

Библиографический список

1. Агаджанян Н. А., Воложин А. И., Евстафьева Е. В. Экология человека и концепция выживания. — М.: ГОУ ВУНМЦ МЗ РФ, 2001.
2. Методика проведения социально-гигиенического мониторинга // Экологический вестник России. — 2002. — № 2.
3. Бедрицкий А. И. и др. Основы оптимальной адаптации экономики России к опасным проявлениям погоды и климата // Метеорология и гидрология. — 2009. — № 4. — С. 5—14.
4. Обзор деятельности Росгидромета за 2009 год. — М., 2009. — 140 с.
5. Боев В. М. и др. Экология человека на урбанизированных и сельских территориях. — Оренбург, 2003.

УДК 574.472:595.762.12

ВЛИЯНИЕ УРБАНИЗАЦИИ НА СООБЩЕСТВА ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

В. В. Александров,

аспирант КГУ им. К. Э. Циолковского, victor_alex@list.ru,

С. К. Алексеев,

к.б.н., ст. научн. сотр. ГПЗ «Калужские засеки», stenus@yandex.ru,

М. Н. Сионова,

к.б.н., доцент КГУ им. К. Э. Циолковского, msionova@yandex.ru

При урбанизации снижается число и динамическая плотность лесных видов, видовое богатство эпигеобionтов, обилие стратобionтов и эпигеобionтов, возрастает число и динамическая плотность видов открытых биотопов и миксофитофагов. Лесные сообщества жукелиц приобретают некоторые черты сообществ открытых биотопов. Показано, что представители одних и тех же жизненных форм и экологических групп неодинаково относятся к урбанизации.

The urbanization decreases the number of forest individuals and species, the number of epigeobiont species, and the number of stratoobiont and epigeobiont individuals. It increases the number of open habitat and mixophytophagous carabid individuals and species. Forest carabid assemblages receive some features of open habitat assemblages with urbanization. Different species of the same life form or ecological group have different relations to urbanization.

Ключевые слова: урбанизация, жукелицы, биотопический предпочтудум, жизненная форма, широколиственные леса.

Keywords: urbanization, carabid beetles, habitat preference, life form, broadleaved forest.

Введение. Жуки жукелицы (Coleoptera, Carabidae) составляют значительную часть напочвенных беспозвоночных и играют в экосистемах важную роль в качестве регуляторов численности других животных. Благодаря высокому обилию, относительной простоте учета, огромной биоценотической роли и хорошим индикаторным свойствам жукелицы нередко используются в качестве модельной группы в экологических исследованиях, особенно связанных с оценкой антропогенного воздействия на экосистемы [1]. Воздействие урбанизации на жукелиц изучается достаточно давно [2], а на рубеже XX—XXI вв. изменения сообществ жукелиц по урбанистическому градиенту стали специальным предметом исследования в рамках международной программы Globenet [3]. Воздействие урбанизации на лесные сообщества жукелиц изучалось в Финляндии [3—7], Дании [8], Германии [9, 10], Великобритании [11], Бельгии [12], Венгрии [13, 14], Болгарии [3], Канаде, Японии [15]. Данные исследования позволили получить важные в теоретическом отношении результаты. Например, было установлено, что к жукелицам неприменима коннеловская модель

промежуточного нарушения. При этом общие закономерности реакции сообществ на урбанизацию преломляются в региональной специфике, обусловленной различными факторами среды и различным видовым составом жукелиц [3]. В России воздействие урбанизации на сообщества жукелиц изучалось частично в рамках описательных исследований городских карабидокомплексов и исследований рекреационной дигрессии [1]. При этом территория России охвачена исследованиями неравномерно. Достаточно подробно изучались жукелицы урбанизированных территорий Мордовии [16], Тульской [17], Кемеровской областей [18, 19]. На юго-западе лесной зоны России жукелицы урбанизированных ландшафтов изучены слабо. В Калужской области влияние урбанизации на жукелиц частично затронуто работами, посвященными рекреационной нагрузке [20—22]. При этом жукелицы малонарушенных лесов Калужской области исследованы детально [23].

Материал и методы. Пробные площадки. Для оценки воздействия урбанизации на сообщества жукелиц широколиственных лесов было обследовано 16 пробных площадей на неурбанизированной территории и 16 пробных площадей на территории города Калуги. К первым отнесены широколиственные леса, размещенные вдали от крупных населенных пунктов и дорог, не использовавшиеся для лесозаготовок и не испытывавшие заметной рекреационной и иной антропогенной нагрузки в период исследования. В дальнейшем они обозначены как Н1—Н16.

Урбанизированные леса включают относительно крупные участки лесной растительности, изолированные застройкой и транспортными путями, естественного или антропогенного происхождения, но с преобладанием процессов саморазвития. В древостое преобладают нативные и интродуцированные (клен американский) широколиственные породы с примесью мелколиственных пород. На территории города Калуги подобные биотопы распространены в ов-

ражно-балочной сети. В дальнейшем обозначены как У1 — У16.

Методы сбора и обработки материала. Материал собирался стандартным способом, при помощи ловушек Барбера (почвенных ловушек), которые экспонировались на пробной площади с апреля по октябрь в количестве 15—30 штук. В качестве фиксатора использовали 4%-ный формалин, выборка проводилась два раза в месяц.

Для измерения разнообразия сообществ использовали число видов, индекс, обратный индексу Бергера—Паркера $1/d$, индекс полидоминантности S_h и индекс выравненности по Макинтошу Е. Обилие видов выражали в показателях динамической плотности, или уловистости — числе особей на 100 ловушко-суток (л.-сут.). Для каждого вида рассчитывалась также частота встречаемости, выражающая константность вида для типа сообществ.

