

МИКРОСТАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ В ГОРОДСКОМ ДВОРЕ

В. В. Алексанов,

аспирант, Калужский государственный университет им. К. Э. Циолковского, victor_alex@list.ru,

С. К. Алексеев,

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

М. Н. Сионова,

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

На гетерогенном участке городской территории, окруженном плотной застройкой, обследовано 16 микростаций. В качестве факторов микростационального распределения жуужелиц оценены древоустой, травустой, искусственные покрытия. Всего обнаружено 72 вида. Виды открытых биотопов и миксофитофаги тяготеют к пятнам травянистой растительности в окружении искусственных покрытий и зданий. Большая часть лесных видов и стратобионтов предпочитает удаленные от зданий и искусственных покрытий участки под деревьями. Сходство населения жуужелиц в каждой микростанции связано с пространственной близостью микростаций. Негативных корреляций между видами по их распределению внутри биотопа не обнаружено.

In some heterogeneous site, surrounding with density buildings, we studied 16 microsites. There were tested some environmental measurements — canopy layer, coverage of herbs, artificial surface — as factors of small-scale carabid distribution. In the total there were 72 ground beetle species. Open-habitat species and mixophitophagous prefer the grass patches, surroundings with artificial surface and buildings. The most of forest species and stratabionts prefer patches under trees which are far from buildings. Similarity of the microhabitat carabid assemblages with each other is connected to their adjacency in the space. There are no negative relationships between any carabid species in their small-scale distribution.

Ключевые слова: Carabidae, микростанции, городские биотопы, распределение, обилие, ординация, жизненная форма, обитатели открытых биотопов, лесные виды.

Keywords: Carabidae, microhabitat, urban habitat, small-scale distribution, abundance, ordination, life form, open-habitat and forest species.

Введение. Пространственное распределение видов в экологии рассматривается на разных территориальных уровнях, и один из наименее изученных уровней — распределение в пределах биотопа. Известно, что в пределах биотопа организмы распределяются в зависимости от неоднородностей (пятен) среды — парцелл, микрогруппировок, микроместообитаний или микростаций. Неодинаковое пространственное размещение видов в пределах биотопа считается одним из важных механизмов сегрегации экологических ниш. Роль микростационального распределения в дифференциации экологических ниш описана и для жуужков-жуужелиц [1—3]. Будучи яркими индикаторами различных условий наземной среды, жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) чаще других напочвенных беспозвоночных исследуются относительно организации населения на микроуровне. Существуют исследования по распределению жуужелиц в околородных биотопах [4—5], в хвойных и широколиственных лесах [1, 6], агроценозах. Микростациональное распределение жуужелиц в городских биотопах мало изучено, хотя в целом население жуужелиц в урбанизированной среде уделяется большое внимание. В городском ландшафте микростациональное распределение жуужелиц изучалось на примере свалки г. Саранска [7] и в Ботаническом саду МГУ в Москве [8]. Для городской среды анализ микрораспределения жуужелиц тем более актуален, что при антропогенной гомогенизации среды на уровне биотопа гетерогенность внутри биотопа сохраняется высокой в связи с нарушениями различной природы и масштаба.

Материал и методы. В качестве модельного участка была выбрана территория Калужского областного эколого-биологического центра учащихся (координаты WGS84 N54°30'28", E36°15'55"), расположенная в центре города и обладающая набором различных микростаций, типичных для внутриквартальных и общественных садов, а также приусадебных участков города. Общая площадь участка 4850 м². Было обследовано 16 микростаций (рис. 1):

1) Рудеральное высокотравье с преобладанием крапивы двудомной и недотроги мелкоцветковой на асфальте в 0,5 м к югу от стены здания (площадь 8 м²).

2) Дерновинные злаки и бобовые на асфальте в 0,5 м к югу от стены здания (площадь 8 м²).



Рис. 1. Место проведения исследования с прилегающей территорией

3) Альпийская горка с разнотравно-злаковой растительностью (сныть, ежа, вьюнок) на супесчаной почве в окружении асфальта в 4 м к югу от здания (площадь 20 м²).

4) Посадка декоративных трав шириной 0,5 м на супесчаной почве между северной стеной теплицы и асфальтом (площадь 10 м²).

5) Регулярно обрабатываемые посадки спиреи на супесчаной почве между западной стеной теплицы и асфальтом (площадь 60 м²).

6) Рудеральное высокотравье с преобладанием лопуха паутинистого и сныти обыкновенной на глинистой почве в 5 м от теплицы (площадь 8 м²).

7) Полоса травянистой растительности (в травостое преобладает фиалка пахучая и подорожник большой) на легкосуглинистой почве вдоль западной границы в 2 м к западу от здания (площадь 15 м²).

8) Рудеральное высокотравье (лопух паутинистый, недотрога мелкоцветковая, крапива двудомная) под кроной клена ясенелистного на среднесуглинистой почве в 5 м от здания (площадь 70 м²).

9) Защитная древесная полоса из клена ясенелистного, сирени на легкосуглинистой почве вдоль западной границы участка, травостой развит слабо (площадь 290 м²).

