

Влияние сплошной рубки и дальнейшего восстановления леса на изменение размеров тела и морфометрической структуры популяции жужелицы *Trechus secalis* (Paykull, 1790)

Impact of clear cutting and subsequent forest recovery on body size and population structure changes of the ground beetle *Trechus secalis* (Paykull, 1790)

А.А. Анциферов*, Р.А. Суходольская, Д.Н. Вавилов**
A.L. Antsiferov*, R.A. Sukhodolskaya**, D.N. Vavilov****

* Костромской музей-заповедник, пр. Мира 7, Кострома 156000 Россия. E-mail: ancifer.ost@yandex.ru.

* Kostroma Museum-Reserve, Prosp. Mira 7, Kostroma 156000 Russia.

** Институт проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан, ул. Даурская 28, Казань 420087 Россия. E-mail: sukhodolskayaraisa@gmail.com.

** The Institute of Problems in Ecology and Mineral Wealth, Tatarstan Academy of Sciences, Daurskaya Str. 28, Kazan 420087 Russia.

Ключевые слова: жужелицы, вырубка, лесовосстановление, морфометрическая изменчивость, размерные признаки, популяция, микросредовые условия, факторные нагрузки.

Key words: ground beetles, cutting areas, reforestation, body size variation, dimensional parameter, population, micro-environment conditions, factor loads.

Резюме. Изменение условий среды обитания жуков отражается на функциональных чертах их жизнедеятельности. Это приводит к изменению размерных признаков основных отделов тела, которые происходят в разных направлениях и с разной интенсивностью. Выявлена взаимосвязь морфометрической изменчивости жуков *Trechus secalis* (Paykull, 1790) с функциональными тенденциями жизнедеятельности личинок на фоне процесса преобразования микросредовых условий в ходе естественного лесовосстановления. Изучен характер изменений формы и размеров основных отделов тела жуков под влиянием межгодовой смены метеоусловий. Установлено, что значения морфометрических параметров в границах одного и того же биотопа под воздействием смены метеорологических условий в разные годы могут существенно изменяться.

Abstract. Changes in environmental conditions impact on beetle functioning and cause variation of body part sizes. Connections between morphological variability in *Trechus secalis* (Paykull, 1790) adults and functional tendency of larval activity under micro-conditional transformation during natural forest recovery is revealed. The tendency of body parts to change their shape and size under annual changes of meteorological conditions impact upon the variability of beetle morphological parameters within the biotope under study.

Введение

Важный вклад в понимание многих процессов, происходящих в условиях вырубки лесов, вносит изучение изменчивости размеров тела почвообитающих жесткокрылых. Исследования внутривидовой измен-

чивости размеров и формы тела становятся всё более частыми в силу ряда обстоятельств, связанных с таксономическими вопросами [Pretorius, Scholtz, 2001; Taravatie et al., 2009; Hájek, Fikáček, 2010; Xu et al., 2013; Li et al., 2016; Sasakawa, 2016; Sukhodolskaya, Saveliev, 2017a] и возможностью выявления фенологических связей между таксонами более высокого уровня, таких, например, как роды [Pretorius, Scholtz, 2001]. Размер тела подчиняется давлению различных экофизиологических факторов. Некоторые авторы считают, что размеры тела обусловлены влиянием климата на продолжительность развития яйца и личинки, что косвенно влияет на размер тела и может формировать различные географические вариации жизненного цикла [Masaki, 1967, 1978; Roff, 1980; Lehmann, Lehmann, 2008, Sukhodolskaya, Saveliev, 2016]. Существует взаимосвязь между размером тела у животных и их различными характеристиками, такими как конкурентоспособность, способность к расселению, количество и размер потомства, а также долголетие [Lehmann, Lehmann, 2008]. Географическая вариация по размерам объясняется различиями в климате, качеством и доступностью ресурсов, плотностью населения и конкуренцией, половым отбором и различиями в скорости развития [Berven, Gill, 1983; Sandland, Minchella, 2004]. В процессе развития на формируемые внешние параметры тела влияют также и определённые биотические факторы окружающей среды, включая инфекционные болезни и паразитизм. Диетические ограничения обычно приводят к сокращению размеров тела, а понижение температуры окру-

жающей среды, наоборот — к увеличению размеров животных [Davidowitz, Nijhout, 2004].

Принципы геометрической морфометрии успешно применяются в широком спектре исследований [Taravatiet et al., 2009; Hájek, Fikáček, 2010; Xu et al., 2013; Li et al., 2016; Sasakawa, 2016], и насекомые в этом плане не являются исключением [Breuker et al., 2007; Nespolo et al., 2011; Romero et al., 2014]. Однако внутривидовые исследования в семействе жужелиц являются очень скудными [Sukhodolskaya, Saveliev, 2017b]. Результаты изучения внутривидовой изменчивости формы тела представлены лишь немногими авторами и зачастую ограничены количеством образцов или исследуемой территорией [Benitez et al., 2010]. Влияние факторов внешней среды на изменение параметров тела и размерного полового диморфизма у жужелиц более предметно изучалось в широком географическом градиенте. В качестве модельных видов использовались полизональные массовые жужелицы *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, *Carabus cancellatus* Illiger, 1798, *Carabus hortensis* Linnaeus, 1758, *Carabus arcensis* Herbst, 1784, *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798), *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *Poecilus cupreus* (Linnaeus 1758) [Sukhodolskaya, 2015, 2017; Sukhodolskaya, Saveliev, 2016, 2017a,b; Sukhodolskaya et al., 2017, 2018a]. В градиенте высотной зональности изучались изменения структуры морфометрических признаков *Pterostichus montanus* (Motschulsky, 1844) [Sukhodolskaya, Ananina, 2016, 2017]. На примере морфометрических особенностей *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774), *C. cancellatus*, *C. arcensis*, *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *P. niger* и других видов оценивалось влияние урбанизации [Garaeva, Sukhodolskaya, 2016; Muhametnabiev et al., 2017], проводился сравнительный анализ нарушенных антропогенной деятельностью и естественных местообитаний [Belskaya, 2005, 2014; Sayakhova, Sukhodolskaya, 2017; Sukhodolskaya et al., 2018b]. Для жужелицы *P. melanarius* сравнивались мерные признаки в разных типах агроландшафта [Sharafieva, Sukhodolskaya, 2016].

Морфометрические изменения, происходящие у лесных видов жужелиц на территории, подвергшейся сплошной рубке, ранее не изучались. Однако есть все основания полагать, что они могут достаточно чётко отражать экологические преобразования среды, являясь следствием резкого изменения гидро-термического режима, освещённости, условий питания и структуры населения.

Для реализации исследований в рамках обозначенной проблемы наиболее подходящим модельным видом является *Trechus secalis* (Paykull, 1790). Он относится к европейско-сибирским, эвритопным лесным видам с летне-осенним типом сезонной активности, обычно достаточно обилён во всех исследуемых типах леса, а также в биотопах всего спектра лесовосстановительных стадий [Antsiferov, 2016a–d,

2017]. Это жук мелких (2,5–3,5 мм) размеров, имеющий стройное, уплощённое тело бурого цвета с гибкими и мягкими покровами и бегательными ногами, зоофаг, относящийся к жизненной форме группы подстилочных стратобионтов-скважников [Sharova, 1981]. Является скрытоживущим обитателем подстилки, почвенных скважин и трещин, не способен к полёту и существенным миграциям, что делает его максимально пригодным для сравнения его в разных биотопах.

Целью настоящей работы было изучение характера морфометрической изменчивости жужелиц (на примере *Trechus secalis*), связанной с преобразованием экологических условий местообитания в процессе естественного лесовосстановления, а также в условиях межгодовой перемены метеорологической обстановки. В ходе исследований решались задачи по выявлению изменений параметров надкрылий, переднегруди и головы жуков под влиянием смены внешних условий в результате сплошной рубки леса и дальнейшего процесса естественного лесовосстановления; оценке направленности морфометрической изменчивости во взаимосвязи с функциональными тенденциями жизнедеятельности жуков и межгодовым контрастом метеоусловий.

