

## Сообщество жужелиц (Coleoptera, Carabidae) вторичных темнохвойных лесов Костромского Заволжья в сравнении с данными по коренным ельникам

### 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

А.Л. 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:** жужелицы, Carabidae, вторичные леса, коренные леса, доминантный состав, биоцено-  
тическое сходство, сезонная динамика.

**Key words:** ground beetles, Carabidae, secondary forests, indigenous forests, dominant composition, biocenotic  
similarity, seasonal dynamics.

**Резюме.** В работе рассмотрены особенности структуры фауны и экологического состава жуков семейства жужелиц, населяющих вторичные темнохвойные леса Костромского Заволжья. Изменения в структуре фауны жужелиц, вызванные антропогенными воздействиями, изучены путём сопоставления сообществ вторичных лесных биогеоценозов и близких по типологии девственных лесов. В работе рассмотрено 7 разных типов вторичных лесов, один лес, производный от вторичного ельника, и 6 девственных еловых лесов. Периодический отлов жужелиц производился почвенными ловушками в летние сезоны с 2000 по 2015 годы. Во вторичных еловых лесах отловлен 51 вид жужелиц, принадлежащих к 25 родам, тогда как в ненарушенных ельниках зарегистрировано 34 вида жуков, принадлежащих к 20 родам. Общими для рассматриваемых сообществ являются 23 вида. В работе продемонстрированы отличия в доминантном составе сообществ жужелиц и изменения в активности жуков в течение летнего сезона. Низкие значения индекса биоцено-  
тического сходства отражают гетерогенность исследованных сообществ жужелиц.

**Abstract.** The details of structure and ecological distribution of communities of ground beetles (Carabidae) inhabiting secondary conifer forests of Kostromskoye Zavolzhie in Russia are studied. Changes in the structure of the ground beetle fauna caused by anthropogenic factors were compared with communities inhabiting secondary forest ecosystems or similar native forests. Changes in community structure caused by anthropogenic influence are investigated on the basis of a comparison with beetle associations of secondary and aborigine forests. Seven different types of secondary forests are considered: one from a secondary spruce forest and 6 from native spruce forests. Ground beetles were caught by soil traps during the summer seasons of 2000–2015. In the secondary spruce forests 51 species of ground beetles belonging to 25 genera were caught, while only 34 species belonging to 20 genera were trapped in native forests; 23 species were recognized as being standard residents of the

studied beetle communities. The differences in the dominant composition of ground beetle communities and changes in beetle activity during the summer seasons are demonstrated. Low values for the index of biocenotic similarity reflect the heterogeneity of the studied communities of ground beetles.

### Введение

В настоящее время большая часть территории Костромского Заволжья занята производными хвойно-мелколиственными лесами и сельскохозяйственными угодьями [Kostroma Transvolga..., 2001]. Однако основное внимание в исследованиях почвообитающей мезофауны и отдельно жуков-жужелиц до настоящего времени уделялось девственным и слабонарушенным ельникам восточных (Кологривский и Мантуровский) районов Костромской области ввиду их исключительной научной ценности [Rivkin, 1984; Eguomin, 1986, 1989].

В рамках изучения динамики населения жужелиц в ходе растительной сукцессии исследовался видовой состав, численность и экологическая структура жужелиц коренных еловых лесов на территории Костромской таёжной станции ИПЭЭ им. А.Н. Северцева и в прилегающих лесничествах [Eguomin, 1989]. Характер населения жужелиц изучался и в другом девственном еловом массиве, который в настоящее время относится к территории природного заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына [Eguomin, 1986, 1989]. Вопрос преобразования лесного сообщества жужелиц под действием антропогенной модификации коренных насаждений на территории Костромского Заволжья остаётся мало изученным. В связи с этим, целью данной работы стало изучение видового состава, населе-

ния и экологической структуры жуков-жужелиц темнохвойных лесов вторичного происхождения (условно-коренных) и сравнение с ранее опубликованными аналогичными данными по группе ненарушенных коренных еловых лесов восточной части региона.

## Материалы и методика

Весь набор избранных для работы местообитаний включает 8 участков лесных массивов, в которые вошли 7 типов еловых лесов возрастом 80–100 лет (ельники: черничный, травяно-черничный, кисличные — 1 и 2, разнотравно-кисличный, кислично-щитовниковый и кислично-разнотравный) и один, производный от ельника кисличного-2, березняк кислично-разнотравный. Рабочий полигон исследований расположен в границах Верхневолжской физико-географической провинции [Physicogeographical regionalization..., 1963], в Костромском и Судиславском районах Костромской области (рис. 1).

Отлов и учёт жужелиц производился в летние сезоны с 2000 по 2015 годы (начиная с 1 декады мая и заканчивая III декадой сентября) стандартным методом почвенных ловушек [Golub et al., 2012]. Ловушки устанавливались под пологом лесных массивов в ломаную линию по 10–15 шт. В качестве фиксирующей жидкости в ловушках использовался 4 % раствор формалина либо раствор NaCl, близкий к насыщенному. Выборка производилась в среднем

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

В качестве референсных коренных ельников использованы биогеоценозы девственных темнохвойных лесов по данным П.К. Ерёмкина [Eryomin, 1986, 1989]. По условиям методики сборов и обработки эти материалы пригодны для сопоставления с данными настоящей работы.

Физико-географическое местоположение эталонных коренных ельников соответствует провинции Северных Увалов (Кологривский район) и Ветлужско-Унженской (Мантуровский район) провинции (рис. 1). Они представляют собой группу лесных биогеоценозов, в которых никогда не было рубок и не обнаружено следов лесных пожаров, и могут служить идеальным модельным объектом в качестве эталона ненарушенных лесов [Eryomin, 1986; Rysin, Savelieva, 2002]. Данные урочища представлены шестью типами ельников: майниковый, кислично-щитовниковый, черничный, сфагново-хвощёвый, торфяно-болотный и ельник молодой с осинкой.

