

УДК 574.42

ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

© 2021 г. Е. Д. Коробов*

ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник»,
пос. Заповедный, Нелидовский район, Тверская область, 172521 Россия

*E-mail: edkorobov@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.12.2018 г.

После доработки 04.02.2019 г.

Принята к публикации 08.12.2020 г.

Приводятся многолетние данные по сукцессионной динамике населения жужелиц в еловых культурах южной подзоны тайги (Тверская область). Восстановительный потенциал искусственных насаждений оценивается для лесов неморального типа с затрудненным естественным возобновлением ели. В качестве тестового показателя используется ранговая структура комплексов жужелиц. Установлено, что активное восстановление видовых популяций жужелиц идет на уровне 20-летнего возраста еловых посадок и, как правило, совпадает с волнами общего для территории роста численности этих видов. В дальнейшем снижается скорость изменений ранговой структуры и стабилизируется состав доминантной группы видов. Между 15 и 25 годами возраста культур наблюдается быстрое приближение порядков доминирования видов к характеристикам ненарушенных южно-таежных ельников. Сравнение с естественным возобновлением леса на сплошном ветровале показывает, что после ветровала население жужелиц сохраняется намного лучше, чем на вырубке. Однако к 20-летнему возрасту скорость восстановления в еловых культурах компенсирует это различие.

Ключевые слова: лесные культуры, жужелицы, восстановление, сукцессионная динамика, ранговая структура.

DOI: 10.31857/S0024114821020042

Возобновление еловых лесов на сплошных вырубках с помощью искусственных насаждений — распространенная практика ведения лесного хозяйства на территории южной тайги. По очевидным причинам лесозаготовкам прежде всего подвергается зональный южно-таежный тип — высокопродуктивные ельники сложные. Однако в лесах именно этой категории естественное возобновление коренной хвойной породы ослаблено, проходит длительный цикл, и поэтому создание лесных культур почти не имеет альтернативы (Побединский, 1973; Старостина, 1973).

Исследовательская тематика, которая складывается вокруг искусственного возобновления леса на вырубках, в основном развивается по двум направлениям. Значительно большая ее часть относится к лесохозяйственным вопросам эффективного и ускоренного создания фондов для лесной промышленности. С другой стороны, еловые культуры привлекают внимание исследователей как модельный объект сукцессионной восстановительной динамики, включая развитие во времени различных компонентов биоты лесных экосистем.

К модельным свойствам монокультур ели можно отнести упрощенность состава и ценоти-

ческой структуры по сравнению с естественными лесами, такими, например, как сложные, неморального типа ельники южной тайги. При этом в экологических исследованиях возникает круг вопросов, связанный с сохранением биоразнообразия и формированием полноценной структуры сообществ в искусственных лесах. Еще одно модельное свойство еловых посадок — то, что они в ускоренном и усиленном режиме воспроизводят конечную стадию восстановительной сукцессии — хвойный лес и, таким образом, возникает возможность проследить в сжатом формате детали восстановительных процессов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В Центральном-Лесном заповеднике ведутся многолетние наблюдения за динамикой лесных южно-таежных экосистем по программе экологического мониторинга. В рамках этой программы сформированы длительные ряды непрерывных ежегодных данных по лесным площадям, подвергшимся естественным и антропогенным катастрофическим нарушениям. Основной тестовый объект — структура сообществ и динамика

популяций жужелиц, группы жесткокрылых с признанными свойствами универсального биоиндикатора. Неоднократно изучалось влияние на жужелиц рубок и возобновления леса на вырубках (Арнольди, Матвеев, 1973; Huhta, 1979; Koivula, 2002; Sklodowski, 2006). Как правило, эти работы основаны на подборе пространственного ряда площадей, имитирующего возрастную динамику. Соответственно, этот метод дает фиксацию состояний объекта на возрастных этапах, но остаются неизвестными детали развития во времени между этапами и перехода из одного состояния в другое. Существует также зависимость локальных сукцессий от общих для территории динамических процессов, которая выявляется только в многолетних рядах наблюдений. Многолетние данные обнаруживают затяжные периоды общего для территории роста или спада популяций отдельных видов, часто не имеющие очевидных объяснений.