Материал и методы

Сбор материала производился в течение летних сезонов 2017 и 2018 годов, непрерывно с 1 июля по 30 сентября (с учётом летне-осеннего типа активности имаго исследуемого вида) на территории лесопромышленных заготовок, производившихся в разные годы в окрестностях д. Калинки Судиславского района Костромской области.

Данные метеоусловий (средние показатели температуры воздуха, относительной влажности и количества осадков) брались по 8-кратным измерениям каждые суток в периоды с 1 мая по 31 июля 2017 и 2018 гг. (из архивных данных метеостанций Костромского ЦГМС).

Исследования проводились на трёх полигонах, которые были заложены в биотопах, характеризующихся разными возрастными стадиями лесовосстановления (далее — ВСЛ) и широко дистанцированных между собой по давности рубки. Выделение и характеристика стадий лесовосстановления проводились по системе Н.Г. Улановой [Ulanova, 2007]:

1. Вторичный лесной биотоп (57,790864° с.ш., 41,313397° в.д.), не подвергавшийся рубке около 60 лет. Характеризуется полностью сформированной лесной экосистемой и типологизирован как ельник кислично-разнотравный с примесью сосны, берёзы и осины. Данный биотоп использовался в качестве контрольного участка.

2. Вырубка сплошнолесосечного типа в вышеуказанном лесу (57,790600° с.ш., 41,315456° в.д.), соответствующая 2-й стадии лесовосстановления, или

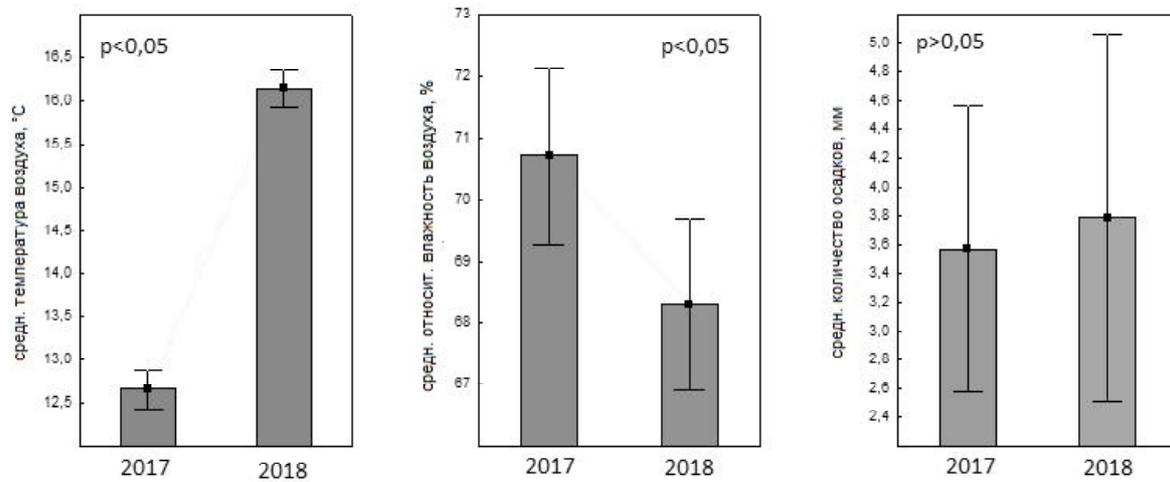


Рис. 1. Сравнительные данные метеорологических условий в районе исследований по средним значениям температуры (t°), относительной влажности (f) и количества осадков (R). Линия с засечками — стандартное отклонение.

Fig. 1. Comparative data of meteorological conditions in the research area for mean values of temperature (t°), relative humidity (f) and precipitation (R). Line and serifs — Standard deviation.

3–6-летней давности после рубки. Характеризуется как новое травяное сообщество, при котором часть рудеральных видов (в основном сорных, луговых) резко сокращается в обилии по сравнению с 1-й стадией (1–2 года давности). Доминантами становятся виды, обладающие пионерной стратегией жизни, такие как малина (*Rubus idaeus*), вейники (*Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *C. canescens*), ситник (*Juncus effusus*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*) и щучка (*Deschampsia cespitosa*).

3. Вырубка 4-й стадии лесовозобновления (ВСЛ-4) с давностью рубки 12–17 лет (57,792388 с.ш., 41,313568 в.д.). Характеризуется как сомкнутое молодое лесное сообщество. В этот период происходит смена флористического состава на лесной тип.

Сбор образцов жукелиц производился стандартным методом почвенных ловушек [Golub et al., 2012] отдельно в биотопах каждой ВСЛ в первый год и повторно на тех же участках во второй год. Ловушки расставлялись в линию, направленную от края биотопа в глубь, по 12 штук через каждые 15–20 м. Общий объем выборки составил 752 экз. жуков (табл. 1), из которых — 180 экз. собрано в 2017 г. и 572 экз. — в 2018 г.

Впоследствии собранные экземпляры жуков фиксировались в растворе спиртоглицериновой смеси. Для последующего измерения образцы расправлялись и наклеивались на ровную картонную подложку группами из нескольких рядов по 5 экз. в каждом. Перед началом измерения производилось фотографирование наклеенных образцов с помощью зеркальной фотокамеры Nikon D5100 с макрообъективом. Измеряли по оригинальной программе на Python 2.7 с использованием библиотек numpy и openCV. Программа использует расстояние между вручную выделенными элементами массивов фото-

графий в качестве конечной точки измерений и условной шкалы, используя последнюю для привязки реального масштаба к выходным данным массива. Она необходима для достижения большей точности измерений, автоматизации процесса и снижения субъективизма [Manual Carabid morphometric measurement for method by Sukhodolskaya].

Измерения производились по шести внешним параметрам жука (буквенные обозначения приведены в виде латинской транслитерации кириллического алфавита): А — длина надкрылий (elytra length), как расстояние между задним концом щитка и концом правого надкрылья (при отсутствии интактного правого надкрылья допустимо левое); В — ширина надкрылий (elytra width), как расстояние между передне-дистальными углами надкрылий; V — длина переднеспинки (pronotum length), измеренная вдоль центральной борозды переднеспинки; G — ширина переднеспинки (pronotum width), как расстояние между задними углами переднеспинки; D — длина головы (head length), как расстояние между лабрумом и местом соединения затылка и переднего края переднеспинки (этот признак склонен к ошибочным

Таблица 1. Объем и разделение выборки по биотопам и периодам сбора

Table 1. The volume and separation of sampling by habitats and period of collection

Биотопы	Количество, экз.	
	2017 г.	2018 г.
Контрольный лес	61	208
ВСЛ-2	59	191
ВСЛ-4	60	173
Всего	180	572

отклонениям из-за подвижности головных суставов); E — ширина головы (distance between eyes), как расстояние между проксимальными внутренними сторонами глаз (рис. 2).

Статистический анализ и графическая визуализация данных выполнялись в пакете прикладных программ «Statistica 10».

Для сравнения рассматриваемых ВСЛ по параметрам средней динамической плотности *T. secalis*, а также сравнения размерных признаков жуков в биотопах с разными ВСЛ применялись непараметрические критерии с построением «Box-plot»: ранговый дисперсионный анализ Фридмана (Friedman ANOVA) для нескольких сравниваемых групп (альтернативный однофакторному дисперсионному анализу) и критерий Вилкоксона, рассчитываемый поочередно между разными парами ВСЛ [Halafyan, 2007]. Выявляемые различия считаются значимыми на уровне $p < 0,05$.

