>Harpalus tardus</i> Pz.	0,5					0,5	0,2	Луг-П
<i>Harpalus rufipes</i> Deg.	0,2	8,1	2,6	0,3	1,2	12,4±3,3	4	П
<i>Harpalus atratus</i> Latr.	0,4					0,4	0,1	Луг-П
<i>Harpalus affinis</i> Schrank.		0,3	0,3	0,04	0,02	0,7±0,2	0,2	Луг-П
<i>Harpalus latus</i> L.				0,04		0,04	0,01	Э
<i>Harpalus luteicornis</i> Duft.					0,1	0,1	0,03	Луг
<i>Badister bullatus</i> Scrank			0,06	0,1		0,2±0,03	0,1	Л
<i>Lebia cruxminor</i> L.	0,1					0,1	0,03	Луг
Общая уловистость	48	63,9	56,4	73,24	65,38	306,9		
Всего видов	36	28	33	42	52			

* Типы леса: ЕТЧ — ельник травяно-черничный, ЕК — ельник черничный, ЕКР — ельник кислично-разнотравный, ЕКЩ — ельник кислично-щитовниковый, ЕРК — ельник разнотравно-кисличный.

** Экологические группы: Л — лесные; Луг-П — лугово-полевые; Л-Б — лесоболотные; Пр — прибрежные; Э — эврибионты; П — полевые; Луг — луговые; П-Пр — лугово-прибрежные; Луг-Пр — лугово-прибрежные.

* Types of forests: ЕТЧ — spruce forest with grasses and blueberries; ЕК, — spruce forest with oxalis in various places; ЕКР — spruce forest with oxalis and grass; ЕКЩ — spruce forest with oxalis and ferns Dryopteris; ЕРК — spruce forest with grass and oxalis.

** 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; Л — the inhabitants of meadows; П-Пр — the inhabitants of the fields and coasts; Луг-Пр — the inhabitants of meadows and coasts.

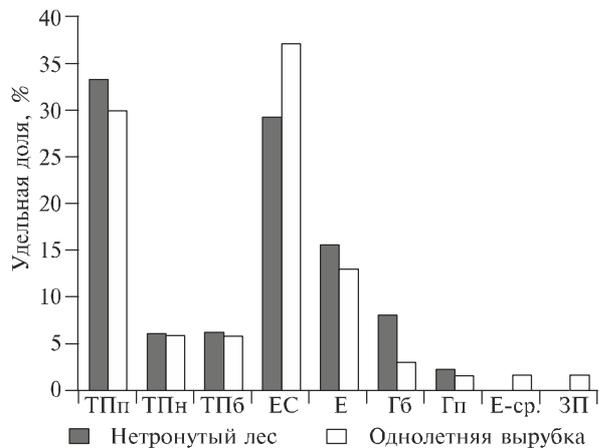


Рис. 1. Соотношение спектра зоогеографических групп жужелиц в ненарушенных лесных массивах и на участках однолетних вырубках (ТП — транспалеарктические (п — полизональные, н — неморальные, б — бореальные); ЕС — европейско-сибирские; Е — европейские; Г — голарктические (б — бореальные, п — полизональные); Е-ср — европейско-средиземноморские; ЗП — западнопалеарктические).

Fig. 1. The ratio of zoogeographical groups of ground beetles in intact forests and on one-year-old felling areas (ТП — transpalearctic (п — polyzonal, н — nemoral, б — boreal); ЕС — Euro-Siberian; Е — the European, Г — Holarctic (б — boreal, п — polyzonal); Е-ср — Euro-Mediterranean; ЗП — Western Palearctic).

падно-палеарктического (*Agonum lugens* (Duftschmidt, 1812)) типов ареалов. Аналогично исходным лесным массивам, население жужелиц однолетних вырубках представлено видами, имеющими широкое распространение (рис. 1). В его составе доминируют виды с транспалеарктическим ареалом (29 видов; 41,4 % от общего видового состава жужелиц вырубках) со значительной долей полизональных (21 вид; 30 %), а также европейско-сибирские (26 видов; 37,2 %) и европейские (9 видов; 12,9 %).