Проверка нормальности статистического распределения осуществлялась при помощи критерия Колмогорова—Смирнова. Распределение суммарной уловистости, числа видов, индексов видового разнообразия достоверно не отклоняется от нормального. Для оценки достоверности влияния урбанизации и других факторов на эти параметры использован однофакторный дисперсионный анализ ANOVA. Поскольку многофакторный дисперсионный анализ был недоступен в связи с малым количеством наблюдений, для того, чтобы исключить влияние других факторов (геотопологии, года исследования), применялся расчет частной корреляции. Уловистость подавляющего большинства видов жукелиц значительно отклоняется от нормального распределения. Стандартными математическими методами нормализовать эти данные не удалось, поэтому для оценки достоверности влияния урбанизации применялся непараметрический тест Манна—Уитни.

Результаты и обсуждение. Состав сообществ жукелиц. Всего в обследованных широколиственных лесах Калужской области обнаружено 140 видов жукелиц. При этом общими для

урбанизированных и неурбанизированных лесов являются 79 видов. Из них константным для обоих типов биотопов является 21 вид жулиец (табл.1). Ядро населения жулиец составляет не более десяти видов. При этом 100%-ной встречаемостью обладают только пять видов: *Carabus granulatus*, *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *Platynus assimilis*. На неурбанизированной территории высоко константными (встречаемость 90—100%)

компонентами населения являются также *C. hortensis*, *C. coriaceus*, *Cychrus caraboides*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus strenuus*, *P. aethiops*, *Agonum fuliginosum*, *Oxypselaphus obscurus*, *Baderia lacertosus*. В городских лесах высокой встречаемостью обладают *C. cancellatus*, *C. nemoralis*, *Harpalus rufipes*, *H. latus*. Единственным общим супердоминантом (в среднем 24—27% жулиец) неурбанизированных и городских лесов является *Platynus assimilis*.

Таблица 1

Состав доминантных и константных видов жулиец в широколиственных лесах Калужской области на урбанизированной и неурбанизированной территориях

| Таксоны | Уловистость, экз. на 100 л.-сут. | | | | | | | |
|--|----------------------------------|-------|--------|-------|------------------|-------|--------|-------|
| | Неурбанизированная | | | | Урбанизированная | | | |
| | M | SE | max | min | M | SE | max | min |
| <i>Leistus ferrugineus</i> (L.) | 0,023 | 0,016 | 0,311 | 0,000 | 0,025 | 0,008 | 0,111 | 0,000 |
| <i>L. terminatus</i> (Hellwig) | 0,648 | 0,119 | 1,700 | 0,000 | 0,027 | 0,008 | 0,100 | 0,000 |
| <i>Notiophilus pallustris</i> (Dufft.) | 0,020 | 0,009 | 0,178 | 0,000 | 0,103 | 0,037 | 0,481 | 0,000 |
| <i>N. germinyi</i> Fauvel | 0,159 | 0,032 | 0,489 | 0,000 | 0,016 | 0,006 | 0,074 | 0,000 |
| <i>N. biguttatus</i> (F.) | 0,006 | 0,003 | 0,050 | 0,000 | 0,049 | 0,015 | 0,200 | 0,000 |
| <i>Calosoma inquisitor</i> (L.) | 0,859 | 0,451 | 6,972 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| <i>Carabus cancellatus</i> Ill. | 0,053 | 0,021 | 0,370 | 0,000 | 0,765 | 0,154 | 2,056 | 0,037 |
| <i>C. granulatus</i> L. | 8,596 | 2,040 | 34,789 | 0,356 | 1,887 | 0,469 | 6,074 | 0,222 |
| <i>C. nemoralis</i> Mull. | 0,244 | 0,242 | 4,844 | 0,000 | 5,749 | 0,708 | 11,867 | 2,074 |
| <i>C. glabratus</i> Pk. | 0,860 | 0,406 | 7,394 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| <i>C. hortensis</i> L. | 3,566 | 0,594 | 8,640 | 0,089 | 0,041 | 0,035 | 0,556 | 0,000 |
| <i>C. convexus</i> F. | 0,173 | 0,056 | 0,915 | 0,000 | 0,005 | 0,003 | 0,037 | 0,000 |
| <i>C. coriaceus</i> L. | 2,116 | 0,524 | 9,859 | 0,180 | 0,005 | 0,005 | 0,074 | 0,000 |
| <i>Cychrus caraboides</i> (L.) | 1,179 | 0,285 | 5,431 | 0,020 | 0,002 | 0,002 | 0,019 | 0,000 |
| <i>Elaphrus cupreus</i> Duft. | 0,012 | 0,005 | 0,092 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| <i>Loricera pilicornis</i> (F.) | 1,164 | 0,343 | 5,360 | 0,000 | 0,190 | 0,056 | 0,685 | 0,000 |
| <i>Clivina fossor</i> (L.) | 0,206 | 0,064 | 0,920 | 0,000 | 0,188 | 0,038 | 0,389 | 0,000 |
| <i>Dyschirius globosus</i> Herbst | 0,022 | 0,012 | 0,230 | 0,000 | 0,009 | 0,004 | 0,056 | 0,000 |
| <i>Brosicus cephalotes</i> (L.) | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,029 | 0,011 | 0,111 | 0,000 |
| <i>Blemus discus</i> (F.) | 0,039 | 0,017 | 0,270 | 0,000 | 0,072 | 0,045 | 0,685 | 0,000 |
| <i>Epaphius scalis</i> (Pk.) | 9,891 | 1,910 | 30,510 | 0,000 | 0,330 | 0,124 | 1,963 | 0,000 |
| <i>Asaphidion flavipes</i> L. | 0,506 | 0,137 | 2,320 | 0,000 | 0,177 | 0,049 | 0,667 | 0,000 |
| <i>Bembidion lampros</i> (Herbst) | 0,004 | 0,002 | 0,020 | 0,000 | 0,078 | 0,034 | 0,481 | 0,000 |
| <i>B. properans</i> (Stephens) | 0,001 | 0,001 | 0,020 | 0,000 | 0,023 | 0,007 | 0,093 | 0,000 |
| <i>V. biguttatum</i> (F.) | 0,110 | 0,094 | 1,890 | 0,000 | 0,002 | 0,002 | 0,019 | 0,000 |
| <i>V. guttula</i> (F.) | 0,452 | 0,290 | 5,455 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| <i>V. mannerheimi</i> Sahlberg | 0,314 | 0,113 | 1,560 | 0,000 | 0,034 | 0,015 | 0,222 | 0,000 |
| <i>V. quadrimaculatum</i> (L.) | 0,007 | 0,004 | 0,050 | 0,000 | 0,010 | 0,005 | 0,074 | 0,000 |
| <i>Patrobus atrorufus</i> (Stroem) | 8,554 | 2,995 | 42,340 | 0,000 | 0,428 | 0,139 | 1,944 | 0,000 |
| <i>Stomis pumicatus</i> (Pz.) | 0,171 | 0,048 | 0,775 | 0,000 | 0,047 | 0,018 | 0,278 | 0,000 |
| <i>Poecilus cupreus</i> (L.) | 0,024 | 0,006 | 0,100 | 0,000 | 0,855 | 0,277 | 3,333 | 0,000 |
| <i>P. versicolor</i> (Sturm) | 0,057 | 0,019 | 0,400 | 0,000 | 1,616 | 0,494 | 6,111 | 0,000 |
| <i>P. lepidus</i> (Leske) | 0,002 | 0,002 | 0,044 | 0,000 | 0,060 | 0,039 | 0,630 | 0,000 |
| <i>Pterostichus niger</i> Schaller | 5,276 | 0,927 | 15,410 | 0,930 | 1,583 | 0,263 | 3,870 | 0,200 |