Зоогеографическая характеристика и тип биотопического предпочтения предложены с учётом сведений, приведённых В.Ф. Феоктистовым [Feoktistov, 1979], П.К. Ерёмкиным [Eryomin, 1986], В.А. Матвеевым и И.В. Матвеевым [Matveev, Matveev, 2006], С.Ю. Грюнталем [Gryuntal, 2008]. Выделение доминантных видов осуществлялось по системе О. Ренконена [Renkonen, 1938].

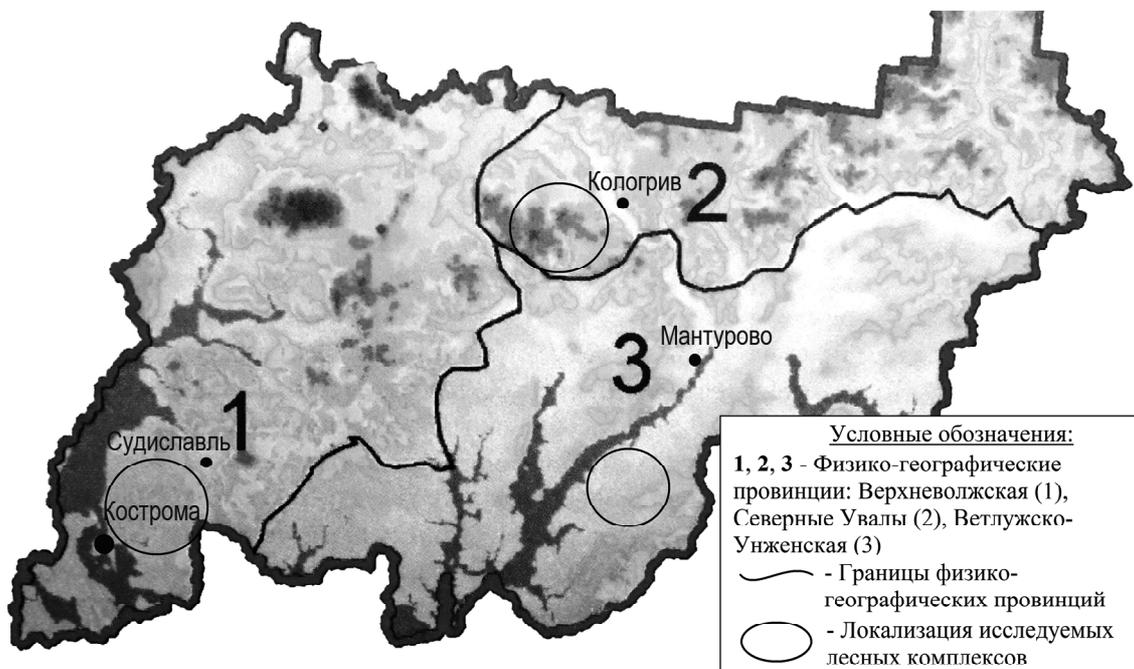


Рис. 1. Расположение исследуемых комплексов вторичных (1) и коренных темнохвойных лесов (2, 3) в Костромском Заволжье. Для изображения использована схема А.В. Хорошева и др. [Horoshev et al., 2013].

Fig. 1. Location of investigated of the complex of secondary (1) and indigenous dark conifer forests (2, 3) in Kostroma Transvolga. For images been used the scheme A. Horoshev et al. [2013].

В сравнительном анализе группировок жужелиц каждого типа леса использован коэффициент биоценологического сходства ( $K_n$ ), вычисляемый по формуле 1, предложенной Ю.И. Черновым [Chernov, 1975].

$$(1) K_n = K_n \cdot K_\phi,$$

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

$$(2) K_n = \Sigma C_{min} \cdot 100/a + v - \Sigma C_{min},$$

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

$K_\phi$  — коэффициент фаунистического сходства, рассчитываемый по формуле Жаккара (3):

$$(3) K_\phi = C/A + B - C,$$

где  $C$  — число видов, общих для двух сравниваемых биотопов,  $A$  — число видов в первом биотопе,  $B$  — число видов во втором биотопе. В его вычислениях используются данные как видового богатства сравниваемых территорий, так и показатель обилия.

Статистическая обработка данных, кластерный анализ и бутстрепинг [Shitikov, Rosenberg, 2013] произведены в статистической программной среде «R» с использованием пакета «rvcust», а также в программе «Statistica 6».

## Результаты и обсуждение

**Фауна и население жужелиц вторичных лесных насаждений в сравнении с коренными массивами.** В биогеоценозах вторичных еловых лесов Костромского Заволжья зарегистрирован 51 вид жужелиц из 25 родов (табл. 1). Наибольшим числом видов представлены роды *Pterostichus* Bon. — 8 видов, *Carabus* L. — 6 видов, *Amara* Bon. и *Harpalus* Latr. — по 4 вида.

В статусе доминирующего вида только *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) присутствует во всех типах лесных биогеоценозов, характеризующийся как обычный в разнообразных лесных биогеоценозах Европы [Dushenkov, Lukina, 1990] и Западной Сибири [Lyubchanskyy, Besspalov, 2011], входящий в состав доминантов, с высокой степенью толерантности.

По значениям стандартного отклонения (SD) относительно равномерно в лесных биотопах распределены *Carabus hortensis* L. (SD = 1,1), *Carabus glabratus* Payk. (SD=1,9) и *Calathus micropterus* (Duft.) (SD = 3,1). Относительная неравномерность распределения остальных видов указывает на определенные биотопические предпочтения в рассматриваемых насаждениях.

Один из наиболее обычных видов жужелиц нарушенных ельников — *Carabus nemoralis* Myll. в статусе доминанта встречается в 5 типах насаждений, из которых в ельнике кисличном его динамическая плотность достигает наибольшего значения — 31,3 экз./100 л.-с. Данный вид достигает наибольшей численности в средне- и сильно-нарушенных лесах и является надёжным индикатором рекреационной на-

грузки на лесные экосистемы [Dorofeev, Evsyunin, 2010].

