

ЗООЛОГИЯ

УДК 574.34

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНОГО НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) И ЕГО ИЗМЕНЕНИЕ В УСЛОВИЯХ ВЫРУБКИ И ДАЛЬНЕЙШЕГО ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИЯ

А.Л. Анциферов

Музей природы Костромской области, Кострома

В работе рассматривается динамика экологической структуры населения жуужелиц при переходе от одного местообитания к другому в контексте резких экологических нарушений при лесозаготовке и дальнейшего лесовозобновления по градиенту давности вырубки. Выявлены закономерности, моделирующие процесс формирования сообщества жуужелиц в условиях ранней стадии вторичной сукцессии на обнаженном участке леса и дальнейших тенденций с использованием наиболее простых показателей разнообразия, распределения обилий видов и меры доминирования.

Ключевые слова: *лесной биотоп, вырубка, лесовозобновление, жуужелицы, видовое богатство, обилие, экологический состав, переформирование.*

Введение. Одним из наилучших примеров, иллюстрирующих степень изменения компонентов видового разнообразия и обилия, являются антропогенные нарушения, в частности такого рода, как сплошное сведение древостоя при лесозаготовках. Проблема массовой вырубки леса и ее влияния на структуру экосистем особенно остро стоит для регионов с промышленным запасом лесных ресурсов и, как следствие, развивающимся приоритетом лесозаготовительной отрасли. По этой причине изучение структуры экологического разнообразия и закономерностей его трансформации при лесных рубках и последующих процессах вторичной сукцессии видится, несомненно, актуальным и значимым.

Оценка разнообразия наиболее информативна и легка для интерпретации, когда применяется к четко ограниченным и строго определенным таксономическим категориям. В данном случае в качестве модельной группы выбрано семейство жуков-жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). Жуужелицы являются наиболее удобным объектом для изучения процессов формирования сообществ и реструктуризации в экосистемах под влиянием антропогенных и

естественных причин, так как они многочисленны, повсеместно распространены, легко отлавливаются и учитываются и, что особо важно, чувствительны к разным по характеру экологическим нарушениям.

Цель данной работы состоит в оценке динамики экологического разнообразия, включающего компоненты видового богатства и численности населения жуужелиц, а так же их зоогеографической, экологической и фенологической структуры при переходе от одного местообитания к другому в контексте резких экологических нарушений при вырубке древостоя и дальнейшего лесовозобновления по градиенту давности вырубки.

Материал и методика. Сбор фактологического материала производился с 30 апреля по 30 сентября 2014 года в окрестностях д. Лазарево Судиславского района Костромской области. В качестве объекта исследований был выбран лесной биотоп с двумя прилегающими сплошными вырубками возрастов до 1 года и 4-х лет. Такое расположение разновозрастных вырубок по отношению друг к другу и исходному участку дает возможность вполне достоверно изучить смену разных стадий вторичной сукцессии одного и того же биотопа в один полевой сезон. Выбранный лесной массив характерен для южно-таежной зоны, к которой относится большая часть территории Костромской области.

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

Сплошная вырубка возрастом менее 1 года (далее, однолетняя вырубка) примыкает к исходному участку леса. Лесозаготовка на данном участке завершена в зимний период того же года в котором производились настоящие учеты жуужелиц. В травостое преобладает щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas* Schott.), чертополох курчавый (*Carduus crispus* L.), пикульник (*Caleopsis speciosa* Mill.) и некоторые

злаковые: пырей ползучий (*Triticum repens* L.), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* Rotch.), мятлик (*Poa trivialis* L.) и др. Поверхность территории вырубке неровная, подстилка сохранилась частично, почва приобрела более сухой и плотный характер.

Вырубка 4-летнего возраста (далее 4-летняя вырубка) примыкает к однолетней вырубке и исходному участку леса. Данная площадка отличается густым возобновлением осины, березы и ольхи серой (*Alnus incana* L.). В среднем ярусе господствует малина (*Rubus idaeus* L.). В травостое отмечена высокая плотность кипрея узколистного (*Epilobium angustifolium* L.) и злаков. Давность рубки определялась по возрасту поросли от пня березы (Мелехов и др., 1965).