Кластеризация и оценка эффекта разделения между размерными признаками особей *T. secalis* из биотопов с разными ВСЛ производились с помощью дискриминантного анализа, который позволяет изучать различия между двумя и более группами объектов по нескольким переменным одновременно [Vigeeva, 2007]. При этом степень расхождения размерных признаков оценивается по значению критерия Лямбда Уилкса, уменьшение которого отражает увеличение степени разделения исследуемых биотопов по размерным признакам *T. secalis*. Расстояние, разделяющее биотопы по указанным признакам, оценивается по значению квадрата дистанции Махаланобиса (MD).

Исследование факторных нагрузок на тот или иной измеряемый признак осуществлялось методом

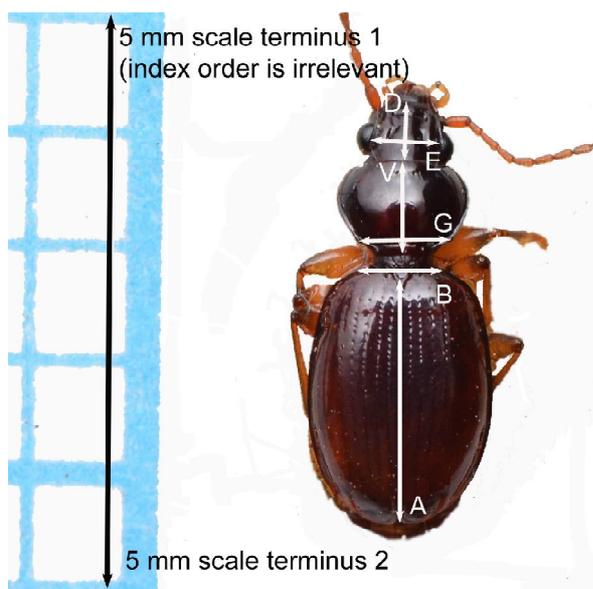


Рис. 2. Схема морфометрических измерений.
Fig. 2. Scheme of morphometric measurements.

главных компонент. Необходимость применения данного анализа вытекает из логики, согласно которой каждый размерный признак характеризует только какую-то одну сторону явлений (факторов), которыми захвачены особи, и каждое из этих явлений сказывается на многих признаках [Ivanter, Korosov, 2014]. Таким образом, компонентный анализ даёт максимально полную характеристику каждому объекту измерения.

Результаты и обсуждение

В общей сложности за период экспозиции почвенных ловушек (2 года по 92 суток) собрано 2313 экземпляров *T. secalis*. Из них на территории контрольного леса (вторичный лесной биотоп) за двухлетний период зарегистрировано меньше, по сравнению с двумя следующими биотопами обилие (динамическая плотность) жуков данного вида — 519 особей (5,4 экз./10 ловушко-суток). На территории биотопа ВСЛ-2 отловлено 829 особей *T. secalis* (8,6 экз./10 л.-с.). В более разнообразном спектре однотипных вырубок (по данным предыдущих исследований автора) наблюдается довольно широкий разброс численности *T. secalis*. По данным 5 участков вырубок возраста 3–6 лет диапазон численности составляет от 4 до 19,2 экз./10 л.-с. В биотопе ВСЛ-4 зафиксирована самая высокая плотность популяции *T. secalis* — 965 особей (10,2 экз./10 л.-с.).

Изменчивость размерных признаков имаго в биотопах с разными стадиями лесовосстановления. Дискриминантный анализ показал, что размерные параметры групп особей *T. secalis*, отобранных с территории нетронутого участка леса, а также с двух примыкающих территорий лесосек возрастом 3–6 (ВСЛ-2) и 12–17 лет (ВСЛ-4) после рубки, статистически неодинаковы по сравниваемым участкам (рис. 3). Однако в двухлетнем промежутке времени разделение исследуемых территорий происходит на разных уровнях и в разных направлениях. В 2017 г. Лямбда Уилкса имела значение 0,75 ($p < 0,05$) с наибольшей дистанцией между биотопом леса и биотопом ВСЛ-2 (расстояние Махаланобиса MD = 0,97).

В следующем году дифференциация исследуемых биотопов заметно усилилась — Лямбда Уилкса = 0,56 ($p < 0,05$). Наибольший эффект разделения в этом году происходил между биотопами разновозрастных вырубок ВСЛ-2 и ВСЛ-4 — MD = 4,1 (табл. 2).

Сила и тенденции морфометрической изменчивости популяций в зависимости от ВСЛ. Важно отметить, что направление и сила данных изменений в разные летние сезоны могут не совпадать, т.е. могут быть нестабильными по причине различия метеорологических или других внешних факторов конкретного летнего сезона, влияющих на жизнедеятельность жуков. Кроме того, различия морфометрии жуков, обитающих в сравниваемых биотопах, в разные годы могут иметь противоположную направленность.

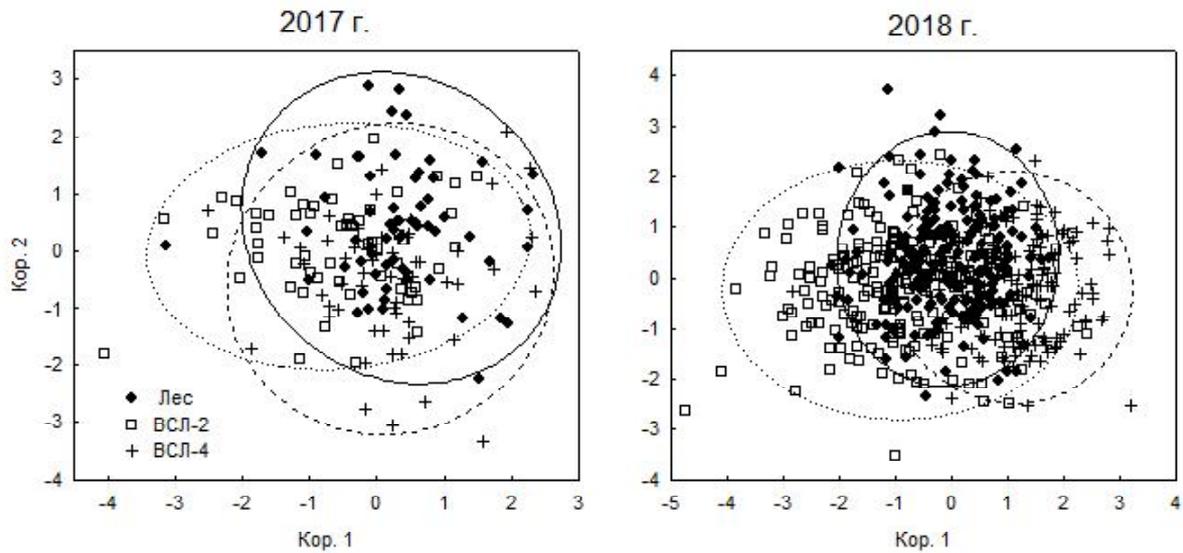


Рис. 3. Положение выборок *T. secalis* в плоскости двух дискриминантных осей.
 Fig. 3. Position of *T. secalis* samples in two discriminant axes plane.

Например, между популяциями *T. secalis* контрольного леса и ВСЛ-2 размеры жуков по ширине надкрылий (elytra width) в двухлетнем отрезке исследований устойчиво изменяются (рис. 4).

Однако в разные годы двухлетнего периода изменения происходили не одинаково. В первом году наблюдалось значимое увеличение ширины надкрылий (в среднем от $1,47 \pm 0,08$ мм до $1,52 \pm 0,07$ мм) при той же их длине. В следующем летнем сезоне надкрылья жуков в биотопе ВСЛ-2 по отношению к надкрыльям жуков контрольного леса, напротив, уменьшались по ширине (от $0,89 \pm 0,06$ мм до $0,86 \pm 0,12$ мм) и увеличивались по длине (от $2,25 \pm 0,1$ мм до $2,32 \pm 0,1$ мм) (рис. 4). То есть, в первый год исследований (2017 г.) надкрылья жуков в биотопе ВСЛ-2 стали шире по сравнению с надкрыльями жуков из контрольного леса, а в следующем году они менялись иначе, становясь более узкими и более длинными (рис. 5).