Аналогично предыдущему виду, *Carabus glabratus* Pk. также встречается повсеместно (за исключением ельника кислично-щитовникового), но доминирует лишь в ельнике кислично-разнотравном. Другой, относительно эвритопный вид — *Trechus secalis* (Pk.), хотя и отмечен на всех пробных площадях, однако отдаёт предпочтение ельнику кислично-щитовниковому, ельнику кисличному-2 и производному от него березняку кислично-разнотравному. Два следующих вида — *Pterostichus niger* (Schall.) и *Pterostichus melanarius* (Ill.) также встречаются во всех типах лесов. Для первого наиболее благоприятны условия ельника кислично-разнотравного (21,4 экз./100 л.-с.), для второго — ельника черничного (51,4 экз./100 л.-с.). Кроме того, оба этих вида доминируют и достигают высокой численности в биогеоценозе березняка кислично-разнотравного (14,7 и 27,7 экз./100 л.-с.). *Calathus micropterus* зарегистрирован также во всех типах насаждений, но в значительном количестве был отловлен только в двух ельниках — черничном и травяно-черничном (9,3 и 9,1 экз./100 л.-с., табл. 1).

В ненарушенных, девственных ельниках восточной части Костромского Заволжья зарегистрировано 34 вида жужелиц. Для фауны жужелиц вторичных ельников и коренных лесов 23 вида являются общими. Ряд характерных лесных, лесоболотных и болотных видов, встречающихся в девственных лесах, отсутствуют во вторичных лесных биотопах: *Notiophilus biguttatus* (F.), *Pterostichus angustatus* (Duft.), *Pterostichus diligens* (Sturm), *Agonum piceum* (L.), *Agonum fuliginosum* (Pz.), *Sericoda quadripunctata* (Deg.), *Dromius agilis* (F.). Однако в отношении *Sericoda quadripunctata*, отмеченного только в биотопе ельника черничного Ветлужско-Унженской провинции, имеются сведения о привлекательности для данного вида гарей или горелых участков леса, где он доминировал, но снижал свою численность уже к концу 2-го сезона после пожара [Gongalsky, 2015]. Присутствие пирогенного *S. quadripunctata* в небольшом количестве (0,9 % от общего обилия) может указывать на пирогенное происхождение данного биогеоценоза.

По составу доминантных видов сравниваемые группы лесов отличаются незначительно. Среди наиболее многочисленных видов жужелиц коренных лесов отмечаются *Trechus secalis*, *Calathus micropterus*, *Leistus terminatus* (Hell.), *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus oblongopunctatus*. Из перечисленных видов наиболее эвритопным лесным видом в этой категории лесов оказался *Calathus micropterus*, зарегистрированный на всех пробных площадях. Другой вид — *Trechus secalis*, хотя и доминировал на большинстве пробных площадок, однако не отмечен в ельнике сфагново-хвощёвом. *Pterostichus melanarius* достигает значительной численности лишь в ельнике майниковом; *Pterostichus oblongopunctatus* отдавал предпочтение ельнику

Таблица 1. Видовой состав, динамическая плотность (экз./100 ловушко-суток) и биотопическое распределение сообщества жукелиц вторичных темнохвойных лесов Костромского Заволжья

Table 1. Species composition, dynamic density (exempl/100 trap-day) and habitat distribution of carabid community in secondary dark conifer forests Transvolga

Виды	Эко-группа*	Типы лесных биогеоценозов**							
		ЕЧ	ЕТЧ	ЕК1	ЕК2	БКР	ЕРК	ЕКЩ	ЕКР
1. <i>Leistus terminates</i> (Hellwig)	Л	0,35	0,3	0,9	1,1	1,2	2,6	0,4	0,06
2. <i>Leistus ferrugineus</i> (L.)	Л	0,2		0,6	0,4	0,06			
3. <i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	Э		0,1						
4. <i>Notiophilus palustris</i> (Duft.)	Э	0,2	0,5		0,2		0,9	0,1	
5. <i>Carabus nemoralis</i> O.Müll.	Л	16,9	3,5	31,3	0,1	0,2	25,5	12,9	18
6. <i>Carabus cancellatus</i> Ill.	П		0,4					0,04	0,06
7. <i>Carabus hortensis</i> L.	Л	4,65	9,1	1,5	2,1	2,5			2,3
8. <i>Carabus granulatus</i> L.	Л	0,2		0,7	7,4	12	0,1	1,3	0,5
9. <i>Carabus glabratus</i> Payk.	Л	2,15	0,8	4,3	1,5	2,3	0,5		5
10. <i>Carabus arcensis</i> Hbst.	Л	0,35							
11. <i>Cychrus caraboides</i> (L.)	Л	2,65	1	0,5	1	1,25	0,5	0,1	0,6
12. <i>Loricera pilicornis</i> (F.)	Л-Б	0,06	0,2	0,2	0,2				0,06
13. <i>Clivina fossor</i> (L.)	П	0,1	0,1			0,06		0,04	
14. <i>Broscus cephalotes</i> (L.)	П-Пр	0,1							
15. <i>Trechus secalis</i> (Payk.)	Л	1,8	4,3	9,3	40,7	23,4	9,6	62,1	0,5
16. <i>Asaphidion flavipes</i> (L.)	Пр	0,06							
17. <i>Asaphidion pallipes</i> (Duft.)	Пр			0,1					
18. <i>Bembidion lampros</i> (Hbst.)	Луг-П		0,3					0,04	
19. <i>Bembidion assimile</i> Gyll.	Пр		0,1						
20. <i>Bembidion quadrimaculatum</i> (L.)	Э								0,06
21. <i>Patrobus atrorufus</i> (Ströem)	Л						0,1	0,2	
22. <i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir	Л							0,2	
23. <i>Stomis pumicatus</i> (Panzer)	Л-Б							0,3	0,06
24. <i>Poecilus versicolor</i> (Sturm)	Луг-П	0,3	0,2			0,06			
25. <i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer)	Л-Б	4,85	1,9	1,8	3,75	1,3	0,8	1,9	1
26. <i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer)	Л				0,4	0,8		0,04	
27. <i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (F.)	Л	38,75	29,8	21	34	37,9	13,8	25,70	19,3
28. <i>Pterostichus melanarius</i> (Ill.)	Э	51,4	12,9	2,2	13,1	27,7	4,1	0,7	2,5
29. <i>Pterostichus nigrita</i> (Payk.)	Л-Б	0,06	0,1	0,06	0,1	0,5		0,04	0,06
30. <i>Pterostichus niger</i> (Schall.)	Л	3,65	1,1	8,8	2	14,7	0,7	10,80	21,4
31. <i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer)	Л-Б	0,5	0,7	0,9					
32. <i>Pterostichus minor</i> (Gyll.)	Л-Б				0,1		0,1	0,09	
33. <i>Calathus micropterus</i> (Duft.)	Л	9,3	9,1	5,1	4,8	6,8	1,2	0,8	1,8
34. <i>Calathus erratus</i> (Sahlb.)	Луг-П	0,1	0,4		0,1				
35. <i>Agonum gracile</i> Sturm.	Пр	0,2	0,07	0,1		0,06			
36. <i>Agonum muelleri</i> (Herbst)	Луг-Пр				0,06	0,06			
37. <i>Platynus assimilis</i> (Payk.)	Л	0,1	0,1		4,1	3,5	0,9	4,6	0,06
38. <i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst)	Л-Б	0,4	0,07	0,06			0,1	0,8	0,06
39. <i>Synuchus vivalis</i> Ill.	Луг-П					0,4			

