

Зоологические исследования

УДК 595.765.4: 502.13 (470.5-751.2)

С.Д. Вершинина, Н.Л. Ухова

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ (COLEOPTERA, ELATERIDAE) КОРЕННЫХ ЛЕСОВ И ПРОИЗВОДНЫХ БИОТОПОВ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Проведена оценка изменения видового богатства и видового разнообразия одной из ведущих групп почвенной мезофауны – личинок жуков-щелкунов при переходе от коренных лесов к производным биотопам. Показано, что все характеристики видового разнообразия элатеридокомплексов выше в производных биотопах по сравнению с коренными лесами заповедника.

Ключевые слова: жуки-щелкуны, коренные леса, производные биотопы, видовое разнообразие.

Сохранение биоразнообразия лесных экосистем на сегодняшний день является одним из важнейших критериев устойчивого управления лесами, признанного на международном и национальных уровнях [1]. Леса Висимского заповедника представляют собой эталон восстановительно-возрастной динамики насаждений темнохвойных формаций в районе с сильно развитой лесной промышленностью, обеспечивающий изучение фундаментальных вопросов общеэкологического и географического порядка. Почти все насаждения производных биотопов возникли на месте вырубленных или поврежденных пожарами первобытных елово-пихтовых лесов (за исключением березово-елового леса в заболоченных участках долины р. Сулем, коренных березняков в заповеднике практически нет), которые в настоящее время находятся на разной стадии восстановления [2].

Жуки-щелкуны (сем. Elateridae) – одно из многочисленных семейств жесткокрылых, насчитывающее более 12 000 видов [3]. Их личинки (проволочники) в большом количестве заселяют различные типы почв, подстилку и гнилую древесину. Благодаря тому, что они являются массовым компонентом почвенной энтомофауны, их деятельность, наряду с другими группами почвенных животных, во многом определяет структуру почв и скорость круговорота веществ [4; 5]. Некоторые виды щелкунов появляются только по мере нарушения исходной среды [6]. Кроме того, щелкуны имеют значительное видовое разнообразие, высокую численность, низкую миграционную активность, тесную связь с почвой, высокую чувствительность и достаточно быструю реакцию на изменение средовых параметров [5; 7-9], поэтому их биоиндикационная роль высока при биоэкологических, сельскохозяйственных, лесохозяйственных исследованиях и при организации охраны окружающей среды [10].

Материалы и методика исследований

На территории заповедника на основе генетической классификации типов лесов Б.П. Колесникова выделено 11 коренных (первобытных) сообществ и 21 производное [11; 12]. Исследуемые площади были заложены в коренных сообществах: (ПЗП-1 – пихто-ельник нагорный; ПЗП-2 – пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, первобытный (с июня 1995 г. – ветровал пихто-ельника высокотравно-папоротникового, где ветровал и бурелом составили 100%), ПЗП-3 – пихто-ельник осочково-липняковый, первобытный, ПЗП-4 – пихто-ельник крупно-папоротниковый, первобытный, ПЗП-5 – еловый (с незначительной примесью пихты и кедра) лес хвощево-вейниково-мелкотравный, первобытный, ПЗП-6 – березово-еловый лес осоково-сфагновый болотный (согровый, мочажинный), первобытный; в длительно-производных насаждениях: ПЗП-7 – рябиново-березовый лес вейниково-высокотравный, длительно-производный от пихто-ельника высокотравно-папоротникового, ПЗП-8 – березовый (с примесью осины, ели, пихты) лес мелкотравно-вейниковый, длительно-производный от пихто-ельника крупнопоротникового, ПЗП-9 – березовый (с примесью осины) лес мелкотравно-вейниковый, длительно-производный от пихто-ельника мелкотравно-вейникового, ПЗП-10 – березовый лес осоково-таволговый, болотный (согровый, мочажинный), устойчиво- и длительно-производный от елового леса осоково-сфагнового, ПЗП-11 – березовый лес хвощево-мелкотравно-вейниковый, длительно-производный от елового леса хвощево-вейниково-мелкотравного,

ПЗП-12 – березовый (с примесью осины) лес высокотравно-вейниковый, длительно-производный от пихто-ельника высокотравно-вейникового и ПЗП-20 – гарь 1998 г. ветровала 1995 г. пихто-ельника высокотравно-папоротникового; на лугах: ПЗП-13 – послелесной щучково-дернистый луг на луговых слабо- и среднеподзоленных тяжелосуглинистых почвах, ПЗП-14 – послелесной разнотравный луг на луговых, глееватых и глеевых легко- и среднеглинистых почвах.

