Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»

Г.Г. Сушко, А.А. Лакотко
И.А. Литвенкова, О.И. Хохлова

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕКОМЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ БЕЛОРУССКОГО ПООЗЕРЬЯ

Монография

Под редакцией Г.Г. Сушко

Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2026

УДК 565.7:582.475:502.211
ББК 28.691.58(4Беи)+28.592.82(4Беи)
В42

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 3 от 22.12.2025.

Одобрено научно-техническим советом ВГУ имени П.М. Машерова. Протокол № 11 от 24.11.2025.

Авторы: заведующий кафедрой экологии и географии ВГУ имени П.М. Машерова, доктор биологических наук, профессор **Г.Г. Сушко;** доцент кафедры экологии и географии ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент **А.А. Лакотко;** доцент кафедры экологии и географии ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент **И.А. Литвенкова;** РНИУП «БелНИЦ “Экология”», кандидат биологических наук **О.И. Хохлова**

Под редакцией *Г.Г. Сушко*

Р е ц е н з е н т ы :
заведующий кафедрой зоологии БГУ,
доктор биологических наук, профессор *С.В. Буга*;
доцент кафедры биологии ГГУ имени Франциска Скорины,
кандидат биологических наук, доцент *Н.Г. Галиновский*

Видовое разнообразие и экологическая структура насекомых
В42 сосновых лесов Белорусского Поозерья : монография / Г.Г. Сушко, А.А. Лакотко, И.А. Литвенкова О.И. Хохлова ; под ред. Г.Г. Сушко. — Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2026. — 144 с.
ISBN 978-985-30-0307-9.

Приводятся новые данные о биоразнообразии и экологической структуре насекомых сосновых лесов в условиях Белорусского Поозерья. Выявлены ключевые фитоценотические и эдафические факторы, обуславливающие показатели разнообразия насекомых модельных таксонов в двух ярусах сосновых лесов — травяно-кустарничковом и напочвенном. Представленные материалы исследований современного состояния биоразнообразия насекомых имеют важное значение для мониторинга экологического состояния сосновых лесов как в настоящее время в ходе антропогенной трансформации, так и в долгосрочной перспективе в свете климатических изменений. Издание представляет интерес для специалистов в области биологии и экологии, а также для учителей и студентов биологического профиля.

УДК 565.7:582.475:502.211
ББК 28.691.58(4Беи)+28.592.82(4Беи)

ISBN 978-985-30-0307-9

© Сушко Г.Г., Лакотко А.А., Литвенкова И.А., Хохлова О.И., 2026
© ВГУ имени П.М. Машерова, 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 6

ГЛАВА 1 Общая характеристика природно-климатических условий Белорусского Поозерья 7

Список использованных источников 11

ГЛАВА 2 Видовой состав и разнообразие насекомых в травяно-кустарничковом ярусе сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье 12

2.1 Материал и методы исследований 12

2.2 Альфа-разнообразие насекомых модельных таксонов в травяно-кустарничковом ярусе сосновых лесов 18

2.2.1 Альфа-разнообразие ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) 18

2.2.2 Бета-разнообразие ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) 20

2.2.3 Альфа-разнообразие ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) 23

2.2.4 Бета-разнообразие ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) 26

2.2.5 Альфа-разнообразие ассамблей жесткокрылых насекомых (Coleoptera) 29

2.2.6 Бета-разнообразие ассамблей жесткокрылых насекомых (Coleoptera) 32

2.2.7 Сравнительная характеристика параметров биоразнообразия насекомых травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов различных типов 35

2.3 Оценка влияния факторов среды на параметры разнообразия насекомых травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов различных типов 36

2.3.1 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в кустарничковом ярусе сосняков брусничных 36

2.3.2 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом ярусе сосняков черничных 38

2.3.3 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом ярусе сосняков багульниковых 39

2.3.4 Оценка влияния факторов среды на видовой состав насекомых модельных таксонов (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом ярусе сосняков различных типов 40
Список использованных источников 42