| Таксоны | Уловистость, экз. на 100 л.-сут. | | | | | | | |
|------------------------------------|----------------------------------|--------|---------|--------|------------------|-------|--------|--------|
| | Неурбанизированная | | | | Урбанизированная | | | |
| | M | SE | max | min | M | SE | max | min |
| <i>P. vernalis</i> (Pz.) | 0,010 | 0,005 | 0,070 | 0,000 | 0,029 | 0,012 | 0,167 | 0,000 |
| <i>P. anthracinus</i> (Ill.) | 0,073 | 0,041 | 0,770 | 0,000 | 0,244 | 0,111 | 1,481 | 0,000 |
| <i>P. nigrita</i> (Pk.) | 0,326 | 0,094 | 1,260 | 0,000 | 0,059 | 0,026 | 0,407 | 0,000 |
| <i>P. strenuus</i> (Pz.) | 1,387 | 0,200 | 3,169 | 0,050 | 0,178 | 0,055 | 0,611 | 0,000 |
| <i>P. aethiops</i> (Pz.) | 2,999 | 0,677 | 11,240 | 0,000 | 0,022 | 0,021 | 0,333 | 0,000 |
| <i>P. oblongopunctatus</i> (F.) | 19,841 | 2,361 | 48,320 | 3,022 | 1,192 | 0,398 | 5,444 | 0,037 |
| <i>P. melanarius</i> (Ill.) | 9,539 | 1,395 | 25,380 | 0,211 | 5,838 | 1,562 | 18,944 | 0,200 |
| <i>Calathus erratus</i> (Sahlberg) | 0,005 | 0,004 | 0,070 | 0,000 | 0,042 | 0,015 | 0,185 | 0,000 |
| <i>C. melanocephalus</i> (L.) | 0,028 | 0,024 | 0,474 | 0,000 | 0,041 | 0,022 | 0,352 | 0,000 |
| <i>C. micropterus</i> (Duft.) | 0,303 | 0,074 | 0,870 | 0,000 | 0,009 | 0,005 | 0,074 | 0,000 |
| <i>C. halensis</i> (Schall.) | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,012 | 0,006 | 0,093 | 0,000 |
| <i>Agonum gracilipes</i> (Duft.) | 0,035 | 0,031 | 0,622 | 0,000 | 0,045 | 0,038 | 0,600 | 0,000 |
| <i>A. duftschmidi</i> Schmidt | 0,056 | 0,019 | 0,330 | 0,000 | 0,012 | 0,005 | 0,056 | 0,000 |
| <i>A. sexpunctatum</i> (L.) | 0,001 | 0,001 | 0,010 | 0,000 | 0,031 | 0,016 | 0,222 | 0,000 |
| <i>A. fuliginosum</i> (Pz.) | 0,519 | 0,117 | 1,560 | 0,000 | 0,007 | 0,004 | 0,056 | 0,000 |
| <i>A. gracile</i> (Sturm) | 0,011 | 0,005 | 0,074 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| <i>Platynus assimilis</i> (Pk.) | 26,179 | 5,875 | 86,560 | 0,070 | 9,661 | 2,938 | 47,300 | 0,200 |
| <i>Oxypselaphus obscurum</i> Hbst | 1,374 | 0,440 | 7,380 | 0,000 | 0,042 | 0,025 | 0,407 | 0,000 |
| <i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.) | 0,009 | 0,009 | 0,178 | 0,000 | 0,061 | 0,019 | 0,241 | 0,000 |
| <i>Synuchus vivalis</i> (Ill.) | 0,109 | 0,038 | 0,770 | 0,000 | 0,009 | 0,007 | 0,111 | 0,000 |
| <i>Amara aenea</i> DeG. | 0,011 | 0,003 | 0,044 | 0,000 | 0,164 | 0,037 | 0,463 | 0,000 |
| <i>A. communis</i> (Pz.) | 0,031 | 0,007 | 0,100 | 0,000 | 0,219 | 0,047 | 0,630 | 0,000 |
| <i>A. convexior</i> Stephens | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,019 | 0,010 | 0,133 | 0,000 |
| <i>A. eurynota</i> (Pz.) | 0,001 | 0,001 | 0,020 | 0,000 | 0,027 | 0,010 | 0,111 | 0,000 |
| <i>A. familiaris</i> (Duft.) | 0,008 | 0,004 | 0,070 | 0,000 | 0,041 | 0,013 | 0,148 | 0,000 |
| <i>A. nitida</i> Sturm | 0,004 | 0,003 | 0,044 | 0,000 | 0,028 | 0,012 | 0,167 | 0,000 |
| <i>A. similata</i> (Gyll.) | 0,006 | 0,002 | 0,037 | 0,000 | 0,119 | 0,040 | 0,593 | 0,000 |
| <i>A. apricaria</i> (Pk.) | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,031 | 0,017 | 0,259 | 0,000 |
| <i>Curtonotus aulicus</i> (Pz.) | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,104 | 0,046 | 0,574 | 0,000 |
| <i>Anisodactylus binotatus</i> F. | 0,013 | 0,005 | 0,070 | 0,000 | 0,148 | 0,054 | 0,667 | 0,000 |
| <i>A. signatus</i> (Pz.) | 0,003 | 0,001 | 0,020 | 0,000 | 0,025 | 0,011 | 0,130 | 0,000 |
| <i>Harpalus griseus</i> (Pz.) | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,006 | 0,003 | 0,037 | 0,000 |
| <i>H. rufipes</i> (DeG.) | 0,088 | 0,020 | 0,282 | 0,000 | 0,560 | 0,152 | 1,870 | 0,000 |
| <i>H. affinis</i> (Schrank) | 0,001 | 0,001 | 0,020 | 0,000 | 0,112 | 0,032 | 0,407 | 0,000 |
| <i>H. distinguendus</i> (Duft.) | 0,006 | 0,002 | 0,030 | 0,000 | 0,052 | 0,016 | 0,204 | 0,000 |
| <i>H. smaragdinus</i> (Duft.) | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,009 | 0,005 | 0,074 | 0,000 |
| <i>H. latus</i> (L.) | 0,264 | 0,162 | 3,200 | 0,000 | 0,111 | 0,062 | 1,000 | 0,000 |
| <i>H. xanthopus</i> Gemminger | 0,021 | 0,011 | 0,211 | 0,000 | 0,382 | 0,069 | 0,889 | 0,000 |
| <i>H. quadripunctatus</i> Dejean | 0,442 | 0,118 | 1,580 | 0,000 | 0,054 | 0,038 | 0,593 | 0,000 |
| <i>Ophonus nitidulus</i> Stephens | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,054 | 0,024 | 0,296 | 0,000 |
| <i>O. rufibarbis</i> (F.) | 0,011 | 0,005 | 0,070 | 0,000 | 0,475 | 0,191 | 2,370 | 0,000 |
| <i>Chlaenius vestitus</i> (Pk.) | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,016 | 0,006 | 0,074 | 0,000 |
| <i>Licinus depressus</i> (Pk.) | 0,002 | 0,002 | 0,030 | 0,000 | 0,109 | 0,041 | 0,519 | 0,000 |
| <i>Badister bullatus</i> (Schrank) | 0,014 | 0,008 | 0,140 | 0,000 | 0,095 | 0,027 | 0,333 | 0,000 |
| <i>B. lacertosus</i> Sturm | 0,359 | 0,115 | 2,250 | 0,000 | 0,044 | 0,017 | 0,204 | 0,000 |
| <i>B. sodalis</i> (Duft.) | 0,245 | 0,062 | 1,080 | 0,000 | 0,016 | 0,012 | 0,185 | 0,000 |
| Суммарная уловистость | 109,819 | 11,690 | 215,560 | 33,468 | 35,281 | 2,646 | 58,100 | 11,300 |
| Число видов | 42,600 | 1,683 | 59,000 | 26,000 | 44,375 | 4,725 | 66,000 | 13,000 |
| 1/d | 3,419 | 0,241 | 5,555 | 1,539 | 3,674 | 0,496 | 7,528 | 1,228 |
| S ₂ | 6,316 | 0,476 | 10,293 | 2,316 | 8,591 | 1,467 | 18,358 | 1,509 |
| E | 0,676 | 0,023 | 0,790 | 0,399 | 0,637 | 0,045 | 0,822 | 0,246 |