10) Яблоневый сад с преобладанием сныти обыкновенной в травостое на среднесуглинистой почве, с разреженными посадками смородины и крыжовника (площадь 310 м²).

11) Молодой дендрарий (коллекция флоры широколиственных лесов) на среднесуглинистой почве (площадь 200 м²).

12) Участок внутриквартального сада на среднесуглинистой почве под кроной клена ясенелистного с преобладанием щавеля конс-

кого и злаков в травостое между дендрарием и защитной полосой (площадь 100 м²).

13) Участок под кроной березы бородавчатой с плотным травостоем с преобладанием костреца безостого и сныти обыкновенной, на среднесуглинистой почве (площадь 80 м²).

14) Участок внутриквартального сада под кроной клена ясенелистного с разреженным травостоем из рудеральных трав, на среднесуглинистой почве (площадь 140 м²).

15) Культурное и рудеральное высоко-травье вдоль восточной границы участка на среднесуглинистой почве (площадь 50 м²).

16) Мертвопокровный участок под кронами ели и барбариса (площадь 40 м²).

В качестве факторов распределения изучались наличие искусственных покрытий (запечатанности) в микростациях, механический состав верхних слоев почвы (супесчаный, легкосуглинистый, среднесуглинистый), сельскохозяйственная обработка почвы, характер травостоя (травостой отсутствует, травостой разреженный, травостой плотный), наличие древостоя.

Материал собирался с мая по октябрь 2007 г. с помощью ловушек Барбера (суммарно экспонировалось 48 ловушек) объемом 0,5 л с диаметром ловчего отверстия 85 мм с 4 %-ным формалином в качестве фиксатора. Выборка проводилась два раза в месяц. В анализе использованы среднегодовые значения уловистости видов, выраженные в количестве особей на 100 ловушко-суток. Для оценки неоднородности распределения использован индекс агрегированности А. В. Смурова КД [9]. Для оценки видового разнообразия применялись классические индексы: видового богатства Маргалефа, полидоминантности Симпсона, выравненности по Макинтошу Е.

Проверка гипотезы о нормальности распределения при помощи критерия Колмогорова — Смирнова показала, что распределение суммарной уловистости жукелиц, уловистости доминантных видов, числа видов, индексов видового богатства не отклоняется от нормального закона. Поэтому для анализа этих показателей был использован дисперсионный анализ (ANOVA). Видовое богатство отдельных жизненных форм и экологических групп, уловистость редких видов, индексы выравненности и полидоминантности значимо отклоняются от нормального распределения. Поэтому для оценки влияния факторов на эти признаки был применен непараметрический тест Краскала — Уоллеса.

Многомерный анализ данных проводился в программе R 2.13.0 с использованием статистического пакета *vegan*. Для выявления скрытых градиентов, организующих данные, проводился анализ соответствия (*correspondence analysis*) и многомерное неметрическое шкалирование по методу Краскала. В качестве меры сходства использован индекс Жаккара с учетом обилия.

Результаты и обсуждение

Состав фауны и населения жукелиц. На исследуемом участке отмечено 72 вида жукелиц (табл. 1). Основу населения составляет супердоминант *Pterostichus melanarius*, пять доминантов: *Carabus nemoralis*, *C. granulatus*, *Platynus assimilis*, *Harpalus rufipes*, *H. affinis*, и 16 субдоминантов.

При этом в одной микростации учитывается 19–50 % суммарного видового разнообразия (ВР), в среднем 38 % фауны. Наиболее бедной по ВР жукелиц является мертвопокровная микростация под кронами ели и барбариса (№ 16). Наиболее богаты видами жукелиц микростации плодового сада, дендропарка, защитной древесной полосы. Только два вида — *Pterostichus melanarius* и *Harpalus progreadiens* — встречаются во всех 16 микростациях, *H. rufipes* — в 15 микростациях из 16. Встречаемость свыше 50 % имеют 27 видов. 23 вида жукелиц отмечены всего в одной из 16 микростаций. 20 видов представлены 1 экз., еще 20 — менее 10 экз.

Суммарная динамическая плотность жукелиц по микростациям варьирует сильнее (в 3,7 раз), чем число видов и другие показатели ВР (табл. 1). В спектре жизненных форм миксофитофаги составляют около трети как фауны, так и населения жукелиц. Среди них преобладают геохортобионты. Среди зоофагов в населении жукелиц преобладают стратобионты подстильно-почвенные и поверхностно-подстильные, а также эпигеобионты ходящие, в фауне — стратобионты поверхностно-подстильные.

