

Сведения о пространственной неоднородности сообщества жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на площади лесосеки в первый год после рубки

The spatial heterogeneity of ground beetle community (Coleoptera, Carabidae) on one-year-old felling area

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, вырубка, пространственная неоднородность, степень агрегации, автокорреляция, вариограмма.

Key words: ground beetles, felling areas, spatial heterogeneity, the degree of aggregation, autocorrelation, semivariogram.

Резюме. В работе рассмотрены особенности пространственного распределения жуков-жужелиц на территории лесосеки в первый год после рубки в условиях неоднородности местообитания. В ходе исследований выявлены видовой и доминантный состав, топический диапазон жужелиц исследуемой лесосеки. Особенности пространственной неоднородности жужелиц на площади вырубки изучались с применением фоновых картограмм, показателей агрегированности и автокорреляции. Произведена оценка зависимости пространственного распределения жужелиц на вырубке от особенностей микросредовых условий.

Процесс расселения жужелиц по поверхности одной рубки происходит в зависимости от внешних разномасштабных условий биотопа. Основная масса жужелиц скапливается в той области вырубки, которая граничит с нетронутым лесом и под пологом недоруба.

Изучалось также размещение на поверхности лесосеки отдельно взятых, наиболее массовых видов жужелиц. Характер их распределения соответствует агрегированному типу, но имеет индивидуальные отличия, связанные с величиной индекса агрегированности, формой рисунка пятнистости и отношением к условиям среды на лесосеке.

Abstract. The spatial distribution features of ground beetles inhabiting a heterogeneous habitat of one-year-old felling area were studied. During the study, the species, dominance, and topical range of ground beetles were determined. The spatial heterogeneity of the beetles on the deforestation area was studied using background maps, indices of aggregation, and autocorrelation. The relationship between the spatial distribution of ground beetles and environmental features was studied.

The majority of ground beetles accumulate at the border of intact forest or in the proximity to the individual trees survived. Areas of ground beetles accumulation happened to the places of dense grass, survived fragments of forest litter or local hills.

The placement of certain mass species of ground beetles on the annual felling areas surface was studied. Their spatial

distribution corresponds to the aggregated type. Spatial distribution of certain abundant species of ground beetles on the felling area was aggregated. However, it had individual features of the aggregation degree, position of clusters and relation to the environmental conditions.

Введение

Лесопромышленная деятельность приводит к изменениям в лесных сообществах почвенных и поверхностно-почвенных беспозвоночных, изменяя параметры микросреды, структуры лесной растительности и может иметь ключевые последствия для территориального распределения фауны, воздействуя на характеристики местообитаний, убежищ, мест размножения и питания. Изменение характера микрорельефа поверхности, появление крупного древесного мусора, формирование нового состава растительности также приводит к изменению параметров видовой разнообразия и изменению видового состава организмов на вырубке [Niemela et al., 1993; Petterson, 1996; Niemela, 1997]. В зависимости от того или иного типа технологического элемента разработки делянок (лесопогрузочная площадка, трелёвочный волок, пасечный участок) резко изменяется гумусное и механическое состояние почв лесосеки [Думов, Лартева, 2006]. Эти и другие нарушения неизбежно влияют на характер пространственной организации одной из самых массовых и экологически значимых групп поверхностно-почвенных обитателей — жуков семейства жужелиц (Carabidae).

Характер пространственного распределения, в свою очередь, является необходимым критерием при оценке ресурсов почвенных организмов, существенно дополняет традиционные методы отбора проб, позволяя правильно оценить численность, биомассу и продукцию почвенной биоты [Pokarzhievskii et

al., 2007]. Например, установив характер распределения самих скоплений на обследуемой территории и распределение скоплений (если они имеются) по величине, можно чётко спланировать эксперимент по количественному и качественному учёту организмов [Smirnov, 1975]. Изучение особенностей пространственного распределения полезно также в поиске связи с распределением других организмов или факторов среды [Gongal'skii et al., 2003].

В отношении почвообитающих жуков семейства жужелиц (Carabidae) на современном этапе эколого-фаунистических исследований пока мало сведений о зависимости их пространственно-временного распределения от элементов микрорельефа и мозаики почвенно-растительных условий [Budilov, Budilov, 2007]. Разные аспекты процессов, управляющих вариабельностью распределения популяций жужелиц под влиянием пространственной неоднородности распределения лесной подстилки, условий обработки почвы и других рассмотрены на примере вырубок в южно-таёжных лесах Финляндии [Niemelä et al., 1996; Koivula et al., 1999; Heliölä et al., 2001; Koivula, 2001; Pihlaia et al., 2006].

Целью настоящей работы является изучение особенностей пространственного распределения жужелиц в мозаике микросредовых условий территории лесосеки в первый год после рубки.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: 1) выявление видового состава, особенностей обилия и доминантной структуры жужелиц на участке вырубки первого года давности; 2) определение уровня агрегированности жужелиц на поверхности вырубки по показателям общей и внутривидовой динамической плотности; 3) изучение особенностей пространственной неоднородности жужелиц на площади вырубки по показателям автокорреляции 4) оценка зависимости пространственного распределения жужелиц от особенностей микросредовых условий на вырубке.

Материал и методика

Отбор проб производился в течение вегетационного периода 2015 года (с 8 мая по 26 сентября) на территории сплошнелесосечной вырубки первого года давности в ельнике разнотравно-кисличном. Территория лесосеки с примыкающим к ней исходным (коренным) массивом леса расположена на возвышенном плато слабохолмистой моренной равнины в окрестностях д. Буртасово Судиславского района Костромской области. Вырубка имеет форму неправильного прямоугольника площадью, соответствующей одной технологической делянке — 56000 м² (5,6 га), с остатками осинового древостоя в виде отдельных групп на периферии лесосеки. Рубка осуществлялась в осенне-зимний период механизированным способом с последующей машинной трелёвкой, погрузкой и вывозкой. Лесозаготовка производилась по методу узких пасек [Vinogorov, 1984],

при котором очистка деревьев от сучьев производится на местах валки. Лесосека очищалась (согласно требованиям лесохозяйственных правил) способом сбора порубочных остатков в валы (бурты) высотой до 2 м, оставляя их на перегнивание. В результате разработки делянок пасечные участки вырубки сохраняют наименьшую степень техногенного повреждения, и их площадь составляет 59–71 % от площади лесосеки [П'chukov, 1997; Думов, 2018].

По характеру лесорастительных условий исследуемая вырубка относится к кипрейно-малинниковому типу, с признаками заболачивания, средним задернением (злаки занимают 0,4–0,6 % площади) и густым травяным покровом (сомкнутость более 0,4). Поверхность территории вырубки относительно ровная, полого-бугристая, с понижениями и колеями от лесовозной техники. Почва подзолистая суглинистая, испытывающая временные избытки увлажнения. Мощность подстилочного слоя — до 6 см.