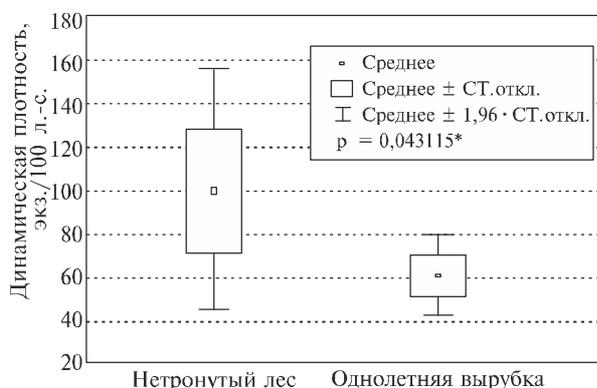


Рис. 2. Показатели уловистости жужелиц (экз./100 л.-с.) в нетронутых лесах и на однолетних вырубках. Символом (*) обозначен р-уровень достоверности различий по критерию Вилкоксона (W).

Fig. 2. Abundance of ground beetles in intact forests and one-year-old felling areas. The asterisk symbol (*) indicates the p-level of Wilcoxon test.

Наиболее заметными представителями транспалеарктической группы жужелиц на однолетних вырубках можно считать *Pterostichus oblongopunctatus* (33,3 экз./100 л.-с.), *P. niger* (17,9 экз./100 л.-с.), *Harpalus rufipes* (12,4 экз./100 л.-с.), *Agonum sexpunctatum* (10,1 экз./100 л.-с.); европейско-сибирской — *Trechus secalis* (38,1 экз./100 л.-с.), *Poecilus versicolor* (37,3 экз./100 л.-с.), *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) (26,8 экз./100 л.-с.), *Cicindela campestris* (24,4 экз./100 л.-с.); европейской — *Carabus nemoralis* (18,3 экз./100 л.-с.), *Bembidion assimile* Gyllenhal, 1810 (5,2 экз./100 л.-с.).

Различия средних значений уловистости таких групп, как транспалеарктические полизональные ($41,1 \pm 14,8$ экз./100 л.-с. — в нетронутых лесах; $17,8 \pm 10,1$ — на однолетних вырубках) и транспалеарктические бореальные ($4,9 \pm 2,2$ экз./100 л.-с. — в нетронутых лесах; $4,9 \pm 3,4$ — на однолетних вырубках) жужелицы между нетронутыми лесами и однолетними лесосеками статистически значимы: $p = 0,04$.

Изменение динамической плотности европейско-сибирских, европейских и голарктических видов в результате сведения древостоя по отношению к нетронутым массивам статистически не подтверждено ($p > 0,05$).

Население и структура доминирования карабидофауны однолетних вырубках. В рамках данной работы понятие «доминирование» рассматривается, как численное преобладание (в выражении динамической плотности), а термин «доминант» трактуется как наиболее обильный вид, имеющий наибольшую величину показателя количественной представленности (количество экземпляров на 100 ловушко-суток) [Bakanov, 1987; Ecological monitoring. ..., 2006].

Общая уловистость жужелиц в пределах изучаемого комплекса однолетних вырубках составила 306,9 экз./100 л.-с. Наименьший показатель динамической плотности жуков зафиксирован в лесосеке ельника травяно-черничного — 48 экз./100 л.-с., наибольший — в лесосеке ельника кислично-щитовникового — 73,2 экз./100 л.-с.

Сравнение статистических параметров населения жужелиц однолетних вырубках с нетронутыми лесными местообитаниями в качестве независимых выборок показывает достоверно значимые отличия (рис. 2).