По биотопическому предпочтению в фауне и населении жукелиц исследуемого участка примерно в равной степени представлены лесные виды (включая лесо-болотных) и обитатели открытых биотопов (луговые, лугово-полевые, полевые виды), что отражает мозаичную растительность участка. Наиболее равномерно на территории участка распределены эпигеобионты ходящие — *C. nemoralis*, *C. granulatus* (табл. 2). Наиболее агрегировано среди доми-

Видовой состав жужелиц участка

Таксоны	%	Уловистость				K _A
		Max	Min	M	CV, %	
<i>Leistus ferrugineus</i> (L.)	0,79	1,020	0	0,284	123,6	0,722
<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	0,03	0,189	0	0,012	482,4	0,938
<i>N. pallustris</i> (Duft.)	0,44	0,714	0	0,158	133,1	0,779
<i>N. germinyi</i> Fauvel	0,06	0,255	0	0,022	358,1	0,913
<i>N. biguttatus</i> (F.)	0,06	0,218	0	0,020	348,6	0,908
<i>Carabus cancellatus</i> Ill.	1,36	1,119	0	0,491	78,6	0,561
<i>C. granulatus</i> L.	6,15	6,540	0	2,215	77,6	0,661
<i>C. nemoralis</i> Muel.	6,56	6,098	0	2,361	77,0	0,613
<i>Loricera pilicornis</i> (F.)	0,21	0,510	0	0,076	228,5	0,850
<i>Clypeina fossor</i> (L.)	0,27	0,510	0	0,096	167,5	0,812
<i>Dyschirius globosus</i> Hbst.	0,02	0,094	0	0,006	482,4	0,938
<i>Brosicus cephalotes</i> (L.)	2,25	3,560	0	0,811	82,0	0,772
<i>Trechoblemus micros</i> (Hbst.)	0,02	0,122	0	0,008	482,4	0,938
<i>Btemus discus</i> (F.)	0,04	0,238	0	0,015	0,0	0,938
<i>Epaphius scalis</i> (Pk.)	0,30	0,755	0	0,108	208,8	0,857
<i>Asaphidion flavipes</i> L.	4,85	4,847	0	1,746	80,5	0,640
<i>A. pallipes</i> (Duft.)	0,10	0,324	0	0,036	—	0,888
<i>Bembidion lampros</i> (Hbst.)	2,37	2,850	0	0,852	98,4	0,701
<i>B. properans</i> (Stephens)	2,62	5,178	0	0,943	12,0	0,818
<i>B. dentellum</i> Thnb.	0,05	0,272	0	0,017	482,4	0,938
<i>B. biguttatum</i> (F.)	0,07	0,272	0	0,023	362,3	0,914
<i>B. articulatum</i> (Pz.)	0,09	0,255	0	0,032	—	0,875
<i>B. quadrimaculatum</i> (L.)	2,35	2,725	0	0,845	94,7	0,690
<i>B. tetracolum</i> Say	0,13	0,436	0	0,047	276,8	0,891
<i>Patrobus atrorufus</i> (Stroem)	0,51	1,792	0	0,185	290,0	0,897
<i>Stomis pumicatus</i> (Pz.)	0,70	0,732	0	0,250	95,4	0,658
<i>Poecilus cupreus</i> (L.)	0,46	1,020	0	0,167	200,7	0,836
<i>P. versicolor</i> (Sturm)	1,81	2,060	0	0,652	81,1	0,683
<i>Pterostichus niger</i> Schall.	0,98	2,937	0	0,354	245,5	0,880
<i>P. vernalis</i> (Pz.)	0,52	0,559	0	0,186	90,3	0,667
<i>P. nigrita</i> (Pk.)	0,04	0,238	0	0,015	—	0,938
<i>P. diligens</i> (Sturm)	0,15	0,854	0	0,053	482,4	0,938
<i>P. strenuus</i> (Pz.)	1,77	2,653	0	0,639	129,5	0,759
<i>P. oblongopunctatus</i> (F.)	1,35	1,786	0,000	0,488	112,5	0,727
<i>P. melanarius</i> (Ill.)	17,11	20,377	0,255	6,159	107,7	0,698
<i>Calathus fuscipes</i> (Goeze)	0,03	0,187	0	0,012	482,4	0,938
<i>C. melanocephalus</i> (L.)	0,27	0,510	0	0,098	171,8	0,807
<i>C. micropterus</i> (Duft.)	0,02	0,094	0	0,006	482,4	0,938
<i>Agonum gracilipes</i> (Duft.)	0,11	0,255	0	0,038	80,4	0,850
<i>A. fuliginosum</i> (Pz.)	0,06	0,324	0	0,020	—	0,938
<i>A. micans</i> Nicolai	0,02	0,140	0	0,009	482,4	0,938
<i>Platynus assimilis</i> (Pk.)	7,73	14,268	0	2,782	148,3	0,805
<i>Oxypselaphus obscurus</i> Hbst.	0,08	0,472	0	0,029	482,4	0,938
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pont.)	1,09	1,276	0	0,393	81,1	0,692
<i>Synuchus vitalis</i> (Ill.)	0,18	0,510	0	0,065	92,7	0,872
<i>Amara aenea</i> Deg.	0,06	0,255	0	0,022	130,2	0,914
<i>A. communis</i> (Pz.)	0,02	0,094	0	0,006	482,4	0,938
<i>A. fulva</i> (O. Mullir)	0,85	3,560	0	0,306	10,0	0,914
<i>A. majuscula</i> Chaud.	0,04	0,255	0	0,016	482,4	0,938
<i>Curtonotus aulicus</i> (Pz.)	2,45	3,745	0	0,881	127,1	0,765
<i>Anisodactylus binotatus</i> F.	4,11	5,502	0	1,481	50,0	0,731
<i>A. signatus</i> (Pz.)	0,24	0,545	0	0,087	198,2	0,840
<i>Bradycellus caucasicus</i> (Chaudoir)	0,09	0,510	0	0,032	482,4	0,938
<i>Acupalpus meridianus</i> (L.)	0,04	0,218	0	0,014	482,4	0,938
<i>Harpalus griseus</i> (Pz.)	0,16	0,324	0	0,057	170,8	0,825
<i>H. rufipes</i> (Deg.)	7,26	8,414	0	2,615	39,9	0,689
<i>H. signaticornis</i> (Duft.)	0,03	0,187	0	0,012	482,4	0,938
<i>H. affinis</i> (Schrank)	5,93	11,650	0	2,133	32,7	0,817
<i>H. distinguendus</i> (Duft.)	0,02	0,102	0	0,006	482,4	0,938
<i>H. smaragdinus</i> (Duft.)	0,06	0,324	0	0,020	—	0,938
<i>H. latus</i> (L.)	0,40	0,979	0	0,143	209,0	0,854
<i>H. xanthopus</i> Gemminger et Harold	1,82	4,087	0	0,656	177,5	0,840