Для определения видового состава и динамической плотности популяций жуужелиц был использован метод почвенных ловушек. Благодаря этому методу можно получить наиболее полное представление о видовом составе и численности почвенных жуков исследуемых биотопов. В качестве фиксирующей жидкости применялся раствор поваренной соли близкий к насыщенному. Ловушки устанавливались в каждом биотопе леса и вырубках равномерно в линейные трансекты по 15 шт. Расстояние между ловушками в пределах одной трансекты составляло около 10 м. За единицу выборки принималась совокупность материала из ловушек каждой трансекты участка леса и каждой вырубки, взятая одновременно. Собираемый материал каждой трансекты суммировался. Выборки производились одновременно со всех трансект в среднем через каждые 10 суток. Всего за сезон исследований было сделано по 12 выборок в каждом типе площадок.

В анализе видового богатства использован наиболее простой – индекс разнообразия Маргалефа (DMg):

$$DMg = (S-1)/LnN,$$

где S – число выявленных видов, N – общее число особей всех S видов. Данный показатель учитывает как число видов, так их относительное обилие, что делает ее наиболее реальной основой для изучения видового разнообразия (Мэгарран, 1992).

В качестве меры доминирования использованы показатели, основанные на относительном обилии видов, учитывающие одновременно и выровненность и видовое богатство – индекс Симпсона (D) (Simpson, 1949):

$$D = \sum p_i^2,$$

где p_i – доля особей i-го вида, а также индекс Бергера-Паркера (d) (Berger, Parker, 1970):

$$d = N_{max}/N,$$

где N_{max} – число особей самого обильного вида.

Классификация жуужелиц по обилию проводилась по системе О. Ренконена (Renkonen, 1938). Виды, доля которых превышает 5% от общего сбора в отдельном биотопе, составляют группу доминантов; находится в пределах 2-5% - группу субдоминантов; составляет менее 2% - группу редких. Данная шкала наиболее объективна в оценке соотношения видов в биотопе и отмечает ее широкое применение отечественными исследователями (Грюнталь, 2008).

Определение биотопического преферендума видов производилось с использованием данных С.Ю. Грюнталя (2008), разделение видов на группы жизненных форм имаго проведено согласно системе, разработанной И.Х. Шаровой (1981). Определение жуужелиц осуществлялось по таблицам О.Л. Крыжановского (1986) и А.Ю. Исаева (2002).

В общей сложности за период исследований на указанных участках отловлено и учтено 5739 особей жуужелиц 48 видов 20 родов. В исходном лесу отмечено 2849 особей 28 видов, на однолетней вырубке – 1679 особей 41 вида, на 4-летней вырубке – 1211 особей 36 видов.

Структура фауны и населения жуужелиц исходного участка леса. Характеристика видового состава исходного участка леса (видовое богатство, обилие и доля за весь сезон) приведена в таблице 1. Общий список видового состава жуужелиц исследованного лесного массива представлен 28 видами 16 родов. Среди них, по анализу фауны, на первом месте находятся транспалеарктические виды (42,9%), что отличается от данных при анализе населения (преобладают европейско-сибирские – 51,2%).

Видовое богатство жуужелиц исходного участка леса по индексу Маргалефа (DMg) составляет 3,4.

По суммарному обилию особей (за весь период исследований) в нем преобладают: *Trechus secalis* Pz. – 1424 экз., что составляет 50,0% от общей массы жуужелиц лесного биотопа, *Pterostichus oblongopunctatus* F. – 589 экз. (20,7%), *Carabus nemoralis* Mull. – 297 экз. (10,4%) и *Pterostichus niger* Schaller. – 249 экз. (8,7%). По классификации О. Ренконена эти виды отнесены к категории доминантов, так как доля каждого из них превышает 5% от общей массы. Суммарная доля доминантных видов жуужелиц в лесу составила 89,8% от общей массы жуужелиц при достаточно малом количестве видов (4), представляющих эту группу. В число субдоминантов лесного участка вошел единственный вид – *Platynus assimilis* Pk., доля которого составила 3,7% от общего числа жуужелиц. Расчет меры доминирования в сообществе жуужелиц исходного участка леса по индексу Симпсона (D) и Бергера-Паркера (d) показывает степень выровненности видового состава в значениях 3,2 и 2 соответственно.