Важной особенностью исследуемой территории вырубки на данном этапе является ярко выраженная пространственная неоднородность поверхностно-почвенных условий, связанных с частичным разрушением лесной подстилки и обнажением поверхности почвы (примерно 50 % от общей поверхности), деформацией субстрата и изменением микрорельефа поверхности вследствие работы лесозаготовительной техники и связанной с этими причинами пространственной мозаичностью растительного покрова.

Учёт динамической плотности жужелиц производился стандартным методом почвенных ловушек [Golub et al., 2012]. В качестве фиксирующей жидкости в ловушках использовался раствор NaCl, близкий к насыщенному. Согласно замечанию А.Л. Тихомировой [Tikhomirova, 1975], метод ловушек позволяет учитывать не реальное обилие каждого вида на площади, а лишь число особей, пересекающих в единицу времени линию определённой длины (поперечник ловушки). По этой причине, в качестве показателя, характеризующего уровень обилия или численности жужелиц, в работе используется понятие «динамическая плотность» (либо равнозначный термин «уловистость»), которая пропорциональна произведению численности на двигательную активность и сама по себе является достаточной характеристикой в данных исследованиях. Каждая ловушка (точка отбора пробы) является единицей выборки.

Схема размещения ловушек на площади вырубки больше отвечает методу регулярной сетки отбора проб [Savin et al., 2006; Pokarzhevskii et al., 2007] с шагом 20–30 м. Сетка состоит из 6 линий ловушек, проведённых в широтном направлении от краевой зоны исходного типа леса и включающих по 7 ловушек каждая (рис. 1). Таким образом, общее количество ловушек составляет 42 шт.

Первая ловушка каждой линии устанавливалась под пологом исходного леса. Средняя дистанция между линиями — 30 м, расстояние между ловушками в

линии — 20–25 м. Расстояния между точками отбора проб флуктуируют по причине сложно-пересечённого характера поверхности лесосеки (бурты порубочных остатков и т.п.) и особой геометрии учётной площадки. Выборка материала производилась в среднем через каждые 10 суток.

Неоднородность условий поверхности вырубki оценивалась по следующим параметрам: 1) доля (%) остатка лесной подстилки; 2) доля (%) растительного покрытия (травяно-кустарничковый ярус с указанием наличия и состава подроста и недорубов); 3) перепады микрорельефа с указанием наличия бугров, рытвин, порубочных остатков или буртов. Форма поверхности почвы нередко играет весьма существенную роль в формировании сообществ и, действуя отсеивающим образом, непосредственно и косвенно создаёт экоклимат [Kashkarov, 1933]. При визуальной оценке колебание относительных высот микрорельефа вырубki отмечается в границах 1 метра (от -0,5 до 0,5 см). Для построения 3-мерного графика уровней рельефа поверхности (рис. 2), отражающего перепады высот использована условная шкала измерения: минус 1 — отрицательный уровень (понижение); плюс 1 — положительный уровень (возвышенность, всхолмление); 0 — средний уровень (ровный участок).

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

Для выявления характера пространственного распределения отдельных, наиболее значимых видов жужелиц выбраны виды в первую очередь с наиболее широким топическим диапазоном (повсеместные) и, как правило, многочисленными (доминанты). В такую группу вошли 4 вида: *Carabus nemoralis* (встречаемость 100%), *Pterostichus oblongopunctatus* (95,2%), *Trechus scalis* (92,9%), *Poecilus cupreus* (85,7%). Вышперечисленные виды, при их повсеместном распространении в пределах вырубki, являются ещё и наиболее массовыми по уровню уловистости на вырубке.

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

Встречаемость (топический диапазон) видов жужелиц в пределах учётной площади вырубki выявлялся по процентному отношению числа пробных точек, фиксирующих тот или иной вид к их общему набору [Mordkovich et al., 2014].

Построение фоновых картограмм с линиями уровней пространственного распределения исследуемых признаков и 3-мерных последовательных гра-

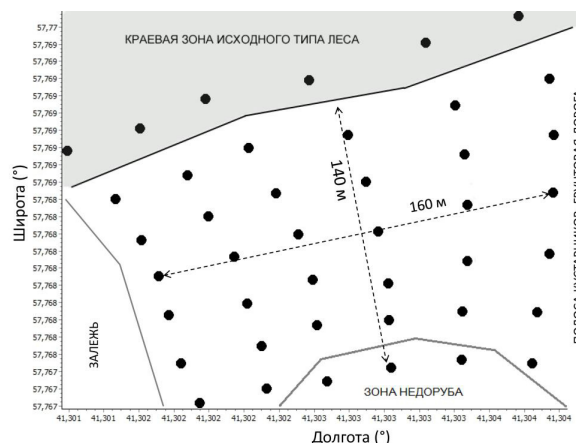


Рис. 1. Базовая карта-схема размещения точек отбора проб на исследуемой вырубке.

Fig. 1. The scheme of testing points location on the felling area.

фиков выполнялось с помощью пакета прикладных программ «STATISTICA 10».

В качестве меры агрегированности сообщества жужелиц на площади вырубki применялся индекс агрегированности Мориситы (Morisita's Index) [Smurov, 1975; Pokarzhevskii et al., 2007]. Преимущество данного индекса заключается в том, что он не зависит от размера пробы, пока проба меньше среднего размера скоплений или равна ему [Smurov, 1975].

В качестве инструментов анализа пространственной вариации, позволяющих выявить и оценить степень автокорреляции между точками отбора проб в границах лесной вырубki, применялось построение вариограммы [Jongman et al., 1999; Meshalkina, 2001; Pokarzhevskii et al., 2007; Dem'yanov, Savel'eva, 2010; Savel'ev et al., 2012; Shitikov, Rozenberg, 2013].

Расчёт индекса агрегированности (I_m) и вариограммный анализ производились в программном пакете «PASSaGE 2» [Rosenberg, Anderson, 2011].

Особенности распределения микросредовых условий на поверхности однолетней вырубki. Неоднородность распределения микросредовых условий лесосеки отражена на пиксельных картосхемах (сохранность подстилки и растительное покрытие) и 3-мерном графике уровней (перепад микрорельефа) — рис. 2. Особенности подстилочного слоя характеризуются наличием квадратов площади с разной степенью сохранности. Менее всего подстилка нарушена в юго-восточной части вырубki. Выделяется также участок ненарушенной подстилки в виде полосы, соответствующей 5-й линии ловушек (рис. 2). Имеются также квадраты сетки с частично (0,4–0,6%) нарушенной подстилкой (в юго-западной области вырубki), а также участки со скальпированной поверхностью — северо-западный угол, центр и полоса по восточному краю вырубki.