Таксоны	%	Уловистость				K _A
		Max	Min	M	CV, %	
<i>H. rubripes</i> (Duft.)	0,05	0,272	0	0,017	482,4	0,938
<i>H. tardus</i> (Pz.)	2,72	3,274	0	0,979	126,7	0,701
<i>H. progrediens</i> Schaub.	4,76	8,174	0,255	1,712	131,6	0,791
<i>H. subcylindricus</i> Dej.	0,05	0,298	0	0,019	482,4	0,938
<i>Ophonus laticollis</i> Dej.	2,11	7,143	0	0,760	273,2	0,894
<i>O. rufibarbis</i> (F.)	0,06	0,218	0	0,020	348,6	0,908
<i>Badister bullatus</i> (Schränk)	0,27	0,298	0	0,098	136,5	0,672
<i>B. lacertus</i> Sturm	0,03	0,187	0	0,012	482,4	0,938
<i>B. sodalis</i> (Duft.)	0,13	0,510	0	0,048	160,8	0,906
<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze)	0,04	0,238	0	0,015	—	0,938
Суммарная уловистость		56,958	8,418	35,99	37,0	
Число видов	72	36	14	27,19	24,4	
Индекс Маргалефа D _{mg}		6,590	3,822	5,193	15,5	
Полидоминантность S _h		17,684	3,897	11,00	35,8	
Выравнированность E		0,912	0,618	0,835	11,4	

Условные обозначения: M — средняя арифметическая; Max — максимальное значение; Min — минимальное значение.

Таблица 2

Спектр жизненных форм и экологических групп жуужелиц участка

	Всего	M	CV	Max	Min	K _A
Жизненные формы — видовое разнообразие						
Зоофаг эпигеобит ходящий	3	2,56	36,46	3	0	0,15
Зоофаг эпигеобит бегающий	2	1,00	0,00	2	0	0,50
Зоофаг стратобионт подстилочный	12	3,31	50,68	6	1	0,45
Зоофаг стратобионт поверхностно-подстилочный	22	6,94	37,84	11	2	0,37
Зоофаг стратобионт подстилочно-почвенный	6	3,44	26,31	6	1	0,43
Зоофаг стратобионт подстилочно-трещинный	1	0,06	0,00	1	0	0,94
Зоофаг геобит	3	1,25	53,94	2	0	0,38
Миксофагофаг стратобионт	2	0,13	323,62	1	0	0,88
Миксофагофаг стратохортобионт	5	1,88	60,60	4	0	0,53
Миксофагофаг геохортобионт	16	6,63	23,74	9	4	0,26
Жизненные формы — численное обилие						
Зоофаг эпигеобит ходящий	81,07	5,07	63,48	10,63	0,00	0,52
Зоофаг эпигеобит бегающий	28,51	1,78	78,82	4,85	0,00	0,63
Зоофаг стратобионт подстилочный	24,36	1,52	67,42	3,29	0,22	0,54
Зоофаг стратобионт поверхностно-подстилочный	109,83	6,86	66,81	16,71	1,79	0,59
Зоофаг стратобионт подстилочно-почвенный	125,35	7,83	88,47	21,79	1,28	0,64
Зоофаг стратобионт подстилочно-трещинный	0,24	0,01	0,00	0,24	0,00	0,94
Зоофаг геобит	14,60	0,91	72,72	3,56	0,00	0,74
Миксофагофаг стратобионт	0,73	0,05	354,07	0,51	0,00	0,91
Миксофагофаг стратохортобионт	55,41	3,46	70,90	9,44	0,00	0,63
Миксофагофаг геохортобионт	135,74	8,48	66,92	25,24	2,30	0,66
Экологические группы — видовое разнообразие						
Лесная	16	6,63	38,92	11,00	3	0,398
Лесо-болотная	10	3,50	37,62	6,00	1	0,417
Болотная	2	0,81	66,94	2,00	0	0,594
Лугово-болотная	4	1,25	54,65	3,00	0	0,583
Луговая	5	2,31	34,30	4,00	1	0,422
Лугово-полевая	26	9,88	30,01	15,00	3	0,342
Полевая	4	2,25	44,44	4,00	1	0,438
Береговая	5	0,56	144,70	2,00	0	0,719
Экологические группы — численное обилие						
Лесная	201,18	12,57	65,05	32,08	2,551	0,608
Лесо-болотная	26,75	1,67	55,63	3,29	0,255	0,492
Болотная	45,13	2,82	137,08	14,27	0	0,802
Лугово-болотная	29,58	1,85	80,98	4,85	0	0,619
Луговая	39,88	2,49	111,39	12,26	0,255	0,797
Лугово-полевая	173,71	10,86	85,18	33,66	1,531	0,677
Полевая	57,11	3,57	85,44	12,30	0,654	0,710
Береговая	2,50	0,16	152,86	0,65	0	0,759