В качестве тестового показателя для оценки восстановительной динамики в настоящем сообщении использовалась ранговая структура населения жужелиц. Порядок доминирования видов – надежный показатель восстановления при интенсивном замещении видов в ходе сукцессии. Общность подхода при замене значений обилия на ранги здесь компенсируется малой зависимостью от резких колебаний обилия массовых видов и сравнительной простотой расчетов (Песенко, 1982). Изменения ранговой структуры во времени анализировались на основе расчета полной матрицы коэффициентов ранговой корреляции Спирмена и ее обработкой методом неметрического многомерного шкалирования в программе Statistica. Устойчивость состава доминантной группы видов жужелиц оценивалась с помощью индекса общности Жаккара.

Площадь исследований – ситниково-кипрейная вырубка 1979 г. ельника неморально-кисличного. По технологии проведения вырубка сплошная, летняя, с использованием тяжелой лесозаготовительной техники. Поверхность сильно нарушена, фрагменты исходной травяной растительности сохраняются только возле пней. Доминировали на ранней стадии возобновления иванчай (*Chamaenerion angustifolium* L.), ситник развесистый (*Juncus effusus* L.), вейник наземный (*Calamagrostis arundinacea* L.). В 1980 г. проведена посадка еловых семян в отвалы плужных борозд. На уровне 10-летнего возраста дважды проведена очистка рядов и междурядий от листовых пород. По мере увеличения сомкнутости происходило замещение пионерных видов нижних ярусов на типичный для лесных южно-таежных экосистем флористический комплекс. К 30-летнему возрасту сформировался разреженный травяной покров с преобладанием кислицы (*Oxalis acetosella* L.) и неморальных видов: зеленчук (*Galeobdolon*

luteum Huds.), медуница (*Pulmonaria obscura* Dumort), подмаренник (*Galium odoratum* L.), ожика волосистая (*Lusula pilosa* L.). Хорошо развит ярус зеленых мхов с доминированием *Pleurozium schreberi* Mitt., *Hylocomium splendens* Hedw., *Cirriphyllum piliferum* Hedw. и видов рода *Plagiomnium*.

Для сравнительного анализа дополнительно использовались характеристики ранговой структуры населения жужелиц в ненарушенных неморальных ельниках заповедника и на участках сплошного ветровала 1996 г.

Жужелицы учитывались стандартным методом почвенных ловушек. Использовалась линия из 15 постоянных ловушек с расстоянием между ними 10 м и добавлением в качестве фиксатора 2%-го формалина. Учеты проводились с периодичностью 10 дней, ежегодно, с мая по октябрь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетний ряд ежегодных наблюдений показывает последовательные смены состояний населения жужелиц по мере развития лесных культур (рис. 1). Восстановительная динамика видовых популяций оценивалась по отношению к структуре населения жужелиц в неморальных южно-таежных ельниках климаксового уровня. Анализ начинается со времени завершения травяной стадии возобновления растительного покрова на вырубке, где в доминантную группу входили лугово-полевые виды жужелиц (*Agonum sexpunctatum* L., *Poecilus versicolor* Sturm, *Pterostichus vernalis* Pz.). С пятого года после рубки быстро формируется мелколиственный растительный покров и одновременно развивается характерный для ранних стадий посткатастрофических сукцессий комплекс гигрофильных видов жужелиц (*Agonum fuliginosum* Pz., *Oxytelus obscurus* Hbst., *Epaphius rivularis* Gyll., *Pterostichus minor* Gyll., *Pterostichus diligens* Sturm, *Dicheirotrichus placidus* Gyll.). Отчасти он поддерживается рубками ухода через 10 лет после посадки ели, но на уровне 20-летних культур эти виды становятся малочисленными или регистрируются единично в дальнейших наблюдениях. Наряду с ними уже на ранней стадии возобновления отмечаются типичные виды лесных экосистем южной тайги *Epaphius secalis* Pk., *Leistus terminatus* Hellw., *Pterostichus niger* Schall., которые в дальнейшем сохраняют позиции на всем протяжении восстановительного цикла и входят в состав доминантов зрелых еловых лесов заповедника.

