

УДК 595.762.47:591.52+591.55

## ЧИСЛО ВИДОВ И ВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЖУЖЕЛИЦ ФРАГМЕНТИРОВАННЫХ УЧАСТКОВ ЛЕСА В АГРОЛАНДШАФТЕ ПРИМОРЬЯ

© 1995 г. С. К. Холин

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток*

Поступила в редакцию 04.04.94 г.

Проанализированы число видов и видовая структура жужелиц фрагментированных участков леса в агроландшафте. Показано, что как общее число, так и число лесных и нелесных видов не зависят от площади "островов" местообитаний. Число лесных видов связано с общей конфигурацией участков леса, а число нелесных – со степенью окруженности участков пахотными полями. Для нелесных видов границы участков леса служат благоприятной стацией переживания.

Сокращение площади естественных местообитаний в районах с активной сельскохозяйственной практикой приводит к исчезновению многих видов жужелиц или к радикальному изменению их численности и видового состава (Den Boer, 1977; Van Dijk et al., 1987). Так, участки леса, изолированные сельскохозяйственными угодьями, для лесных видов жужелиц становятся единственными возможными местообитаниями, фауна которых после фрагментации начинает испытывать влияние факторов, характерных для островных условий (MacArthur, Wilson, 1967). Однако для многих видов жужелиц они не являются жестко изолированными системами, а выступают как полуизоляты, открытые для активного проникновения видов из окружающих биотопов. Поэтому результаты наблюдений в таких "островных" местообитаниях не всегда адекватны предсказываемым для настоящих островов (Hopkins, Webb, 1984; Bauer, 1989; Dülge, 1989).

Сохранившиеся "островки" леса среди интенсивно культивируемого ландшафта в предгорных районах Приханкайской равнины в Приморском крае предоставляют хорошую возможность для исследования влияния сокращения и фрагментации естественных местообитаний на видовое разнообразие жужелиц. Ранее нами (Арефин, Холин, 1992) было показано, что даже небольшие участки естественной растительности среди сельскохозяйственных угодий способны сохранять в себе относительно высокое число видов. Цель данной работы состоит в проверке влияния размеров и конфигурации фрагментированных участков леса и характера окружающих биотопов на богатство видов и видовую структуру жужелиц<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Работа выполнена при финансовой поддержке Специального фонда для поддержки молодых ученых (г. Новосибирск) (грант D1. 60).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в окрестностях с. Синий Гай (Черниговский район Приморского края) в июне - сентябре 1991 г. Расположенный на Приханкайской равнине, этот участок характеризуется активной сельскохозяйственной деятельностью на протяжении последних ста лет. Антропогенное воздействие в данном районе привело не только к сокращению площади, покрываемой лесами, но и к их деградации (Куренцова, 1973). В настоящее время остатки лесов представляют собой отдельные мелкие фрагменты, сохранившиеся в местах, не пригодных для распашки (вершины сопки, крутые склоны и низины). В районе исследования это наиболее обычный тип растительной ассоциации – сухие дубняки с участием липы, березы, осины и других широколиственных пород в сочетании с кустарниковыми зарослями леспедецы и лещины (Куренцова, 1962).

Было выбрано 7 типичных участков со сходным растительным покровом, но различающихся размерами, конфигурацией и характером окружающих биотопов (рис. 1, табл. 1). Участок 1 расположен на равнине и практически полностью окружен полями, остальные – на холмистом участке с перепадом высот около 50 м: участки 2, 5 и 6 – на склонах, 3 – охватывает небольшое возвышение, 4 – овраг на склоне холма, 7 – низинный участок.

На каждом участке было установлено по одной серии ловушек (пластмассовые банки с диаметром отверстия 12 см). В каждой серии было пять точек (по 3 ловушки в точке), расположенных на линии от края леса до его центра. Расстояние между точками варьировало в зависимости от размеров участка (от 25 м на участке 4 до 75 м на участке 1). Ловушки были открыты в течение всего сезона. Выборка жуков проводилась через

5 - 10 дней с заменой фиксирующего раствора (крепкий соляной раствор). Каждый участок был закартирован и измерен для определения площади ( $A$ ), периметра ( $L$ ), отношения  $A$  к периметру ( $A/L$ ) и степени окруженности пахотными полями ( $F$ ).