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

Виды	Эко- группа*	Типы лесных биогеоценозов**							
		ЕЧ	ЕТЧ	ЕК1	ЕК2	БКР	ЕРК	ЕКЩ	ЕКР
40. <i>Amara brunnea</i> (Gyll.)	Л	1,2	1,8	0,8		0,1	0,2	0,2	0,1
41. <i>Amara aenea</i> (Deg.)	Луг-П	0,06	0,1	0,3	0,06		0,1		
42. <i>Amara familiaris</i> (Duft.)	Луг		0,2			0,3			
43. <i>Amara communis</i> (Panzer)	Луг-П							0,04	
44. <i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer)	Луг-П		0,1						
45. <i>Anisodactylus binotatus</i> (F.)	Луг-П						0,1		
46. <i>Harpalus laevipes</i> (Zett.)	Л	0,6	6,7	0,5	3,4	1,9	0,5	0,4	1,2
47. <i>Harpalus rufipes</i> (Deg.)	П	0,2	0,07	1				0,04	0,06
48. <i>Harpalus tardus</i> (Panzer)	Луг-П		0,2		0,2				
49. <i>Harpalus luteicornis</i> (Duft.)	Луг						0,1	0,04	
50. <i>Badister bullatus</i> (Schrank)	Л		0,2					0,1	0,06
51. <i>Badister lacertosus</i> Sturm	Л		0,4		0,3	0,1			
Всего экз./100 л-с		<b>141,4</b>	<b>86,9</b>	<b>92</b>	<b>121,2</b>	<b>139,2</b>	<b>62,5</b>	<b>124</b>	<b>74,8</b>
Всего видов		<b>30</b>	<b>34</b>	<b>23</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>21</b>	<b>30</b>	<b>23</b>

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

\*\* Условные обозначения типов лесов: ЕЧ — ельник черничный; ЕТЧ — ельник травяно-черничный; ЕК1, ЕК2 — ельник кисличный в разных географических местоположениях; БКР — березняк кислично-разнотравный; ЕРК — ельник разнотравно-кисличный; ЕКЩ — ельник кислично-щитовниковый; ЕКР — ельник кислично-разнотравный.

\* 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.

\*\* Symbols of forest types: ЕЧ — spruce forest with bilberry; ЕТЧ — spruce forest with grasses and blueberries; ЕК1, ЕК2 — spruce forest with oxalis in various places; БКР — birch forest with grass and oxalis; ЕРК — spruce forest with grass and oxalis; ЕКЩ — spruce forest with oxalis and ferns Dryopteris; ЕКР — spruce forest with oxalis and grass.

кислично-папоротниковому. *Leistus terminates* также присутствует в большинстве типов коренных ельников с наибольшим обилием в майниковом и черничном.

Карабидокомплекс вторичных еловых лесов Костромского Заволжья в зоогеографическом отношении [Kryzhanovskiy, 1983] можно охарактеризовать как транспалеарктический — 23 вида (47,2 % от суммарной уловистости) со значительной долей полизональных жужелиц — 17 видов (39 %) и европейско-сибирский — 15 видов (34,2 %).

Данные по зоогеографическому составу жужелиц коренных ельников имеют отличия: в этом комплексе преобладает группа европейско-сибирских — 12 видов (35,2 %).

**Экологический состав жужелиц вторичных лесных насаждений в сравнении с коренными лесами.** По биотопическому преферентуму основу фауны жужелиц производных еловых лесов составляют характерные лесные — 21 вид (41,2 % от общего количества видов). С лесными биоценозами связаны и лесоболотные виды — 7 видов (13,7 %). Господствующая группа лесных жужелиц, а также лесоболотных, встречаются во всех типах лесов и по видово-

му богатству варьируют не значительно — от 14 до 17 и от 2 до 5 видов соответственно.

В нарушенные вторичные леса в значительном количестве проникают жужелицы открытых ландшафтов: лугово-полевые — 9 видов (17,6 %), а также луговые, лугово-прибрежные, полевые, полево-прибрежные в сумме составляющие — 21,6 % от общего состава видов. Остальные 3 вида жужелиц еловых лесов отнесены к группе эврибионтов, их доля составила 5,9 % от общего видового состава (рис. 2).

В населении сообщества жужелиц ельников также подавляющую роль играют лесные виды, суммарная уловистость которых составила  $809,9 \pm 31$  экз./100 л.-с., что соответствует 96,2 % от общей динамической плотности всех типов ельников.