В городских лесах супердоминантами являются также *Pterostichus melanarius* (17%) и *Carabus nemoralis* (16%), на неурбанизированной территории — *Pterostichus oblongopunctatus* (18%). Только вне города доминируют *Epaphius secalis* (9%) и *Patrobus atrorufus* (8%). Общими доминантами являются *Carabus granulatus* (8 и 5%) и *Pterostichus niger* (5%). В целом такой видовой состав типичен для подзоны широколиственных лесов [1].

Влияние урбанизации на параметры сообществ жуужелиц. Динамическая плотность. Суммарная динамическая плотность жуужелиц в среднем была почти втрое выше на неурбанизированной территории (табл. 1). На территории, не затронутой урбанизацией, распределение уловистости отличается высокой изменчивостью, однако различия в суммарной уловистости между лесами в городе и на неурбанизированной территории статистически достоверны (табл. 2). При исключении других возможных факторов (года, числа ловушек и геотопологии) связь суммарной уловистости и степени урбанизации остается статистически значимой (частный коэффициент корреляции Пирсона $r = -0,724$; $df = 36$; $p < 0,001$). Снижение обилия жуужелиц при урбанизации наблюдалось в Финляндии [3],

Бельгии [12], Венгрии [13, 14], Японии [15], но не зафиксирована в Великобритании [11] и Канаде [3].

Видовое богатство. В лесах вдали от населенных пунктов суммарно обнаружено 104 вида жуужелиц, в городских лесах — 115 видов. Статистически значимых различий между лесами в городе и на неурбанизированной территории по числу видов (видовой насыщенности) сообществ нет (табл. 1, 2). Снижение видового богатства жуужелиц при урбанизации зафиксировано в Финляндии, Бельгии, Великобритании и Канаде [3, 4, 11, 12], но не подтверждено в городах Германии [2, 9] и Дании [8]. Напротив, в Венгрии возрастает видовое богатство [13, 14]. Кроме того, эффект урбанизации может опосредоваться многолетними изменениями. Так, на одном и том же градиенте (Хельсинки) в один год было обнаружено негативное воздействие урбанизации на видовое богатство [3], в другой год — нет [4].

Выравненность. В большинстве изученных городов [2, 6] урбанизация повышает степень доминирования немногих устойчивых к городской среде видов, так что выравненность и в целом видовое разнообразие сообществ снижается. В нашем случае это не подтверждается: ни один из показателей разнообразия достоверно не снижается (табл. 1, 2).

Таблица 2

Результаты однофакторного дисперсионного анализа ANOVA влияния урбанизации на параметры сообществ жуужелиц широколиственных лесов Калужской области

| Параметр | Источник изменчивости | Сумма квадратов | df | Дисперсия | F | P |
|----------------|-----------------------|-----------------|----|-----------|--------|-------|
| Уловистость | Межгрупповая | 63803,7 | 2 | 31901,874 | 27,126 | 0,000 |
| | Внутригрупповая | 43514,7 | 37 | 1176,072 | | |
| Число видов | Межгрупповая | 68,4 | 2 | 34,200 | 0,173 | 0,841 |
| | Внутригрупповая | 7295,2 | 37 | 197,168 | | |
| 1/d | Межгрупповая | 2,9 | 2 | 1,474 | 0,626 | 0,540 |
| | Внутригрупповая | 87,2 | 37 | 2,356 | | |
| S _λ | Межгрупповая | 100,7 | 2 | 50,331 | 2,511 | 0,095 |
| | Внутригрупповая | 741,7 | 37 | 20,045 | | |
| E | Межгрупповая | 0,0 | 2 | 0,002 | 0,106 | 0,900 |
| | Внутригрупповая | 0,8 | 37 | 0,021 | | |

Данный эффект может быть объяснен несколькими причинами. С одной стороны, урбанизация негативно воздействует на обилие доминантов лесов, благодаря чему немногочисленные в лесах виды могут выйти в группу доминантов при урбанизации. С другой стороны, в лесные карабидокомплексы внедряются виды окружающих ценозов (прежде всего, лугово-полевые), причем некоторые с высоким численным обилием. Не исключено, что в действительности городские карабидокомплексы являются олигодоминантными, и некоторые формально константные и доминантные виды жукелиц функционально не входят в лесные сообщества. Проверка этого предположения требует деталь-

ных исследований биологии отдельных видов.

Влияние урбанизации на доминантные виды жукелиц. Подавляющее большинство доминантных и субдоминантных, а также константных видов жукелиц широколиственных лесов значительно изменяют свою уловистость под действием урбанизации, и большая их часть реагирует отрицательно (табл.3). Негативное воздействие урбанизации на обилие некоторых доминантных видов (*Carabus hortensis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. niger*) показано и для хвойных лесов Финляндии (Venn, 2003). Положительно реагируют на урбанизацию только луговые виды родов *Poecilus*, *Amara*, *Harpalus*, а среди лес-

Таблица 3

Оценка влияния урбанизации на динамическую плотность и встречаемость константных и доминантных видов жукелиц широколиственных лесов Калужской области