Из общей совокупности населения жужелиц всех однолетних вырубках к доминантам отнесены следующие 7 видов: *Trechus secalis* (12,4 %), *Poecilus versicolor* (12,2 %), *P. cupreus* (8,7 %), *Cicindela campestris* (8 %), *Pterostichus oblongopunctatus* (10,9 %), *Carabus nemoralis* (6 %), *P. niger* (5,8 %).

Сообщества жужелиц всех территорий вырубках по структуре доминирования являются полидоминантными, т.е. в каждом из них доминируют сразу несколько видов. Отдельные виды жужелиц достигают высокой динамической плотности только в определенных местообитаниях, в которых доминируют (факультативные доминанты), в других они играют второстепенную роль. Например, *Carabus granulatus*

Linnaeus, 1758, *Agonum sexpunctatum* и *Harpalus rufipes* доминируют только на вырубке в ЕК, *Bembidion lampros* (Herbst, 1784) и *B. assimile* доминируют только на вырубке в ЕРК, *Calathus micropterus* и *Calathus erratus* (C.R. Sahlberg, 1827) доминируют на вырубке в ЕТЧ.

В число облигатных доминантов вошли 4 вида: *Carabus nemoralis*, *Trechus secalis*, *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*. Данные виды жуужелиц не выражают особой привязанности к определённому биоценозу из числа исследуемых комплексов леса или вырубок. Для первых трёх видов изменение их уловистости на вырубке по отношению к нетронутым участкам леса не являются статистически значимыми ($p > 0,05$). На динамическую плотность *Pterostichus oblongopunctatus* данные нарушения оказывают более существенное воздействие. Влияние вырубки на популяцию этого вида выражается в достоверном ($p = 0,04$) снижении среднего значения суммарной динамической плотности по всем участкам вырубок ($27,5 \pm 9,1$ экз./100 л.-с. в комплексе нетронутых лесов; $6,7 \pm 4,2$ экз./100 л.-с. на однолетних вырубках). При этом возрастает вариативность показателей его обилия — с 33,2 до 62,7 %.

Классификация видов жуужелиц в комплексе однолетних вырубок и нетронутых участков леса по критерию привязанности к биотопу. Все виды жуужелиц, обитающих в биотопах рассматриваемых однолетних вырубок и в исходных типах леса в совокупности (за исключением «редких» по численности и «случайных» по топическому диапазону), по принципу привязанности (верности) к биоценозу [Dazho, 1975] разделяются на три основных категории (рис. 3). Первая категория: виды, общие для нетроннутого леса и для свежесрубленной территории (толерантные) — 51,1 %; вторая категория: виды, характерные только для леса; третья категория: виды, характерные только для вырубки.

Виды первой категории на 60,9 % составляют лесную и лесоболотную группы экологического преферендума. Являясь по биотопическому предпочтению преимущественно лесными, эти виды жуужелиц могут проявлять толерантность к воздействию сплошнорубочной вырубки и сохранять (с разными изменениями) свое присутствие на вырубленной территории. По степени привязанности (верности) к биоценозу эти виды классифицируются как преферентные — встречающиеся в нескольких смежных биоценозах, но предпочитающие один из них [Dazho, 1975].

Нарушенный биотоп, вырубка для видов данной (первой) категории жуужелиц может являться «транзитным» по отношению к т.н. «жилому» биотопу ненарушенного леса. Иными словами, вырубка является таким биотопом, на котором обнаруживается только определённая часть репродуктивных стадий вида и высокая численность на ней определяется повышенной миграционной активностью [Matalin et al., 2007; Matalin 2011]. А.В. Маталин [Matalin, 2011] выделяет такие виды в группу мигрантов, т.е. обла-

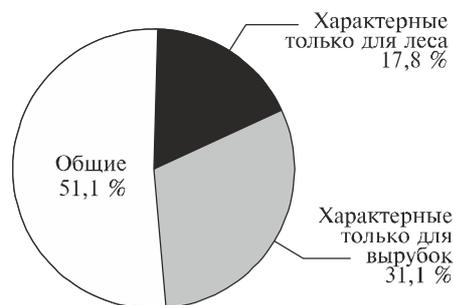


Рис. 3. Разделение совокупности видов жуужелиц однолетних вырубок и исходных типов леса по принципу привязанности к биоценозу.