нантов распределен *P. assimilis*, приуроченный к микростациям под деревьями.

Дифференциация парцелл двора как микростаций для жужелиц. По результатам иерархического кластерного анализа с учетом обилия жужелиц дифференцируются два кластера микростаций, соответствующие их топографической близости, — «двор» (микростации № 1—8) и «сад» — древесные посадки участка (№ 9—16). «Двор» характеризуется большим влиянием зданий, искусственных покрытий и слабым влиянием дростоя. Микростанции «сада», напротив, удалены от зданий, не окружены искусственными покрытиями и характеризуются высокой сомкнутостью дростоя. Высокой специфичностью отличаются микростанции № 4 и 16 (рис. 2).

Ординация микростаций по населению жужелиц в пространстве двух осей **нечетрического шкалирования** также хорошо соответ-

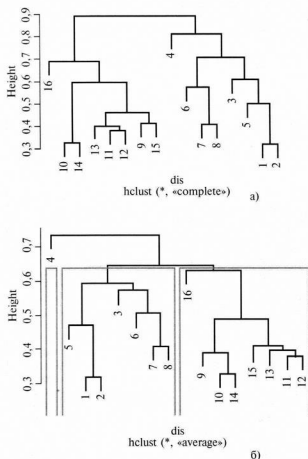


Рис. 2. Иерархический кластерный анализ микростаций сельскохозяйственного участка по видовому составу и обилию жужелиц. А — индекс Жаккара с учетом обилия, метод дальнего соседа; Б — дистанция Евклида, метод парного среднего

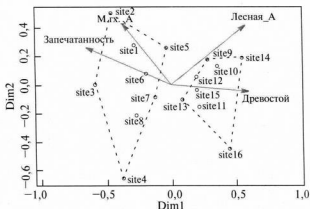


Рис. 3. Ординация микростаций сельскохозяйственного участка в пространстве двух первых осей многомерного неметрического шкалирования.

Матрица дистанций рассчитана на основе индекса Жаккара с учетом обилия. Основные обозначения (показатели корреляции с осями): запечатанность ($r^2 = 0,665$, $p = 0,001$); дростой ($r^2 = 0,480$, $p = 0,008$); Млх. А — уловистость миксофитофагов георхотбионтов ($r^2 = 0,651$, $p = 0,002$); Лесная_A — уловистость видов лесной и лесо-болотной группы ($r^2 = 0,620$, $p = 0,003$). Пунктиром показаны территориальные кластеры микростаций: двор (site 1—8) и сад (site 9—16)

ствует их топографической близости (рис. 3). Первая ось противопоставляет «двор» и «сад», обнаруживая значимую корреляцию с сомкнутостью дростоя и с запечатанностью почвы. Обращает на себя внимание компактное размещение микростаций «сада» на диаграмме ординации при том, что на местности расстояние между микростациями «сада» больше, чем между микростациями «двора». Сочетание зданий, искусственных покрытий, цветников на территории «двора» обуславливает большую степень дифференциации населения жужелиц в сравнении с территорией «сада», однородность которой усиливают деревья. Микростанции № 4 и 16 противопоставлены прочим точкам по второй оси шкалирования, которая сильно коррелирует с суммарной уловистостью жужелиц. В микростанции № 16 (мертвопокровная парцелла под кронами ели и барбариса) было учтено всего 14 видов жужелиц, среди которых не было эпигеобионтов ходящих, а уловистость миксофитофагов была минимальна. В микростанции № 4 (с северной стороны от здания теплицы окружена асфальтом и подвержена регулярной обработке почвы) было учтено 17 видов жужелиц при крайне низкой уловистости всех жизненных форм.

В процессе анализа соответствия по первой оси также противопоставляются «двор» и «сад», однако роль типологического фактора более заметна по сравнению с предыдущим методом ординации (рис. 4). Несмотря на различия в суммарной уловистости, высокое сходство наблюдается между микростациями № 4 и 6, в которых преобладают такие подвижные жуки, как *C. granulatus*, *C. nemoralis*, *P. melanarius*, *H. rufipes*, *H. progrediens*. Оказались близки топографически удаленные микростации № 7 и 8. Напротив, мертвопокровная парцелла (№ 16) оказалась близка с плодовым садом (№ 10).