Травянистая растительность, при визуальной оценке, занимает территорию вырубki примерно на 70%. Неоднородность распределения раститель-

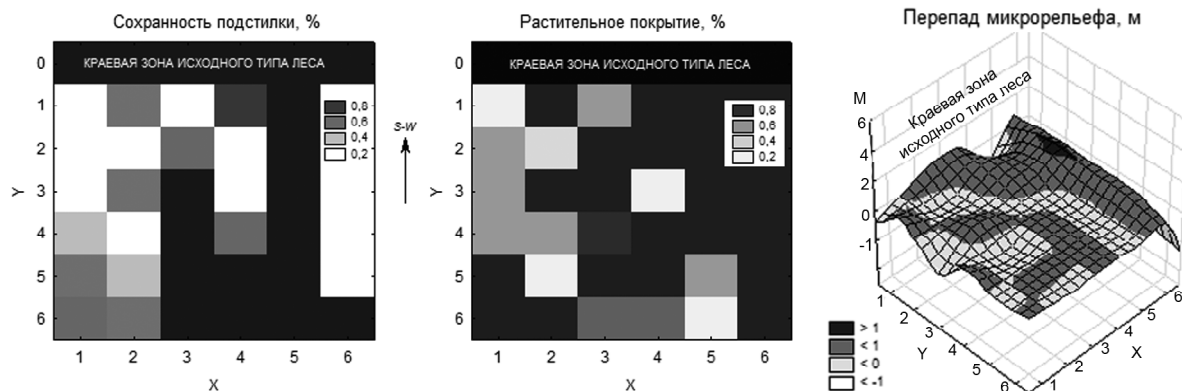


Рис. 2. Особенности распределения микросредовых условий на поверхности вырубki (ось X — линии расположения ловушек; ось Y — порядок размещения ловушек на линиях; S-W — северо-запад)

Fig. 2. The distribution of environmental factors on the felling area (X — lines of traps; Y — the order of traps on the lines; S-W — North-West)

ного покрова выражается квадратами сетки с разной долей проективного покрытия (от 0 до 100 %). Наиболее плотный растительный покров (преимущественно травяной) сосредоточен в северо-восточном секторе лесосеки (рис. 2). Отдельные пятна травостоя выделяются в центральной и юго-западной зонах вырубki.

Вдоль западного края площади вырубki проходит полоса редкой растительности (20–50 %). Открытые участки (растительное покрытие < 20 %, либо без растительности) распределены по территории вырубki в виде отдельных небольших пятен. Такие участки, как правило, соотносятся с отрицательными формами микрорельефа (понижения, рытвины, колеи и т. п.).

Древесный подрост сохранился преимущественно в юго-западном секторе вырубki, а также вдоль южного края. В средней части западной окраины и вдоль южной окраины вырубki расположены области произрастания недорубов.

Основная часть территории исследуемой вырубki имеет относительно ровную поверхность. Наиболее возвышенная область (всхолмление) имеет форму треугольника и сосредоточена в северо-восточной части вырубki (рис. 2). Отдельные зоны лесосеки характеризуются понижениями в виде рытвин, выемок или впадин, образованных в результате деятельности лесозаготовительной техники.

Результаты и обсуждение

Фауна и население жуужелиц исследуемой вырубki. Всего на территории исследуемой вырубki отловлено 3335 особей жуужелиц, относящихся к 52 видам и 23 родам (табл. 1). Наибольшую видовую представленность имеют роды: *Pterostichus* (8 видов), *Amara* (7 видов), *Bembidion* (6 видов). Роды *Carabus* и *Harpalus* имеют в своём составе по 4 вида, роды *Poecilus* и *Agonum* — по 3 вида, род *Asaphidion* включает 2 вида, остальные 15 родов включают по одному виду.

В краевой зоне исходного типа леса (рис. 1) общий улов жуужелиц составил 533 экземпляра, составляющих 21 вид и 13 родов (табл. 1). Наиболее разнообразно здесь представлены роды: *Pterostichus* (5 видов) и *Carabus* (3 вида). Роды *Amara* и *Harpalus* включают по 2 вида, остальные 9 родов имеют в своём составе только по 1 виду.

В общем составе видов жуужелиц территории вырубki численно доминируют: *Carabus nemoralis* (17,5 % от суммарной уловистости), *Poecilus cupreus* (14,8 %), *Cicindela campestris* (14,1 %), *Trechus secalis* (11,2 %), *Pterostichus oblongopunctatus* (5,8 %) и *Bembidion lampros* (5,4 %). В краевой зоне исходного типа леса доминируют по численности следующие виды: *C. nemoralis* (40,7 % от суммарной численности), *P. oblongopunctatus* (22,0 %), *Trechus secalis* (15,4 %) и *Pterostichus melanarius* (6,6 %).

Особенности пространственного распределения жуужелиц на поверхности вырубki по данным динамической плотности. При построении фоновой картограммы (рис. 3) выявляется неравномерный (пятнистый) характер распределения жуужелиц на площади вырубki. При этом выделяются два отчётливых пятна агрегации с максимальной плотностью населения жуужелиц (< 150 экз.), локализирующиеся по краям вырубki: первое — на границе с древостоем исходного типа леса (на северной стороне), второе — на юго-восточной стороне, на участке, соответствующем зоне произрастающего недоруба. Ещё одна область с высокой динамической плотностью жуужелиц (100–130 экз.) выявлена ближе к центральной части вырубki. Вдоль экотона между исходным типом леса и вырубki также отмечается узкая полоса с высоким обилием жуужелиц (100–130 экз.). В данном случае возможно проявление позитивного влияния экотона [Heliölä et al., 2001; Ries et al., 2004], означающее тенденцию к увеличению плотности жуужелиц на границе сообществ исходного леса и вырубki.

По результатам вычисления коэффициента Мориситы пространственное распределение общей ди-

Таблица 1. Видовой состав, численность, соотношение (%) и топический диапазон жужелиц вырубке и краевой зоны исходного типа леса

Table 1. Species composition, abundance, prevalence (%) and distribution range of ground beetles at the one-year-old felling area and at the edge of the indigenous forest