При сравнении параметров длины и ширины надкрыльев жуков контрольного леса и биотопа ВСЛ-4, также наблюдаются устойчивые значимые различия. Имаго *T. secalis* в биотопе ВСЛ-4 стабильно имеют более широкие и более длинные надкрылья по сравнению с популяцией того же вида в сопредельном контрольном лесу. При этом ширина надкрыльев жуков, обитающих в биотопе ВСЛ-4 в отдельные годы, может быть также больше и в сравнении с жуками биотопа ВСЛ-2.

Исходя из вышеизложенных фактов, можно предположить, что совокупность внешних условий биотопа 12–17-летней вырубке (ВСЛ-4) является наиболее благоприятной для питания и роста *T. secalis* на личиночной стадии, отражаясь на размерах надкрылий имаго.

По размерам переднеспинки у жуков биотопа ВСЛ-2 отмечалось значимое увеличение длины (pronotum length) и ширины (pronotum width) в сравнении с переднеспинкой жуков контрольного леса, но только во втором сезоне исследований (2018 г.). На более поздней по возрасту стадии сукцессии — ВСЛ-4 — переднеспинка *T. secalis* сокращается по длине и ширине до исходных размеров, сопоставимых с размером переднеспинки контрольного леса (рис. 6). Относительно контрольного леса в биотопе ВСЛ-4 размеры переднеспинки жуков значимо уже не отличаются.

Размер головы изменяется по параметру расстояния между глазами (distance between eyes), которое возрастает по сравнению с таковым жуков контрольного леса в среднем от $0,51 \pm 0,05$ мм до $0,56 \pm 0,06$ мм в биотопе ВСЛ-2 (в 2017 г.); от $0,51 \pm 0,03$ мм до $0,52 \pm 0,03$ мм в биотопе ВСЛ-4 (в 2018 г.). В биотопе ВСЛ-4 по сравнению с биотопом ВСЛ-2 также наблюдается увеличение длины и ширины головы (рис. 7).

Таблица 2. Изменение дистанции Махаланобиса между биотопами ВСЛ за двухлетний период (значимость показателей на уровне $p < 0,05$)

Table 2. Changing the distance of the Mahalanobis between the biotopes of the VSL for a two-year period (significance of indicators at the level of $p < 0,05$)

	Лес		ВСЛ-2		ВСЛ-4	
	2017 г.	2018 г.	2017 г.	2018 г.	2017 г.	2018 г.
Лес			0,97	1,1	0,81	1,7
ВСЛ-2	0,97	1,1			0,92	4,1
ВСЛ-4	0,81	1,7	0,92	4,1		

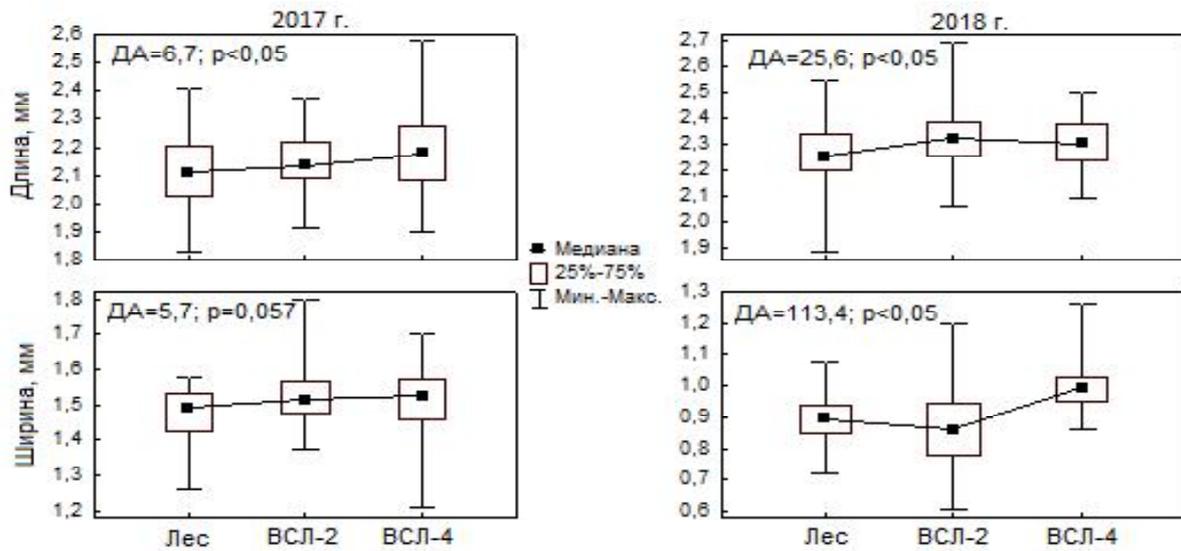


Рис. 4. Изменчивость размеров надкрылий *T. secalis* в биотопах исследуемых ВСА.
Fig. 4. Variability of elytral size of *T. secalis* in the study sites.

Из результатов анализа главных компонент для 2017 года (рис. 8 и 9) видно, что факторные нагрузки для популяций *T. secalis* в контрольном лесу и в биотопе ВСЛ-4 по большинству признаков (А, В, G, D) практически одинаковы. Это может указывать на то, что во взрослом еловом лесу и на территории, близкой к лесным условиям (ВСЛ-4) действует общий фактор, определяющий одинаковую изменчивость для этих параметров. Лишь изменение длины переднеспинки (V) и ширины головы (E) обусловлены разными причинами.

В популяции *T. secalis*, населяющей территорию ВСЛ-2 наблюдается большая факторная нагрузка на длину надкрылий (А) и длину переднеспинки (V).

Для следующего, 2018 г., характерно, что в каждом биотопе наибольшая факторная нагрузка падает на разные размерные признаки жуков (рис. 10).

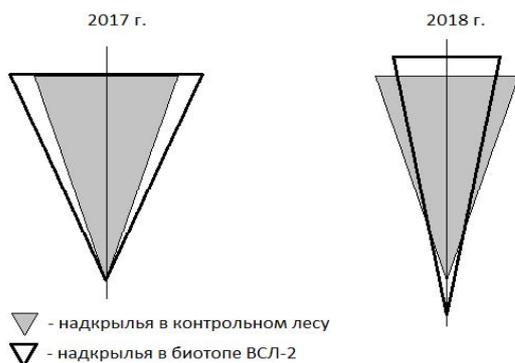


Рис. 5. Схема изменения формы надкрыльев *T. secalis* в биотопе ВСА-2 по сравнению с контрольным лесом в 2-летнем отрезке времени.

Fig. 5. Diagram of changes of elytra shape of *T. secalis* in the VSL-2 biotope in comparison the control forest during 2-year period.

Закономерность проявляется лишь в том, что в биотопе ВСЛ-2 факторная нагрузка наибольшая по тем же признакам: длина надкрылий (А) и длина переднеспинки (V).

Обобщая вышеизложенное, можно сделать заключение, что изменение внешних условий местообитания на лесосеке в первые годы лесовосстановления (3–6 лет) приводит к укрупнению размеров тела *T. secalis* прежде всего по таким параметрам, как длина и ширина надкрылий и переднеспинки, а также ширина головы. Такой признак, как ширина надкрылий может изменяться и в сторону уменьшения размера, но с одновременным их удлинением. Если допустить, что вариативность параметров надкрыльев жуков коррелирует с вариативностью размеров брюшного отдела, то увеличение их размера по ширине в 2017 г. можно объяснить большей степенью накопления жировой и белковой массы личинки *T. secalis* при минимальной двигательной активности благодаря подходящим для этого особенностям метеоусловий данного летнего сезона. В условиях следующего более жаркого и засушливого лета, у личинок *T. secalis* могла, к примеру, возрасти вертикальная миграционная активность в почве, что и отразилось на пропорциях брюшка (более вытянутое, стройное и подвижное) и связанных с этим пропорциях надкрылий у имаго. Большая подвижность личинок в таких условиях становится причиной укрупнения также и переднеспинки, по-видимому, вследствие развития грудной группы мышц, прежде всего плеуральных или других, связанных с основанием ног.