Материал был собран Н.Л. Уховой в 1984-1985 гг. и 1989-2006 гг. в коренных сообществах, в длительно-производных насаждениях и на лугах Висимского заповедника методом почвенно-зоологических раскопок. В 1984-1985 гг. и 1989 г. пробы отбирали традиционным методом размером 50x50x20 см [13]. Взято 136 проб в четырех биотопах в три сезона. В целях сокращения нарушения заповедных площадей, следуя рекомендациям, выработанным в результате специальных исследований в Центрально-Черноземном заповеднике [14], с 1990 г. размер проб был уменьшен и за исследуемый период проанализирована 5681 проба размером 15 x 15 x 20 см. Пробы разбирались на месте на переносном лабораторном столике. В анализ также включены коллекционные материалы музея ИЭРиЖ УрО РАН. Для анализа видового разнообразия комплексов элатерид использовали несколько его характеристик: индекс видового богатства Маргалефа, индексы видового разнообразия Симпсона и Шеннона, индекс доминирования Бергера-Паркера [15]. Оценку степени доминирования проводили по следующей шкале: доминанты – виды, составляющие 10% и выше от общего числа животных в биотопе, субдоминанты, составляющие 3-10%, дополнительные виды – рецеденты (1-3%), редкие – менее 1% [16].

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных работ в коренных лесах и производных биотопах Висимского заповедника выявлено 23 вида жуков-щелкунов, относящихся к пяти подсемействам (табл.).

Наибольшим числом видов представлены подсемейства *Dendrometrinae* и *Elaterinae*. Большинству видов этих подсемейств свойственна резко выраженная мезофильность и умеренная (по сравнению с другими группами жуков-щелкунов) термофильность [17; 18], что и обеспечивает им преимущество в лесных и луговых биотопах заповедника. Представители триб *Dendrometrini*, *Prosternini* и *Ampedini* играют существенную роль в составе фаун таежных лесов Урала, со значительным снижением их доли в сообществах для зон с экстремальными условиями, что показано работами Л.Д. Пенева [19; 20] для Русской равнины. Виды родов *Danosoma*, *Denticollis*, *Diacanthous*, *Ampedus* и *Melanotus* являются типичными дендрофилами, биологически связанными с лесными насаждениями. Их личинки живут в разлагающейся древесине и лишь иногда встречаются в плотном моховом покрове или почве под пологом леса. Представители триб *Dendrometrini*, *Prosternini*, родов *Dalopius* и *Sericus* населяют преимущественно почвы различного механического состава под пологом леса, а часть видов – луговые и болотистые почвы открытых пространств, прилегающие к лесным насаждениям. Виды рода *Agriotes* населяют преимущественно луговые почвы [17; 18; 21].

Личинкам большинства видов триб *Dendrometrini*, *Prosternini* и *Hypnoidini* свойственна широкая полифагия (хищничество, некрофагия, мицетофагия, сапрофагия, фитофагия). Наряду с этим, такие виды как *S. aeneus* L., виды рода *Stenicera* относят к вредителям лесных и сельскохозяйственных культур [18]. Преобладающим типом питания личинок подсемейства *Elaterinae* и *Melanotinae* является хищничество в сочетании с некрофагией и со способностью к сапрофагии, без потребления живых растительных тканей. Этот тип питания характерен для представителей трибы *Ampedini*. Для *Sericus brunneus* L. и *Dalopius marginatus* L. довольно обычна всеядность с необходимостью потребления животной пищи, а виды рода *Agriotes* – преимущественные фитофаги [17].