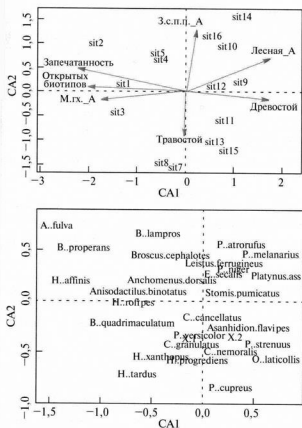


Рис. 4. Ординация микростаций сельскохозяйственного участка в пространстве двух первых осей анализа соответствия.

Матрица дистанций рассчитана на основе индекса Жаккара с учетом обилия. Условные обозначения (показатели корреляции с осями): запечатанность ($r^2 = 0,789$, $p = 0,003$); древостой ($r^2 = 0,493$, $p = 0,050$); травостой ($r^2 = 0,240$, $p = 0,308$); З. с. п. п. А — уловистость зоофагов стратобионтов поверхностно-подстилочных ($r^2 = 0,396$, $p = 0,083$); М. гх. А — уловистость миксофитофагов геохортобионтов ($r^2 = 0,707$, $p = 0,002$); Лесная А — уловистость видов лесной и лесо-болотной группы ($r^2 = 0,600$, $p = 0,005$); Открытых биотопов — уловистость луговых, полевых и лугово-полевых видов ($r^2 = 0,675$, $p = 0,002$)

Расположение на местности позволяет предположить, что жуки мигрируют в микростацию № 16 именно из плодового сада. Вдоль второй оси возрастает обилие стратобионтов поверхностно-подстилочных и снижается обилие эпигеобионтов ходящих.

Ординация видов по их микростационально распределению в пространстве осей анализа соответствия не вполне соответствует традиционной классификации по биотопическому предпочтению, однако отражает особенности жизненных форм. Достаточно компактную группу образуют стратобионты — лесные виды, которые на исследуемой территории приурочены к микростациям под деревьями без густого травостоя. Вторую группу образуют эпигеобионты (ходящие и бегающие) с включением стратобионтов — луговых видов и некоторых миксофитофагов. Эти жуки приурочены к микростациям под деревьями с достаточно густым и высоким травостоем. Лугово-полевые виды и миксофитофаги рассеяны чрезвычайно широко по диаграмме ординации, что косвенно может свидетельствовать о сегрегации ниш видов. К травянистым микростациям вблизи здания тяготеют *Bembidion properans*, *Amara fulva*, *Harpalus affinis*, *Anisodactylus binotatus*.

Не обнаружено ни одного случая статистически значимой отрицательной корреляции между исследованными видами жукелиц. Напротив, некоторые виды одного рода связаны положительной корреляцией: *Bembidion lampros* и *B. properans* (коэффициент корреляции Спирмена $r_s = 0,705$, $p = 0,002$), *H. affinis* и *H. tardus* ($r_s = 0,746$, $p = 0,001$). Отрицательные связи не характерны и для различных жизненных форм и экологических групп. Положительная корреляция наблюдается между эпигеобионтами бегающими и стратобионтами подстилочными ($r_s = 0,626$, $p = 0,010$) и подстилочно-почвенными ($r_s = 0,577$, $p = 0,019$). По-видимому, микростациональное распределение в городском дворе определяется условиями среды, а не конкурентными отношениями в таксоценозе.

Наличие древостоя положительно влияет на обилие видов лесной группы, зоофагов эпигеобионтов ходящих и миксофитофагов стратохортобионтов (табл. 3, 4). Среди массовых видов к микростациям под деревьями тяготеют *C. nemoralis*, *P. assimilis*, к открытым микростациям приурочены *B. properans*, *H. rufipes*, *H. tardus*.

Таблица 3

Влияние параметров микростации на характеристики карабидокомплекса

Параметр	df	Число видов		Уловистость	
		F	p	F	p
Запечатанность	1	0,178	0,691	0,178	0,064
Травостой	2	6,764	0,038	13,529	0,664
Древостой	1	1,172	0,297	0,210	0,654
Обработка почвы	1	0,456	0,530	0,456	0,086

Плотность травостоя влияет на суммарное видовое богатство жукелиц и видовое богатство обитателей открытых биотопов (ОБ): наибольшее число видов встречается в микростациях с плотным травостоем, наименьшее — в мертвопокровных микростациях (табл. 3, 4). К микростациям с плотным травостоем приурочен *Poecilus versicolor*, участки с разреженным травостоем предпочитают *B. properans* и *H. tardus*.