По данным рис. 1 на этом же 20-летнем уровне возраста культур начинается активное восстановление основной части фоновых для ненарушенных южно-таежных ельников видов жужелиц (*Carabus hortensis* L., *Cychrus caraboides* L., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *Pterostichus melanarius* Ill., *Calathus micropterus* Duft.). Форма динамических

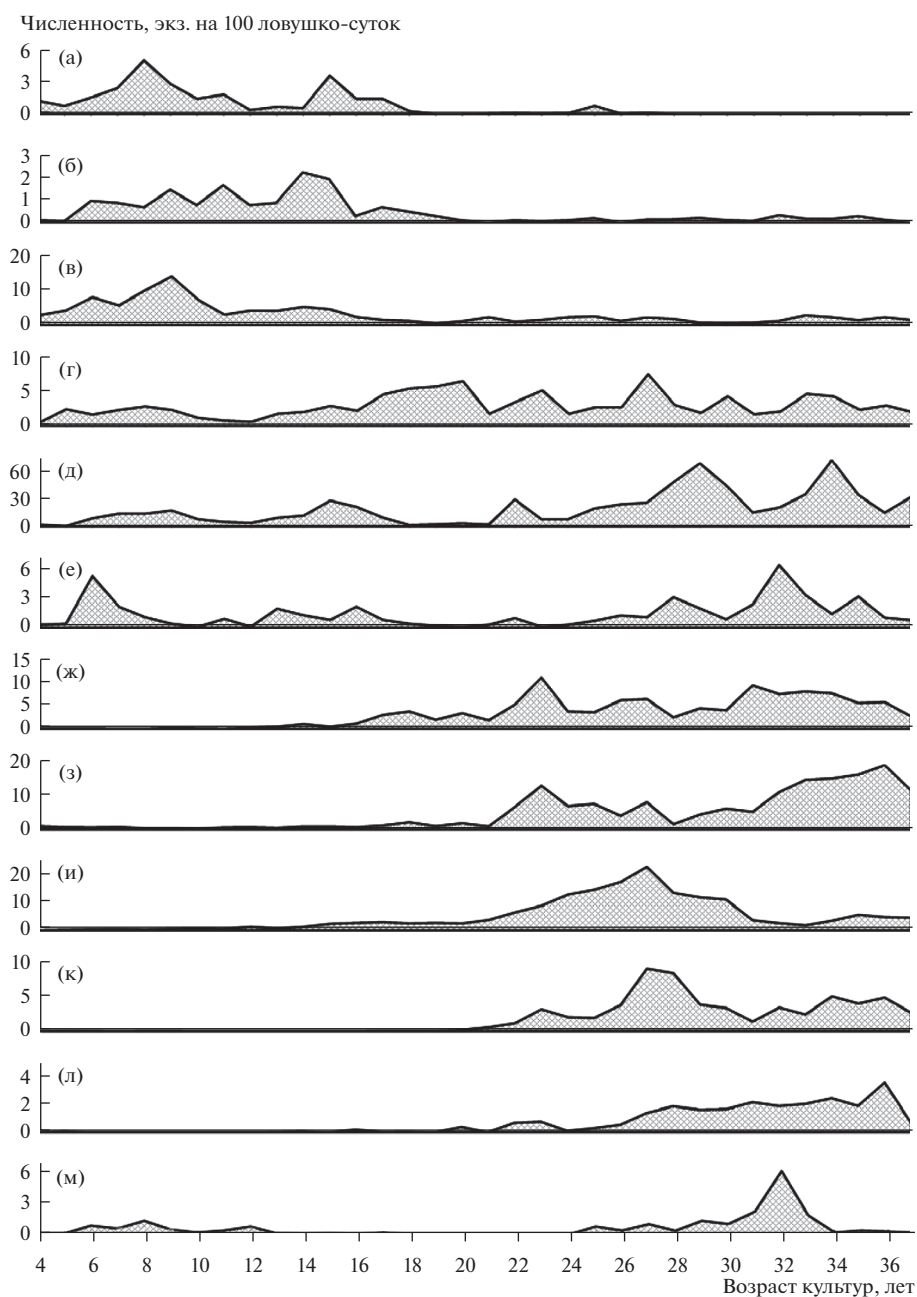


Рис. 1. Многолетняя динамика видовых популяций жуужелиц в еловых культурах. По оси ординат – учетная численность, средняя за период с мая по октябрь. а – *Eraphius rivularis*, б – *Pterostichus minor*, в – *Oxypselaphus obscurus*, г – *Pterostichus niger*, д – *Eraphius secalis*, е – *Leistus terminatus*, ж – *Pterostichus melanarius*, з – *Pterostichus oblongopunctatus*, и – *Calathus micropterus*, к – *Carabus hortensis*, л – *Cychrus caraboides*, м – *Loricera pilicornis*.