В коренных лесах Висимского заповедника отмечено небольшое количество видов жуков-щелкунов (6), личинки которых развиваются в почве (рис. 1). В пихто-ельниках (верхний подпояс неморальных и субнеморальных лесов [12]) доминирует транспалеарктический бореальный умеренно мезофильный вид *A. subfuscus* Mull., доля которого в этих типах леса составляет 54-85%. Личинки этого вида развиваются преимущественно в подстилке хвойных лесов с развитым моховым слоем и развитым кустарничковым ярусом, реже встречаются в хвойных лесах без мохового покрова личинки – хищники, фитофаги и некрোসапрофаги [21-23].

Таксономический состав жуков-щелкунов Висимского заповедника

Подсемейство	Триба	Род	Вид	Стадия
Agrypninae	Adelocerini	<i>Danosoma</i>	<i>Danosoma fasciatus</i> L.	имаго
Dendrometrinae	Dendrometrini	<i>Athous</i>	<i>Athous subfuscus</i> Mull.	имаго, личинка
		<i>Limonius</i>	<i>Limonius minutus</i> L.	имаго, личинка
	Denticollini	<i>Denticollis</i>	<i>Denticollis linearis</i> L.	имаго, личинка
	Hemicrepidini	<i>Diacanthous</i>	<i>Diacanthous undulatus</i> Deg.	имаго
	Prosternini	<i>Actenicerus</i>	<i>Actenicerus sjaelandicus</i> Mull	имаго
		<i>Anostirus</i>	<i>Anostirus castaneus</i> L.	имаго
		<i>Aplotarsus</i>	<i>Aplotarsus incanus</i> Gyll.	имаго
		<i>Ctenicera</i>	<i>Ctenicera cuprea</i> F.	имаго, личинка
			<i>Ctenicera pectinicornis</i> L.	имаго, личинка
		<i>Eanus</i>	<i>Eanus costalis</i> Payk.	имаго, личинка
		<i>Liothrichus</i>	<i>Liothrichus affinis</i> Payk.	личинка
		<i>Paraphotistus</i>	<i>Paraphotistus impressus</i> F.	личинка
		<i>Selatosomus</i>	<i>Selatosomus aeneus</i> L.	имаго, личинка
			<i>Selatosomus spretus</i> Mannh.	имаго
Elaterinae	Agriotini	<i>Agriotes</i>	<i>Agriotes obscurus</i> L.	имаго, личинка
			<i>Agriotes lineatus</i> L.	личинка
		<i>Dalopius</i>	<i>Dalopius marginatus</i> L.	имаго, личинка
	Ampedini	<i>Ampedus</i>	<i>Ampedus nigrinus</i> Hbst.	имаго, личинка
			<i>Ampedus erythrogonus</i> Gm.	имаго, личинка
			<i>Ampedus pomonae</i> Steph.	имаго
			<i>Ampedus pomorum</i> Hbst.	имаго, личинка
			<i>Ampedus tristis</i> L.	имаго, личинка
	Elaterini	<i>Sericus</i>	<i>Sericus brunneus</i> L.	имаго
Hypnoidinae	Hypnoidini	<i>Hypnoidus</i>	<i>Hypnoidus riparius</i> F.	имаго
Melanotinae	Melanotini	<i>Melanotus</i>	<i>Melanotus castanipes</i> Payk.	имаго

Найденные в коренных лесах заповедника представители рода *Ampedus* (*A. nigrinus* Hbst. и *A. tristis* L.) – также таежные виды, развивающиеся в древесине преимущественно хвойных пород или под пологом хвойного леса. По мере увеличения влажности (от нагорного пихто-ельника к пихто-еловому хвошево-вейниково-мелкотравному лесу) происходит изменение структуры элатеридо-комплексов – доля циркум-борео-монтанного вида *E. costalis* Payk. возрастает от 18 до 81% и значительно увеличивается (от 4 до 15%) доля трансевразийского борео-монтанного вида *L. affinis* Payk. Эти виды предпочитают сильно увлажненные местообитания и развиваются в почве и под мхом преимущественно влажных зеленомошных еловых лесов, с чем и связано доминирование *E. costalis* Payk. и значительное увеличение доли *L. affinis* в еловом (нижний подпояс в полосе умеренно-бореальных зеленомошных пихто-ельников) и березово-еловом осоково-сфагновом лесу (полоса гидроморфных лесов) [24].