Запечатанные микростации характеризуются повышенной долей видов открытых био-

Таблица 4

Влияние параметров микростации на характеристики карабидокомплекса (тест Краскала—Уоллиса, выделены $p < 0,05$)

	запечат. (df = 2)		травостой (df = 2)		древостой (df = 1)		мех. состав (df = 2)	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Доля видов ОБ в ВР	9,819	0,007	6,680	0,035	8,524	0,004	7,474	0,024
Доля видов ОБ в ЧО	9,145	0,010	5,987	0,050	8,473	0,004	5,980	0,050
Уловистость:								
Лесные	7,337	0,026	2,829	0,243	5,672	0,017	4,070	0,131
Лесо-болотные	6,582	0,037	1,358	0,507	2,696	0,101	2,727	0,256
Болотные	10,933	0,004	7,682	0,021	7,998	0,005	4,871	0,088
Лугово-болотные	4,913	0,086	0,624	0,732	1,013	0,314	3,801	0,150
Луговые	2,608	0,271	0,976	0,614	1,011	0,315	4,233	0,120
Лугово-полевые	5,529	0,063	2,400	0,301	3,840	0,050	1,087	0,581
Полевые	5,168	0,075	1,439	0,487	1,358	0,244	2,573	0,276
Береговые	0,721	0,697	1,614	0,446	0,300	0,584	1,448	0,485
Жизненные формы:								
Зоофаг эпигеобионт ходящий	2,085	0,352	1,373	0,503	3,436	0,064	3,975	0,137
Зоофаг эпигеобионт бегающий	5,594	0,061	0,320	0,852	1,011	0,315	3,795	0,150
Зоофаг стратобионт п.	6,354	0,042	2,881	0,237	2,359	0,125	1,980	0,372
Зоофаг стратобионт п.-п.	4,972	0,083	1,644	0,440	0,473	0,491	0,551	0,759
Зоофаг стратобионт п.-почв.	6,203	0,045	4,250	0,119	3,431	0,064	3,123	0,210
Зоофаг геобионт	5,805	0,055	1,087	0,581	0,632	0,427	1,486	0,476
Миксофитофаг с.	1,659	0,436	9,244	0,010	1,659	0,198	0,938	0,626
Миксофитофаг сх.	3,827	0,148	1,308	0,520	3,050	0,081	0,061	0,970
Миксофитофаг геохортобионт	4,449	0,108	2,879	0,237	0,474	0,491	0,866	0,649
Виды:								
<i>B. properans</i>	7,606	0,022	6,223	0,045	6,259	0,012	6,025	0,049
<i>C. nemoralis</i>	3,639	0,162	2,381	0,304	3,857	0,050	3,884	0,143
<i>P. cupreus</i>	0,455	0,796	1,513	0,469	0,004	0,949	1,623	0,444
<i>P. versicolor</i>	0,000	1,000	7,370	0,025	0,229	0,633	1,482	0,477
<i>P. niger</i>	2,975	0,226	1,191	0,551	0,387	0,534	5,038	0,081
<i>P. melanarius</i>	5,686	0,058	4,169	0,124	2,696	0,101	1,800	0,407
<i>P. assimilis</i>	11,042	0,004	7,124	0,028	8,295	0,004	5,715	0,057
<i>H. rufipes</i>	7,271	0,026	3,045	0,218	4,267	0,039	1,479	0,477
<i>H. tardus</i>	7,387	0,025	8,489	0,014	3,840	0,050	1,559	0,459
<i>H. progrediens</i>	3,554	0,169	0,383	0,826	1,618	0,203	2,997	0,223

Условные обозначения:

ВР — видовое разнообразие, ЧО — численное обилие, ОБ — обитатели открытых биотопов (луговая, лугово-полевая и полевая группа).

топов в фауне и населении, повышенной долей миксофитофагов, пониженным обилием стратобионтов подстилочных и лесных видов. Среди видов вне зависимости от наличия древесства искусственные покрытия избегает *P. assimilis* ($\chi^2 = 6$, $p = 0,050$). В запечатанных микростациях были более многочисленны такие виды, как *B. properans*, *H. rufipes*, *H. tardus*, однако это можно связать со слабым влиянием древесства в запечатанных микростациях.

Видовое богатство лесных видов и доля видов открытых биотопов в фауне и населении жуужелиц распределено в зависимости от механического состава верхних слоев почвы: лесные виды тяготеют к среднесуглинистым участкам, поэтому доля видов открытых биотопов наиболее велика на супесчаных участках. Почвы легкого механического состава предпочитает *B. lampros*, среднесуглинистого — *P. assimilis*.

Обсуждение. Выявленные доминанты типичны для различных антропогенных биотопов лесной зоны, поэтому обнаруженные закономерности их микростациального распределения отчасти могут экстраполироваться на другие территории. Обращает на себя внимание высокое видовое разнообразие жуужелиц. Так, в более крупном ботаническом саду МГУ в Москве отмечен всего 41 вид жуужелиц [8], при этом один микробиотоп представлял 17–68 % фауны при существенно большей площади по сравнению с нашими микростациями, во всех микробиотопах встречались *P. melanarius* и *H. rufipes*.

Интерпретация полученных результатов в значительной мере затруднена тем, что параметры микростаций не являются независимыми: микростации «двора» формируются под влиянием искусственных покрытий и зданий, травянистой растительности при слабом влиянии деревьев, а микростации «сада» сформированы сомкнутым древесостом при слабом развитии травостоя и отсутствии искусственных покрытий. Во многих биотопах виды распределены по градиенту от периферии к центру. Так, на полях некоторые виды приурочены к центру, другие — к обочине, а обилие лесных видов снижается от периферии к центру [10]. На свалке лугово-полевые виды тяготеют к центру, лесные — к окраинам [7]. Исследуемый участок отличается несимметричностью, древесные насаждения смещены к южному краю. На его территории можно выделить две образующие континуум зоны: «дворовую», или «открытую» с преобладанием миксофитофагов

и лугово-полевых видов, и «садовую», или «древесную», с преобладанием стратобионтов и эпигеобионтов, лесных видов.