кривых в зоне восстановления видоспецифична; наблюдаются относительные смещения во времени и вариации в интенсивности и последовательности нарастания численности популяций. Основной фактор развития этой группы видов – очевидное преобразование среды еловыми культурами. Дополнительные факторы открывает анализ многолетних учетных материалов. Сопоставление данных показывает, что даже для контрастных по типологии и сукцессионному положению экосистем

периоды роста и спада видовых популяций жуужелиц в значительной степени синхронизированы и должны быть отнесены к территории в целом.

Примеры такой синхронизации показаны на рис. 2, где для сравнения приводятся многолетние материалы по постоянной пробной площади ельника неморально-кисличного. Чтобы отчетливей выделить хронологическую составляющую, годовые показатели обилия видов представ-

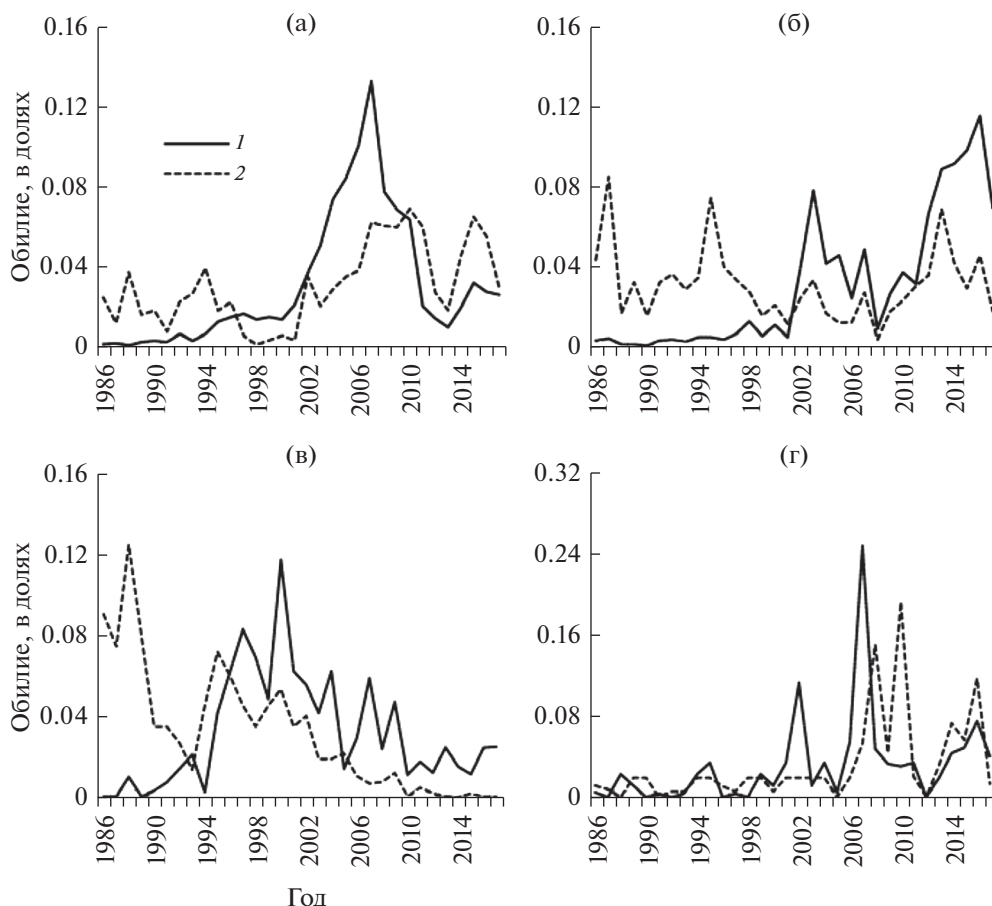


Рис. 2. Примеры синхронизации многолетней динамики видов жуужелиц. 1 – еловые культуры, 2 – ельник неморально-кисличный; а – *Calathus micropterus*, б – *Pierostichus oblongopunctatus*, в – *Carabus glabratus*, г – *Carabus coriaceus*.