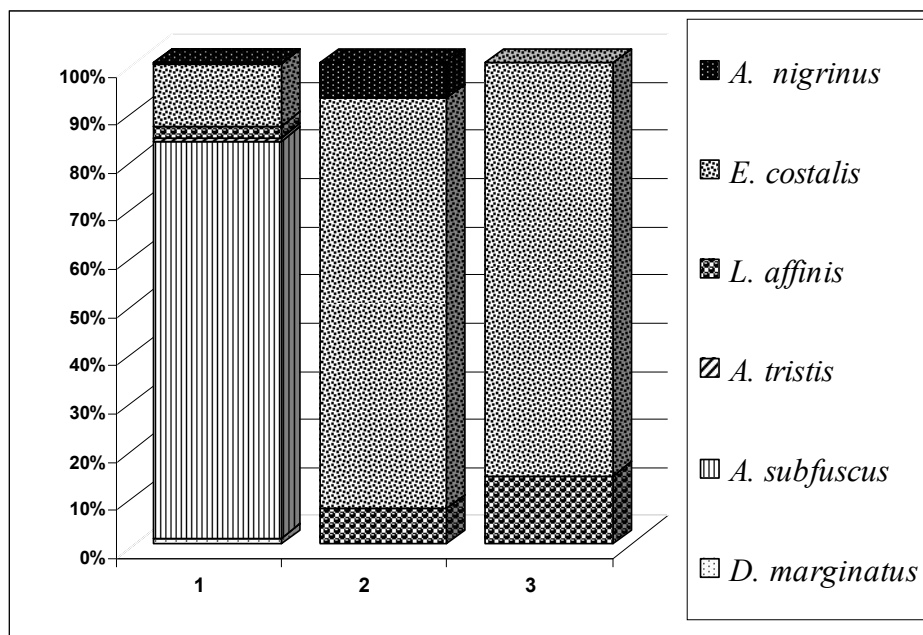


Рис. 1. Соотношение видов жуков-шелкунов в коренных лесах Висимского заповедника: 1 – пихтоельники (нагорный, высокотравно-папоротниковый, крупно-папоротниковый, осочково-липняковый); 2 – еловый (с незначительной примесью пихты и кедра) лес хвошево-вейниково-мелкотравный; 3 – березово-еловый лес осоково-сфагновый болотный

В целом в производных биотопах, по сравнению с коренными лесами заповедника (рис. 2), количество видов увеличивается до 16. Кроме тех видов, которые найдены при почвенных раскопках в коренных лесах, отмечены: *L. minutus* L., *D. linearis* L., *C. cuprea* F., *C. pectinicornis* L., *P. impressus* F., *S. aeneus* L., *A. obscurus* L., *A. lineatus* L., *A. erythrogonus* Gm. и *A. pomorum* Hbst.

Степень доминирования *A. subfuscus* снижается от 71 до 54%. Наряду с *A. subfuscus* становится доминантом *D. marginatus* (лесной вид, характерный для смешанных, чаще мелколиственно-сосновых лесов), а *E. costalis* Payk. (21%) и *L. affinis* становятся редкими видами (до 1%).