Fig. 3. Differences between ground beetle communities inhabiting one-year-old felling areas and primary forests based on species habitat preference.

дающих относительно высокой уловистостью при ущербной демографической структуре группировки в конкретном местообитании и указывает на возможную ошибочность представления о том, что такие виды доминируют в данном биотопе.

В составе толерантных жуужелиц присутствуют также 6 видов полевой и лугово-полевой групп преферендума и 1 представитель прибрежной, в общей сложности, составляющие 30,4 % от остального числа видов рассматриваемой категории. Как правило, это виды-вселенцы, способные к миграциям, заселяющие обнажённую от древостоя территорию с близлежащих луговых, полевых и других не лесных территорий, а также старо-возрастных вырубок и лесных редиц. Остальные два вида — *Notiophilus palustris* (Duftschmid, 1812) и *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) по биотопическому преферендуму отнесены к эврибионтам.

В рассматриваемой совокупности общих для леса и для вырубки видов жуужелиц отдельные представители проявляют характерную чувствительность к антропогенной трансформации биотопа, выражающуюся в статистически значимом изменении соотношения показателей доминирования до и после сплошной рубки. Например, показатели динамической плотности для *Pterostichus strenuus*, *P. oblongopunctatus*, *Calathus micropterus*, преферентных для леса, на однолетних вырубках достоверно снижаются ($p < 0,05$) по отношению к нетронутым участкам леса. При этом они сохраняют 100 % встречаемость на территориях исследуемых вырубок. Их доля составляет 13,1 % от всего состава класса толерантных видов (рис. 4).

Напротив, средний показатель динамической плотности (т.е. суммарного количества экземпляров на 100 ловушко-суток) *Amara aenea*, преферентного для вырубки вида, значительно выше ($p = 0,04$) на территориях лесосек по отношению к исходным типам лесов ($0,12 \pm 0,1$ экз./100 л.-с. — в исходных типах лесов; $0,8 \pm 0,2$ экз./100 л.-с. — на однолетних вырубках). В отношении подавляющего большинства остальных, устойчивых популяций жуужелиц



Рис. 4. Классификация толерантных видов жужелиц по их реакции на сплошную рубку леса.

Fig. 4. Classification of tolerant species of ground beetles based on their reaction to the deforestation.

(86,2 % от числа видов класса толерантных жуков) статистически достоверных изменений под действием сплошнолесосечных вырубок не выявлено.

Жужелицы второй категории, характерные только для леса, составляют — 17,8 % (8 видов) от общего числа видов и по типу биотопического предпочтения представлены лесными и лесоболотными видами в равном соотношении. Как правило — это малочисленные (редкие) виды, удельная доля которых не

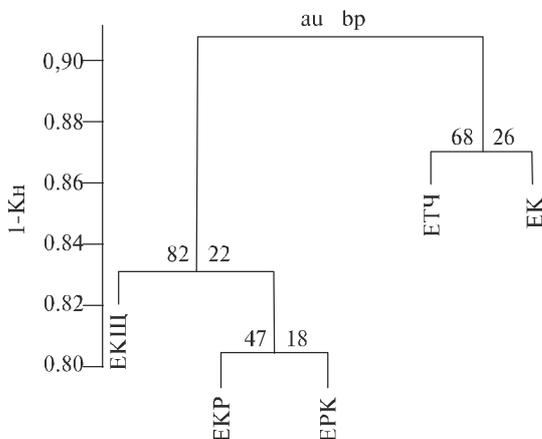


Рис. 5. Кластерное разделение сообщества жужелиц территорий однолетних вырубок в разных типах лесов на основе показателей биоценологического сходства по Ю.И. Чернову (цифровые значения в узлах дендрограммы — величина бутстреп-вероятности: au — несмещённая, bp — приближённая). Условные обозначения: ЕТЧ — ельник травяно-черничный, ЕК — ельник черничный, ЕКР — ельник кислично-разнотравный, ЕКЩ — ельник кислично-щитовниковый, ЕРК — ельник разнотравно-кисличный.