ГЛАВА 3 Видовой состав и разнообразие жесткокрылых насекомых (Insecta: Coleoptera, Carabidae) в напочвенном ярусе сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье 44
3.1 Материал и методы исследований 44
3.2 Альфа-разнообразие ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов 54
3.3 Бета-разнообразие ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье 62
3.4 Общая характеристика разнообразия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье 64
3.5 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия жесткокрылых семейства Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) в напочвенном ярусе сосновых лесов различных типов 67
3.6 Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae), отмеченных в сосновых лесах Белорусского Поозерья 69
Список использованных источников 84

ГЛАВА 4 Экологическая структура насекомых консорций вересковых кустарничков сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье 86
4.1 Материал и методы исследований 86
4.2 Экологическая характеристика ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) 93
4.3 Экологическая характеристика ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) 97
4.4 Экологическая характеристика ассамблей жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) 103

4.5 Сравнительная характеристика экологической структуры ассамблей насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в консорциях кустарничков рода *Vaccinium* в Белорусском Поозерье 109
Список использованных источников 115

ГЛАВА 5 Экологическая структура насекомых в напочвенном ярусе сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье .. 116
5.1 Материал и методы исследований 116
5.2 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков лишайниковых 117
5.3 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков вересковых 120
5.4 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков брусничных 123
5.5 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков мшистых 126
5.6 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков черничных 129
5.7 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков черничных на торфяно-болотных почвах 132
5.8 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков багульниковых 135
5.9 Сравнительная характеристика экологической структуры ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов Белорусского Поозерья 138
Список использованных источников 143

ВВЕДЕНИЕ

По территории Республики Беларусь проходит граница европейской широколиственной и евразийской хвойнолесной (таежной) геоботанических областей. Северная часть Беларуси (Поозерье), принадлежащая в основном к хвойнолесной области, характеризуется наличием крупных массивов, преимущественно хвойных и смешанных, лесов и большим количеством верховых болот, озер, рек. Сложившиеся здесь природные условия благоприятствуют формированию и сохранению редких и находящихся под угрозой уничтожения не только в Беларуси, но и в Европе уникальных экосистем. По сравнению с соседними регионами в Поозерье велика сохранность естественных ландшафтов. Среди них большее значение для сохранения биоразнообразия имеют бореальные хвойные леса и водно-болотные угодья, как для территории Беларуси, так и для Европы в целом. Особенно это актуально в современных условиях изменения климата, так как бореальные экосистемы Белорусского Поозерья могут способствовать сохранению биоразнообразия холодолюбивых видов на границе двух крупных геоботанических областей.

Сосновые леса составляют основу растительного покрова Белорусского Поозерья, где на их долю приходится более половины всех лесных массивов. Для данного региона это один из важнейших источников биоресурсов, таких как ягодники, лекарственные растения, а также строительных материалов. Они являются хранителями генофонда комплекса бореальных видов, сформированного по окончании последнего Поозерского оледенения, в том числе и редких и исчезающих в Европе. Поэтому мониторинг их экологического состояния можно причислить к одним из приоритетных направлений сохранения биологического разнообразия в Республике Беларусь. Среди объектов биоиндикации перспективной группой являются насекомые, так как они обладают высоким видовым богатством и численностью, занимая разнообразные экологические ниши в лесных экосистемах, а многие виды имеют значительную приуроченность к отдельным из них.

В ходе полевых исследований в период с 2021 по 2025 г. на территории Витебской области, а также анализа литературных источников, получены данные о современном состоянии видового состава, основных тенденциях α- и β-разнообразия и факторах, обуславливающих параметры биоразнообразия бореальных экосистем сосновых лесов. Оценка разнообразия насекомых выполнена на примере модельных таксонов (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом и напочвенном ярусах. Кроме того, проанализирована экологическая структура ассамблей насекомых данных модельных таксонов, включая их биотопическую приуроченность, гигропреферендумы, торофические преферендумы, фенологию и морфоэкологические показатели.

Исследования выполнены в рамках темы НИР «Особенности таксономического и функционального разнообразия сообществ птиц и насекомых лесных и болотных экосистем Белорусского Поозерья в условиях антропогенной трансформации и изменения климата» № ГР 20210710 от 14.04.2021 задания 2.01 «Особенности и тенденции изменений популяций ресурсных, редких и индикаторных видов, структуры и функционирования сообществ и экосистем в условиях климатических перемен и антропогенной трансформации местообитаний», подпрограммы 10.2 «Биоразнообразие, биоресурсы, экология» ГПНИ «Природные ресурсы и окружающая среда» на 2021–2025 годы.