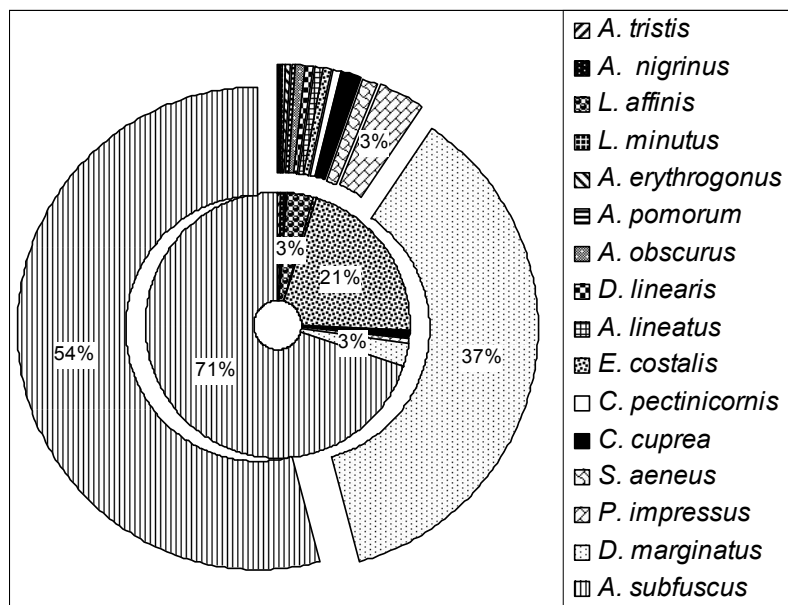


Рис. 2. Соотношение видов жуков-шелкунов в коренных лесах (внутреннее кольцо) и производных биотопах (внешнее кольцо) Висимского заповедника

Изменения, произошедшие в структуре элатеридокомплексов пихто-ельника высокотравно-папоротникового (максимальный возраст древостоя 190 лет), расположенного в верхней части пологого склона горы Малый Сутук, после ветровала 1995 г. и на гари 1998 г. ветровала 1995 г. хорошо отражают начальные стадии сукцессионных процессов (рис. 3). После ветровала 1995 г. в почвенных раскопках не были найдены личинки *E. costalis* Payk., отмечено проникновение лугового вида *C. cuprea* и появление вида *L. minutus*, который некоторые авторы [21] характеризуют как «переходные промежуточные формы» между представителями, с одной стороны, лесной фауны и с другой – фауны открытых пространств. На гари ветровала незначительно увеличилась доля *D. marginatus*, почти в 2 раза выросла доля луговых видов рода *Steniceria*. Из дендрбионтов найден *A. pomorum*, развивающийся в древесине как хвойных, так и лиственных (мелко- и широколиственных) пород.

В вейниково-высокотравном рябиново-березовом лесу, производном от пихто-ельника высокотравно-папоротникового, отмечены более существенные изменения в структуре элатеридокомплексов (рис. 3). Увеличивается количество видов (с 5 в коренном лесу до 9 в производном). Наряду с *A. subfuscus* доминирует *D. marginatus* (типичный доминант мелколистных лесов таежной зоны). Субдоминантом становится вид *P. impressus* F., характерный для хвойных и смешанных лесных ассоциаций, где предпочитает разреженные участки леса и опушки [25]. 1% приходится на долю лесолугового вида *S. aeneus*, плотность которого обычно возрастает по мере нарушения исходной среды.