Таблица 1

Видовое богатство, обилие и доля жужелиц в исходном участке леса

	Исходный участок леса		Однолетняя вырубка		4-летняя вырубка	
	Вид	Доля, %	Вид	Доля, %	Вид	Доля, %
Доминанты	<i>Trechus secalis</i> Pz.	50,0	<i>Trechus secalis</i> Pz.	26,1	<i>Trechus secalis</i> Pz.	49,1
	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	20,7	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	18,6	<i>Poecilus versicolor</i> Sturm.	11,6
	<i>Carabus nemoralis</i> Mull.	10,4	<i>Pterostichus niger</i> Schall.	12,4	<i>Pterostichus niger</i> Schall.	6,4
	<i>Pterostichus niger</i> Schall.	8,7	<i>Poecilus versicolor</i> Sturm.	6,4	<i>Pterostichus strenuus</i> Pz.	6,2
			<i>Poecilus cupreus</i> L.	5,7		
			<i>Carabus nemoralis</i> Mull.	5,4		
Субдоми нанты	<i>Platynus assimilis</i> Pk.	3,7	<i>Carabus granulatus</i> L.	4,7	<i>Amara aenea</i> Deg.	3,9
			<i>Pterostichus strenuus</i> Pz.	2,4	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	3,5
			<i>P. melanarius</i> Ill.	2,0	<i>P. melanarius</i> Ill.	2,8
					<i>Carabus granulatus</i> L.	2,2
Редкие	23 вида	8,2	31 вид	16,0	30 видов	17,1
Видовое богатство	28		41		36	
Обилие, экз.	2849		1679		1211	

Характер видового состава жужелиц данного биотопа сопоставим с аналогичным типом леса (ельником сложным с преобладанием хвойных пород), обследованным ранее (в 2005 году) в той же географической местности (Анциферов, Смирнов, 2010). Особое различие заключается в высоком значении доли *Carabus nemoralis* Mull. на участке ельника 2014 года – 20,7%, тогда как в ельнике сложном 2005 года этот вид редок (0,2%). Так как *Carabus nemoralis* является чутким индикатором, увеличивающим свою численность с ростом фактора рекреации (Грюнталь, Бутовский, 1997; Грюнталь, 2008), это характеризует исследуемый участок леса как территорию с повышенной рекреационной нагрузкой.

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

Таблица 2

Состав и обилие группировок жужелиц по биотопическому преферендуму в исходном участке леса, однолетней и 4-летней вырубках

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

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

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

В комплексе жизненных форм имаго жужелиц исходного участка леса отмечено абсолютное господство зоофагов (99,4%), что является характерной чертой населения лесов подзоны южной тайги таежной зоны (Грюнталь, 2008). Преобладают представители трех групп: подстилочные стратобионты, подстилично-почвенные стратобионты и эпигеобионты ходящие (табл. 3). Среди первых наиболее обилен *Trechus secalis* Pz., (50,0%) и он же единственный доминант. В составе подстилично-почвенных стратобионтов доминируют *Pterostichus oblongopunctatus* F. (20,7%) и *Pterostichus niger* Schall. (8,7%), а эпигеобионтов ходящих крупных – только *Carabus nemoralis* Mull. (10,4%).