| Таксоны | Результаты теста Манна — Уитни | | | | Встречаемость, % | |
|--|--------------------------------|--------|--------|-------|------------------|-------|
| | U | W | Z | P | H | У |
| <i>Leistus ferrugineus</i> (L.) | 71,00 | 207,00 | -2,540 | 0,011 | 25,0 | 56,3 |
| <i>L. terminatus</i> (Hellwig) | 12,50 | 148,50 | -4,389 | 0,000 | 85,0 | 56,3 |
| <i>Notiophilus pallustris</i> (Dufft.) | 78,50 | 214,50 | -2,058 | 0,040 | 45,0 | 56,3 |
| <i>N. germinyi</i> Fauvel | 41,00 | 177,00 | -3,396 | 0,001 | 85,0 | 37,5 |
| <i>N. biguttatus</i> (F.) | 69,50 | 205,50 | -2,537 | 0,011 | 20,0 | 56,3 |
| <i>Calosoma inquisitor</i> (L.) | 8,00 | 144,00 | -4,925 | 0,000 | 75,0 | 0,0 |
| <i>Carabus cancellatus</i> Ill. | 14,00 | 150,00 | -4,312 | 0,000 | 70,0 | 100,0 |
| <i>C. granulatus</i> L. | 34,00 | 170,00 | -3,543 | 0,000 | 100,0 | 100,0 |
| <i>C. nemoralis</i> Mull. | 0,00 | 136,00 | -5,156 | 0,000 | 15,0 | 100,0 |
| <i>C. glabratus</i> Pk. | 56,00 | 192,00 | -3,421 | 0,001 | 45,0 | 0,0 |
| <i>C. hortensis</i> L. | 0,00 | 136,00 | -4,994 | 0,000 | 100,0 | 18,8 |
| <i>C. convexus</i> F. | 39,00 | 175,00 | -3,638 | 0,000 | 70,0 | 18,8 |
| <i>C. coriaceus</i> L. | 0,00 | 136,00 | -5,093 | 0,000 | 100,0 | 6,3 |
| <i>Cychrus caraboides</i> (L.) | 0,00 | 136,00 | -5,040 | 0,000 | 100,0 | 12,5 |
| <i>Elaphrus cupreus</i> Duft. | 72,00 | 208,00 | -2,919 | 0,004 | 35,0 | 0,0 |
| <i>Loricera pilicornis</i> (F.) | 48,50 | 184,50 | -2,999 | 0,003 | 90,0 | 81,3 |
| <i>Clivina fossor</i> (L.) | 123,00 | 259,00 | -0,189 | 0,850 | 75,0 | 75,0 |
| <i>Dyschirius globosus</i> Herbst | 126,00 | 262,00 | -0,095 | 0,924 | 20,0 | 31,3 |
| <i>Brosicus cephalotes</i> (L.) | 64,00 | 200,00 | -3,176 | 0,001 | 0,0 | 50,0 |
| <i>Blemus discus</i> (F.) | 116,00 | 252,00 | -0,550 | 0,582 | 35,0 | 25,0 |
| <i>Epaphius secalis</i> (Pk.) | 17,00 | 153,00 | -4,189 | 0,000 | 95,0 | 75,0 |
| <i>Asaphidion flavipes</i> L. | 63,50 | 199,50 | -2,434 | 0,015 | 85,0 | 81,3 |
| <i>Bembidion lampros</i> (Herbst) | 83,00 | 219,00 | -1,951 | 0,051 | 20,0 | 50,0 |
| <i>B. properans</i> (Stephens) | 56,00 | 192,00 | -3,426 | 0,001 | 5,0 | 56,3 |
| <i>B. biguttatum</i> (F.) | 96,00 | 232,00 | -2,099 | 0,036 | 30,0 | 12,5 |
| <i>B. guttula</i> (F.) | 92,00 | 228,00 | -1,785 | 0,074 | 30,0 | 0,0 |
| <i>B. mannerheimi</i> Sahlberg | 104,00 | 240,00 | -1,788 | 0,074 | 50,0 | 43,8 |
| <i>B. quadrimaculatum</i> (L.) | 82,00 | 218,00 | -1,831 | 0,067 | 20,0 | 25,0 |