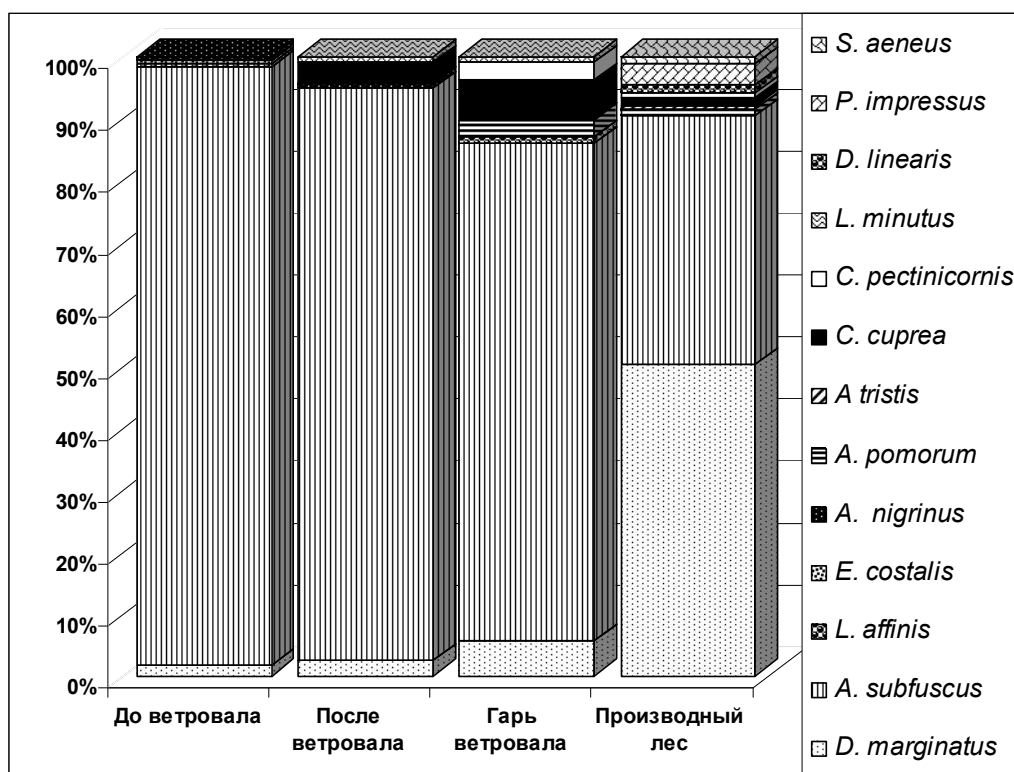


Рис. 3. Соотношение видов жуков-щелкунов в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом до ветровала, после ветровала, на гари ветровала и в производном рябиново-березовом лесу

В коренном березово-еловом осоково-сфагновом лесу (максимальный возраст древостоя 160 лет) найдены только два вида элатерид: *E. costalis* Payk. и *L. affinis* Payk. с доминированием (до 86%) *E. costalis* Payk. В длительно-производном от него березовом осоково-таволговом лесу кроме этих видов присутствуют личинки дендрофильного вида *D. linearis* L. (до 9%). По данным С.Л. Есюнина [24] проволочники *D. linearis* достаточно обычны в подстилке березняков Среднего и Южного Урала, преимущественно травянистых. Высокая специфичность условий (заболоченность) не способствует проникновению других видов, характерных для мелколистных лесов Урала.

Специфична элатеридофауна послелесных лугов Висимского заповедника. В луговых слабо- и среднеподзоленных, тяжелосуглинистых почвах разнотравно-дернистощучкового луга развиваются и доминируют личинки злаковых щелкунов рода *Agriotes*: (35% составляет доля *A. lineatus* L. и 30% – доля *A. obscurus* L.,) и личинки *C. cuprea* F. (17%), обычного на лугах и лесных полянах таежной зоны.

Доли лесо-луговых видов *L. minutus* L. и *S. aeneus* L. составляют по 9%. На лабазниково-щучковом лугу в глееватых и глеевых легко- и среднеглинистых почвах найдены личинки только одного вида – *C. pectinicornis* L., проявляющего большую гигрофильность по сравнению с видом *C. cuprea* F. [21; 24].

Показано, что все характеристики видового разнообразия элатеридокомплексов: индекс видового богатства Маргалефа, индекс Симпсона, который придает обычным видам больший вес, и индекс Шеннона, описывающий разнообразие как части сообщества, попавшей в выборку, так и оставшейся за ее пределами и не зависящей от размера проб [15], выше в производных биотопах по сравнению с коренными лесами заповедника (рис. 4). Напротив, индекс доминирования Бергера-Паркера выше для коренных лесов, что свидетельствует о меньшей выравненности здесь видов по обилию.