В сообществе жужелиц ненарушенных коренных ельников подавляющее большинство видов также относится к лесной группе биотопического преферентума — 20 видов (58,8 % от общего количества видов). Лесоболотные и прибрежные группы включают по 5 видов (14,7 % каждая). В данном лесном комплексе встречаются также представители группы болотных жужелиц — 2 вида (5,9 %), не отмеченных во вторичных лесах Верхневолжской провин-

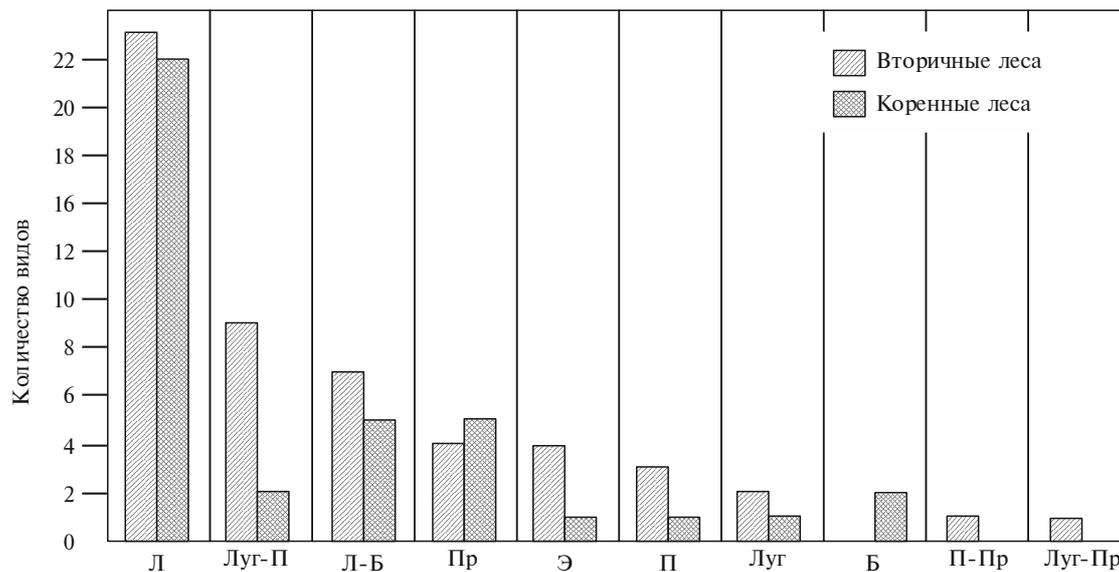


Рис. 2. Соотношение групп преферендума во вторичных и коренных лесах по количеству видов (условные обозначения экологических групп: как в таблице 1).

Fig. 2. Value for of ecological groups in secondary and indigenous forests by the number of species (conventions: Л - forest species; Луг-П - meadowy-field species; Л-Б — forest-marshy species; Пр - riparian species; Э — eurybionts; П - field species; Луг - meadow species; П-Пр — field- riparian species; Луг-Пр — meadow- riparian species).

ции. Луговые, полевые и эврибионты отмечены здесь лишь по одному виду.

В населении жужелиц коренных ельников подавляющее большинство составляют лесные виды —  $809,9 \pm 31$  экз./100 л.-с. (96,2 % от общей динамической плотности). Суммарная уловистость лугово-полевых и полевых видов, вместе взятых, в этой группе лесов составляет всего 32 экз./100 л.-с. (5,3 % от общей динамической плотности).

Таким образом, более высокая доля жужелиц открытых ландшафтов (луговые, полевые, лугово-полевые и т.п.) в ельниках вторичного происхождения по сравнению с коренными насаждениями указывает на более выраженный характер антропогенного воздействия в виде лесохозяйственной и сельскохозяйственной деятельности.

**Биоценотическая общность карабидокомплексов в группе вторичных темнохвойных лесов и коренных насаждений.** На дендрограмме (рис. 3) показан гетерогенный характер разделения попарно сравниваемых группировок на основе индекса биоценотического сходства ( $K_n$ ) по Ю.И. Чернову [Chernov, 1975]. При этом для реализации кластерного анализа применён последовательный иерархический алгоритм, который наилучшим образом воспроизводит модель разбиения, обеспечивая компактность и разделяемость групп [Shitikov, Rosenberg, 2013]. Шкала дендрограммы отражает кофенетический уровень внутригрупповых различий. На шкале фигурируют преобразованные значения, так как индекс Ю.И. Чернова выражает сходство, а для построения «дерева» нужно выражение дистанций (т. е. различий), которые вычислялись,

соответственно, вычитанием индекса Чернова из единицы.

Карабидокомплексы всех вторичных еловых лесов выделились в отдельный, статистически достоверный (бутстреп-вероятность:  $au$  — 87,  $br$  — 14) комплекс. В нем наиболее схожими оказались пары: ельник кисличный-2 и производный от него березняк кислично-разнотравный —  $K_n = 0,36$  ( $au$  — 68,  $br$  — 13), а также ельник кисличный-1 и ельник кислично-разнотравный —  $K_n = 0,33$  ( $au$  — 55,  $br$  — 10). Остальные типы ельников внутри своего кластера отстоят обособленно, что говорит о специфичности их карабидокомплексов.

Группа коренных еловых лесов, по сравнению с комплексом вторичных, более разнородна. Сфагново-хвощёвый и торфяно-болотный ельники выделяются в обособленный кластер —  $K_n = 0,07$  ( $au$  — 89,  $br$  — 25), противостоящий остальному составу лесных урочищ. Это объясняется близкими условиями микроклимата в данных двух биотопах [Ergomin, 1986], контрастирующих с другими участками. Высокий показатель биоценотического сходства виден также между кислично-щитовниковым и черничным ельниками —  $K_n = 0,098$  ( $au$  — 83,  $br$  — 22). Специфичный характер карабидокомплексов демонстрируют два типа ельников из состава коренных: молодой с осинной и майниковый.