Видовой состав	Вырубка		Краевая зона леса		ТД*, %
	Численность, экз.	Доля, %	Численность, экз.	Доля, %	
<i>Cylindera germanica</i> (L.)	1	0,03			2,4
<i>Cicindela campestris</i> L.	469	14,06			73,8
<i>Leistus terminatus</i> (Panzer)	109	3,27	22	4,1	85,7
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid)	92	2,76	8	1,5	83,3
<i>Carabus nemoralis</i> O.Müll	583	17,48	217	40,7	100
<i>Carabus granulatus</i> L.	18	0,54	1	0,2	28,6
<i>Carabus glabratus</i> Paykull	3	0,09	4	0,8	14,3
<i>Carabus cancellatus</i> Ill.	3	0,09			4,8
<i>Cychrus caraboides</i> (L.)	4	0,12	4	0,8	4,8
<i>Clivina fossor</i> (L.)	12	0,36			23,8
<i>Dyschirius arenosus</i> Stephens	1	0,03			2,4
<i>Trechus secalis</i> (Paykull)	373	11,18	82	15,4	92,9
<i>Asaphidion pallipes</i> (Duft.)	7	0,21			14,3
<i>Asaphidion flavipes</i> (L.)	11	0,33			23,8
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst)	180	5,40			73,8
<i>Bembidion assimile</i> Gyll.	170	5,10			78,6
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (L.)	15	0,45			23,8
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm	2	0,06			4,8
<i>Bembidion guttula</i> (F.)	1	0,03			2,4
<i>Bembidion obliquum</i> Sturm	1	0,03			2,4
<i>Patrobus atrorufus</i> Stroem	3	0,09	1	0,2	9,5
<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer)	2	0,06			2,4
<i>Poecilus cupreus</i> (L.)	494	14,81			85,7
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm)	53	1,59			61,9
<i>Poecilus punctulatus</i> (Schall.)	1	0,03			2,4
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (F.)	193	5,79	117	22,0	95,2
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer)	44	1,32	7	1,3	64,3
<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer)	10	0,30			23,8
<i>Pterostichus melanarius</i> (Ill.)	88	2,64	35	6,6	71,4
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller)	25	0,75	6	1,1	40,6
<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull)	5	0,15			11,9
<i>Pterostichus minor</i> (Gyll.)	5	0,15	1	0,2	11,9
<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer)	2	0,06			4,8
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid)	29	0,87	10	1,9	61,9
<i>Dolichus halensis</i> (Schaller)	1	0,03			2,4
<i>Agonum muelleri</i> (Herbst)	6	0,18			9,5
<i>Agonum sexpunctatum</i> (L.)	71	2,13			57,1
<i>Agonum gracile</i> Sturm	6	0,18			9,5
<i>Platynus assimilis</i> (Paykull)	54	1,62	8	1,5	50,0
<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst)	19	0,57	1	0,2	33,3
<i>Amara aenea</i> (De Geer)	35	1,05	1	0,2	54,8
<i>Amara brunnea</i> (Gyll.)	12	0,36	2	0,4	19,0
<i>Amara communis</i> Panzer	5	0,15			9,5
<i>Amara municipalis</i> Duft.	1	0,03			2,4
<i>Amara eurynota</i> Panzer	11	0,33			19,0
<i>Amara familiaris</i> (Duftschmid)	8	0,24			14,3
<i>Amara infima</i> (Duftschmid)	2	0,06			4,8
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer)	2	0,06			4,8
<i>Anisodactylus binotatus</i> (F.)	3	0,09	1	0,2	9,5

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

Видовой состав	Вырубка		Краевая зона леса		ТД, %
	Численность, экз.	Доля, %	Числ., экз.	Доля, %	
<i>Harpalus laevipes</i> Zett.	23	0,69	4	0,8	42,9
<i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid)	6	0,18	1	0,2	16,7
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank)	2	0,06			4,8
<i>Harpalus rufipes</i> (Duftschmid)	59	1,77			35,7
Всего	видов	52	21		
	особей	3335	533		

* — ТД — топический диапазон.

* — ТД — distribution range.

намической плотности жужелиц отвечает критерию агрегированного типа: $I_m = 1,08068$.

Линейная корреляция общей численности жужелиц с исследуемыми параметрами микросредовых условий имеет положительную тенденцию, но не превышает слабого уровня (рис. 4).

Более всего объём суммарной численности жужелиц зависит от сохранности подстилочного слоя ($r = 0,15938$) и высотного уровня микрорельефа ($r = 0,18453$). В свою очередь, от проективного покрытия травостоя вырубки динамическая плотность жужелиц зависит крайне незначительно, $r = 0,06322$.

Фоновые картограммы поверхности пространственного распределения отдельно взятых наиболее массовых и распространённых видов жужелиц представлены на рисунке 4. Пространственное распределение всех указанных видов по индексу агрегированности Мориситы (I_m) отвечает агрегированному типу в интервале значений от 1,26762 (*Carabus nemoralis*)

до 2,63835 (*Cicindela campestris*). Характер размещения жужелиц по поверхности вырубки для каждого вида имеет индивидуальные особенности.

Наибольшая концентрация населения *Carabus nemoralis* смещена к границе с массивом исходного типа леса (рис. 5А). Это связано с лесным типом биотопического преферендума данного вида. Индекс агрегированности *Carabus nemoralis* на исследуемой выручке минимальный — 1,3. Особенностью пространственного распределения данного вида является наличие характерного продольного контура с высоким и средним значением обилия в виде полосы, пересекающей площадку вырубки в меридиональном направлении от исходного типа леса по центру вырубки. Такая форма пятнистости представляет собой своеобразный «коридор» заселения жуками лесосеки в направлении, перпендикулярном краевой линии исходного лесного массива. Таким образом, распространение *Carabus nemoralis* происходит параллельно направлению полос порубочных остатков, собранных в период лесозаготовки в виде компактных валов шириной 3–3,5 м, высотой 2–2,5 м и пересекающих вырубку от края до края.

Для миграции данного вида из леса на вырубку такие факторы как характер распределения сохранившегося слоя подстилки, плотность растительного покрова и незначительные перепады микрорельефа не имеют большого значения.

Существенной зависимости распределения динамической плотности *Carabus nemoralis* от факторов микросредовых условий не выявлено.

Популяция *Pterostichus oblongopunctatus* образует отчётливый кластер на юго-восточной окраине лесосеки (рис. 5Б) под пологом недоруба с кустарниками, плотным валежником и неповреждённой лесной подстилкой. В остальной части вырубки численность *Pterostichus oblongopunctatus* распределена относительно равномерно и в невысоком значении обилия. Второе пятно плотности особей этого вида видно в зоне экотона между лесом и выружкой с усилением численности в глубину леса. Индекс агрегированности *P. oblongopunctatus* имеет высокое значение, близкое к максимальному — 2,5. Таким образом, для распространения этого вида по

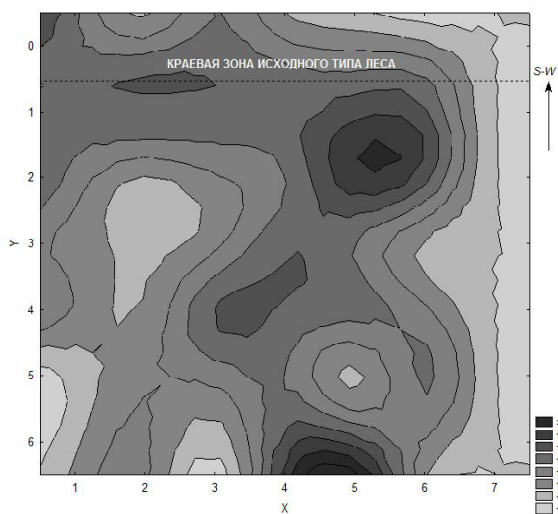


Рис. 3. Картограмма пространственного распределения общего состава жужелиц на поверхности вырубки по признаку динамической плотности.

Fig. 3. The spatial distribution of the ground beetles on the felling area according to their abundance.