На стадии формирования молодого древостоя (ВСЛ-4) продолжается укрупнение тела жуков по измерениям надкрылий и головы. Переднеспинка уменьшается, принимая параметры, близкие к ис-

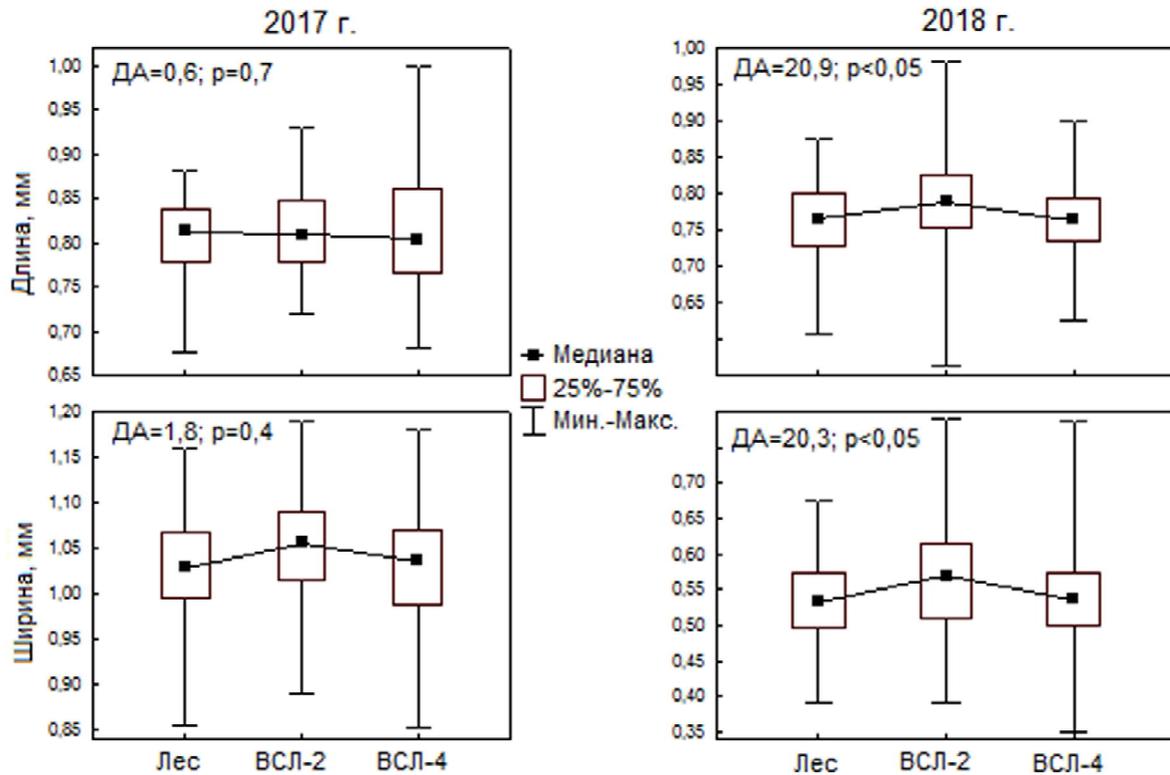


Рис. 6. Изменчивость размеров переднеспинки *T. secalis* на исследуемых площадках.
 Fig. 6. Pronotum size variation in *T. secalis* in different plots.

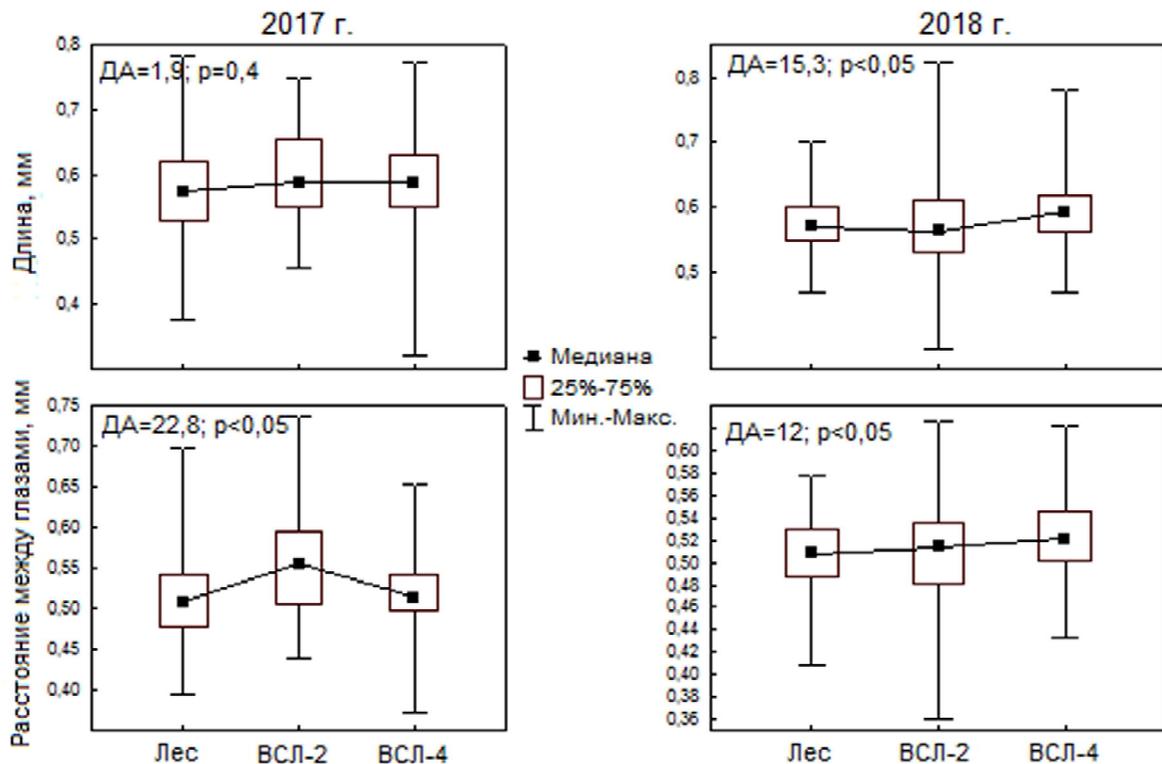


Рис. 7. Изменчивость размеров головы в популяциях *T. secalis* на исследованных участках.
 Fig. 7. Head size variation in *T. secalis* in different plots.

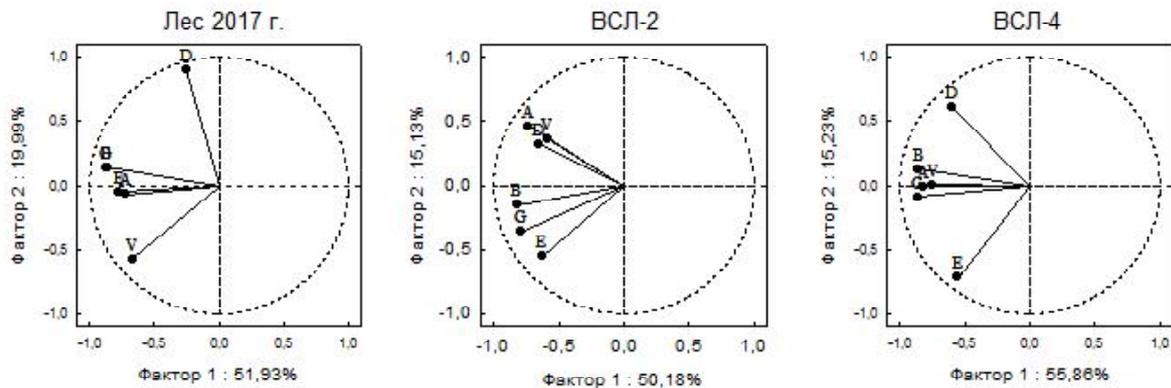


Рис. 8. Результаты анализа главных компонент в популяциях *T. secalis* 2017 года (условные обозначения: А — длина надкрылий; В — ширина надкрылий; V — длина переднеспинки; G — ширина переднеспинки; D — длина головы).