Данные по числу и обилию видов в исследуемых участках анализировали методом детрендрованного анализа соответствий (Detrended correspondence analysis (DCA)) (Hill, Gauch, 1980) с логарифмированием данных и понижающим взвешиванием для редких видов, реализованного в программе CANOCO, версия 3.10 (Ter Braak, 1988, 1990). Идентификация факторов, объясняющих изменчивость числа видов ( $S$ ), проведена методом пошагового регрессионного анализа (Дрейпер, Смит, 1987). Анализ зависимости числа видов был предпринят в двух вариантах – без логарифмирования переменных  $S$  и  $A$  и с таковым. В качестве окончательного регрессионного уравнения принимали вариант, который давал наибольший коэффициент детерминации (доля объяснимой регрессии,  $R^2$ ).

Разделение видов на группы по предпочитаемым местообитаниям основано на ранее полученных данных (Арефин, Холин, 1992, неопубл. данные; Лафер, 1989, 1992).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее число собранных видов составило 91 и на отдельных участках варьировало от 37 до 60 (см. табл. 1). Общее число видов и число нелесных и лесных видов не связано с площадью исследованных участков (рис. 2, во всех случаях корреляция незначима). Число видов на двух самых маленьких участках (6 и 7) лишь немного ниже, чем на самом крупном (1). Лесных видов было 17 - 26 (41.0 - 67.6% от общего числа на участке), и они образуют наиболее стабильную группу на исследованных участках (табл. 2). Это также справедливо в целом для видовой структуры: по всему набору видов выборки в плоскости первых двух осей DCA-ординации более разнородны, чем по

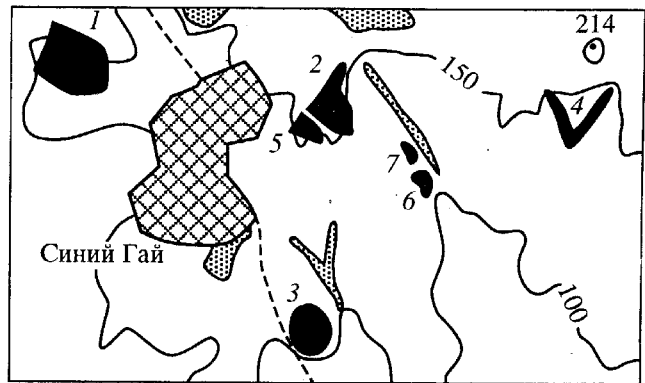


Рис. 1. Карта-схема района исследования с указанием фрагментированных участков леса (1 - 7).

набору лесных видов (рис. 3). Участки 1 и 4 в обоих случаях выпадают из группы более сходных участков, что свидетельствует о значительном отличии видовой структуры выборок этих участков как от прочих, так и между собой.

Изменчивость общего числа видов, как показывает пошаговый регрессионный анализ (табл. 3), объясняется значимо двумя переменными:  $A/L$  и  $F$ . Число лесных видов значимо предсказывают переменные  $A/L$  и  $A$ . Коэффициент при переменной  $A$  в уравнение регрессии входит с отрицательным знаком, демонстрируя тенденцию уменьшения числа лесных видов с возрастанием площади участков (см. также рис. 2). Включение в уравнение регрессии переменной  $A/L$  указывает на значимое влияние конфигурации полей на число видов: чем менее компактен участок леса, тем меньше видов в нем обнаруживается. На число нелесных видов значимо влияет только степень окруженности полями.

Общее число видов и число лесных видов проявляют слабую зависимость от удаленности от края участка (табл. 4). Только в двух случаях общее число видов и в одном – число лесных значимо уменьшалось от края к центру. Число нелесных

Таблица 1. Характеристики фрагментированных участков леса и число видов ( $S$ ), количество экземпляров ( $N$ ) жужелиц, пойманных в них с помощью почвенных ловушек

Участок	$S$	$N$	Площадь ( $A$ ), га	Периметр ( $L$ ), км	Отношение $A/L$	Доля полей в периметре ( $F$ ), %
1	60	763	19.5	1.80	10.83	80.5
2	39	998	15.0	2.05	7.32	0
3	47	2779	9.0	1.18	7.66	0
4	45	914	5.3	2.15	2.46	31.3
5	37	1986	4.75	0.88	5.43	0
6	54	1136	3.3	0.70	4.71	64.2
7	48	1098	1.3	0.48	2.74	57.8
Всего	91	9672	43.5	—	—	—