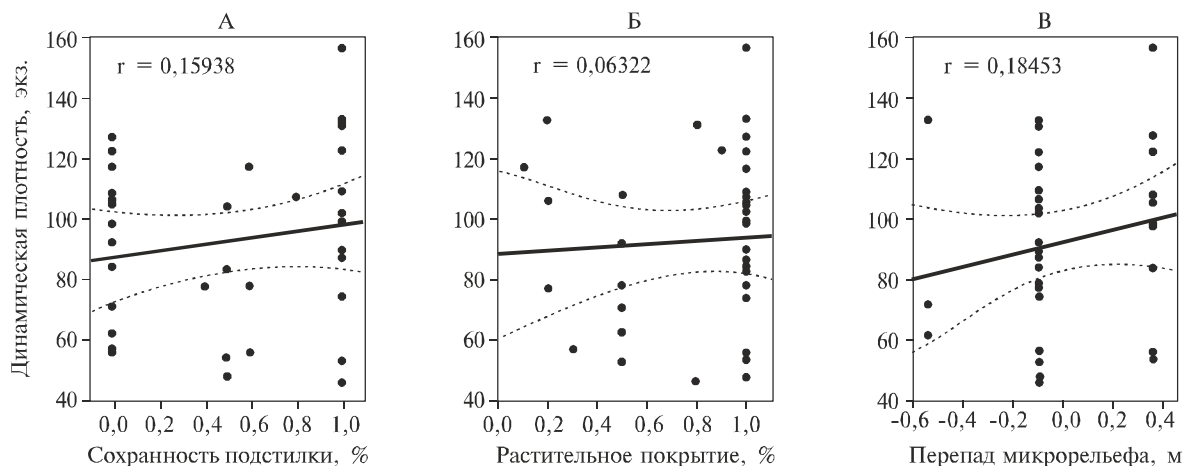


Рис. 4. Корреляция общей динамической плотности жужелиц с факторами микросредовых условий на однолетней вырубке.

Fig. 4. The relationship between total ground beetles abundance and the environmental factors of the felling area.

территории вырубке, существенное значение имеет наличие древесного полога и сохранность лесной подстилки: $r = 0,32$ (рис. 6). В отношении факторов плотности травяного покрова и уровня микрорельефа индекс линейной корреляции даёт отрицательное значение.

Распределение особей *Trechus secalis* на базовой карте (рис. 5 В) выглядит, скорее, как случайное, мелкими кластерами, рассредоточенными по периферии площади вырубке, прежде всего, по линии экотона между лесом и вырубкой и вдоль юго-восточной окраины лесосеки (зона осинового недоруба). Значение индекса агрегированности не высоко — 1,5.

Вычисление коэффициента корреляции обнаруживает сильную положительную зависимость динамической плотности *Trechus secalis* от плотности растительного покрова $r = 0,9$ (рис. 7Б). На основе этого можно предположить, что на территории вырубке данный вид избегает открытых участков территории, характеризующихся более сухими условиями почвы и воздуха, т.е. он более требователен к гидро- и терморегиму поверхности. По отношению к другим микросредовым факторам у *Trechus secalis* выявлена средняя положительная зависимость от фактора сохранности подстилки — $r = 0,4$ (рис. 7А) и средняя отрицательная корреляция с уровнем перепада микрорельефа — $r = -0,3$ (рис. 7В). Т.е. для этого вида более привлекательны пониженные формы микрорельефа (углубления, впадины выемки поверхности) с густым травостоем и наличием подстильного слоя.

Основная масса особей *Poecilus cupreus* концентрируется в виде двух пятен в центре площади вырубке (рис. 5Г). Индекс агрегированности *Poecilus cupreus* находится на среднем уровне относительно других видов — 1,8. По экологическому преференту — это лугово-полевой вид, предпочитающий

открытые пространства, способный к длинным миграциям и вселяющийся на территории вырубке из окрестных луговых и полевых биогеоценозов [Antsiferov, 2016a, b]. По средним значениям динамической плотности этот вид распределён на вырубке относительно равномерно. В комплексе рассматриваемых микросредовых условий для *Poecilus cupreus* наибольшее значение имеет сохранность подстилки — $r = 0,2$. Существенной зависимости распространения этого вида по поверхности вырубке от факторов растительного покрова и перепада микрорельефа по итогам корреляционного анализа не выявлено.

Автокорреляция в пространственном распределении жужелиц на площади вырубке. Для пространственной структуры общей динамической плотности жужелиц участка исследуемой вырубке выявлена автокорреляция данных. Вариограмма пространственной неоднородности общей численности жужелиц (рис. 8) имеет линейный тренд, круто возрастающий с увеличением шага до 4-го лага (радиус автокорреляции: $0,001838^\circ = 0^\circ 0' 4''$), со стационарным приращением (с 4 по 5 лаг), после которого следует второй подъём вариограммы на расстояние 1 лага ($0^\circ 0' 2''$). Это говорит о том, что последовательность переменных имеет между собой автокорреляцию на двух уровнях дистанций, которые соотносятся с двумя агрегациями в пространственном распределении общей численности жужелиц на площади вырубке.

Высота вариограммного тренда растёт с увеличением расстояния. Это означает, что для близких точек разница значений меньше, чем для более удалённых [Dem'yanov, Savel'eva, 2010]. От 6-го лага (между самыми взаимно удалёнными опорными точками выборки) линия вариограммы изменяет тенденцию автокорреляции в отрицательную сторону — за этим расстоянием данные становятся не коррели-