Таблица 3

Структура комплекса жизненных форм жужелиц исходного участка леса

Жизненные формы	Доля, %		
	Исходный участок	1-летняя вырубка	4-летняя вырубка
Зоофаги	99,4	95,9	93,2
в том числе:			
подстилочные стратобионты	53,8	31,7	60,8
подстильно-почвенные стратобионты	30,0	33,6	12,9
поверхностно-подстилочные стратобионты	4,0	17,2	14,9
эпигеобионты ходящие крупные	11,6	12,3	3,8
эпигеобионты летающие	-	0,7	0,1
геобионты роющие	-	-	0,7
Миксофитофаги	0,6	4,1	6,8
в том числе:			
геохортобионты гарпалоидные	0,5	2,3	1,6
стратохортобионты	0,04	0,4	1,1
стратобионты скважники	0,04	1,4	4,3

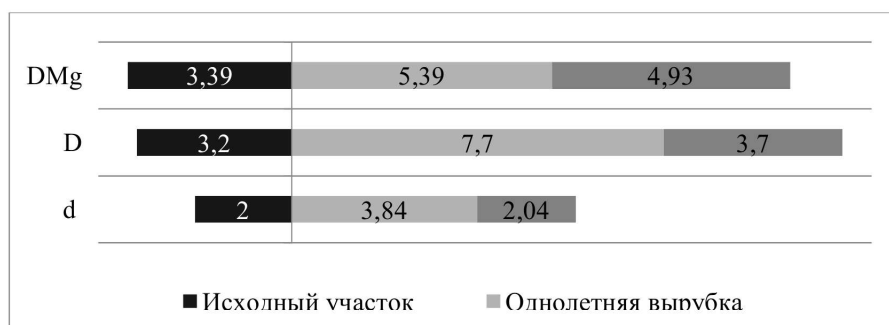
Таким образом, анализ населения жужелиц характеризует исходный участка леса (ельник сложный), как биотоп с преобладанием широко распространенных лесных зоофагов с летне-осенним размножением, населяющие преимущественно подстилку (подстилочные стратобионты) и верхние горизонты почвы (подстильно-почвенные стратобионты).

Структура фауны и населения жужелиц однолетней вырубке в сравнении с исходным участком леса. Анализ структуры сообщества жужелиц показывает резкую смену фауны и населения в первом же году существования вырубке. Число видов на однолетней вырубке не падает, а напротив, увеличивается с 28 до 41 вида 18 родов. Суммарное обилие жужелиц при этом снизилось с 2849 до 1679 особей. Среди них большинство видов (34,1%) относятся к европейско-сибирскому типу ареала, тогда как в отношении населения европейско-сибирские виды уступают транспалеарктическим, хотя и незначительно – 39,0 и 40,3% соответственно. Снижение обилия европейско-сибирских видов на вырубке в первый год обусловлено, прежде всего, значительным сокращением численности *Trechus secalis* Pz. с 1424 до 439 особи (с 50 до 21,1% соответственно). Однако данный вид по-прежнему возглавляет перечень доминирующих видов наряду с *Pterostichus oblongopunctatus* F. (18,6%), *Pterostichus niger* Schall. (12,4%), *Carabus nemoralis* Mull. (5,4%) но с дополнением новых видов-вселенцев: *Poecilus versicolor* Sturm. (6,4%) и *Poecilus cupreus* L. (5,7%). Доминирующий в лесном участке *Carabus nemoralis* Mull. и субдоминант *Platynus assimilis* Pk. утрачивают свою

значимость на вырубке первого года. Общая доля доминантных видов однолетней вырубки снизилась по отношению к исходному участку (89,8%) до 74,6%. Комплекс субдоминантов на данной вырубке формируют *Carabus granulatus* L. (4,7%), *Pterostichus strenuus* Pz. (2,4%) и *P. melanarius* Ill. (2,0%), их общее обилие составляет 9,1% от всей численности (табл. 1).

По индексу разнообразия Маргалефа (DMg) показатель видового богатства жуужелиц увеличился с 3,4 в исходном участке до 5,39 на вырубке в первый год. Уровень неоднородности видового состава по индексам Симпсона (D) и Бергера-Паркера (d), описывающих распределение обилий видов, возрос до значений 7,7 и 3,84 соответственно (рис. 1).