ГЛАВА 1
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ БЕЛОРУССКОГО ПООЗЕРЬЯ

Белорусское Поозерье локализовано в северной части Республики Беларусь и включает север Минской и северо-восточную часть Гродненской областей, а также Витебскую область. Регион граничит на востоке со Смоленским Поозерьем и Латгальским — на западе. Поозерье занимает северную часть страны и ограничивается с юга линией, примерно проходящей по таким населенным пунктам, как Островец — Сморгонь — Вилейка — Докшицы — Псуя — Лепель — Новолукомль — Толочин — Осинторф. С севера на юг протяженность Белорусского Поозерья составляет примерно 160 км, а с запада на восток — 340 км. Площадь региона — 4,1 млн га (18,7% территории Беларуси) [1; 9].

Характерной особенностью геоморфологии Белорусского Поозерья является молодость его рельефа, формирование которого обусловлено последним оледенением, Позднеледниковьем и Голоценом. Южная граница региона, как следствие, соответствует зоне распространения Поозерского ледникового покрова и накоплению его отложений, которая проходит возле населенных пунктов Островец, Сморгонь, Крулевщизна, Лепель, Новолукомль, Обчуга, Смоляны. Деградация Поозерского ледника началась около 13–14 тыс. лет назад, что и повлияло на формирование современных ландшафтов Белорусского Поозерья. Во время Позднеледниковья и Голоцена неоднократно сменялся растительный покров. Данные отложения различаются по мощности и составу. Они достигают десятков метров на моренных возвышенностях и слагаются суглинками или супесями с большим количеством валунов. Тогда как на низинах наблюдаются песчаные водно-ледниковые отложения, в том числе и осадки древних приледниковых озер [4; 7; 9].

Закономерное сочетание типов и форм рельефа образует геоморфологические комплексы, отражающие стадии отступления Валдайского ледника: неоднократно повторяются краевая, языковая и зандровая части ледниковых образований. Данный рельеф отличается выразительностью форм, связанных с ледниковой и водно-ледниковой аккумуляцией. Кроме того, типичной чертой рельефа является чередование возвышенных крупнохолмистых районов, где сильно развиты эрозионные процессы, с плоскими вогнутыми низинными волнистыми равнинами, для которых характерны процессы заболачивания. Особенно хорошо заметны в рельефе комплексы браславской и свенцянской стадий отступления, которые схематично выглядят

следующим образом: Свенцянские гряды являются конечной мореной, к югу от них тянется озерно-зандровая Нарочано-Вилейская низина, а к северу — область развития донно-моренных равнин. В свою очередь Браславская конечная морена на юге ограничена озерно-зандровой Дисненской низиной, а на севере переходит в холмисто-волнистое пространство донно-моренной равнины [4; 7; 9].

Территория современной Республики Беларусь включает четыре геоморфологические области: Белорусское Поозерье, область Центральнобелорусских краевых ледниковых возвышенностей и гряд, область равнины Предполесья и область Полесской низменности. Следовательно, Белорусское Поозерье, выделенное в отдельную область, характеризуется в наши дни своеобразием геоморфологических условий, по сравнению с другими областями. В свою очередь оно включает 17 геоморфологических районов: Освейскую краевую ледниковую гряду с камами, Заборскую водно-ледниковую равнину с краевыми ледниковыми образованиями, Городокскую краевую ледниковую возвышенность, Шумилинскую моренную равнину, Браславскую краевую ледниковую возвышенность, Полоцкую ледниково-озерную низину, Суражскую ледниково-озерную равнину, долину Западной Двины, Свирскую краевую ледниковую гряду, Нарочанскую водно-ледниковую равнину с краевыми ледниковыми образованиями, Свенцянские краевые ледниковые гряды, Ушачскую краевую ледниковую возвышенность, Чашникскую водно-ледниковую низину, Сенненскую моренную равнину с краевыми ледниковыми образованиями, Лучосскую ледниково-озерную равнину, Витебскую краевую ледниковую возвышенность и Озерскую водно-ледниковую низину. Отличительной чертой рельефа Белорусского Поозерья является наличие крупнохолмистых возвышенностей, сформированных мореной, и озерных котловин, которые чередуются с озерно-ледниковыми равнинами. Рельеф часто обогащается камами, озами, друмлинами, а также и озерно-ледниковыми и водно-ледниковыми низинами [6; 8; 9].