**Таблица 2.** Распределение числа видов (над чертой) и количества пойманных экземпляров (под чертой) биотических групп жуужелиц в исследованных фрагментированных участках леса

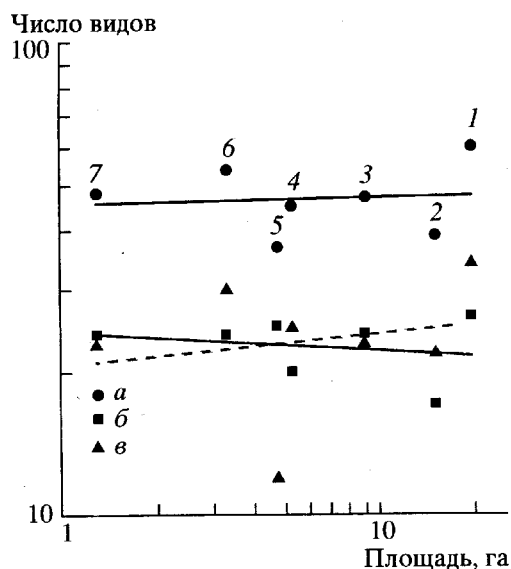
Группа видов	Участок							Всего	M	S	C <sub>v</sub> , %
	1	2	3	4	5	6	7				
Полевые	$\frac{7}{38}$	$\frac{6}{14}$	$\frac{5}{24}$	$\frac{7}{68}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{3}{93}$	$\frac{7}{104}$	$\frac{10}{349}$	5.4	1.7	30.9
Луговые	$\frac{20}{86}$	$\frac{13}{37}$	$\frac{14}{98}$	$\frac{15}{267}$	$\frac{5}{8}$	$\frac{18}{98}$	$\frac{12}{130}$	$\frac{35}{724}$	13.8	4.4	32.1
Водолюбивые	$\frac{4}{16}$	$\frac{2}{169}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{26}$	$\frac{1}{93}$	$\frac{1}{30}$	$\frac{2}{38}$	$\frac{6}{376}$	1.7	1.0	60.0
Опушечные	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{2}{8}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{2}{18}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{5}{47}$	2.4	0.7	29.9
Нелесные	$\frac{34}{144}$	$\frac{22}{222}$	$\frac{23}{130}$	$\frac{25}{369}$	$\frac{12}{112}$	$\frac{24}{239}$	$\frac{24}{280}$	$\frac{56}{1496}$	23.4	6.0	25.3
Лесные	$\frac{26}{619}$	$\frac{17}{776}$	$\frac{24}{2649}$	$\frac{20}{545}$	$\frac{25}{1874}$	$\frac{24}{897}$	$\frac{24}{816}$	$\frac{35}{8176}$	22.8	3.0	12.8

видов в трех случаях значительно снижалось по направлению к центру. На участке 4 эта тенденция была обратной, что, однако, можно связать с особенностями конфигурации этого участка (узкий до 40 м и вытянутый, см. рис. 1). Тем не менее существует общая закономерность в видовой структуре на градиенте от края к центру участка, что демонстрирует DCA-ординация матрицы выборок из каждой исследованной точки на данном градиенте. За исключением точки 7, краевые точки всех участков отклоняются от компактных совокупностей точек своего участка. Такая кар-

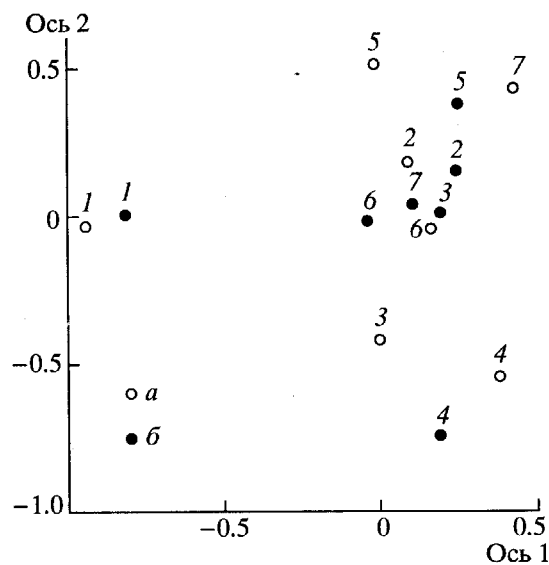
тина в первую очередь связана с характерными отличиями краевых точек от прочих в композиционном и структурном отношении, а не градуальными изменениями числа видов (см. табл. 4).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Отсутствие какой-либо зависимости между числом видов и площадью фрагментированных участков леса неожиданно. Теория (MacArthur, Wilson, 1967) и наблюдения в природе (Hopkins, Webb, 1984; Bauer, 1989; Dülge, 1989) предполагают



**Рис. 2.** Связь числа видов жуужелиц с площадью фрагментированных участков леса:  
а – все виды, б – лесные виды, в – нелесные виды.