Fig. 8. PCA results in population of *T. secalis* in 2017 (symbols: A — elytra length; B — elytra width; V — pronotum length; G — pronotum width; D — head length).

ходным и соразмерные с таковыми у жуков контрольного леса. В условиях лиственной подстилки, под пологом молодого осиново-берёзового подростка, продолжают укрупняться в размерах надкрылья *T. secalis*, но уменьшается переднеспинка, предположительно, в связи с ослаблением моторной активности и деградацией грудной мускулатуры. Значение размеров головной капсулы жуков в условиях биотопа ВСЛ-4 значимо возрастают по отношению к таковым у жуков контрольного леса и биотопа ВСЛ-2, по-видимому, в связи с развитием мускулатуры ротовых частей при более интенсивной работе в условиях достатка корма.

Изменения морфометрических параметров в условиях межгодовой смены метеоусловий. Изменения морфометрических признаков *T. secalis* происходят не только в пространственном, но и во временном, точнее межгодовом направлении.

Рассматриваемые летние сезоны контрастно и статистически значимо отличаются друг от друга по важнейшим параметрам метеоусловий: температуре воздуха и относительной влажности в 2 м над поверхностью (рис. 1). Среднее количество осадков

в данном двухлетнем отрезке времени существенно не отличалось. Средняя температура воздуха над поверхностью в районе исследований в период с 1.05 по 31.07.2017 года составила $12,7 \pm 5,8$ °C, в следующем году этот показатель существенно возрос до $16,2 \pm 5,8$ °C. В то же время средняя относительная влажность воздуха над поверхностью значимо понизилась — с $70,7 \pm 19,8$ % до $68,3 \pm 19,2$ %. Среднее количество осадков в указанный отрезок времени возросло незначительно — с $3,6 \pm 4,3$ мм до $3,8 \pm 4,9$ мм.

На территории нетронутого леса можно предположить, что изменение метеоусловий сказывается на параметрах надкрылий и переднеспинки *T. secalis*. Надкрылья жуков в 2018 году значимо увеличились по длине и уменьшились по ширине по сравнению с 2017 годом (табл. 3; рис. 10).

Переднеспинка значимо сократилась как по длине, так и по ширине. То есть, при более высоких сезонных температурах и низкой влажности тело имаго жуков, обитающих в лесу, становится длиннее и уже. Изменения размеров головной капсулы в указанном двухлетнем отрезке времени не выявлены.

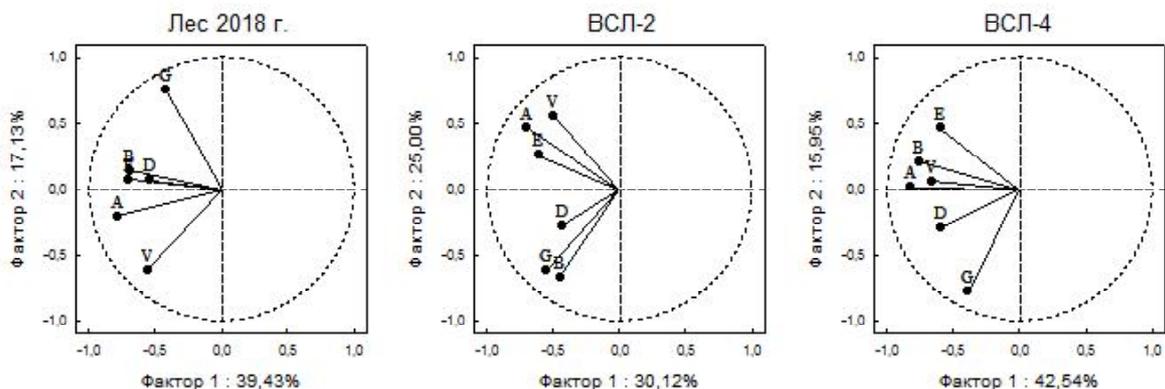


Рис. 9. Результаты анализа главных компонент в популяциях *T. secalis* 2018 года (условные обозначения как в рис. 8).

Fig. 9. PCA results in population of *T. secalis* in 2018 (symbols as in Fig. 8).

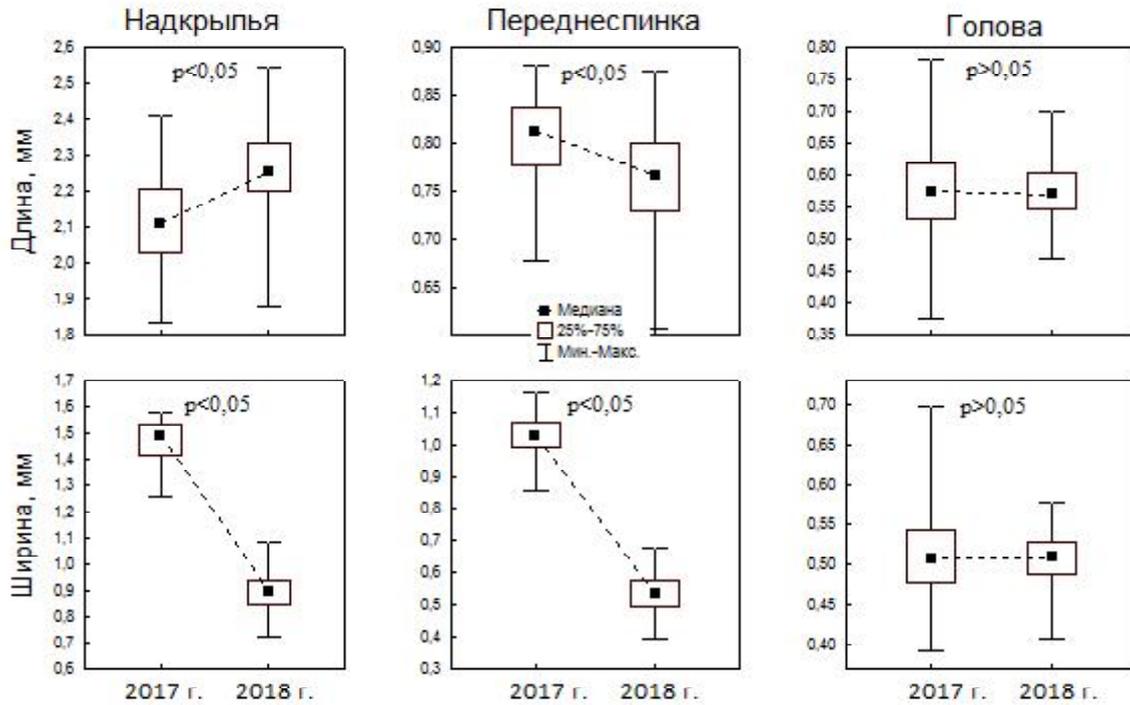


Рис. 10. Изменение морфометрических показателей *T. secalis* контрольного леса в разные годы.
 Fig. 10. Changes in morphometric values of *T. secalis* in the control forest during different years.