Климат Поозерского региона в отличие от других природных областей страны характеризуется более низкими температурами в течение года. Например, в июле средняя температура воздуха не превышает 18°С, а в январе может опускаться ниже — 8°С. Это откладывает отпечаток на вегетационный период, который может длиться менее 175 дней. Не редкими для региона являются более поздние весенние и более ранние осенние заморозки, по сравнению с другими. Толщина снежного покрова может составлять от 25 до 35 см. Еще одна особенность — неравномерное выпадение осадков, которое может колебаться от 50 до 700 мм/год [8]. Среднее количество осадков за год может достигать 550–600 мм. Большая часть осадков приходится на теплое время года. Неравномерность и избыточность атмосферных осадков в весенне-летний период обуславливает достаточно высокую заболоченность территории. Также отмечаются резкие микроклиматические различия, вызванные чередованием возвышенностей и понижений

с замкнутыми озерными и болотными котловинами, воздействующие на образование мелко расчлененного рельефа. В целом климат умеренно теплый и влажный с выраженным влиянием переноса воздушных масс с западного направления, среди которых преобладают теплые и влажные массы со стороны Атлантики, формирующие ветры западного и северо-западного направлений в течение года. Однако в зимний период здесь бывают не редкими холодные и менее влажные ветра с северо-восточного направления, способствующие морозам [8].

Разнообразие рельефа и грунтов Белорусского Поозерья оказывает влияние на почвенный покров, который характеризуется мозаичностью в результате влияния подзолистого, дернового и болотного почвообразовательных процессов. В результате для региона обычными являются дерново-подзолистые (занимают более 40% территории), дерново-подзолистые заболачиваемые (около 30%), дерновые заболоченные (более 10%), торфяно-болотные (около 15%), пойменные дерновые (около 2%) почвы. На долю сельскохозяйственных земель приходится около 40%. Характерная особенность — высокая завалуненность почв, вызванная широким распространением моренных отложений. Важно отметить, что в Белорусском Поозерье более 50% почв присуща избыточная влажность, что ведет к преобладанию заболоченных почв, которые наиболее распространены в пределах Полоцкой низины. Такие почвы образуются на породах тяжелого механического состава, связанных с донно-моренными и озерно-ледниковыми глинами. Эти почвы подразделяются на временно избыточно увлажненные, глееватые и глеевые. Они усложняют структуру ландшафтов, чередуясь на небольших площадях, и формируют мозаичность почвенного покрова. Торфяные и дерново-болотные почвы характерны для древних озерных котловин, пологих склонов, межгрядовых понижений, а также долин рек [1; 6; 9].

Территория современной Республики Беларусь расположена в ботанико-географическом отношении на пересечении крупных растительных комплексов Евразии, таких как область бореальных хвойных лесов и область неморальных лиственных лесов. При этом черты данной зональности выражаются в фитоценотической структуре лесной, болотной и луговой растительности, которая дифференцируется достаточно отчетливо. Белорусское Поозерье в соответствии с комплексным геоботаническим районированием входит в состав подзоны дубово-темнохвойных подтаежных лесов, к которой принадлежат Западно-Двинский и частично Оршано-Могилевский и Ошмяно-Минский геоботанические округа. Эти округа, в свою очередь, подразделены на 5 геоботанических районов. Положение Белорусского Поозерья в системе геоботанического районирования можно представить как входящее в следующие подразделения: Евразиатская таежная область, подзона дубово-темнохвойных подтаежных лесов, Западно-Двинский геоботанический округ, включающий Полоцкий, Суражско-Лучосский, Браславский, Дисненский районы, а также часть Ошмяно-Минского округа

(Нарочано-Вилейский район). Характерная особенность хорологии региона состоит в том, что для многих видов растений здесь проходят южные и северные границы ареалов. В частности для таких как шикша, карликовая береза, морошка, живокость высокая и ряд других [3; 5].