Fig. 5. Clusters of ground beetles communities on one-year-old felling areas built upon similarity index by Y. I. Chernov (symbols of forest types in Table 2; values at the nodes of the dendrogram show bootstrap probability (au - unbiased approximation, bp — bootstrap probability)). Symbols: ЕТЧ — spruce forest with grasses and blueberries; ЕК, — spruce forest with oxalis in various places; ЕКР — spruce forest with oxalis and grass; ЕКЩ — spruce forest with oxalis and ferns Dryopteris; ЕРК — spruce forest with grass and oxalis.

превышает 1 % от общей динамической плотности жужелиц. При этом к числу константных лесных видов (осваивающих более 50 % лесных биотопов) можно отнести только 3 вида: *Cychrus caraboides*, *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775) и *Oxytelus obscurus* (Herbst, 1784).

Третья категория жужелиц, характерных только для вырубок, составляет — 31,1 % от всего видового состава лесов и вырубок (14 видов) и представлена более широким спектром групп биотопического предпочтения. Преимуществом обладают виды открытых пространств — луговые и лугово-полевые — 9 видов с общей долей 64,3 %. Наиболее обильны из них — *Cicindela campestris* (8 % от общей уловистости) и *Poecilus cupreus* (8,7 %). Группа прибрежных представлена двумя видами — *Asaphidion pallipes* (Duftschmid, 1812) и *Bembidion assimile* с общей долей 14,3 %. Два лесоболотных вида жужелиц — *Stomis pumicatus* (Panzer, 1796) и *Pterostichus vernalis* (Panzer, 1796), а также единственный эврибионт — *Bembidion quadrimaculatum* (Linnaeus, 1761) — в исходных еловых лесах не обнаружены.

Сравнение комплексов жужелиц однолетних вырубок в еловых лесах на основе значений индекса биоценологического сходства. На дендрограмме (рис. 5) изображён характер разделения попарно сравниваемых группировок на основе индекса биоценологического сходства (Кн) по Ю.И. Чернову [Chernov, 1975]. Изменение данного показателя по шкале графика в сторону единицы (в частности от 0,8 к 0,9) эквивалентно снижению значения сходства.

Карабидокомплексы всех однолетних вырубок во вторичных еловых лесах Верхневолжской провинции разделились на два отдельных комплекса. Наиболее схожими оказались две пары вырубок: 1) в ельнике кислично-разнотравном и ельнике разнотравно-кисlichem (au — 82, bp — 22) и 2) в ельнике травяно-черничном и ельнике кисlichem (au — 68, bp — 26). Отдельную ветвь, дихотомически связанную с первой парой, образует вырубка в ельнике кислично-щитовниковом.

В качестве предварительной причины подобного распределения видится, прежде всего, различие в условиях увлажнения сравниваемых территорий, и связанного с этим характера растительности. Например, вырубки первого кластера (ЕКР и ЕРК) и связанного с ним ЕКЩ объединяет наличие явных признаков заболачивания, густого травяного покрова и среднего задернения (табл. 1). Вторая группа вырубок (ЕТЧ и ЕК) схожа по противоположным признакам: отсутствие заболачивания, редкий травяной покров и слабое задернение территории.