Данные показатели отражают характер изменений в структуре лесного населения жуужелиц. Очевидно, что следствием сплошной вырубки древостоя в первый год является увеличение разнообразия сообщества, выражающееся в росте видового богатства в сочетании с фактором выровненности, т.е. равномерности распределения обилий видов этого семейства. Высокая выровненность, когда обилие видов равное или почти равное, условно считается эквивалентной высокому разнообразию (Мэгарран, 1992).

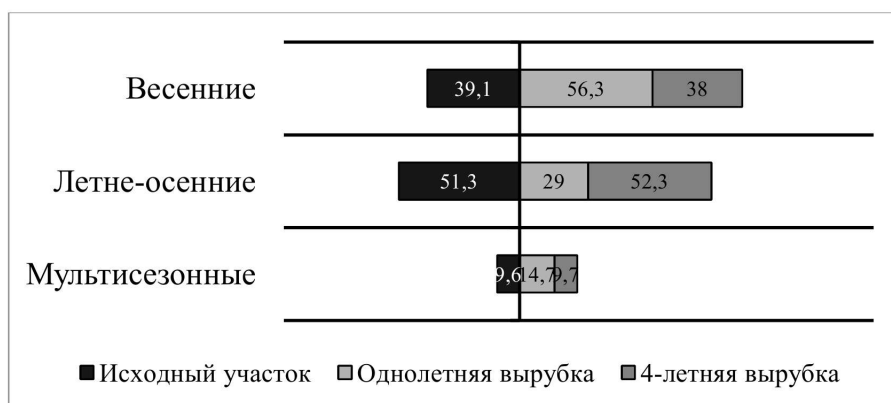


Р и с. 1. Изменение значений индексов Маргалефа (DMg), Симпсона (D) и Бергера-Паркера (d) от исходного участка леса к вырубкам по градиенту их давности

Резкое изменение среды обитания для тенелюбивых лесных видов жуужелиц на вырубке приводит к заметному снижению их значимости в отношении остальных групп преферендума. Процентная доля характерных лесных видов на однолетней вырубке по-прежнему высока, но снизилась по отношению к исходному участку (95,6%) и составила 73,4% от остального населения жуужелиц (табл. 3). Число видов, составляющих эту группу, изменяется не значительно, но резко уменьшаются в обилии фоновые жуужелицы, такие как *Trechus secalis* Pz., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *Carabus nemoralis* Mull., *Platynus*

assimilis Pk. Одновременно на вырубке существенно возросло значение лугово-полевых жужелиц, обилие которых составило 16,4% в составе 9 видов. В массе появляются новые виды-вселенцы: *Poecilus versicolor* Sturm. (6,4%), *P. cupreus* L. (5,7%), *Bembidion assimile* Gyll. (1,8%). Среди мигрантов однолетней вырубки отмечены, в том числе 4 вида луговых жужелиц: *Agonum sexpunctatum* L., *A. gracile* Sturm., *Amara familiaris* Duft. и *A. eurynota* Pz., в общей сложности, составляющие 1,8%. Нарастает в численности и группа эврибионтов – их доля увеличилась с 0,7% в исходном участке до 4,2% на месте вырубки. Значение лесоболотных видов выросло с 2,3 до 3,3%.

В обилии фенологических групп для фауны жужелиц однолетней вырубки характерно господство весенних видов по отношению к исходному участку леса – 56,3% и 39,1% соответственно. Тогда как летне-осенние виды, преобладавшие в лесном массиве, резко снизили свою значимость на вырубке – с 51,3% до 29,0% (рис.2). Такое изменение обусловлено существенным снижением численности *Trechus secalis* Pz., обилие которого составляет основу всего комплекса летне-осенних жужелиц. В группе жужелиц с весенним типом размножения доминирует *Pterostichus oblongopunctatus* F. (18,6%), хотя и с меньшей численностью по отношению к исходному лесу.



Р и с . 2. Изменение обилия (в %) фенологических групп жужелиц от исходного участка леса к однолетней вырубке

Высоких значений достигают так же и весенние виды жужелиц – вселенцев однолетней вырубки, такие как *Poecilus versicolor* Sturm. (6,4%) и *P. cupreus* L. (5,7%). В связи с этим, можно предположить, что изменение почвенно-растительных и микроклиматических условий в первый год после вырубки влияет на формирование фенологического состава фауны и населения жужелиц, в результате которого участок вырубки в первый год более привлекателен для весенних фенологических групп и в меньшей степени летне-осенних.