**Особенности изменения общей динамической плотности жужелиц вторичных темнохвойных лесов в летний сезон.** Характер изменения общей динамической плотности жужелиц в летний сезон показан на рис. 4. График выражает динамику среднего арифметического значения уловистости жужелиц по

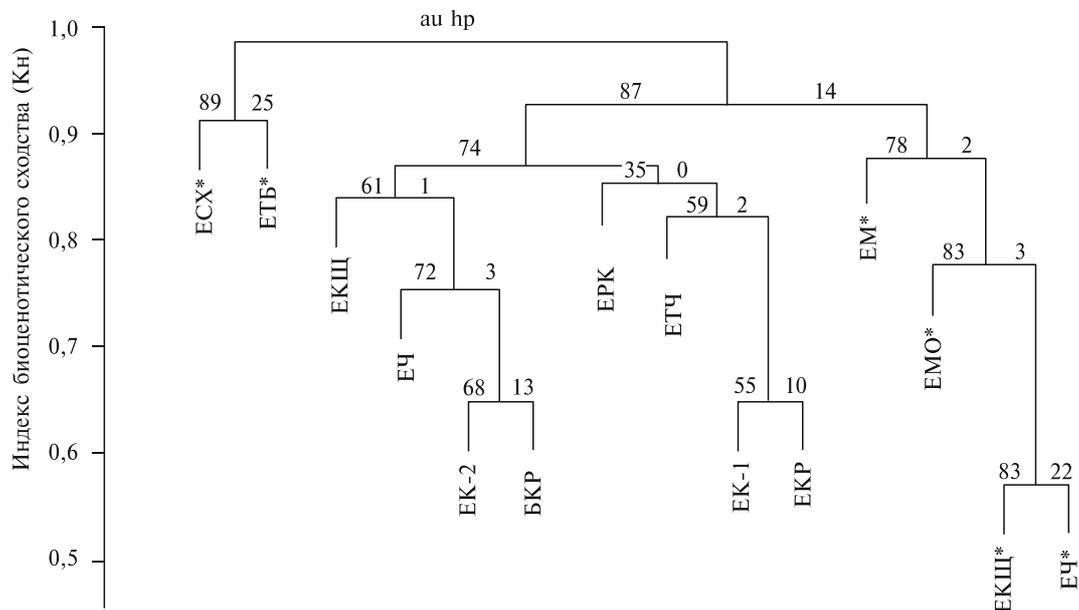


Рис. 3. Распределение еловых лесов Костромского Заволжья по признаку биоценологического сходства [Ю.И. Чернов, 1975] сообществ жужелиц. Условные обозначения: ЕЧ — ельник черничный; ЕТЧ — ельник травяно-черничный; ЕК-1 и ЕК-2 — ельник кисличный в разных местоположениях (1 и 2 соответственно); БКР — березняк кислично-разнотравный; ЕРК — ельник разнотравно-кисличный; ЕКЩ — ельник кислично-щитовниковый; ЕКР — ельник кислично-разнотравный; ЕМ — ельник майниковый; ЕСХ — ельник сфагново-хвощевый; ЕТБ — ельник торфяно-болотный; ЕМО — ельник молодой с осинкой. Значком (\*) отмечены типы коренных еловых биотопов; цифровые значения в узлах дендрограммы — величина бутстреп-вероятности (au — несмещённая, bp — приближённая).

Fig. 3. Distribution of of spruce forests of Kostroma Transvolga on the basis of similarity of biocenotic [Chernov, 1975] ground beetle communities. Conventions: ЕЧ — blueberry fir-wood; ЕТЧ — herb-bilberry fir-wood; ЕК-1 and ЕК-2 — oxalis fir-wood in different locations; БКР — oxalis-grassy birch-wood; ЕРК — grassy-oxalis fir-wood; ЕКЩ — oxalis-shield-fern fir-wood; ЕКР — oxalis-grassy fir-wood; ЕМ — maianthemum fir-wood; ЕСХ — sphagnum-quisetum fir-wood; ЕТБ — peatswamp fir-wood; ЕМО — young fir-wood with aspen. Icon (\*) indicates the types of indigenous forests; digital values at the nodes of dendrograms — size of bootstrap-probabilities (au — approximately unbiased, bp — approximate).

данным восьми исследуемых биотопов, рассматриваемых как повторности выборок на разных территориях в разные годы. Маркированные значения кривой показаны совместно с доверительным интервалом, в котором находится достоверное значение средней уловистости. Наименьшая достоверность показателей характерна только для самых начальных и самых конечных дат учётов. Это связано с относительно большим разбросом (изменчивостью) данных, собираемых в ранние и поздние этапы вегетационного периода при небольших объёмах выборок.

Чаще всего график общей сезонной активности жужелиц имеет вид двухвершинной кривой, так как обычно преобладают виды с весенним или осенним типом активности [Sharova, 1990]. В нашем случае в динамике изменений уловистости жужелиц летнего периода выделяются два основных пика роста в пределах первой, весенне-летней половины сезона (III декада мая и II декада июня с небольшим спадом в I декада июня), а также во второй половине лета — в I декада августа (рис. 4). Характерный спад динамической плотности происходит дважды за лето — в I декада июля и I декада сентября.

Подобная форма общей динамики активности населения жужелиц в исследуемом комплексе лесов зависит от фенологического состава видов, доминирующих по численности. В частности, двухвершинный характер кривой только весенне-летнего периода объясняется сменной активностью одного вида другим. Первый пик (III декада мая) средней динамической плотности совпадает с максимальным ростом уловистости *Pterostichus oblongopunctatus*, который сменяется по ходу сезона увеличением численности *Pterostichus melanarius* в середине июня (рис. 5, 6). Максимум средней динамической плотности жужелиц, приходящийся на начало августа совпадает с резким увеличением численности *Trechus secalis*, *Pterostichus niger*, *Carabus nemoralis* и др.