Участие близлежащих биотопов в формировании сообщества жужелиц на однолетней вырубке. В первый год территория вырубки активно заселяется из соседних биотопов, таких, как культурные земли, редины, гари, окна в пологе и др., но в большей степени — из соседствующего исходного леса [Antsiferov, 2016 a, b]. В пользу этого утверждения говорят расчёты линейной регрессии (RI) в по-

парном сравнении численности различных видов однолетней вырубке и сопредельных биоценозов. Линейная регрессия в сопоставляемых комплексах нетронутых участков лесов и вырубок находится в диапазоне значений от 0,294 — ЕКЧ с вырубкой до 0,839 — ЕКЩ с вырубкой.

Различный характер зависимости формирования сообщества жужелиц на территории однолетней вырубке от участия различных соседних биотопов виден на примере однолетней вырубке в ельнике травяно-черничном (рис. 6).

Однолетняя вырубка в данном лесном массиве находится в непосредственной близости с культурными и залежными сельскохозяйственными землями. В период выборки материала (лето 2001 г.) смежные агробиоценозы представляли собой посевы овсяно-гороховой смеси (20 га), озимой ржи (20 га) и яровой пшеницы (33 га). Данные сборов по трём указанным агробиоценозам были суммированы и условно обозначены как «смежный агробиоценоз». Залежное поле (30 га) покрыто луговой растительностью злаково-разнотравного типа и условно обозначено как «луговая стация».

Статистически значимая зависимость вариативности комплекса жужелиц однолетней вырубке выявлена только в отношении нетронутого участка леса — $R^2 = 0,229$ ($p = 0,03802$). Для сочетаний «вырубка – смежный агробиоценоз» и «вырубка – луговая стация» статистически значимая взаимосвязь проявляется по признаку наличия общих между сопоставленными биотопами видов жужелиц, т.е. величине начала линии регрессии (a): $a = 0,57313$; $p < 0,05$ и $a = 0,79734$; $p < 0,05$ соответственно. Из этого следует, что в первый год после сведения древостоя происходит начальная фаза заселения новых видов, мигрирующих из сопредельных сельскохозяйственных биотопов. Однако по признаку обилия общих видов (угол наклона линии) в сопоставлении биотопа однолетней вырубке и сельскохозяйственных земель значимая взаимосвязь отсутствует.

В целом, достоверно значимого влияния сообщества жужелиц соседних сельскохозяйственных зе-

мель на формирование популяций жужелиц однолетней вырубке в ЕТЧ не выявлено: $R^2 = 0,06018$; $p > 0,05$ (смежный агробиоценоз – вырубка) и $R^2 = 0,01989$; $p > 0,05$ (луговая стация – вырубка).

Заключение

На основе изучения таксономического состава и населения жуков-жужелиц территорий однолетних вырубок в исходных еловых лесах разных типов установлен предварительный список фауны — 70 видов, встречающихся на вырубленных участках в первый год после сведения древостоя, что на 19 видов больше чем в комплексе референсных лесов. Это отражает более высокий потенциал адаптивной радиации на вырубках. Помимо роста видового богатства жужелиц на вырубках, происходит увеличение спектра зоогеографических групп, с преобладанием видов, имеющих широкое распространение.

На очищенных от древостоя территориях происходит выравнивание амплитуды значений уловистости, что позволяет характеризовать их сообщество как более устойчивое и разнообразное по отношению к сообществу исходных лесов.

Дифференциация жужелиц в комплексе однолетних лесосек и нетронутых участков леса, отражающая степень привязанности популяций к биоценозу в условиях его трансформации происходит по трем основным направлениям. Выявлены виды, чутко реагирующие на рубку леса и толерантные к нарушениям.

По признаку биоценотической общности, учитывающего параметры видового состава и обилия видов, комплекс однолетних вырубок разделяется на два обособленных кластера, что предварительно объясняется разнородностью условий увлажнения и характера растительности.