Современный растительный покров Белорусского Поозерья сочетает лесные, луговые, болотные, кустарниковые и водные растительные сообщества, а также свойственные для нашего времени агроценозы и синантропные группировки. В составе лесной растительности отчетливо заметно преобладание широколиственно-темнохвойных лесов южнотаежного типа. Особой спецификой отличаются болотные и луговые сообщества, прилегающие преимущественно к водоразделам, котловинам и озерным долинам. Господствующее положение в большинстве растительных сообществ Белорусского Поозерья принадлежит бореальным элементам флоры. Основу растительности Белорусского Поозерья составляют леса, которые занимают около 40% территории региона и входят в подзону дубово-темнохвойных лесов. Наиболее высока доля (58%) сосновых лесов. Отличительной особенностью растительности региона является самая высокая (17%) в Беларуси доля еловых лесов. Дубовые леса (менее 2%) имеют меньшее распространение, а другие широколиственные крайне редки. Березовые, ольховые и осиновые леса преобладают среди мелколиственных. На долю Белорусского Поозерья приходится большинство (58,9%) верховых болот страны. Только здесь сохранились крупные естественные болотные массивы, площадь которых превышает несколько тысяч гектаров [5; 8; 9].

Белорусское Поозерье принадлежит в основном к бассейну Балтийского моря (бассейны рек Западная Двина и Вилия) и частично — к бассейну Черного моря (бассейн реки Березина). Речная сеть региона обширна и составляет более 45 км на 100 км^2. Наиболее крупной рекой региона является Западная Двина, длина которой составляет 1020 км. Она пересекает территорию Беларуси с востока на запад и уходит на территорию Латвии. Долина Западной Двины имеет характер глубокого каньона со сложной системой террас, маломощной толщей аллювиальных отложений и узкой поймой. Подобный вид присущ и нижним участкам притоков, таких как Оболь, Дрисса (правые) и Лучоса, Улла, Ушача и Дисна (левые). Реки Неман и его основной приток Вилия дренируют западные и юго-западные части Белорусского Поозерья. Эти реки также характеризуются значительной глубиной и развитием террас. В северной части Поозерского региона расположен исток р. Ловать, которая входит в Ильменскую систему. Белорусское Поозерье включает более 3000 озер, среди которых преобладают по площади Нарочь (79,6 км^2), Освейское (52,8 км^2), Дрисвяты (44,5 км^2), Дривяты (32,6 км^2) и Лукомское (37,4 км^2). В целом озера могут занимать 10–12% территории в отдельных районах. Большинство озер принадлежит бассейнам рек Западная Двина и Неман. Только отдельные из них входят в состав бассейна реки Ловать. В общей системе гидрографической сети Белорусского Поозерья

озера занимают важное место, а также выступают в качестве регуляторов гидрологического режима рек. Озера региона размещены по большей части группами, среди которых крупнейшими Нарочанская, Браславская, Ушачская. Происхождение этих групп, как и отдельных крупных озер, связано с деятельностью последнего оледенения [6–9].

Список использованных источников

1. Аношко, В.С. Почвенно-географическое районирование / В.С. Аношко // Природа Беларуси: энциклопедия: в 5 т. — Мн.: БелЭн, 2009. — Т. 1. — С. 334–336.
2. Белорусское Поозерье: (анализ эколого-мелиоративного состояния): научное издание / В.С. Аношко [и др.]; под общ. ред. В.С. Аношко. — Мн.: Университетское, 1992. — 156 с.
3. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. — Мн.: Наука и техника, 1982. — 326 с.
4. Еловичева, Я.К. Эволюция природной среды антропогена Беларуси / Я.К. Еловичева. — Мн.: Белсэнс, 2001. — 292 с.
5. Зеленкевич, Н.А. Флора и растительность верховых болот Беларуси / Н.А. Зеленкевич, Д.Г. Груммо, О.В. Созинов, О.В. Галанина. — Мн.: СтройМедиаПроект, 2016. — 244 с.
6. Матвеев, А.В. Рельеф Белоруссии / А.В Матвеев, Б.Н. Гурский, Р.И. Левицкая. — Мн.: Университетское, 1988. — 320 с.
7. Матвеев, А.В. История формирования рельефа Белоруссии / А.В. Матвеев. — Мн.: Навука і тэхніка, 1990. — 144 с.
8. Якушко, О.Ф. Белорусское Поозерье / О.Ф. Якушко. — Мн.: Вышэйшая школа, 1971. — 336 с.
9. Якушко, О.Ф. Геоморфология Беларуси: учебное пособие для студентов географических и геологических специальностей / О.Ф. Якушко, Л.В. Марьина, Ю.Н. Емельянов. — Мн.: БГУ, 1999. — 173 с.