| Таксоны | Результаты теста Манна — Уитни | | | | Встречаемость, % | |
|-------------------------------------|--------------------------------|--------|--------|-------|------------------|-------|
| | U | W | Z | P | H | У |
| <i>Patrobis atrorufus</i> (Stroem) | 127,00 | 263,00 | -0,050 | 0,960 | 95,0 | 81,3 |
| <i>Stomis pumicatus</i> (Pz.) | 93,50 | 229,50 | -1,302 | 0,193 | 95,0 | 56,3 |
| <i>Poecilus cupreus</i> (L.) | 43,50 | 179,50 | -3,211 | 0,001 | 70,0 | 81,3 |
| <i>P. versicolor</i> (Sturm) | 40,00 | 176,00 | -3,360 | 0,001 | 75,0 | 81,3 |
| <i>P. lepidus</i> (Leske) | 42,00 | 178,00 | -3,260 | 0,001 | 5,0 | 56,3 |
| <i>Pterostichus niger</i> Schaller | 56,00 | 192,00 | -3,428 | 0,001 | 100,0 | 100,0 |
| <i>P. vernalis</i> (Pz.) | 28,00 | 164,00 | -3,769 | 0,000 | 25,0 | 43,8 |
| <i>P. anthracinus</i> (Ill.) | 106,50 | 242,50 | -0,932 | 0,351 | 35,0 | 50,0 |
| <i>P. nigrita</i> (Pk.) | 97,00 | 233,00 | -1,314 | 0,189 | 80,0 | 62,5 |
| <i>P. strenuus</i> (Pz.) | 77,00 | 213,00 | -1,953 | 0,051 | 100,0 | 62,5 |
| <i>P. aethiops</i> (Pz.) | 11,00 | 147,00 | -4,425 | 0,000 | 90,0 | 12,5 |
| <i>P. oblongopunctatus</i> (F.) | 12,00 | 148,00 | -4,615 | 0,000 | 100,0 | 100,0 |
| <i>P. melanarius</i> (Ill.) | 0,00 | 136,00 | -4,824 | 0,000 | 100,0 | 100,0 |
| <i>Calathus erratus</i> (Sahlberg) | 94,00 | 230,00 | -1,281 | 0,200 | 10,0 | 56,3 |
| <i>C. melanocephalus</i> (L.) | 70,00 | 206,00 | -2,581 | 0,010 | 25,0 | 43,8 |
| <i>C. micropterus</i> (Duft.) | 103,00 | 239,00 | -1,113 | 0,266 | 80,0 | 25,0 |
| <i>C. halensis</i> (Schall.) | 34,00 | 170,00 | -3,741 | 0,000 | 0,0 | 25,0 |
| <i>Agonum gracilipes</i> (Duft.) | 96,00 | 232,00 | -2,099 | 0,036 | 25,0 | 18,8 |
| <i>A. duftschmidi</i> Schmidt | 119,00 | 255,00 | -0,537 | 0,591 | 60,0 | 31,3 |
| <i>A. sexpunctatum</i> (L.) | 97,00 | 233,00 | -1,314 | 0,189 | 5,0 | 37,5 |
| <i>A. fuliginosum</i> (Pz.) | 85,00 | 221,00 | -2,242 | 0,025 | 95,0 | 18,8 |
| <i>A. gracile</i> (Sturm) | 88,00 | 224,00 | -2,387 | 0,017 | 35,0 | 0,0 |
| <i>Platynus assimilis</i> (Pk.) | 78,00 | 214,00 | -1,884 | 0,060 | 100,0 | 100,0 |
| <i>Oxypselaphus obscurus</i> Herbst | 10,00 | 146,00 | -4,498 | 0,000 | 95,0 | 43,8 |
| <i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.) | 56,00 | 192,00 | -3,421 | 0,001 | 5,0 | 56,3 |
| <i>Synuchus vivalis</i> (Ill.) | 47,00 | 183,00 | -3,311 | 0,001 | 80,0 | 18,8 |
| <i>Amara aenea</i> DeG. | 55,00 | 191,00 | -2,908 | 0,004 | 45,0 | 68,8 |
| <i>A. communis</i> (Pz.) | 51,00 | 187,00 | -2,963 | 0,003 | 60,0 | 75,0 |
| <i>A. convexior</i> Stephens | 96,00 | 232,00 | -2,099 | 0,036 | 0,0 | 25,0 |
| <i>A. eurynota</i> (Pz.) | 78,50 | 214,50 | -2,454 | 0,014 | 5,0 | 43,8 |
| <i>A. familiaris</i> (Duft.) | 86,00 | 222,00 | -1,822 | 0,069 | 25,0 | 50,0 |