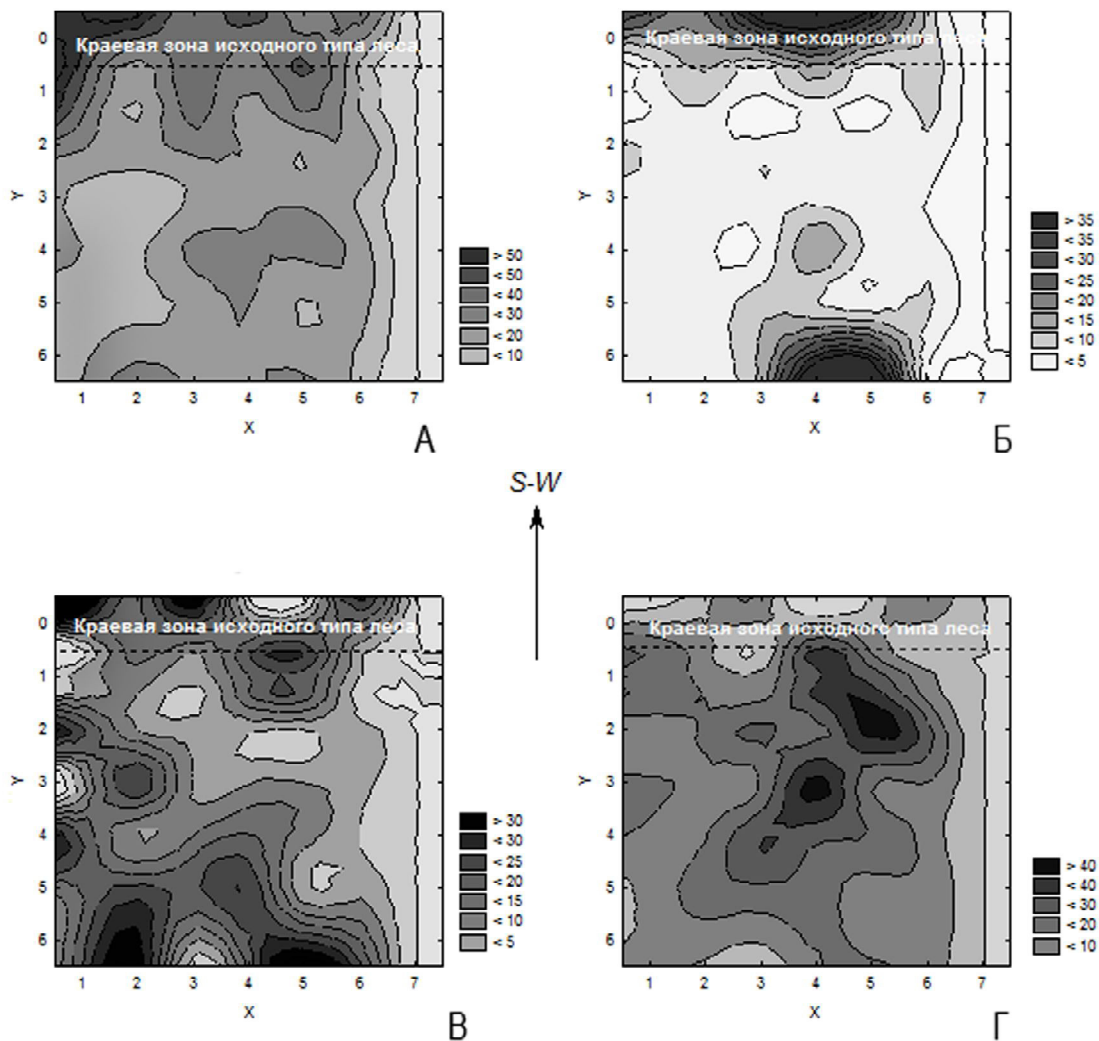


Рис. 5. Пространственное распределение отдельных видов жуков на поверхности вырубki по данным динамической плотности. А — *Carabus nemoralis*, Б — *Pterostichus oblongopunctatus*, В — *Trechus secalis*, Г — *Poecilus cupreus*.

Fig. 5. The spatial distribution of certain ground beetle species on the felling area. А — *Carabus nemoralis*, Б — *Pterostichus oblongopunctatus*, В — *Trechus secalis*, Г — *Poecilus cupreus*.

руемыми. Поведение вариограммы общей численности жуков на исследуемой вырубке обнаруживает также наличие разрывности («эффект самородка») пространственной переменной в первом лаге в значениях вариограммы от 0 до 604,7. Это указывает на наличие определённой микроструктуры динамической плотности жуков в более коротком разрешении, чем минимальное расстояние между выборочными точками (экспериментальное разрешение). Такое поведение вариограммы может быть обусловлено и слишком большим расстоянием между точками отбора проб [Savel'ev et al., 2012], что не позволяет обнаружить структуры с рангом короче, чем наименьшее расстояние между точками.

Вариограмма пространственной неоднородности *Carabus nemoralis* (рис. 9) имеет линейный тренд, возрастающий с увеличением шага до 3-го лага (ра-

диус автокорреляции: $0,00083^\circ = 0^\circ 0' 3''$), со стационарным приращением (с 3 по 5 лаг), после которого следует дальнейший подъём вариограммы на расстоянии 2-х лагов (радиус автокорреляции: $0,00082^\circ = 0^\circ 0' 3''$). Общий радиус автокорреляции: $0,00248^\circ = 0^\circ 0' 9''$. Данный вид вариограммы говорит о том, что последовательность переменных имеет между собой автокорреляцию на двух уровнях дистанций, которые соотносятся с двумя агрегациями в пространственном распределении общей численности жуков на площади вырубki.

Линейный тренд пространственной неоднородности *Pterostichus oblongopunctatus* (рис. 9) возрастает с увеличением шага до 4-го лага (радиус автокорреляции: $0,00165^\circ = 0^\circ 0' 6''$). Далее, от 4-го лага кривая вариограммы приобретает отрицательную тенденцию автокорреляции между самыми удалён-

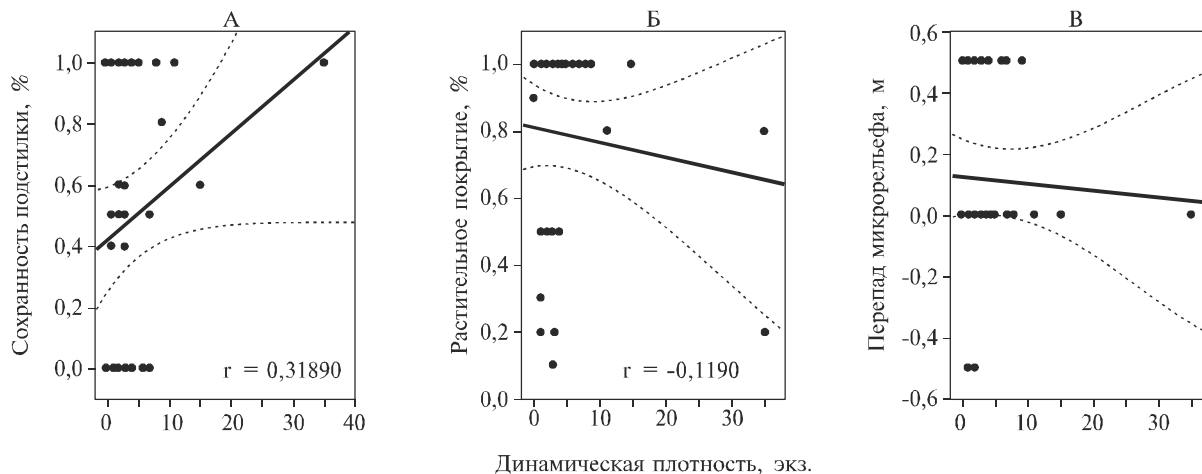


Рис. 6. Корреляция численности *Pterostichus oblongopunctatus* с факторами микросредовых условий
 Fig. 6. The relationship between abundance of *Pterostichus oblongopunctatus* and environmental factors in the felling area

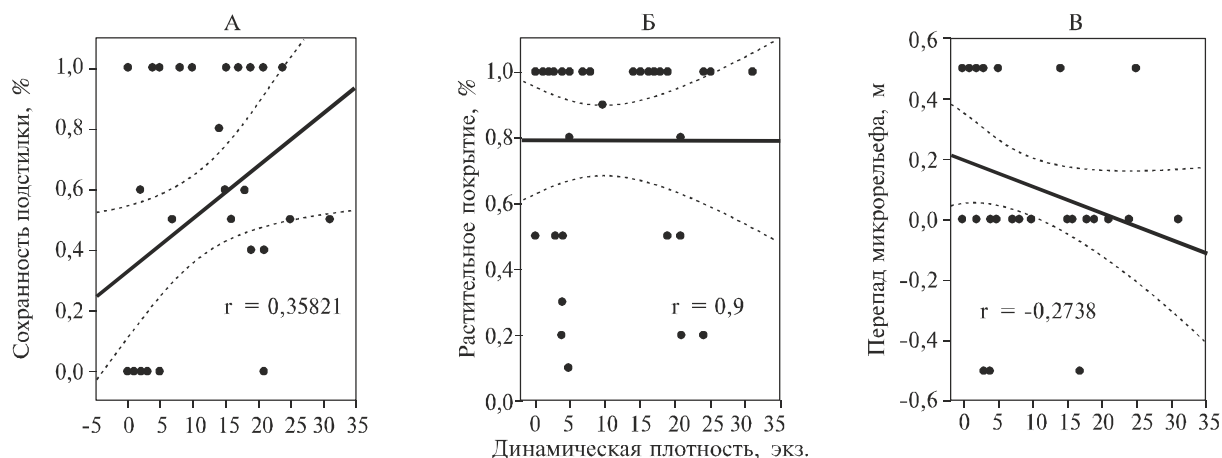


Рис. 7. Корреляция численности *Trechus secalis* с факторами микросредовых условий.
 Fig. 7. The relationship between abundance of *Trechus secalis* and environmental factors in the felling area.