лены в долях от суммарной уловистости за все годы наблюдений.

В типичном случае по мере восстановления популяций их динамика синхронизируется с общетерриториальной, характерной для данного вида (рис. 2а, 2б). Сведения по двум видам рода *Carabus* вынесены за рамки рис. 1 и показывают, что синхронизирующим динамическим фактором могут быть многолетние климатические изменения (рис. 2в, 2г). Эти виды контрастны по зональным оптимумам: *Carabus glabratus* Рк. отчетливо тяготеет к лесам бореальной структуры и доходит в распространении до северной тайги, в отличие от *Carabus coriaceus* L. – западноевропейского вида, характерного для хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (Орлов, 1983; Грюнталь, 2008). Восстановление популяции *C. glabratus* на площади культур прерывается в конце 1990-х гг. Одновременно его численность последовательно снижается на всех постоянных пробных площадях независимо от лесорастительных условий и сукцессионного положения. Ранее по данным многолетних учетов вид всегда отмечался в доминирующей группе для неморальных и зеленомош-

ных ельников заповедника. Причиной незавершенности восстановительной динамики *C. glabratus* в культурах может быть рост весенне-летних температур с начала 2000-х гг. (данные метеостанции заповедника). Это подтверждается динамикой *C. coriaceus*, который с конца 1990-х гг. становится обычным в производных лесах на старых вырубках, а затем и в зрелых ельниках заповедника.

Практически для всех видов жуужелиц можно показать, что фаза активного восстановления совпадает с волнами общего для территории роста численности. Вероятно, в эти же периоды увеличиваются миграционные потоки из прилегающих к вырубке лесных экосистем. Стимулирующим или сдерживающим фактором в процессах восстановления, по-видимому, являются климатические изменения.

Непрерывный многолетний ряд данных позволяет оценить формы восстановительного роста популяций жуужелиц на площади культур. Почти для всех видов наблюдается фаза медленного нарастания численности, после которой происходит быстрый рост, приближающийся к экспонен-

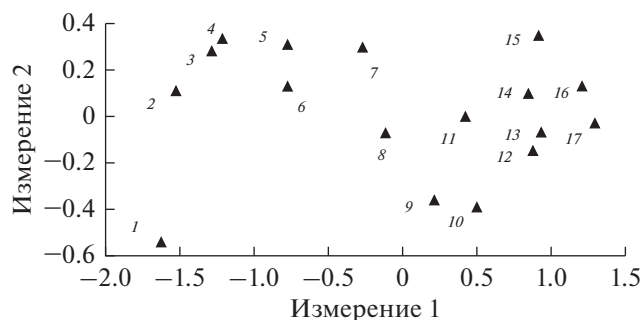


Рис. 3. Ординация изменений ранговой структуры населения жуелиц в еловых культурах методом неметрического многомерного шкалирования. Используются усредненные значения обилия видов по десятилетиям: 1 – 1984–1985 гг.; 2 – 1986–1987 гг.; 3 – 1988–1989 гг.; ... 17 – 2016–2017 гг.

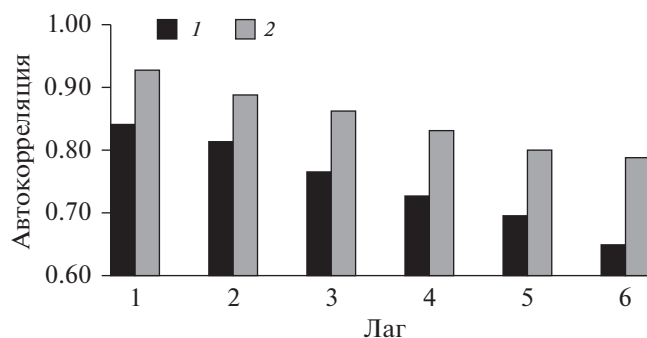


Рис. 4. Автокорреляция ранговой структуры населения жуелиц еловых культур в различные периоды временного ряда. 1 – 1984–1994 гг., 2 – 2007–2017 гг.