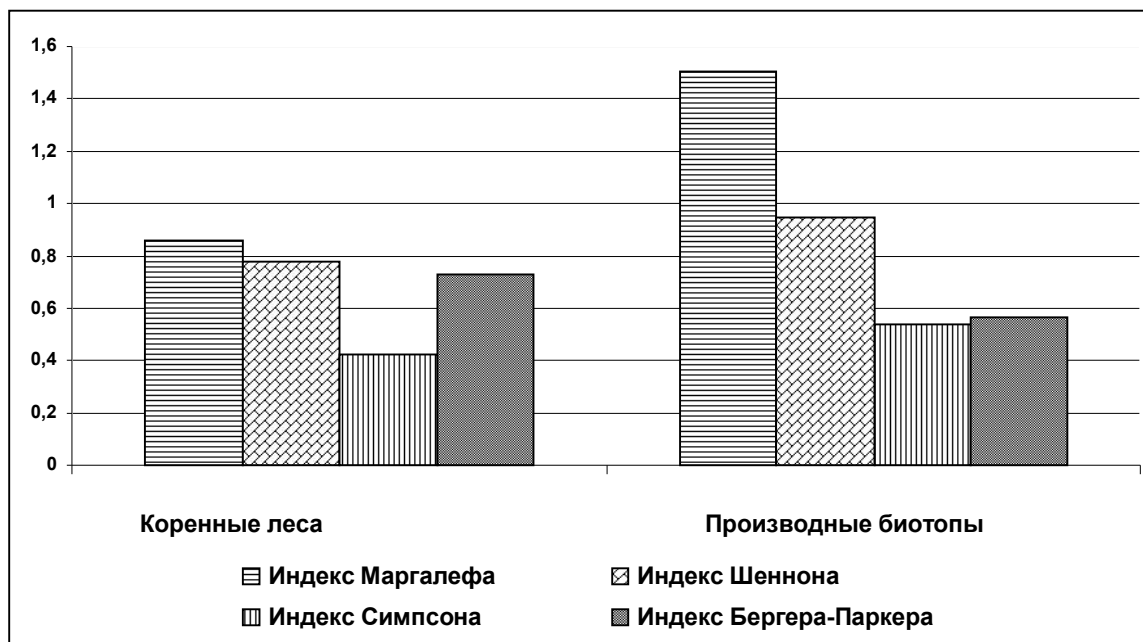


Рис. 4. Характеристики видового разнообразия коренных лесов и производных лесных биотопов Висимского заповедника

Выводы

Таким образом, структура видовых комплексов жуков-щелкунов Висимского заповедника хорошо отражает специфичность растительных ассоциаций и гидротермического режима, в частности, водного режима почв. Видовое разнообразие, как правило, возрастает в производных биотопах по сравнению с коренными типами леса, что, вероятно, связано с экотонными эффектами. Но такие изменения вряд ли можно считать однозначно позитивными, так как увеличение видового разнообразия в большинстве случаев происходит благодаря проникновению луговых видов с иной трофической специализацией в биотопы таежной зоны и свидетельствует о глубине происходящих изменений.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал, проект №10-04-96084.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Параметры мониторинга биоразнообразия лесов России на федеральном и региональном уровнях // Лесоведение. 2004. № 3. С. 3-14.
2. Кирсанов В.А., Турков В.Г., Потибенко А.А., Бердников А.В., Бурин А.И. Лесной фонд Висимского заповедника по материалам лесоустройства 1976 г. // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 12-24.
3. Tarnawski D. Sprezykowate (Coleoptera, Elateridae). 1. Agrypninae, Negastrinae, Dimiinae i Athoinae. Fauna Polski. 21. Warszawa, 2000. 401 p.
4. Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи // Тр. Центр.-Чернозем. госзаповедника. 1960. Т. 5. С. 283-320.
5. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 278 с.
6. Захаров А.А., Бызова Ю.Б., Друк А.Я. и др. Почвенные беспозвоночные – индикаторы состояния рекреационных ельников Подмосквы // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосквы. М., 1982. С.40-52.