ными взаимно опорными точками выборки — за этим расстоянием данные становятся не коррелируемыми.

Пространственная неоднородность *Trechus secalis* не выражает большого изменения степени различия данных в зависимости от географического расстояния между ними (рис. 9). Поведение вариограммы, не проявляющее явного пространственного тренда в данных динамической плотности *Trechus secalis* больше соответствует гипотезе стационарности распределения признаков, подтверждающее предположение о случайном типе распределения.

Вариограмма пространственной неоднородности *Poecilus cupreus* (рис. 9) аналогична таковой у *Pterostichus oblongopunctatus*. В данном случае имеет место линейный тренд, возрастающий с увеличением шага до 4-го лага (радиус автокорреляции: $0,00165^\circ = 0^\circ 0' 6''$). Далее, от 4-го лага данные становятся не коррелируемыми, т.к. кривая вариограммы приобретает отрицательную тенденцию автокорреляции.

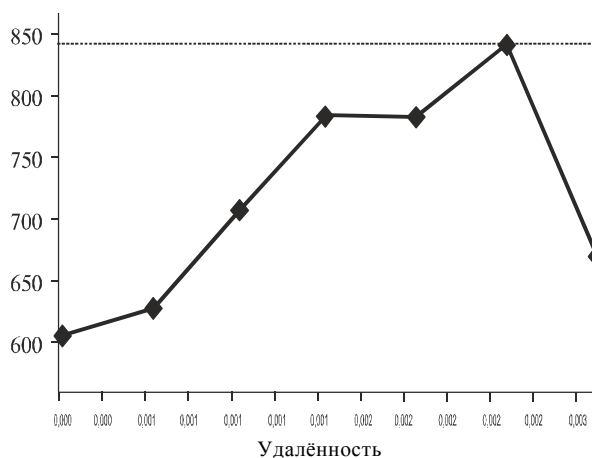


Рис. 8. Вариограмма пространственной неоднородности общей численности жужелиц на исследуемой вырубке
 Fig. 8. The variogram of the spatial heterogeneity of the total abundance of ground beetles in the felling area

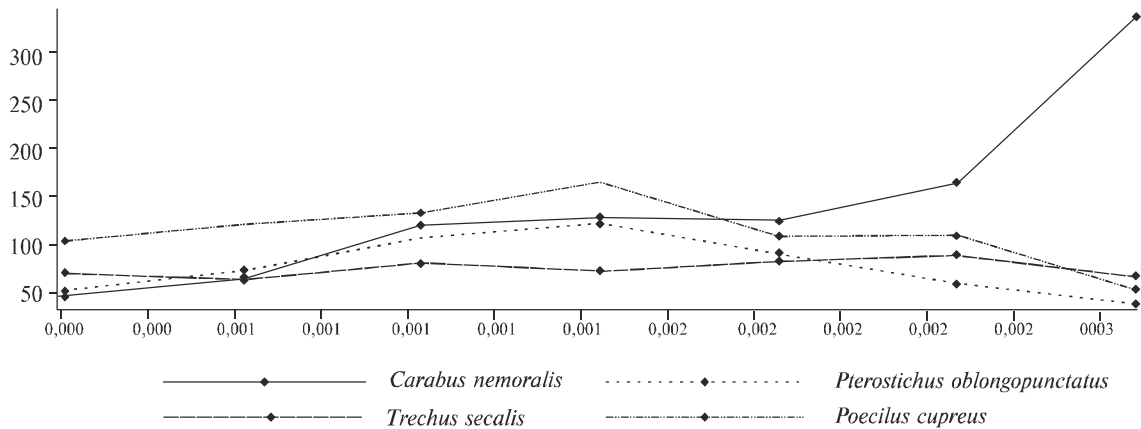


Рис. 9. Вариограмма пространственной неоднородности динамической плотности жужелиц с максимальной встречаемостью и уловистостью на исследуемой вырубке.

Fig. 9. The variogram of spatial heterogeneity of the abundance of individual species of ground beetles on the felling area.

Поведение вариограммы рассмотренных наиболее массовых и распространённых видов жужелиц на исследуемой вырубке обнаруживает наличие разрывности пространственной переменной в первом лаге в значениях вариограммы: минимальная от 0 до 45,3 (*C. nemoralis*), максимальная от 0 до 102,4 (*P. cupreus*).

Заключение

В ходе вышеизложенных исследований выявлен ряд закономерностей, отражающих характер пространственного распределения жужелиц на поверхности лесосеки в первый год после рубки.

В процессе заселения территории однолетней вырубке жуки-жужелицы, в общей массе, распространяются по поверхности не равномерно и не случайно. В том или ином обилии и составе видов жужелицы улавливаются по всей сети ловушек, однако при вычислении индекса агрегированности и построении фоновой картограммы обнаруживается пятнистый характер их распределения по поверхности. Участки наибольших скоплений жуков располагаются в определённой зависимости от внешних разномасштабных условий исследуемого биотопа. Наиболее заметную роль играет, при этом, наличие и близость сохранившегося древостоя: стена исходного типа леса, либо участки с недорубом. Основная масса жужелиц скапливается в области вырубки, граничащей с сохранившимся лесом (северо-восточная часть) и под пологом недоруба (юго-восточная часть). Кроме того, пятна концентраций динамической плотности жужелиц сочетаются с областями наибольшей плотности травяного покрова, сохранности лесной подстилки и наиболее возвышенных участков поверхности. Корреляция распределения общей массы жужелиц с данными микросредовыми условиями вырубки присутствует, но в значениях, не превышающих слабого уровня. Наибольшую роль иг-

рают высота перепада микрорельефа и наличие сохранившейся лесной подстилки.

Агрегированность пространственного распределения сообщества жужелиц на лесосеке первого года рубки подтверждается наличием автокорреляции между данными динамической плотности пробных точек, исключая наиболее удаленные друг от друга ловушки. Разрывность пространственной переменной между точками в первом классе дистанции (1 лаг) указывает на необходимость дополнительных исследований с целью выявления микроструктуры динамической плотности жужелиц в более коротком разрешении, с использованием сокращённого масштаба сети пробных точек.