В «садовой» зоне участка при наличии незапечатанной и не нарушаемой почвы и накоплении листового опада складываются благоприятные условия для воспроизводства и зимовки жуужелиц и достаточно высокая емкость среды. Приуроченность к ней лесных видов и стратобионтов вполне объяснима. Положительное отношение к древесности и лесной подстилке проявляют многие лесные виды и генералисты [6]. Благоприятность некоторых микростаций (плодовый сад) может определяться и высокой влажностью воздуха и почвы.

Более интересен вопрос о «дворовой» зоне и тяготеющей к ней лугово-полевой группировке жуужелиц. Искусственные покрытия и здания сами по себе не являются ресурсом для жуужелиц и затрудняют репродукцию в этих микростациях. Уловистость (динамическая плотность) беспозвоночных связана не только с их плотностью, но и с активностью. Высокая активность жуужелиц в микростациях «двора» может обуславливаться повышенной температурой поверхности. Так, в мае 2007 г., когда был сезонный пик активности жуужелиц, среднесуточная температура поверхности в микростации № 2 была на 4 °C выше, чем в саду и дендрарии, а температура окружающего микростацию асфальта — на 11 °C выше [11].

Другое объяснение заключается в наличии пятен густого травостоя из злаков, бобовых и разнотравья. Так, густота травостоя доказана в качестве фактора распределения жуужелиц в плодовых садах, при этом *P. versicolor* приурочен к участкам с негустым травостоем, *Amaro communis*, *Pterostichus vernalis* — к задерненным междурядьям [12]. Положительный эффект густоты травостоя для жуужелиц связан с тем, что травы повышают структурную сложность биотопа, обеспечивают благоприятный микроклимат, могут увеличивать обилие жертв и обеспечивать более равномерное распределение ресурса во времени [13].

Значимых различий в микростациальном распределении видов одного рода на участке не обнаружено, и распределение определяется, видимо, внешними условиями, а не межвидовыми отношениями жуужелиц. Кроме того, сам факт нахождения вида в биотопе или микростации не говорит о полноте использования ресурсов, и находки значительного числа видов могут быть связаны с миграциями. Впрочем, случаи отрицательной корреляции

по пространственному распределению между «близкими» видами жуужелиц вообще встречаются нечасто [3, 13].

В целом можно заключить, что пространственная дифференциация жуужелиц в мозаичном городском дворе осуществляется по гради-

ентам древесной и травянистой растительности, как и в «природных» биотопах. Элементы застройки и обустройства территории важны главным образом как факторы, обуславливающие возможность формирования соответствующей растительности.

Библиографический список

1. Грюнталь С. Ю. Организация сообществ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесных биогеоценозов Восточно-Европейской (Русской) равнины. — М.: Галлея-Принт, 2008. — 484 с.
2. Маталин А. В. Особенности пространственно-временной дифференциации видов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в степной зоне // Зоологический журнал. — 1997. — Т. 76. — № 9. — С. 1035—1045.
3. Niemela J. Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): What have we learned? // Oikos. 1993. Vol. 66. — P. 325—335.
4. Bonn A. & Kleinwachter M. Microhabitat distribution of spider and ground beetle assemblages (Araneae, Carabidae) on frequently inundated river banks of the River Elbe // Z. Ökol. Natursch. 1999. No 8. — P. 109—123.
5. Horn S., Ulyshen M. D. The importance of streamside sandbars to ground beetle (Coleoptera, Carabidae) communities in a deciduous forest // Journal of Insect Conservation. 2009. No 13. — P. 119—123.
6. Koivula M., Punttila P., Naita Y. et al. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest // Ecography. 1999. — Vol. 22. — Issue 4. — P. 424—435.
7. Шарова И. Х., Киселев И. Е. Динамика структуры населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) урбанизированных ландшафтов города Саранска. — Саранск: Изд-во Мордов. ГПИ, 1999. — 213 с.
8. Соболева-Докучаева И. И. Влияние экологических условий города Москвы на особенности популяций жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Биологические науки, 1993. № 2 (349). — С. 140—158.
9. Чернышев В. Б. Экология насекомых. Учебник. — М.: Изд-во МГУ, 1996. — 304 с.
10. Wallin H. Spatial and temporal distribution of some abundance carabid beetles (Col., Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats // Pedobiologia. Bd. 28. N. 1. 1985. — P. 19—34.
11. Алексанов В. В., Салугашвили Р. С. О распределении температуры поверхности и напочвенных слоев воздуха на модельном участке города Калуги в летний период 2007 года // Известия Калужского общества изучения природы местного края. — Калуга, 2008. Кн. 8. — С. 57—66.
12. Касандрова Л. И. Распределение жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в плодовых садах // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. Вып. 10. — С. 1515—1525.
13. Magura T., Kódoböcz V., Tóthmérész B. Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches // J. Biogeog. 2001. Vol. 28. — P. 129—138.