7. Гиляров М.С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М., 1976. С. 9-18.
8. Кривоуцкий Д.А. Почвенные животные как биоиндикатор при экологическом нормировании нарушений природной среды // Проблемы почвенной зоологии. Минск, 1978. С. 123-124.
9. Бессолицына Е.П. Изменение структуры зооценозов почв подтаежного ландшафта в условиях техногенного воздействия // География и природные ресурсы. 1990. № 4. С. 104-108.
10. Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как индикаторы почвенного режима и его изменений под влиянием антропогенных факторов // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М., 1982. С. 8-11.
11. Сибгатуллин Р.З. Итоги геоботанического картирования Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала: информ. материалы. Свердловск, 1987. С. 56-59.
12. Ухова Н.Л. Структура населения и численность почвенной мезофауны в коренных и производных биотопах Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 409-439.
13. Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауна) // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975. С.12-29.
14. Покаржевский А.Д., Богач Я., Гусев А.А. Исследования популяций почвенных животных на заповедных территориях и вопросы заповедного дела (на примере Центрально-Черноземного заповедника) // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1980. С. 251–263.
15. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
16. Хотько Э.И., Ветров С.Н., Матвиенко А.А., Чумаков Л.С. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. М.: Наука и техника, 1982. 264 с.
17. Гурьева Е.Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство *Elaterinae*. Трибы *Megapenthini*, *Physorhinini*, *Ampedini*, *Elaterini*, *Pomachiliini*. Л.: Наука, 1979. 453с. – (Фауна СССР. Жесткокрылые; Т.12, вып.4).
18. Гурьева Е.Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство *Athoinae*. Триба *Stenicerini*. Л.: Наука, 1989. 295 с. (Фауна СССР. Нов. сер., № 136. Жесткокрылые. Т. 12, вып.3).
19. Пенев Л.Д. Структура фауны и хорология жуков-щелкунов европейской лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 21 с.
20. Пенев Л. Фауна и зональное распределение жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) Русской равнины // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып.2. С. 193-205.
21. Черепанов А.И. Жуки-щелкуны Западной Сибири (Coleoptera, Elateridae). Новосибирск: Новосиб. кн. изд-во, 1957. 382 с.
22. Долин В.Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. Киев: Урожай, 1978. 126 с.
23. Стриганова Б.Р., Емец В.М. Закономерности пространственно-временной динамики разнообразия почвенной мезофауны (на примере жуков-щелкунов Elateridae, Coleoptera) // Изв. АН. Сер. биол. 1998. №6. С. 717-724.
24. Медведев А.А. Жуки-щелкуны. СПб.: Наука, 2005. 158 с.
25. Бессолицына Е.П. Фауна жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) Иркутской области // Фауна насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. 1974. С. 77-104.

Поступила в редакцию 21.02.12

S.D. Verzhinina, N.L. Ukhova

Species diversity of clicking-beetles in primary forests and secondary biotopes of Visimsky reservecance

It was made evaluation of species richness and species diversity of clicking-beetles – one of the leading groups of soil mesofauna during transit from primary forests to secondary biotopes. There were shown that all parameters of biodiversity of secondary biotopes are higher compare with that of reservecance primary forests.

Keywords: clicking-beetles, primary forests, secondary biotopes, species diversity.

Вершинина Светлана Дмитриевна,
кандидат биологических наук, научный сотрудник
ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Россия, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: ecom@ipae.uran.ru

Verzhinina S.D., candidate of biology, researcher
Institute of Plant and Animal Ecology,
Ural division of RAS
620144, Russia, Ekaterinburg, 8 Marta st., 202
E-mail: ecom@ipae.uran.ru

Ухова Надежда Леонидовна, старший научный сотрудник
ФГБУ «Висимский государственный природный
биосферный заповедник»
624244, Россия, Свердловская обл., г. Кировград,
ул. Степана Разина, д. 23
E-mail: visimnauka@yandex.ru

Ukhova N.L., senior researcher
Visimsky state natural biosphere reservecance,
624244, Russia, Sverdlovsk district, Kirovgrad,
Stepana Razina st., 23
E-mail: visimnauka@yandex.ru