Размещение на поверхности лесосеки всех отдельно взятых видов жужелиц отвечает агрегированному типу, но имеет индивидуальные отличия (в иных случаях кардинальные), связанные с величиной индекса агрегированности, конфигурацией рисунка пятнистости и отношением к условиям среды на лесосеке. Так, для пространственного распределения *C. nemoralis* и *P. oblongopunctatus* главное значение имеет близость исходного, либо сохранившегося древостоя. Примечательно, что расселению *C. nemoralis* по территории вырубке могут способствовать линии буртов порубочных остатков. На характер пространственного размещения *T. secalis* важнейшее влияние оказывает плотность травяного покрова — данный вид избегает открытых участков поверхности. Для распределения, вселяющегося на вырубку лугово-полевого вида *P. cupreus*, больше подходит центральная область лесосеки, равноудалённая от лесистой периферии, но при этом, важен фактор сохранности подстилочного яруса.

Вариограмма пространственной неоднородности большинства исследуемых видов жужелиц имеет возрастающий линейный тренд, указывающий на наличие автокорреляции значений (т. е. доказывает наличие агрегаций) с различным радиусом у каждо-

го вида. Исключение составляет *T. secalis*, пространственная неоднородность которого близка к гипотезе стационарности распределения признака динамической плотности и склоняет к выводу о случайности его распределения на поверхности лесосеки, что подтверждается, дополнительно, низким значением индекса агрегированности (I_m).

Литература

- Antsiferov A.L. 2016a. Changes in Ecological Diversity of the Forest Population of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) after Deforestation and During the Initial Period of Reforestation // *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. No.1. P.47–55. [In Russian].
- Antsiferov A.L. 2016b. 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.
- Budilov V.V., Budilov P.V. 2007. [Spatial-temporal distribution of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in agrocenoses of the Middle Volga region. Monograph] Saransk: Mordovskoe knizhnoe izdatel'stvo. 134 p. [In Russian].
- Dem'yanov V.V., Savel'eva E.A. 2010. [Geostatistics: theory and practice.] M.: Nauka. 327 p. [In Russian].
- Dymov A.A., Lapteva E.M. 2006. Changes in Podzolic Soils on Bilayered Deposits under the Influence of Felling // *Lesovedenie*. No.3. P.42–49. [In Russian].
- Dymov A.A. 2018. Soils of mechanically disturbed sites at cuttings in middle taiga in the Republic of Komi // *Lesovedenie*. No.1. P.69–81. [In Russian].
- Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. 2012. [Collections of insects: collection, processing and storage of material]. M.: Tovarishestvo nauchnih izdaniy KMK. 339 p. [In Russian].
- Gongal'skii K.B., Pokarzhevskii A.D., Savin F.A., Filimonova Zh.V. 2003. [Spatial distribution of animals and variability of trophic activity measured by bait-lamina-test in podzolic soil under spruce forest] // *Ekologiya*. No.6. P.434–444. [In Russian].
- Halafyan A.A. 2007. STATISTICA 6. [Statistical analysis of data. 3 edition. Textbook]. M.: OOO «Binom-Press». 512 p. [In Russian].
- Heliölä J., Koivula M., Niemelä J. 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology*. Vol.15. P.370–377.
- Il'chukov S.V. 1997. [Dynamics of forest cover after logging of the main use (average taiga subzone, Komi Republic): Thesis abstract of candidate of biological Sciences]. Syktyvkar. 22 p.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.N. 1999. Data analysis in community and landscape ecology. M.: RASHN. 306 p. [In Russian].
- Kashkarov D.N. 1933. [Environment and community (fundamentals of synecology)]. M.: Gosudarstvennoe meditsinskoe izdatel'stvo. 243 p. [In Russian].
- Koivula M., Punttila P., Haila Y., Niemelä J. 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest // *Ecography*. Vol.22. P.424–435.
- Koivula M. 2001. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in boreal managed forests — meso-scale ecological patterns in relation to modern forestry. PhD thesis, University of Helsinki. 28 p.
- Meshalkina Yu.L. 2001. [Geostatistics as a tool for studying spatial variation of soil properties] // *Mashtabnye efekty pri issledovanii pochv*. M.: MGU. P.153–163. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievskii V.S. 2014. [Zooedafon of the West Siberian northern taiga: Spatial ecology of soil arthropod populations in natural and disturbed habitats] M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 168 p. [In Russian].
- Niemelä J. 1997. Invertebrates and boreal forest management // *Conservation Biology*. Vol.11. No.3. P.601–610.
- Niemelä J., Langor D.W., Spence J.R. 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in western Canada. *Conservation Biology*. Vol.7. P.551–561.
- Niemelä J., Haila Y., Punttila P. 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient // *Ecography*. Vol.19. P.352–368.
- Pettersson R. B. 1996. Effect of forestry on abundance and diversity of arboreal spiders in the boreal spruce forest // *Ecography*. Vol.19. No.3. P.221–228.
- Pihlaja M., Koivula M., Niemelä J. 2006. Responses of boreal carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) to clear-cutting and top-soil preparation // *Forest Ecology Management*. Vol.222. P.182–190.
- Pokarzhevskii A.D., Gongal'skii K.B., Zajtsev A.S., Savin F.A. 2007. [Spatial ecology of soil animals]. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 174 p. [In Russian].
- Rebrova O.Yu. 2003. [Statistical analysis of medical data. Application of the STATISTICA software package]. M.: MediaSfera. 312 p. [In Russian].
- Renkonen O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // *Annales Botanici Societatis Zoologica-Botanicæ Fennicæ «Vanamo»*. Vol.6. Fasc.1. P.1–231.
- Ries L., Fletcher R.J., Battin J., Sisk T.D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol.35. P.491–522.
- Rosenberg M.S., Anderson C.D. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution*. Vol.2. No.3. P.229–232.
- Savel'ev A.A., Muharomova S.S., Pilyugin A.G., Chizhikova N.A. 2012. [Geostatistical analysis of data in ecology and environmental management (using the R package): a training manual]. Kazan: Kazanskii universitet. 120 p. [In Russian].
- Savin F.A., Gongal'skii K.B., Pokarzhevskii A.D. 2006. [The required sample size taking into account the number and taxonomic diversity of large soil invertebrates in different natural zones] // *Ekologiya*. No.1. P.39–44. [In Russian].
- Sharova I.H. 1981. [Life forms of ground beetles]. M.: Nauka. 293 p. [In Russian].
- Shitikov V.K., Rozenberg G.S. 2013. [Randomization and Bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R]. Tolyatti: Kassandra. 314 p. [In Russian].
- Smurov A.V. 1975. [A new type of statistical spatial distribution and its application in environmental studies] // *Zoologicheskii Zhurnal*. Vol.LIV. No.2. P.283–289. [In Russian].
- Tikhomirova A. L. 1975. [Accounting of soil invertebrate] // *Metody pochvennozoologicheskikh issledovaniy*. M.: Nauka. P.73–85. [In Russian].
- Vinogorov G.K. 1984. [Logging technology. Textbook for technical schools]. M.: Lesnaya promyshlennost. 296 p. [In Russian].