Таблица 3. Данные сравнений морфометрических параметров *T. secalis* в биотопах разных ВСЛ в двухлетнем промежутке времени (условные обозначения: А — длина надкрылий; В — ширина надкрылий; V — длина переднеспинки; G — ширина переднеспинки; D — длина головы)

Table 3. Comparison of morphometric parameters of *T. secalis* in biotopes of different hsls over a two-year period (symbols: A — elytra length; B — elytra width; V — pronotum length; G — pronotum width; D — head length)

Биотоп	Морфометрический признак	Средний размер, мм		Критерий значимости, p
		2017 г.	2018 г.	
Контрольный лес	A	2,112136	2,259159	0,000372 (< 0,05)
	B	1,470160	0,892382	0,0000001 (< 0,05)
	V	0,805672	0,763195	0,0000001 (< 0,05)
	G	1,025168	0,537048	0,0000001 (< 0,05)
	D	0,576148	0,574518	0,826455 (> 0,05)
	E	0,507738	0,506563	0,834532 (> 0,05)
ВСЛ-2	A	2,147011	2,319981	0,0000001 (< 0,05)
	B	1,516391	0,865180	0,0000001 (< 0,05)
	V	0,814738	0,788741	0,002002 (< 0,05)
	G	1,048791	0,569864	0,0000001 (< 0,05)
	D	0,601112	0,570614	0,003207 (< 0,05)
	E	0,555228	0,508861	0,0000001 (< 0,05)
ВСЛ-4	A	2,185580	2,302934	0,0000001 (< 0,05)
	B	1,516252	0,990125	0,0000001 (< 0,05)
	V	0,810254	0,764157	0,0000001 (< 0,05)
	G	1,028278	0,536913	0,0000001 (< 0,05)
	D	0,590615	0,591859	0,886219 (> 0,05)
	E	0,518454	0,522136	0,541419 (> 0,05)

На территории биотопа ВСЛ-2 изменение сезонных метеоусловий значительно отражается на всех параметрах морфометрии *T. secalis* (табл. 3). Аналогично контрольному участку леса, в биотопе ВСЛ-2 при наступлении более тёплых и сухих условий надкрылья жуков приобретают более узкую и вытянутую форму, переднеспинка и голова также уменьшаются по периметру. При этом, как было отмечено ранее, в более холодный и влажный сезон 2017 года надкрылья жуков биотопа ВСЛ-2 по сравнению с популяцией контрольного леса, увеличивались по ширине.

Для популяции *T. secalis* участка ВСЛ-4 характер изменения морфометрических данных аналогичен таковому в контрольном нетронутым лесу (табл. 3).

Из вышесказанного следует, что значения морфометрических параметров *T. secalis* в границах одного и того же биотопа могут существенно изменяться также и под воздействием смены метеорологических условий в разные годы. При этом смена метеоусловий на более жаркий и сухой климат приводит в целом к «истощению» массы тела и в большей степени это сказывается на популяции, обитающей в биотопе молодой вырубке (ВСЛ-2). На фоне общего сокращения размеров жуков между двумя сезонами, в более влажный и холодный 2017 год ширина надкрылий возрастает на открытой стадии молодой вырубке по сравнению с контрольным лесом. Из этого следует, что при более суровом климате более благоприятными, по признаку достатка кормовых ресурсов, для *T. secalis* являются условия биотопа ВСЛ-2.

Заключение

Настоящими исследованиями установлено наличие закономерного (статистически подтвержденного) изменения внешних телесных параметров особей в популяциях жужелицы *Trechus secalis* в зависимости от стадии естественного лесовозобновления на занимаемой территории. В результате сплошной вырубке леса и в дальнейшем ходе лесовосстановительного процесса изменяющиеся условия среды обитания жуков оказывают воздействие на функциональные черты жизнедеятельности, прежде всего личиночных особей.

Изменения морфометрических данных жуков происходят неравномерно. Каждый из трёх основных отделов тела (голова, грудь или брюшко) меняются индивидуально, в разных направлениях (по ширине или длине, увеличиваясь или уменьшаясь) и с разной интенсивностью, в зависимости от действия того или иного внешнего фактора, отзываясь на физиологических и анатомических особенностях.

По отношению к биоценозу нетронутого участка леса значимые изменения морфометрических параметров наблюдаются в популяции *T. secalis*, сформировавшейся как на территории вырубке молодого возраста (3–6 лет) — 2-й стадии лесовосстановления, так и на более старовозрастном (12–17 лет) этапе.

Важным пунктом настоящих исследований является также выявление факта морфометрической изменчивости в межгодовом промежутке времени. На основе данного этапа исследований с большой долей вероятности можно говорить о высоком биоиндикационном потенциале морфометрических методов обнаружения и оценки и экологических явлений, силы и направления воздействия микросредовых условий на организмы вследствие сплошных рубок и длительных лесовосстановительных процессов.

Литература

- Antsiferov A.L. 2016a. Comparison of community structure of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting secondary conifer forests of Kostromskoye Zavolzhje, Russia with similar communities from native spruce forests // *Evrasiarskii entomologicheskii zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.15. No.3. P.261–269. [In Russian].
- 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 Zavolzhje, Russia // *Evrasiarskii entomologicheskii zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.15. No.5. P.463–476. [In Russian].
- Antsiferov A.L. 2016c. Changes in 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. 2016d. 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. 2017. 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 // *Evrasiarskii entomologicheskii zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.16. No.3. P.228–238. [In Russian].
- Belskaya E.A. 2005. Sexual and phenotypic structure of the population of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) in the vicinity of the Sredneural'sky copper smelter // *Populjatsii v prostranstve i vremeni. Sbornik materialov VIII Vserossiiskogo populjatsionnogo seminar. N. Novgorod*. P.35–37. [In Russian].
- Belskaya E.A. 2014. [Body size changes in ground beetle assemblages, as affected by industrial pollution] // *Problemy pochvennoj zoologii. Materialy XVII Vserossiiskogo soveshchaniya po pochvennoj zoologii, posvjashhennogo 75-letiju so dnja rozhdenija chl.-korr. RAN D.A. Krivoluckogo (22–26 sentjabrja 2014 g., Syktyvkar)*. M.: T-vo nauchnyh izdanij KMK. P. 33–34. [In Russian].
- Benitez H., Vidal M., Briones R., Jerez V. 2010. Sexual dimorphism and morphological variation in populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae) // *Journal of the Entomological Research Society*. Vol.12 No.2. P.87–95.
- Berven K.A., Gill D.E. 1983. Interpreting Geographic Variation in Life-History Traits // *American Zoologist*. Vol.23. P.85–97.
- Breuker C.J., Brakefield P.M., Gibbs M. 2007. The association between wing morphology and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae) // *European Journal of Entomology*. Vol.104. P.445–452.