**Рис. 3.** DCA-ординация выборок жуужелиц из фрагментированных участков леса (количественные данные):  
а – весь набор видов, б – только лесные виды.

наличие такой зависимости. Известно, что для выявления эффекта зависимости  $A-S$  необходимо исследовать "острова" с более сходной средой. В нашем случае мы старались следовать этому принципу, выбрав участки леса, имеющие общее происхождение. Однако следует отметить, что данный анализ был ограничен лишь основными факторами, потенциально способными оказывать влияние на фауну жуžелиц в фрагментированных участках лесов. Несомненно, что существует множество других, часто трудно уловимых для наблюдателя, различий в среде, которые оказывают прямое влияние на формирование фауны жуžелиц фрагментированных участков леса. Так, компактность расположения пяти локально сгруппированных на местности точек "островов" в плоскости ординации указывает на их экологическое сходство в отношении лесных видов, тогда как отклонение двух точек от общей группы может быть связано и с влиянием степени окруженности пахотными полями (участок 1) или конфигурации (участок 4) и локальной изменчивости состава фауны жуžелиц.

Другим условием для обнаружения зависимости  $A-S$  является достаточный диапазон изменения площади рассматриваемых "островов". В нашем случае он был 1.3 - 19.5 га, что соответствует шкале, на которой была обнаружена такая зависимость (Hopkins, Webb, 1984; Bauer, 1989; Dölge, 1989). В конечном счете мы исходили из того естественного размаха, который наблюдается в исследованном районе. Поэтому отсутствие зависимости между площадью фрагментированных участков леса и числом видов как в целом, так и для групп лесных и нелесных видов не является артефактом, обусловленным недостатками методики.

Для многих стенобионтных видов жуžелиц переходная зона от одного местообитания к другому является труднопреодолимой (Baars, 1979; Mader, 1984; Bauer, 1989). Наблюдения в исследуемом районе (Арефин, Холин, 1992, неопубликованные данные) показывают, что лесные виды жуžелиц очень слабо проникают на поля даже на небольшое расстояние. В то же время подобные островные местообитания, как правило, открыты для проникновения видов, не свойственных для них, и демонстрируют так называемый краевой эффект, выражающийся в высоком числе транзитных видов на границах местообитаний. Одним из следствий этого является отрицательная зависимость между числом таких видов и площадью изолятов (Mader, 1984; Bauer, 1989; Dölge, 1989), что находится в противоречии с нашими данными. Ни общее число видов, ни число нелесных видов не коррелирует с площадью или даже проявляет слабую положительную зависимость (см. рис. 2). С другой стороны, существуют явные различия в видовой структуре на градиенте от края к центру, отражающие изменения в отно-

Таблица 3. Множественный регрессионный анализ влияния переменных, характеризующих фрагментированные участки леса, на число видов жуžелиц

Модель	Коэффициенты для включенных в уравнение регрессии переменных				$R^2$	$P$
	Const	$A/L$	$F$	$\ln A$		
Все виды	35.335	0.868	20.039	-	0.935	0.016
Лесные	3.055	0.093	—	-0.269	0.993	0.0001
Нелесные	18.692	-	16.723	-	0.816	0.025

Таблица 4. Число видов жуžелиц в точках на линии от края (1) к центру (5) фрагментированных участков леса