Для анализа сезонной динамики отдельных популяций взяты виды, встречающиеся в уловах непрерывно во всех выборках с момента первого появления в пробе и превышающие 5 %-й индекс доминирования по О. Ренконену [Renkonen, 1938]. Использован материал по биотопам с наиболее продолжительной экспозицией почвенных ловушек. Такой подход выявляет наибольшую связь вида с дан-

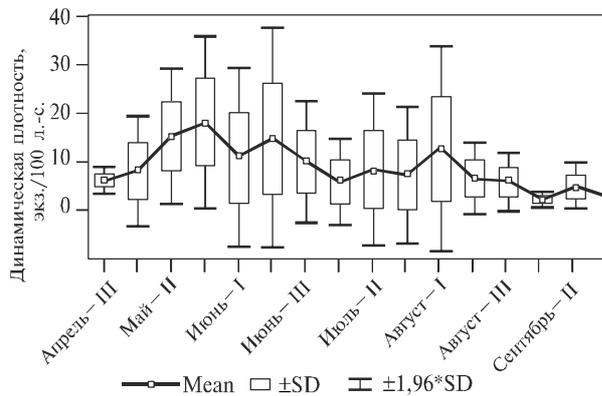


Рис. 4. Изменение средней динамической плотности жужелиц вторичных темнохвойных лесов в летний сезон.

Fig. 4. Change in the average dynamic density ground beetle of secondary forests in the summer season.

ным биотопом [Zherebtsov, 1975]. Всего по указанным признакам отобрано 7 видов (рис. 5, 6). Исходя из анализа сезонного хода их численности и согласно сведениям С.Ю. Грюнталя [Gryuntal, 2008], опирающегося на работы И.Х. Шаровой и М.И. Денисовой [Sharova, 1990; Sharova, Denisova, 1997], В.М. Душенкова и Е.В. Лукиной [Dushenkov, Lukina, 1990] они разделены на 3 группы: весенние, летне-осенние и мультисезонные.

Динамическая плотность имаго наиболее массового из весенних видов *Pterostichus oblongopunctatus* имеет один ярко выраженный максимум в конце мая (III декада). К концу летнего сезона в некоторых биотопах имеет место незначительное увеличение численности данного вида (рис. 5, 6), что по классификации С. Ларссона [Larsson, 1939] характеризует его как весенний вид с осенним состоянием.

К летне-осенним видам, согласно настоящим исследованиям в темнохвойных лесах вторичного происхождения, относятся *Trechus secalis* и *Calatcus micropterus*. В коренных типах ельников П.К. Еремич [Eryomin, 1986] характеризует эти виды как наиболее эвритопные лесные, зарегистрированные на всех

пробных площадях в значительном количестве. При этом *Trechus secalis* можно отнести (по Ларссону) к осенним видам без весеннего состояния — его активность начинается только в середине июля и достигает максимума в середине августа (рис. 5).

У мультисезонных жужелиц активность наблюдается как весной, так и в конце лета — начале осени. В составе жужелиц вторичных лесов к этой группе относятся обычные для лесной зоны виды *Pterostichus niger* и *Pterostichus melanarius*. Пик активности у первого вида приходится на середину августа, у второго — два пика: в июне — июле и июле — августе, что согласуется с данными И.Х. Шаровой и М.И. Денисовой [Sharova, Denisova, 1997].

## Заключение

Итогом данных многолетних исследований стало выявление фаунистического и экологического состава жуков семейства жужелиц вторичных темнохвойных лесов, а также структуры их населения и сезонной динамики популяций. Сравнение с аналогичными данными по эталонным ненарушенным лесным массивам (близким по типологии) показывает, что антропогенная модификация коренных темнохвойных лесов Костромского Заволжья заметно отражается на особенностях сообщества жуков-жужелиц. В сравнении с эталонными ельниками карабидокомплекс вторичных лесов претерпевает характерные изменения видового и зоогеографического состава, населения и экологической структуры, что отражается на дифференциации данных сообществ по значению биоценотической общности и выявляет более выраженный характер антропогенного воздействия на данные биогеоценозы.

## Благодарности

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

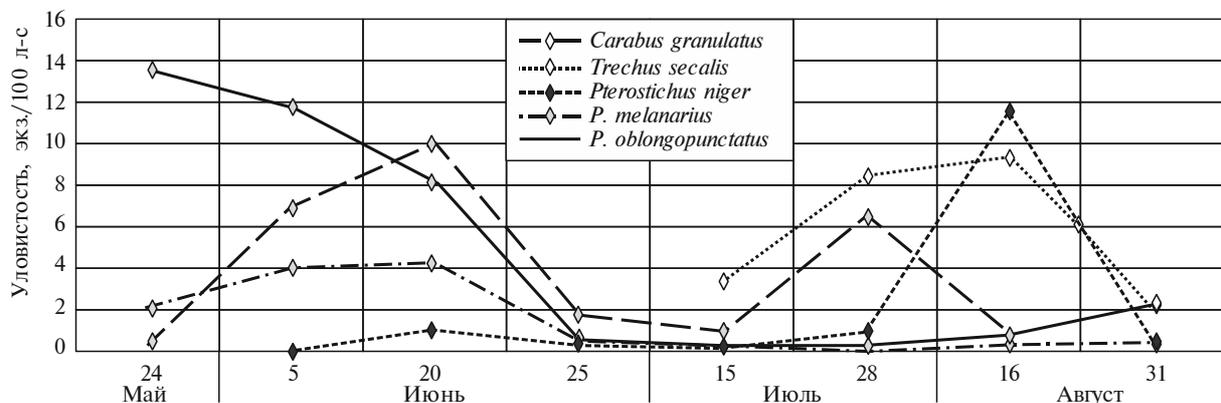


Рис. 5. Динамика активности доминирующих видов жужелиц в березняке кислотно-разнотравном.

Fig. 5. The dynamics of the activity of the dominant species ground beetle of oxalis-grassy birch-wood.