циальной зависимости. В отдельных случаях (*P. niger*, *C. micropterus*) фаза нарастания выглядит как линейные тренды. Для некоторых видов (*L. terminatus*, *Loricera pilicornis* F.) наблюдаются два периода роста популяций – в ранних лиственных молодняках и в возрасте смыкания еловых культур. Как общее явление сразу после фазы роста следует спад, и колебания численности устанавливаются на различных для видов уровнях.

На этом этапе восстановления начинает формироваться видовая и ранговая структура населения жуелиц, характерная для терминальных стадий сукцессии в зрелых ельниках. Двухмерная конфигурация неметрического многомерного шкалирования (НМШ) показывает непрерывные и направленные изменения порядков доминирования видов от начального периода роста культур до сомкнутого насаждения (рис. 3). Признаки стабилизации ранговой структуры населения жуелиц заметны на стадии мелколиственной поросли. После рубок ухода в 10-летних посадках идут интенсивные изменения, связанные с распадом комплекса промежуточных гигрофильных видов и началом восстановления лесной мезо-

фильной группировки. По данным конфигурации НМШ с 25-летнего возраста культур начинаются автономные преобразования внутри комплекса восстанавливающихся видов жуелиц. При этом наблюдается снижение интенсивности структурных изменений в населении жуелиц по сравнению с более ранними возрастами еловых посадок.

Стабилизацию структурных изменений подтверждает расчет функции автокорреляции с лагом от 1 до 6, отдельно для первого и последнего десятилетия развития еловых посадок (рис. 4). Для всех значений лага устойчивость во времени порядка доминирования видов выше в пределах последнего десятилетия. С увеличением временного промежутка между годами наблюдений структурные различия заметно быстрее увеличиваются для данных первого десятилетия. Отметим, что динамика значений автокорреляции и конфигурация НМШ показывают продолжение направленных изменений структуры населения жуелиц на уровне 30-летнего возраста культур, но по форме эти изменения уже ближе к циклическим.

Одновременно со стабилизацией ранговой структуры возрастает устойчивость во времени состава доминантных видов жуелиц. Формируется типичная, в том числе и для зрелых лесных экосистем южной тайги, группа преобладающих по обилию видов (*C. hortensis*, *C. caraboides*, *P. oblongopunctatus*, *P. niger*, *P. melanarius*, *C. micropterus*). Межгодовая общность состава доминантов в последнее десятилетие становится почти независимой от временного лага и составляет в среднем 77% (от 68 до 100% по индексу Жаккара). Сохраняет динамичность состава субдоминантная группа, которая включает экологически разнородные элементы, в том числе виды, адаптированные к нарушениям лесных экосистем. Средняя общность состава этой группы по индексу Жаккара 42% (от 17 до 68%). По данным рис. 4 стабилизация доминантной группы в целом повышает устойчивость ранговой структуры населения жуелиц. Порядок доминирования видов уже меньше зависит от локальных сукцессионных замещений и больше от общих для территории колебаний внешних факторов, таких как погодные условия. Межгодовые изменения численности, связанные с резкими погодными аномалиями, как правило, синхронизированы для массовых видов жуелиц, что поддерживает стабильность ранговой структуры.

Возникает вопрос об оценке восстановительных процессов по отношению к ненарушенным экосистемам ельников заповедника. На уровне 30–35 лет возраста культуры общность ранговой структуры населения жуелиц с населением зрелых ельников составляет по коэффициенту Спирмена от 0.75 до 0.83. Рассматривая эти значения как ориентир, у нас есть возможность срав-

нить данные по культурам с многолетними наблюдениями за естественным возобновлением леса на сплошном ветровале 1996 г. в ельнике неморально-кисличном. На уровне 20 лет после начала сукцессии общность порядков доминирования в населении жужелиц по отношению к населению ненарушенных ельников составляет на ветровале 0.52 и 0.58 в культурах. Однако условия предшествующего развития возобновления резко различаются для этих динамических рядов. Механизированные летние лесозаготовки связаны с обширными повреждениями значимых для биоты верхних почвенных горизонтов. Уничтожение подстилки, минерализация и уплотнение поверхности достигают 90% от площади вырубок (Исаев, 1979). Сходные явления возникают при посадке ели в отвалы плужных борозд. Естественные процессы восстановления прерываются рубками ухода за культурами.