В комплексе жизненных форм имаго жуужелиц на однолетней вырубке продолжает господствовать класс зоофагов – 95,9% (табл. 3), состав которого пополняется группой эпигеобионтов летающих (0,7%), представленных одним видом – *Cicindela campestris* L. В общем составе групп жизненных форм жуужелиц сплошная лесосека привела к характерным изменениям. Существенно снизилась доля видов, населяющих преимущественно подстилку (подстилочных стратобионтов), что, безусловно, является показателем степени нарушения лесного подстилочного горизонта в процессе лесозаготовки. Виды, населяющие верхние горизонты почвы (подстильно-почвенные стратобионты) большой чувствительности к вырубке не проявили, и их население составляет здесь большинство – 33,6%. Поверхностно-подстилочные стратобионты напротив, отреагировали резким ростом обилия – с 4,0% в исходном участке до 17,2% на вырубке. Среди них наиболее значимы, *Poecilus versicolor* Sturm. (6,4%) и *P. cupreus* L. (5,7%), *Bembidion assimile* Gyll. На численность крупных ходящих эпигеобионтов, к которым относятся *Carabus nemoralis* Mull, *C. granulatus* L., *C. cancellatus* Ill. и др., вырубка леса так же, заметного воздействия не оказала.

Более благоприятно в условиях однолетней вырубки чувствуют себя представители класса миксофитофагов, включающие фитофагов со смешанным питанием. Общая доля их группового состава возросла с 0,6 до 4,1% от всего сообщества жуужелиц. Из них геохортобионты гарпалоидные (преимущественно *Harpalus laevipes* Zett.) представляют большинство – 2,3%.

В итоге необходимо отметить, что формирующееся в первый год на территории вырубки сообщество жуужелиц преимущественно состоит из широко распространенных лесных зоофагов, обитающих в верхних горизонтах почвы (подстильно-почвенные стратобионты), размножающиеся главным образом весной.

Резкая смена населения жуужелиц в первом году, быстрое и массовое появление лугово-полевых *Poecilus versicolor* Sturm., *P. cupreus* L. и других связано, несомненно, с миграцией, которая совершается частично путем перелета (*Bembidion*, *Amara*). Базой для существования для таких видов и многих других более тепло- и светолюбивых жуужелиц является связь с культурными землями, а так же рассеянные в самих ельниках разреженные участки – редины, гари, окна в пологе и другие, более давние лесосеки, в данном случае – примыкающая 4-летняя вырубка.

Структура фауны и населения жуужелиц 4-летней вырубки в сравнении с участком однолетней. К периоду четырехлетней давности на вырубке происходит смена растительных условий, характерная для процесса заболачивания, сопровождающаяся

формированием густого травостоя с преобладанием кипрея и примесью осоки, свето- и влаголюбивых пород кустарников и деревьев. В свою очередь происходит и трансформация сообщества герпетобионтной мезофауны, отражающаяся на признаках, составляющих ее экологическое разнообразие.

В целом, по истечению 4-летнего периода видовое богатство жужелиц на вырубке снизилось с 41 до 36 видов 16 родов. Общее обилие при этом продолжает снижаться, и по отношению к однолетней вырубке уменьшилось с 1679 до 1211 особи (табл. 1). Среди них как по фауне, так и по населению доминируют виды с европейско-сибирским ареалом – 33,3% и 67,8% соответственно. Подобное колебание величин обилия европейско-сибирских видов от исходного участка к однолетней и далее к 4-летней вырубке соотносится с перепадами обилия в основном одного из представителей данной зоогеографической группы – *Trechus secalis* Pz. При этом независимо от изменения своей численности на разных площадках, данный вид остается преобладающим.