Для заселения обнаженной территории в первый год вырубке исходный лесной биотоп является важнейшим источником. Вариативность комплекса жужелиц исходных лесных участков обуславливает вариативность карабидокомплекса лесосеки в среднем на 54,6 %. Зависимость формирования сообщества

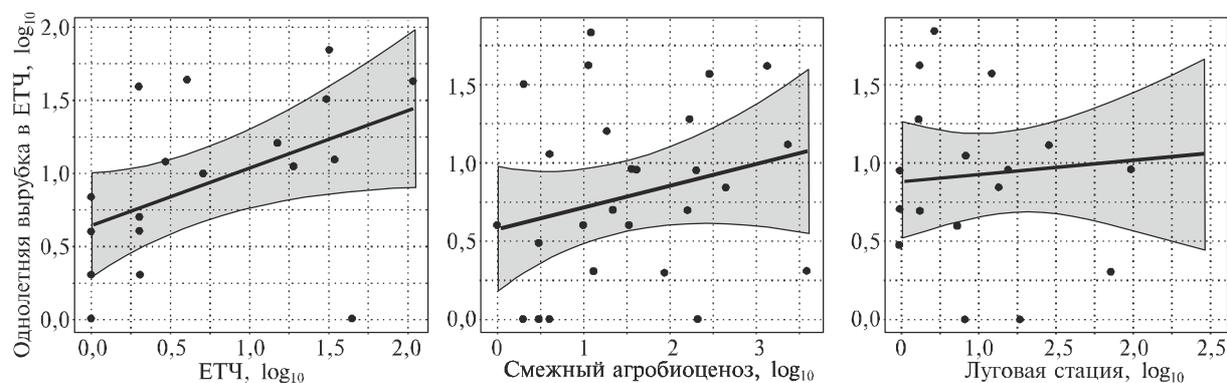


Рис. 6. Взаимосвязь сообществ жужелиц, населяющих однолетнюю вырубку в ЕТЧ и прилегающие биотопы. Оси X и Y отражают логарифмы уловистости жуков.

Fig. 6. The relationship between ground beetle communities inhabiting one-year-old felling area in ETЧ and surrounding biotopes. X and Y axes are log values of ground beetles abundance.

жуэлиц однолетних вырубок от наличия близлежащих сельскохозяйственных земель прослеживается лишь частично — по признаку наличия общих видов.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность и благодарность за неоценимую помощь в сборах и обработке значительного объема данных научному сотруднику ФГБУ РНЦРХТ (г. Санкт-Петербург) Смирнову Илье Валерьевичу.