В отличие от вырубок на сплошных ветровалах в значительной мере остаются участки ненарушенной почвы; условия освещенности и гидротермического режима не имеют таких радикальных изменений, как на лесосеках (Скворцова и др., 1983; Карпачевский и др., 1999). В результате намного лучше сохраняется исходное население жужелиц. Это подтверждают сравнительные расчеты коэффициентов Спирмена на разных возрастных уровнях после начала сукцессии. На уровнях от 5 до 15 лет после начала возобновления общность ранговой структуры населения жужелиц с населением зрелых, ненарушенных ельников составляет для культур от -0.06 до 0.09 ; для ветровала — от 0.77 до 0.58 . Характерно последовательное снижение этой корреляции по мере развития на ветровале комплекса видов — индикаторов нарушенности экосистем ельников южной тайги. Сближение к 20 годам значений общности ранговой структуры жужелиц с населением ненарушенных ельников на вырубке и ветровале показывает, что активность восстановительных процессов на ранних этапах возобновления значительно выше в еловых посадках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение отметим основные моменты анализа восстановительной динамики населения жужелиц в еловых культурах.

При существующей технологии ухода за посадками на вырубках восстановление популяций фоновых для южно-таежных лесов видов жужелиц происходит на уровне 20-летнего возраста культур. Развитие популяций этих видов на площади культур, как правило, совпадает с общими для территории волнами подъема их численности. Вероятно, в эти периоды также увеличиваются миграционные потоки жужелиц из прилегаю-

щих лесов при условии технологии лесозаготовок, которая сохраняет такую возможность.

Восстановительный период в большинстве случаев включает фазу медленного нарастания, затем быстрый рост, приближающийся к экспоненциальной зависимости. Далее, после фазы иногда значительного спада устанавливаются типичные для лесных южно-таежных экосистем уровни относительного обилия видов жужелиц, и начинается формироваться порядок их доминирования в населении. На уровне 30-летнего возраста культур заметно снижается скорость сукцессионных изменений ранговой структуры населения жужелиц и стабилизируется состав доминантной группы видов.

По данным анализа ранговой структуры наблюдается быстрое ее приближение к эталонным характеристикам ненарушенных сложных ельников между 15 и 25 годами возраста культур. Сравнение с естественным возобновлением леса на сплошном ветровале показывает, что на ветровале намного лучше сохраняется исходное население жужелиц ненарушенного ельника. Однако к 20-летнему возрасту скорость восстановления в еловых культурах компенсирует это различие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К.В., Матвеев В.А. Население жужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение его на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 131–143.
- Грюнталь С.Ю. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины. М.: Галлея-принт, 2008. 484 с.
- Исаев В.И. Изменение экологической среды в результате сплошных рубок леса // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1979. Т. 2. С. 249–257.
- Карпачевский Л.О., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. Демутационные процессы в нарушенных сплошных ветровалах еловых лесах // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб.: РБО, 1999. С. 380–387.
- Орлов В.А. Жужелицы рода *Carabus* L. в Московской области // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 113–120.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Побединский А.В. Рубки и восстановление в таежных лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1973. 199 с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 187 с.
- Старостина К.Ф. Роль синузид нижних ярусов в регуляции возобновительного процесса ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 246–255.

Huhta V. Evaluation of different similarity indices as measures of succession in arthropod communities of the forest floor after clear-cutting // *Oecologia*. 1979. V. 41. № 1. P. 11–23.

Koivula M. Boreal carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce

stands // *Annales Zoologici Fennici*. 2002. V. 39. P. 131–149.

Skłodowski J.W. Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Białowieża Forest, Poland: from primeval forest to managed woodlands of various ages // *Entomologica Fennica*. 2006. V. 17. P. 296–314.