ГЛАВА 2
ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАЗНООБРАЗИЕ НАСЕКОМЫХ В ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОМ ЯРУСЕ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ В БЕЛОРУССКОМ ПООЗЕРЬЕ

2.1 Материал и методы исследований

Материалом для анализа сообществ насекомых послужили исследования, проведенные на территории 7 административных районов (Витебский, Миорский, Городокский, Полоцкий, Сенненский, Верхнедвинский, Лепельский) Витебской области (рисунок 2.1). За весь период исследований было собрано более 7500 экземпляров насекомых. Материал хранится на кафедре экологии и географии ВГУ имени П.М. Машерова. Номенклатура приведена в соответствии Fauna Europaea [11].

Исследования насекомых осуществлялись на стационарах в следующих районах: (Витебский р-н, 55°12'N29°56'E; Миорский р-н, 55°37'N27°29E; Городокский р-н, 55°59'N30°40E; Полоцкий р-н, 55°34'N 28°30'E; Сенненский р-н, 54°88'N30°38'E; Лепельский р-н, 54°57'N28°53'E; Верхнедвинский р-н, 55°44'N 28°00'E).

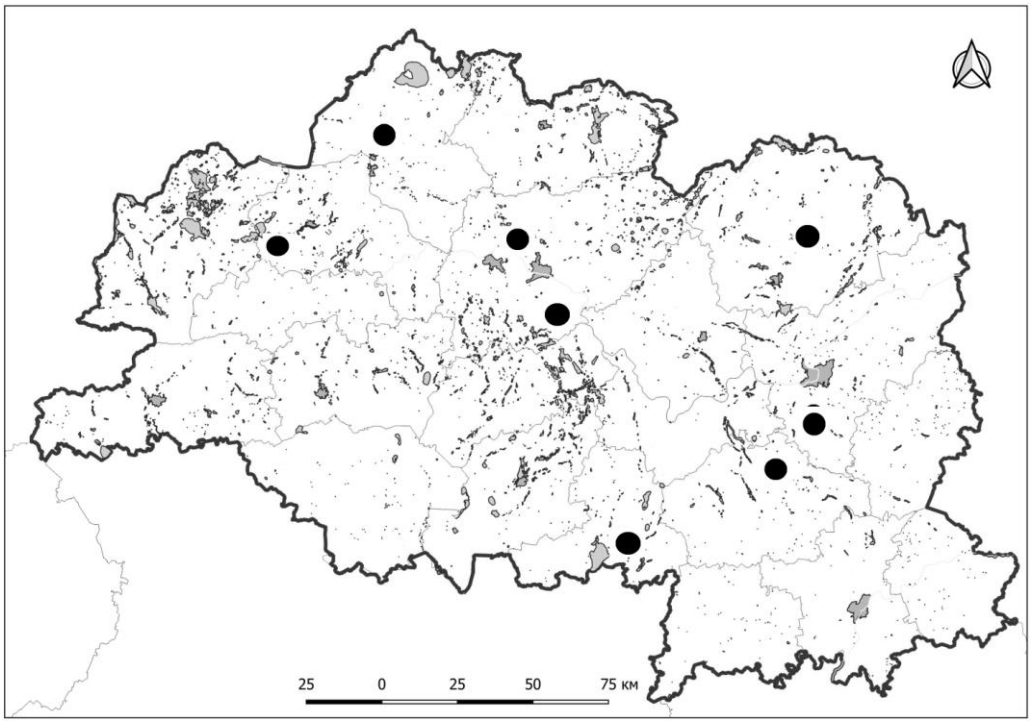


Рисунок 2.1 — **Расположение мест проведения исследований на территории Белорусского Поозерья**

На каждом стационаре исследований в пределах локалитетов, на которых проводились учеты насекомых на площадках 1х1 м, были описаны основные фитоценотические показатели. Это такие показатели, как число видов высших сосудистых растений, высота травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие (%) общее для травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие (%) трав и проективное покрытие (%) кустарничков. Кроме того, на площадках 10х10 м было подсчитано число деревьев (выше 5 м) и их высота, а также число деревьев до 5 м высотой. Высоту деревьев определяли с помощью лазерного высотомера.