В отношении остального доминантно-субдоминантного комплекса жужелиц участка 4-летней вырубки следует отметить характерную реструктуризацию. В частности, лесной вид *Pterostichus oblongopunctatus* F. сократив численность с 18,6% до 3,5%, перешел в категорию субдоминантов. Его место занял лугово-полевой *Poecilus versicolor* Sturm., доля которого возросла с 6,4% до 11,6%. Лесоболотный *Pterostichus strenuus* Pz. из разряда субдоминантов (2,4%) поднялся до уровня доминантов, увеличив свою значимость до 6,4%. В свою очередь, к числу субдоминантов 4-летней вырубки присоединился лугово-полевой вид *Amara aenea* Deg. (3,9%).

Четырехлетние изменения экологического разнообразия на лесной вырубке отражено в расчетах показателей Маргалефа (DMg), Симпсона (D) и Бергера-Паркера (d). На рисунке 1 отражено снижение параметров, включающих соотношение видового богатства, обилия и степени выровненности обилий на 4-летней вырубке по отношению к однолетней. При этом видовое богатство (DMg) уменьшилось не столь явно – с 5,39 до 4,93, тогда как уровень выровненности обилий по Симпсону (D) и Бергеру-Паркеру (d) сократился практически в два раза. Причина подобной динамики объясняется вышеизложенным сопоставлением доминантной структуры двух разновозрастных вырубок, где отмечается резкое колебание обилия *Trechus secalis* Pz., влияющее и на динамику рассматриваемых показателей.

Структура экологических групп по преферентуму на 4-летней вырубке отличается от таковой на однолетней лесосеке. Отмечается продолжение тенденции снижения доли лесных видов (с 73,4 до 65,7%) и увеличения значимости лесоболотных, лугово-полевых и

полевых (табл. 2). При этом основной фон во всем сообществе жуужелиц по-прежнему сохраняют лесные виды.

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

Спектр жизненных форм жуужелиц 4-летней вырубкки характеризуется наибольшим разнообразием – 9 групп, что по отношению к исходному участку и однолетней вырубкки больше на 2 и 1 соответственно (табл. 3). Отмечено появление еще и группы геобионтов роющих в лице единственного представителя – *Clivina fossor* L. За счет вышеуказанного роста обилия *Trechus secalis* Pz. общая доля подстилочных стратобионтов увеличилась 31,7 до 60,8% от остального состава. Одновременно произошло заметное, в той или иной степени сокращение всех остальных групп класса зоофагов. Наиболее значительно это проявилось у группы стратобионтов подстилочно-почвенных, прежде всего за счет таких видов как *Poecilus cupreus* L., *Bembidion assimile* Gyll., *Agonum sexpunctatum* L., сокративших свою численность. Кроме того присутствие *Platynus assimilis* Pk., на исходном участке и на однолетней вырубкки было значительным (3,7 и 1,0% соответственно), но на 4-летней вырубкки уже не отмечено вовсе. В общем обилии класса миксофитофагов видна тенденция роста значимости по градиенту давности вырубкки (табл. 3). Их доля увеличилась с 4,1% на однолетней вырубкки до 6,8% на 4-летней, что характеризует их как показателей меняющихся растительных условий на вырубкки. Среди наиболее характерных индикаторов стоит выделить *Harpalus rufipes* Deg. и *Amara aenea* Deg., отвечающих на данные изменения увеличением доли присутствия.

Таким образом, по структуре населения жуужелиц, к четвертому году давности территория вырубкки характеризуется как биотоп с преобладанием широко распространенных лесных зоофагов с летне-осенним размножением, населяющих преимущественно подстилку (подстилочные стратобионты).

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

условий микроклимата. Видовое разнообразие и выровненность обилий жужелиц на свежей вырубке значительно больше, чем в исходном лесу, что положительно сказывается на экологической устойчивости сообщества. Это может быть объяснено тем, что территория вырубки активно заселяется из соседних биотопов. В пользу этого утверждения говорит тот факт, что многие жужелицы, обитающие в лесу и на вырубке, имеют высокую численность. Наличие на однолетней вырубке видов жужелиц, не встречающихся в исходном участке леса, говорит о том, что прилегающий лес – не единственный биотоп, из которого идет заселение вырубки жуками. В ближайшие годы показатели экологического разнообразия вырубки начинают снижаться, о чем свидетельствуют данные по 4-летней вырубке.