Литература

- Antsiferov A.L. 2016a. Changes in the 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. [Changes in the Ecological Diversity of the Forest Population of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) After Deforestation and during the Initial Period of Reforestation] // *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. No.1. P.47–55. [In Russian].
- Antsiferov A.L. 2016c. [Comparison of community structure of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting secondary conifer forests of Kostromskoye Zavolzhie, Russia with a similar communities from native spruce forests] // *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal*. Vol.15. No.3. P.261–269. [In Russian].
- Borovikov V. 2003. [STATISTICA. The art of data analysis on the computer for professionals]. SPb.: Piter. 688 p. [In Russian].
- Bakanov A.I. 1987. [Quantitative assessment of of dominance in ecological communities] // *Rukopis' dep. v VINITI 08.12. No.8593-V87*. 63 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I. 1975. [Synecological main characteristics of soil invertebrates and methods of analysis] // *Metodi pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy*. Moskva: Nauka. P.161–215. [In Russian].
- Chertovskoi V.G. 1978. [Spruce forests of the European part of the USSR] M.: Lesnaya promyshlennost'. 176 p. [in Russian].
- Dazho R. 1975. [Fundamentals of ecology]. M.: Progress. 415 p. [In Russian].
- Dymov A.A. 2015. [Effect of logging and fires on soil and pedological organic substance] // *Fundamental'nye i prikladnye voprosy lesnogo pochvovedeniya. Materialy dokladov VI Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii po lesnomu pochvovedeniyu s mezhdunarodnym uchastiem*. Syktyvkar. P.197–200. [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., Lapteva E.M., Milanovskii E.Yu. 2012. [The change of soil and soil organic matter in the process of natural regeneration after logging pine stand red bilberry-hylocomium] // *Lesnoi vestnik*. No.2. P.67–72. [In Russian].
- Ecological monitoring. Methods of biological and physico-chemical monitoring. 2006. Vol. 6. Nizhnii Novgorod: izd-vo Nizhegorodskogo gosudarstvennogo universiteta. 150 p. [In Russian].
- Esseen P.-A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K. 1997. Boreal forests // *Ecological Bulletin*. Vol.46. P.16–47.
- Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. 2012. [Collections of insects: collection, processing and storage of material]. Moskva: Tovarishestvo nauchnih izdaniy KMK. 339 p. [In Russian].
- Heliola J., Koivula M., Niemela J. 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across boreal forest-clearcut ecotone // *Conservation Biology*. No.15. P.370–377.
- Huber C., Baumgarten M. 2005. Early effects of forest regeneration with selective and small scale clear-cutting on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a Norway spruce stand in Southern Bavaria (Hoeglwald) // *Biodiversity and Conservation*. Vol.14. P.1989–2007.
- Ivanter E.V., Korosov A.V. 2005. [Elementary biometrics: Textbook.] Petrozavodsk: PetrGU. 104 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.
- Latty E.F., Werner S.M., Mladenoff D.J., Raffa K.F., Sickley T.A. 2006. Response of ground beetle (Carabidae) assemblages to logging history in northern hardwood-hemlock forests // *Forest ecology and Management*. No.222. P.335–347.
- Lenski R. E. 1982. The impact of forest cutting on the diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the southern Appalachians // *Ecological Entomology*. Vol.7. P.385–390.
- Magura T., Tothmeresz B., Elek Z. 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle // *Biodiversity and Conservation*. Vol.12. P.73–85.
- Matalin A.V. 2011. [Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) Western Palearctic] Avtoref. diss... dokt. biol. nauk. M. 46 p. [In Russian].
- Matalin A.V., Makarov K.V., Bokhovko E.E. 2007. [Estimation of abundance and spatial distribution of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the natural and loved ones man conditions] // *Problemy i perspektivy obshchei entomologii. Tezisy dokladov XIII s'ezda REO. 9–15 sentyabrya Krasnodar: izd-vo KubGAU*. P.224–225. [In Russian].
- Melekhov I.S. 1954. [Issues of diagnosis and classification of concentrated felling] // *Kontsentrirovannye rubki v lesakh severa. Sbornik statei*. M.: Izd-vo AN SSSR. P.48–60. [In Russian].
- Melekhov I.S. 1966. [Deforestation for the main use]. M.: Lesnaya promyshlennost'. 356 p. [In Russian].
- Melekhov I.S., Korkonosova L.I., Chertovskoi V.G. 1965. [Study Guide types of concentrated felling]. M.: Nauka. 172 p. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievskii V.S. 2014. [Zooedafon West Siberian northern taiga: Spatial ecology of populations of soil arthropods natural and disturbed of habitats]. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 168 p. [In Russian].
- Physicogeographical regionalization Nonchernozem center. 1963. Moskva: MGU. 451 p. [In Russian].
- Pihlaja M., Koivula M., Niemela J. 2006. Responses of boreal carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) to clear-cutting and top-soil preparation // *Forest ecology and Management*. No.222. P.182–190.
- Renkonen O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // *Annales Zoologici 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].
- Saint-Germain M., Larrive'e M., Drapeau P., Fahrig L., Buddle Ch.M. 2005. Short-term response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to fire and logging in a spruce-dominated boreal landscape // *Forest ecology and Management*. No.212. P.118–126.
- Shitikov V.K., Rozenberg G.S. 2013. [Randomization and Bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R]. Tolyatti: Kassandra. 314 p. [In Russian].
- Tikhomirova A.L. 1975. [Accounting of soil invertebrate] // *Metody pochvennozoologicheskikh issledovaniy*. M.: Nauka. P.73–85.