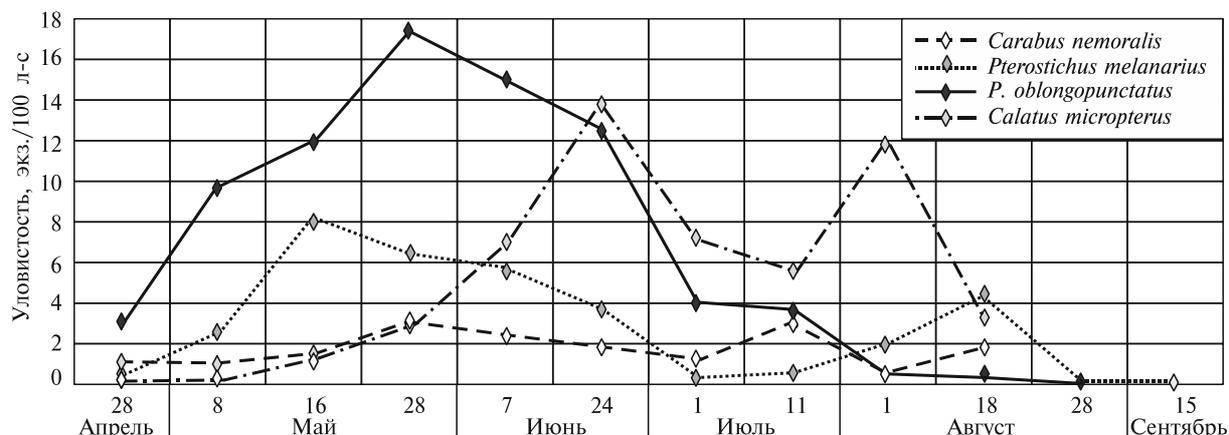


Рис. 6. Динамика активности доминирующих видов жужелиц в ельнике черничном.

Fig. 6. The dynamics of the activity of the dominant species ground beetle of blueberry fir-wood.

## Литература

- Chernov Yu.I. 1975. [Synecological main characteristics of soil invertebrates and methods of analysis] // *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy*. M.: Nauka. P.161–215. [In Russian].
- Choroshev A.V., Nemchinova A.V., Avdanin V.O. 2013. [Landscape and Ecological Network of the Kostroma region. Landscape-geographical bases of designing of geographic networks of the Kostroma region: monograph]. Kostroma: KGU im. N.A. Nekrasova. 428p. [In Russian].
- Dorofeev Yu.V., Evsyunin A.A. 2013. [Influence of recreation on the ground beetles (Coleoptera, Carabidae) populations of broad-leaved forests of the Tula region: abundance and sexual structure] // *Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Estestvennye nauki*. No.3. P.276–286. [In Russian].
- Dushenkov V.M., Lukina E.V. 1990. [Polymorph structure of the population *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) depending on the connatural and anthropogenic factors] // *Struktura i dinamika populyatsii pochvennykh i nazemnykh bespozvonochnykh zhivotnykh*. Vol.1. M. P.73–84. [In Russian].
- Eryomin P.K. 1986. [The population of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) of pristine of spruce forests of southern taiga] // *Kologrivskii les (Ekologicheskoe issledovaniya)*. M.: Nauka. P.110–115. [In Russian].
- Eryomin P.K. 1989. [Some regularities population dynamics of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in the course of vegetation cover succession of Privetluzhye] // *Struktura i dinamika ekosistem yuzhnotayozhnogo Zavolzh'ya*. M. P.111–139. [In Russian].
- Feoktistov V.F. 1979. [Complexes ground beetle in phytocenotic ranks Mordovia reserve] // *Fauna i ekologiya bespozvonochnykh. Sbornik nauchnykh trudov*. M. P.26–40. [In Russian].
- Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. 2012. [Collections of insects: collection, processing and storage of material]. M.: *Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK*. 339 p. [In Russian].
- Gongalsky K.B. 2015. [Legitimacies recovery of soil animal communities after forest fires]. Diss. ... dokt. biol. nauk. M. 306 p. [In Russian].
- Gryuntal S.Yu. [Organization of ground beetle communities of forests Eastern European (Russian) Plain]. 2008. M.: Gallea-Print. 463 p. [In Russian].
- Kostroma Transvolga: nature and man. Ecological and social outline. 2001. M.: IPEE im. A.N. Severtsova. 200p. [In Russian].
- Kryzhanovsky O.L. 1983. [Beetles of the suborder Adephaga: family of Rhysodidae, Trachypachidae; family of Carabidae (Introduction and overview of fauna USSR)] // *Fauna SSSR. Zhestkokrylye*. Vol.1. No.2. Leningrad: Nauka. 341p. [In Russian].
- Larsson S.G. 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // *Entomologiske meddelelser*. Bd.20. S.273–560.
- Lyubchansky I.I., Bepalov A.N. 2011. Spatial heterogeneity of carabid beetle population (Coleoptera, Carabidae) in the gradient of forest and steppe: local level of consideration // *Contemporary Problems of Ecology*. No.4. P.517–525.
- Matveev V.A., Matveev I.V. 2006. [Fauna and ecology of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) of the Republic of Mari El: monograph]. Yoshkar-Ola. 104p. [In Russian].
- Physicogeographical regionalization Nonchernozem center. 1963. M.: MGU. 451p. [In Russian].
- Renkonen O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // *Annales Botanici Societatis Zoologica-Botanica Fennica «Vanamo»*. Vol.6. Fasc.1. P.1–231.
- Risin L.P., Saveleva L.I. 2002. [Spruce forests Russian]. Moskva: Nauka. 335p. [In Russian].
- Rivkin A.B. 1984. [The use soil for bugs zoological indication of early stages of successional series] // *Zhivotnii mir yuzhnoy taygi*. M.: Nauka. P.122–125. [In Russian].
- Sharova I.Ch. 1990. [Factors that determine the seasonal dynamics of the activity ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in agrocenoses] // *Struktura i dinamika populyatsii pochvennykh i nazemnykh bespozvonochnykh. Mezhvuzovskii sbornik nauchnykh trudov*. Vol.1. M. P.1–12. [In Russian].
- Sharova I.Ch., Denisova M.I. 1997. [Seasonal dynamics of forest populations of ground beetle the genus *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae)] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol.76. No.9. P.418–427. [In Russian].
- Shitikov V.K., Rozenberg G.S. 2013. [Randomization and Bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R]. Tolyatti: Cassandra. 314p.
- Zherebtsov A.K. 1975. [Seasonal ground beetle dynamics and factors defining her] // *Problemi pochvennoy zoologii. Materiali 5 Vsesoyuznogo soveshchaniya*. Vilnyus. P.153–155. [In Russian].

Поступила в редакцию 10.3.2016