Проективное покрытие рассчитывали следующим образом: на фотографию площадки с наложенной деревянной рамкой 1х1 м наносили с помощью фоторедактора сетку из 100 квадратов, а затем подсчитывали квадраты, которые более чем на половину заняты растениями. На основании этого определялся процент проективного покрытия [1].

Среди исследуемых типов сосновых лесов выраженный травяно-кустарничковый ярус отмечен в сосняках черничных, брусничных и вересковых. В сосняках лишайниковых и мшистых травянистая растительность выражена крайне фрагментарно и разреженно. Поэтому особенности биоразнообразия насекомых травяно-кустарничкового яруса продемонстрированы на примере трех типов лесов с хорошо выраженным ярусом с преобладанием одного из вида кустарничков — черники, брусники и вереска [2; 4].

Сосняки черничные (рисунок 2.2). Древостой одноярусный из *Pinus sylvestris*, с небольшой примесью *Picea abies, Betula spp*. и единичными деревьями *Quercus robur*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium myrtillus*. Также в ярусе представлены единичные кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*. Чаще всего регистрировались травы *Melampyrum nemorosum, Festuca ovina, Convallaria majalis*.

Лишайниково-моховой ярус включает мхи *Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum, Polytrichum formosum* и лишайники рода *Cladonia*. На учетных площадках в среднем зарегистрировано более 3 видов высших сосудистых растений, в том числе преобладающий вид *Vaccinium myrtillus,* проективное покрытие которого (в %) составило 61,1±6,24.

Проективное покрытие трав, среди которых преобладал вид *Melampyrum nemorosum,* было выше, чем в сосняке брусничном (3,5±1,14) (таблица 2.1).

Сосняки брусничные (рисунок 2.3). Древостой одноярусный из *Pinus sylvestris*, иногда с небольшой примесью *Betula spp*. и единичными деревьями *Picea abies*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium vitis-idaea*. Также в ярусе представлены единичные кустарнички *Vaccinium myrtillus* и *Calluna vulgaris*. Чаще всего регистрировались травы *Calamagrostis epigeios, Festuca ovina, Convallaria majalis*.

Лишайниково-моховой ярус включает мхи *Pleurozium schreberi, Dicranum scopatium, Hylocomium splendens* и лишайники рода *Cladonia*.

На учетных площадках в среднем зарегистрировано не более 3 видов высших сосудистых растений, включая преобладающий вид *Vaccinium vitis-idaea*, проективное покрытие которого (в %) составило 61,9±5,76. Проективное покрытие трав было невысоким (таблица 2.1).

Сосняки вересковые (рисунок 2.4). Древостой одноярусный из *Pinus sylvestris*, с небольшой примесью *Picea abies, Betula spp*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Calluna vulgaris*. Также в ярусе представлены единичные кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*. Чаще всего регистрировались травы *Melampyrum nemorosum, Festuca ovina, Convallaria majalis*.

Лишайниково-моховой ярус включает мхи *Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum, Polytrichum formosum* и лишайники рода *Cladonia*. На учетных площадках в среднем зарегистрировано более 5 видов высших сосудистых растений, включая преобладающий вид *Calluna vulgaris*, проективное покрытие которого (в %) составило 45,5±7,24 (таблица 2.1).