Regeneration Dynamics of the Ground Beetles Population in Forest Cultures of Southern Taiga Subzone

E. D. Korobov*

Central Forest State Nature Biosphere Reserve, p/o Reserve, Nelidovo district, Tver region, 172521 Russia

*E-mail: edkorobov@yandex.ru

The article presents long-term data on the successional dynamics of the population of ground beetles in spruce stands of the southern taiga subzone (Tver region). The regenerative potential of planted forest stands was estimated for nemoral forests with inhibited natural regeneration of spruce. The rank structure of ground beetle complexes was used as a test indicator. It was found that the active populations recovery of various ground beetle species occurs in the 20-year-old age of spruce plantings and, as a rule, coincides with waves of the general growth of these species number on the territory. Subsequently, the rate of changes in the rank structure decreases and the composition of the dominant group of species stabilizes. Between the ages of 15 and 25, the species dominance orders are rapidly approaching the characteristics of undisturbed southern taiga spruce forests. Comparison with natural regeneration of forests on a continuous windblow shows that after the windblow, the population of ground beetles is preserved much better than in the felling. However, by the age of 20, the rate of recovery in spruce crops compensates for this difference.

Keywords: forest cultures, ground beetles, regeneration, succession dynamics, rank structure.

REFERENCES

Arnol'di K.V., Matveev V.A., Naselenie zhuzhelits (*Carabidae*) elovykh lesov u yuzhnogo predela taigi (Mariiskaya ASSR) i izmenenie ego na vyrubkakh (Population of ground beetles (*Carabidae*) in spruce forests near the southern limit of the taiga (Mari ASSR) and its change in clearings), In: *Ekologiya pochvennykh bespozvonochnykh* (Ecology of soil invertebrates), M.: Nauka, 1973, pp. 131–143.

Gryuntal' S.Y., *Organizatsiya soobshchestv zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) lesov Vostochno-Evropeiskoi (Russkoi) ravniny* (Organization of communities of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of the forests of the East European (Russian) Plain), M.: Galleya-print, 2008, 484 p.

Huhta V., Evaluation of different similarity indices as measures of succession in arthropod communities of the forest floor after clear-cutting, *Oecologia*, 1979, Vol. 41, No. 1, pp. 11–23.

Isaev V.I., *Izmenenie ekologicheskoi sredy v rezul'tate sploshnykh rubok lesa* (Changes in the ecological environment as a result of clearcutting), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 1979, Vol. 2, pp. 249–257.

Karpachevskii L.O., Kuraeva E.N., Minaeva T.Y., Shaposhnikov E.S., Demutatsionnye protsessy v narushennykh sploshnymi vetrovalami elovykh lesakh (Demutation processes in spruce forests disturbed by continuous windblows), In: *Suktsessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya* (Succession processes in Russian reserves and problems of biodiversity conservation), St. Petersburg: RBO, 1999, pp. 380–387.

Koivula M., Boreal carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce stands, *Annales Zoologici Fennici*, 2002, Vol. 39, pp. 131–149.

Orlov V.A., Zhuzhelitsy roda *Carabus* L. v Moskovskoi oblasti (Ground beetles of *Carabus* L. genus in Moscow region), In: *Fauna i ekologiya pochvennykh bespozvonochnykh Moskovskoi oblasti* (Fauna and ecology of soil invertebrates of the Moscow region), M.: Nauka, 1983, pp. 113–120.

Pesenko Y.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in studies of fauna), M.: Nauka, 1982, 287 p.

Pobedinskii A.V., *Rubki i vosstanovlenie v taezhnykh lesakh SSSR* (Cutting and restoration in the taiga forests of the USSR), M.: Lesnaya prom-nost', 1973, 199 p.

Skłodowski J.W., Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Białowieża Forest, Poland: from primeval forest to managed woodlands of various ages, *Entomologica Fennica*, 2006, Vol. 17, pp. 296–314.

Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F., *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* (Ecological role of windthrows), M.: Lesnaya promyshlennost', 1983, 192 p.

Starostina K.F., Rol' sinuzii nizhnikh yarusov v regulyatsii vozobnovitel'nogo protsessa eli (The role of synusia of ground layer in the regulation of the renewal process of spruce), In: *Struktura i produktivnost' elovykh lesov yuzhnoi taigi* (Structure and productivity of spruce forests of southern taiga), Leningrad: Nauka, 1973, pp. 246–255.