| <i>A. nitida</i> Sturm | 92,00 | 228,00 | -1,784 | 0,074 | 15,0 | 37,5 |
| <i>A. similata</i> (Gyll.) | 77,50 | 213,50 | -2,100 | 0,036 | 30,0 | 56,3 |
| <i>A. apricaria</i> (Pk.) | 80,00 | 216,00 | -2,657 | 0,008 | 0,0 | 37,5 |
| <i>Curtonotus aulicus</i> (Pz.) | 40,00 | 176,00 | -3,916 | 0,000 | 0,0 | 68,8 |
| <i>Anisodactylus binotatus</i> F. | 63,00 | 199,00 | -2,542 | 0,011 | 40,0 | 75,0 |
| <i>A. signatus</i> (Pz.) | 128,00 | 264,00 | 0,000 | 1,000 | 15,0 | 37,5 |
| <i>Harpalus griseus</i> (Pz.) | 97,00 | 233,00 | -1,474 | 0,141 | 0,0 | 25,0 |
| <i>H. rufipes</i> (DeG.) | 96,00 | 232,00 | -2,101 | 0,036 | 80,0 | 93,8 |
| <i>H. affinis</i> (Schränk) | 39,00 | 175,00 | -3,362 | 0,001 | 5,0 | 68,8 |
| <i>H. distinguendus</i> (Duft.) | 40,00 | 176,00 | -3,915 | 0,000 | 30,0 | 50,0 |
| <i>H. smaragdinus</i> (Duft.) | 84,00 | 220,00 | -1,866 | 0,062 | 0,0 | 25,0 |
| <i>H. latus</i> (L.) | 96,00 | 232,00 | -2,099 | 0,036 | 50,0 | 50,0 |
| <i>H. xanthopus</i> Gemminger | 104,00 | 240,00 | -0,998 | 0,318 | 40,0 | 93,8 |
| <i>H. quadripunctatus</i> Dejean | 23,50 | 159,50 | -4,004 | 0,000 | 80,0 | 25,0 |
| <i>Ophonus nitidulus</i> Stephens | 41,00 | 177,00 | -3,461 | 0,001 | 0,0 | 43,8 |
| <i>O. rufibarbis</i> (F.) | 72,00 | 208,00 | -2,918 | 0,004 | 20,0 | 62,5 |
| <i>Chlaenius vestitus</i> (Pk.) | 60,00 | 196,00 | -2,883 | 0,004 | 0,0 | 43,8 |
| <i>Licinus depressus</i> (Pk.) | 72,00 | 208,00 | -2,920 | 0,004 | 5,0 | 68,8 |
| <i>Badister bullatus</i> (Schränk) | 54,00 | 190,00 | -3,026 | 0,002 | 15,0 | 75,0 |
| <i>B. lacertosus</i> Sturm | 35,50 | 171,50 | -3,517 | 0,000 | 95,0 | 56,3 |
| <i>B. sodalis</i> (Duft.) | 35,00 | 171,00 | -3,701 | 0,000 | 85,0 | 25,0 |

ных видов только *Carabus nemoralis*, который в центре Русской равнины характерен только для антропогенно трансформированных лиственных лесов [1], а также *Achnomenus dorsalis*. Положительно реагирует на урбанизацию *Carabus cancellatus*, меняющий свой биотопический преферендум в зависимости от региона. Среди доминантных лесных видов не проявляют достоверной реакции на урбанизацию только *Patrobus atrorufus* и *Pterostichus melanarius*. Оба вида охарактеризованы как устойчивые к рекреационной нагрузке в хвойно-широколиственных лесах Подмосквья [1], а первый также устойчив к урбанизации в хвойных лесах Финляндии [7]. На фоне снижения суммарной динамической плотности жужелиц степень доминирования таких видов, как *Carabus granulatus*, *P. niger*, *Platynus assimilis*, остается без изменений при уменьшении их динамической плотности, а степень доминирования нейтрального *Pterostichus melanarius* возрастает почти вдвое (с 8 до 16%). В целом большинство доминантов, характерных как для широколиственных, так и для хвойных лесов, чувствительны к урбанизации, а виды, свойствен-

ные только широколиственным лесам, более устойчивы.