- Bureeva N.N. 2007. [Multivariate statistical analysis using the «STATISTICA» PPP». Nizhniy Novgorod. 112 p. [In Russian].
- Davidowitz G., Nijhout H.F. 2004. The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, duration of growth and body size // Integrative Comparative Biology. Vol.44. P.443–449.
- Garaeva A.R., Sukhodolskaya R.A. 2016. [Influence of urbanization on the size characteristics of ground beetles] // Bio-diagnostics of the state of natural and man-made systems (Materials of the all-Russian scientific and practical conference with international participation) 5–8 december 2016). Kirov: «Raduga-PRESS». P.200–205. [In Russian].
- Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. 2012. Collections of insects: collection, processing and storage of material. M.: Tovarishchestvo nauchnih izdaniy KMK. 339 p. [In Russian].
- Hájek J., Fikáček M. 2010. Taxonomic revision of the *Hydroporus bodemeyeri* species complex (Coleoptera: Dytiscidae) with a geometric morphometric analysis of body shape within the group // Journal of Natural History. Vol.44. No.27–28. P.1631–1657.
- Halafyan A.A. 2007. STATISTICA 6. [Statistical analysis of data. 3 edition. Textbook]. M.: OOO «Binom-Press». 512 p. [In Russian].
- Ivanter Je.V., Korosov A.V. 2014. [Introduction to quantitative biology. Textbook] Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU. 298 p. [In Russian].
- Lehmann G.U.C., Lehmann A.W. 2008. Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera: Phaneropteridae): an ecological adaptation? // Journal of Orthoptera Research. Vol.17. No.1. P.1–5.
- Li L., Su J., Yang Y., Bai M. 2016. A new species of *Falsopodabrus* Pic characterized with geometric morphometrics (Coleoptera, Cantharidae) // ZooKeys. Vol.614. P.97–112.
- Manual Carabid morphometric measurement for method by Sukhodolskaya // GitHub // <https://github.com/CRTmatrix/-Manual-Carabid-morphometric-measurement-for-method-by-Sukhodolskaya> (last access 12.05.2020)
- Masaki S. 1967 Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae) // Evolution. Vol.21. No.4. P.725–741.
- Masaki S. 1978. Climatic adaptation and photoperiodic response in the banded ground cricket // Evolution. Vol.26. P.587–600.
- Muhametnabiev T.R., Sukhodolskaya R.A., Zeleev R.M. 2017. [Diversity and variability of morphometric characteristics of mass species of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) The Volga-Kama reserve (VCHPS) and the city of Nizhnekamsk] // Current problems of biology and ecology (Materials of reports of the XXIV all-Russian youth scientific conference, Syktyvkar, 3–7 april 2017). Syktyvkar: Komi NC UrO RAN. P.72–74. [In Russian].
- Nespolo, R.F., Sepúlveda, R.D., Castaneda, L.E., Roff, D. 2011. Effects of shape variations on the energy metabolism of the sand cricket *Grillus firmus*: a geometric morphometric analysis // Biological Research. Vol.44. P.69–74.
- Pretorius E., Scholtz C.H. 2001. Geometric morphometrics and the analysis of higher taxa: A case study based on the metendosternite of the Scarabaeoidea (Coleoptera) // Biological Journal of the Linnean Society. Vol.74. No.1. P.35–50.
- Roff D. 1980. Optimizing development time in a seasonal environment: the «ups and downs» of clinal variation // Oecologia. Vol.45. P.202–208.
- Romero M.L., Rosetti N., Remis M.I. 2014. Morphometric variation affecting sexual size dimorphism in *Neopedies brunneri* (Orthoptera: Acrididae) // Annals of the Entomological Society of America. Vol.107. No.1. P.257–263.
- Sandland G.J., Minchella D.J. 2004. Life-history plasticity in hosts (*Lymnaea elodes*) exposed to differing resources and parasitism // Canadian Journal of Zoology Vol.82. P.1672–1677.
- Sasakawa K. 2016. Two new species of the ground beetle subgenus *Sadonebria* Ledoux & Roux, 2005 (Coleoptera, Carabidae, Nebria) from Japan and first description of larvae of the subgenus // ZooKeys. Vol.578. P.97–113.
- Sayakhova G.R., Sukhodolskaya R.A. 2017. [Body size variation in Ground Beetles at the polluted territories — preliminary results] // Current problems of Zoological science in Belarus (Collection of scientific articles of the XI Zoological international scientific and practical conference, Minsk, 1–3 November 2017). Minsk: A.N. Varaksin. P.410–415. [In Russian].
- Sharafееva G.R., Sukhodolskaya R.A. 2016. [Variability of dimensional characteristics of ground beetles in the agricultural landscape] // Bio-diagnostics of the state of natural and man-made systems (Materials of the XIV all-Russian scientific and practical conference with international participation, Kirov, 5–8 december 2016). Kirov: OOO «Raduga-PRESS». P.250–253. [In Russian].
- Sharova I.H. 1981. [Life forms of ground beetles] M.: Nauka. 293 p. [In Russian].
- Sukhodolskaya R.A. 2015. [Sexual dimorphism of ground beetles in the latitudinal gradient] // Principles and methods of biodiversity conservation (Materials of the VI all-Russian conference with international participation, Joshkar-Ola 11–14 march 2015). Joshkar-Ola. P.198–200. [In Russian].
- Sukhodolskaya R.A. 2017. [Variability in size and shape of the ground beetle *Carabus hortensis* L.] // Problems of population biology (Materials of the XII all-Russian population seminar in memory of N. V. Glotov (1939 2016), Joshkar-Ola, 11–14 april 2017). Joshkar-Ola: OOO IPF «STRING». P.222–224. [In Russian]
- Sukhodolskaya R.A., Ananina T.L. 2016. [Changeability of body size of *Rterostichus montanus* (Coleoptera, Carabidae) in high-altitude gradient] // Earth Charter — a practical tool for solving fundamental problems of sustainable development (Collection of materials of the international scientific and practical conference). Kazan': Tatarskoe Knizhnoe izd-vo. P.186–190. [In Russian].
- Sukhodolskaya R.A., Ananina T.L. 2017. Elevation Changes of Morphometric Traits Structure in *Pterostichus montanus* Motch. (Coleoptera, Carabidae) // Asian Journal of Biology. Vol.2. No.2. P.1–9.
- Sukhodolskaya R.A., Avtaeva T.A., Brigadireno V.V., Antsiferov A.L., Kushaliev Sh.A. 2018a. Tendencies of *Poecilus cupreus* morphometric alteration depending on habitation region // Advances in Engineering Research. Vol.177. International Symposium on Engineering and Earth Sciences (ISEES 2018). P.10–15.
- Sukhodolskaya R.A., Muhametnabiev T.R., Uhova N.L., Vorobyova I.G. 2018b. [Morphometric variability of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) in protected areas] // Problems of soil Zoology (Materials of the XVIII all-Russian meeting on soil Zoology, Moscow 22–26 oktober 2018). M.: KMK. P.194–195. [In Russian].
- Sukhodolskaya R.A., Gordienko T.A., Sayakhova G.R., Vavilov D.N. 2018c. [The body size variation in Ground Beetle *Harpalus rufipes* Deg. (Coleoptera, Carabidae) in disturbed and natural localities] // Urban ecosystems: problems and prospects of development (Proceedings of the VI international scientific and practical conference, Ishim, 16 march 2018). Ishim: IPI im. P.P. Ershova (filial) TjmgGU. P.170–173. [In Russian].
- Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. 2016. Body Size Variation of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Latitudinal Gradient // Periodicum Biologorum. Vol.118. No.3. P.273–280.

- Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. 2017a. Impact of environmental factors on the body shape variation and sexual shape dimorphism in *Carabus granulatus* L. (Coleoptera: Carabidae) // Zoological Systematics. Vol.42. No.1. P.71–89.
- Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. 2017b. Sexual dimorphism in size of the ground beetle *Carabus cancellatus* Ill. (Coleoptera, Carabidae) // Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Vol.1. No.21. P.49–64. [In Russian].
- Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A., Shamaev D.E. 2017. [Environmental factors impact on body size variation in Ground Beetle *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera, Carabidae)] // Principy ekologii. No.3. P. 118–131. [In Russian].
- Taravati S., Darvish J., Mirshamsi O. 2009. Geometric morphometric study of two species of the Psammophilous genus *Erodiontes* (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Lute desert, Central Iran // Iranian Journal of Animal Biosystematics, Vol.5, No.2. P.81–89.
- Ulanova N.G. 2007. [Mechanisms of vegetation succession of continuous felling in spruce forests of the southern taiga] // Aktual'nye problemy geobotaniki. III Vserossijskaja shkola-konferencija. Petrozavodsk: Karel'skij nauchnyj centr RAN. P.198–211. [In Russian].
- Xu H.X., Kubáň V., Volkovitsch M.G., Ge S.Q., Bai M., Yang X.K. 2013. Morphological variability and taxonomy of *Coraebus hastanus* Gory & Laporte de Castelnau, 1839 (Coleoptera: Buprestidae: Agrilinae: Coraebini: Coraebina) // Zootaxa. Vol.3682. No.1. P.178–190.

Поступила в редакцию 18.5.2020