Участок	Группа видов	Точка					$r$	$P$
		1	2	3	4	5		
1	Все	30	22	28	25	35	0.415	Н. д.*
	Лесные	14	9	18	15	16	0.470	Н. д.
	Нелесные	16	13	10	10	19	0.121	Н. д.
2	Все	22	23	18	21	17	-0.733	Н. д.
	Лесные	10	13	9	11	12	0.200	Н. д.
	Нелесные	12	10	9	10	5	-0.855	0.065
3	Все	21	26	26	20	17	-0.562	Н. д.
	Лесные	11	12	13	9	12	-0.104	Н. д.
	Нелесные	10	14	13	11	5	-0.586	Н. д.
4	Все	19	29	26	25	29	0.617	Н. д.
	Лесные	8	16	12	10	13	0.209	Н. д.
	Нелесные	11	13	14	15	16	0.986	0.002
5	Все	20	20	18	22	18	-0.189	Н. д.
	Лесные	14	16	16	15	13	-0.364	Н. д.
	Нелесные	6	4	2	7	5	0.082	Н. д.
6	Все	41	33	31	27	21	-0.983	0.003
	Лесные	17	17	17	15	12	-0.866	0.058
	Нелесные	24	16	14	12	9	-0.950	0.013
7	Все	29	32	25	26	23	-0.805	0.100
	Лесные	14	15	13	14	15	0.189	Н. д.
	Нелесные	15	17	12	12	8	-0.878	0.050

\* Недостоверны.

сительном вкладе в видовую структуру резидентных и транзитных видов (см. табл. 4). На фоне положительной корреляции между числом видов и степенью окруженности фрагментированных участков леса полями это фактически показывает, что фрагментированные участки служат для многих нелесных видов убежищем или благоприятной стацией переживания, где они аккумулируются

на границах местообитаний и способны достигнуть высокой численности.

Интересно, что сельскохозяйственные поля по сути также являются аналогами островных местообитаний, причем в большей степени, чем "островки" леса, поскольку сообщество насекомых, способных обитать на монокультурах, ежегодно формируется вновь (колонизация посевов) и разрушается (вымирание) практически полностью после окончания вегетации монокультуры (Арефин, Холин, 1992). Многие виды насекомых и жу-желиц, в частности, используют естественные местообитания как станции переживания в неблагоприятный для них период.

Таким образом, приведенные факты демонстрируют, что фактор площади не является ведущим в контроле численности видов и видовой структуры жу-желиц на фрагментированных участках леса. По-видимому, существуют иные факторы среды, контролируемые число лесных видов на исследованных участках, что отражает влияние общей конфигурации участков. Последние предоставляют, вероятно, достаточно емкую среду независимо от площади, поскольку число лесных видов более стабильно, чем нелесных, число которых связано со степенью окруженности пахотными полями.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арефин В.С., Холин С.К. Насекомые в агроэкосистемах: структура и динамика сообщества монокультуры сои *Glycine max*. Владивосток: ДВО РАН, 1992. 203 с.
- Куренцова Г.Э. Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 139 с.
- Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
- Лафер Г.Ш. Сем. Carabidae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л., 1989. С. 71 - 222.
- Лафер Г.Ш. Сем. Carabidae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб., 1992. С. 602 - 621.
- Дрейнер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ: В 2-х кн. М.: Финансы и статистика, 1986. Кн. 1 - 366 с., Кн. 2 - 351 с.
- Vaars M.A. Patterns of movement of radioactiv carabid beetles // Oecologia. 1979. V. 44. P. 125 - 140.
- Bauer L.J. Moorland beetle communities on limestone habitat islands. 1. Isolation, invasion and local species diversity in carabids and staphylinids // J. Anim. Ecol. 1989. V. 58. № 3. P. 1077 - 1098.
- Den Boer P.J. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Misc. Papers Landbouwhogeschool Wageningen, 1977. 190 p.
- Dülge R. Einflüsse verschiedener Standortparameter auf die Besiedlung von Habitatsinseln durch Carabiden (Coleoptera: Carabidae) // Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 1989. V. 7. S. 190 - 198.
- Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetatio. 1980. V. 42. P. 47 - 58.
- Hopkins P.J., Webb N.R. The composition of the beetle and spider faunas on fragmented heathlands // J. Appl. Ecol. 1984. V. 21. P. 935 - 946.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton University Press, 1967. 203 p.
- Mader H.-J. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields // Biol. Conserv. 1984. V. 29. P. 81 - 96.
- Ter Braak C.J.F. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1) // Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 1988. 4 p.
- Ter Braak C.J.F. Update notes: CANOCO version 3.10 // Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 1990. 35 p.
- Van Dijk Th.S., Ernsting G., Desender K. Concluding remarks // Acta Phytopath. Entom. Hung. 1987. V. 22. № 1 - 4. P. 455 - 458.