Однако этим влияние условий вырубки на переформирование сообщества жужелиц не ограничивается. Микроклимат вырубки первого года сказывается на соотношении фенологических групп. Ее территория, при этом, становится более благоприятной для видов с весенним сроком размножения, в отличие от исходного лесного биотопа, где преобладают летне-осенние жуки. Характерно, что к 4-летнему возрасту соотношение этих типов размножения изменяется в сторону, более близкую к исходному состоянию. Топическое влияние леса на однолетнюю вырубку остается высоким на протяжении всего четырехлетнего периода лесовозобновления. Характерные лесные виды жужелиц сохраняют господство как на однолетней, так и на 4-летней вырубках. Однако имеет место тенденция нарастания значимости лесоболотных, лугово-полевых и полевых видов жужелиц.

Фоновым классом жизненных форм на трех сопоставляемых биотопах являются хищники, но по градиенту давности вырубки увеличивается доля миксофитофагов. В ходе данных исследований выявлен комплекс видов жужелиц, специфически реагирующих на определенные факторы изменяющихся экологических условий в ходе лесовозобновления, что подтверждает их высокое биоиндикационное значение.

Список литературы

- Арнольди К.В., Матвеев В.А.* 1973. Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука. С. 131-143.
- Анциферов А.Л., Смирнов И.В.* 2010. Видовой состав жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесного массива Костромской области: структура фауны леса и участка вырубки // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. Вып. 27, № 23. С. 34-45.
- Грюнталь С.Ю.* 1983. Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах подзоны широколиственно-еловых лесов // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука. С. 85-99.

- Грюнталь С.Ю. 2008. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской равнины. М.: Галлея-Принт. 463 с.
- Грюнталь С.Ю., Бутовский Р.О. 1997. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как индикаторы рекреационного воздействия на лесные экосистемы // Энтомологическое обозрение. Т. 76. № 3. С. 547-554.
- Еремин П.К. 1986. Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) девственных еловых лесов южной тайги // Кологривский лес. М.: Наука. С. 110-115.
- Мелехов И.С., Корконосова Л.И., Чертовской В.Г. 1965. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М.: Наука. 172 с.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 161 с.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц. 1981. М.: Наука. 293 с.
- Berger W.H., Parker F.L. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. Science, 168. 1345-1347.
- Clements F.E. 1916. Plant Succession: An Analysis of Vegetation. Washington D.C.: Carnegie Institution of Washington. 512 p.
- Renkonen O. 1938. Statisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. Bd. 6. 231 s.
- Simpson E.N. 1949. Measurement of diversity // Nature. V. 163. 688 p.

ECOLOGICAL DIVERSITY OF FOREST POPULATIONS OF GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) AND ITS CHANGE UNDER LOGGING AND REFORESTATION

A.L. Antsiferov

Nature Museum of the Kostroma Region, Kostroma

We discuss the dynamics of the ecological structure of the beetle population during the transition from one habitat to another in the context of sharp ecological disturbances during logging and further reforestation. By using the simplest indicators of diversity, the distribution of species and the measure of dominance we revealed the certain trends modelling the formation of the beetle community in the conditions of the early stage of secondary succession on the exposed forest area and following successive communities.

Key words: forest habitat, logging, reforestation, beetles, species richness, abundance, ecological composition, reformation.

Об авторах:

АНЦИФЕРОВ Анатолий Леонидович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ОГБУК «Музей природы Костромской области», 156000, Кострома, ул. Молочная гора, 3, e-mail: ancifer.ost@yandex.ru

Анциферов А.Л. Экологическое разнообразие лесного населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) и его изменение в условиях вырубки и дальнейшего лесовозобновления / А.Л. Анциферов // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2017. № 1. С. 86-99.