Заключение. Таким образом, под действием урбанизации в широколиственных лесах снижается суммарная динамическая плотность жужелиц и обилие подавляющего большинства доминантных и константных видов. Видовое богатство и выравненность сообществ остается без значимых изменений, хотя состав фауны меняется так, что общими остаются немногим более половины видов. Устойчивыми к урбанизации компонентами карабидофауны широколиственных лесов являются *Carabus nemoralis*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus melanarius*, *Achnomenus dorsalis*. Доминантами при сниженной динамической плотности в городских лесах остаются лесные виды. Виды открытых биотопов при урбанизации приобретают большую встречаемость в лесах, однако не становятся доминантами. Это говорит о том, что в урбанизированных широколиственных лесах существуют именно лесные сообщества жужелиц, которые несмотря на фрагментацию лесов и краевой эффект не утрачивают собственной идентичности.

Библиографический список

1. Грюнталь С. Ю. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесных биогеоценозов Восточно-Европейской (Русской) равнины. — М.: Галлея-Принт, 2008. — 484 с.
2. Klausnitzer B., Richter K. Presence of urban gradient demonstrated for carabid associations // Oecologia. — 1983. — № 1 (39). — P. 79—82.
3. Niemela J, Kotze D. J., Venn S., Penev L., Stoyanov I., Spence J., Hartley D., de Oca A. M. Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison // Landscape Ecology. — 2002. — Vol. 17, N 5. — P. 387—401.
4. Alarukka D., Kotze D. J., Matveinen K. & Niemel J. Carabid beetle and spider assemblages along a forested urban-rural gradient in southern Finland // Journal of Insect Conservation. — 2002. N 6. — P. 195—206.
5. Grandchamp A. C., Niemela J. and Kotze D. J. The effects of trampling on assemblages of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in urban forests in Helsinki, Finland // Urban Ecosystems. — 2000. — N. 4. — P. 321—332.
6. Niemela J., Kotze D. J. Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review // Landscape and Urban Planning 92 (2009). P. 65—71.
7. Venn S. J., Kotze D. J., Niemela J. Urbanization effects on carabid diversity in boreal forests // European Journal of Entomology. — 2003 — Vol. 100 (1). P. 73—80.
8. Elek Z., Lovei G. L. Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark // Acta Oecologica. — 2007. — Vol. 32, Issue 1. — P. 104—111.

9. Deichsel R. Species change in an urban setting—ground and rove beetles (Coleoptera: Carabidae and Staphylinidae) in Berlin // *Urban Ecosystems*. — 2006. — Vol. 9, N. 3. — P. 161—178.
10. Weller B., Ganzhorn J. U. Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient // *Basic Appl. Ecol.* — 2004. — Vol. 5, N 2. — P. 194—201.
11. Sadler J. P., Small E. C., Fiszpan H., Telfer M. G. and Niemela J. Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages // *Journal of Biogeography (J. Biogeogr.)*. — 2006. — Vol. 33. — P. 1126—1138.
12. Gaublomme E., Hendrickx F., Dhuyvetter H., Desender K. The effects of forest patch size and matrix type on changes in carabid beetle assemblages in an urbanized landscape // *Biological Conservation*. — 2008. — Vol. 41. — P. 2585—2596.
13. Magura T., Tothmeresz B., Molnar T. A species-level comparison of occurrence patterns in carabids along an urbanisation gradient // *Landscape and Urban Planning*. — 2008. — Vol. 86. — P. 134—140.
14. Magura T., Tothmeresz B., Molnar T. Species richness of carabids along a forested urban-rural gradient in eastern Hungary // *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting. DIAS Report*. — 2005. — N 114. — P. 209—217.
15. Ishitani M., Kotze D. J., Niemela J. Changes in carabid beetle assemblages across an urban-rural gradient in Japan // *Ecography*. — 2003 — Vol. 26, Iss. 4. — P. 481—489.
16. Шарова И. X., Киселев И. Е. Динамика структуры населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных ландшафтов города Саранска. — Саранск: Изд-во Мордов. ГПИ, 1999. — 213 с.
17. Дорофеев Ю. В. Структура населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных ландшафтов северной лесостепи Центральной России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1995. — 18 с.
18. Еремеева Н. И., Ефимов Д. А. Жуки-жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) естественных и урбанизированных территорий Кузнецкой котловины. — Новосибирск: Наука, 2006. — 107 с.
19. Семенова О. В. Экология жуужелиц в промышленном городе // *Экология*. — 2008. — №6. — С. 468—474.
20. Сионова М. Н. Влияние рекреации на биоразнообразие модельных групп организмов нижнего яруса широколиственных и сосновых лесов Калужской области: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Калуга, 2005. — 24 с.
21. Сионова М. Н., Алексеев С.К. Воздействие рекреации на уловистость представителей супертрибы Carabinae (Coleoptera: Carabidae) в условиях Калужской области // *Вопросы истории, археологии, культуры и природы Козельского края: Материалы X Региональной науч. конф.* — Калуга, 2003. — С. 734—739.
22. Siionova M. N., Alexeev S. K. Recreation influence on the biodiversity of the tribe Harpalini (Coleoptera: Carabidae) in the forests of Kaluga region. // *Advances in modern natural sciences, 3rd International Conference INTERNAS'2007, Kaluga, Russia, May 22—25, 2007*. — Kaluga, 2007 — P. 134—137.
23. Алексеев С. К. Пространственно-экологическая характеристика жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) лесов Калужской области: Автореф. ... канд. биол. наук. — Калуга, 2007. — 22 с.