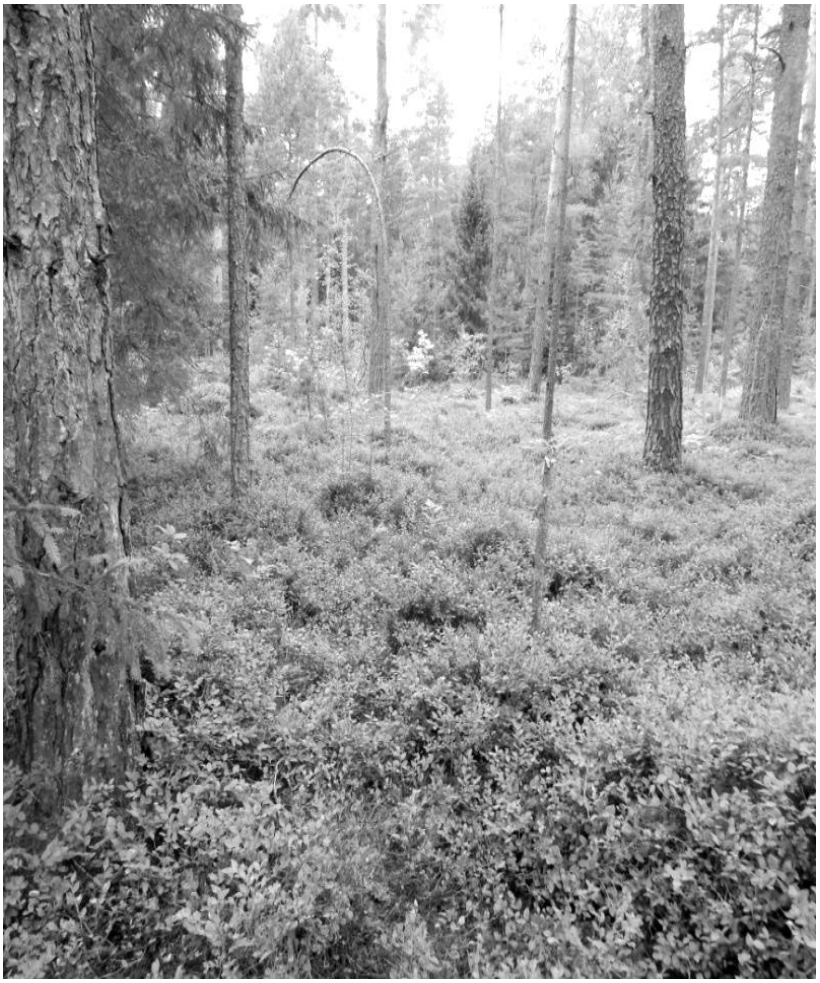


Рисунок 2.2 — **Сосняк черничный**
(окр. д. Боровка, Лепельский р-н, Витебская обл.)

Рисунок 2.3 — **Сосняк брусничный**
(окр. д. Мартиновцы, Миорский р-н, Витебская обл.)

Рисунок 2.4 — **Сосняк вересковый**
(окр. д. Казаки, Верхнедвинский р-н, Витебская обл.)

В качестве модельных объектов для оценки показателей биоразнообразия выбраны таксоны насекомых, характеризующиеся высокой численностью и разнообразием, широким спектром экологических ниш в лесных и болотных экосистемах, а также высокой степенью специализации к травяно-кустарничковому ярусу (цикадовые, полужесткокрылые и жесткокрылые насекомые), которые в наибольшей степени могут продемонстрировать тренды разнообразия консументов исследуемого яруса. Сборы насекомых травяно-кустарничкового яруса проводились методом энтомологического кошения с конца апреля до середины октября. За единицу количественного учета было принято 50 взмахов сачка диаметром 30 см.

Для выяснения основных факторов среды, оказывающих влияние на видовое богатство и учетную плотность насекомых модельных таксонов, нами использованы такие фитоценотические показатели, как число видов высших сосудистых растений, высота травяно-кустарничкового яруса, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие кустарничков, проективное покрытие трав, количество деревьев эдификаторов и их высота, количество деревьев подлеска высотой 2–5 м (таблица 2.1).

Таблица 2.1 — Средние значения (±стандартная ошибка) измеренных фитоценотических показателей травяно-кустарничкового яруса в сосновых лесах различных типов

Показатель	Сосняки брусничные	Сосняки черничные	Сосняки вересковые
Число видов высших сосудистых растений	3±0,25	3,5±0,22	5±0,65
Высота травяно-кустарничкового яруса (см)	22,3±1,21	30,5±1,51	45,5±3,86
Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (%)	62,4±5,75	63,4±5,46	45,5±7,24
Проективное покрытие кустарничков (%)	61,9±5,76	61,1±6,24	68,4±2,75
Проективное покрытие трав (%)	0,5±0,16	3,5±1,14	2,5±0,12
Количество деревьев	9,7±0,75	9,1±0,35	7,3±0,78
Высота деревьев (м)	21,9±1,11	22,3±0,28	19,4±0,58
Количество деревьев высотой 2–5 м	15,2±2,24	15,9±0,45	13,1±0,35

Для оценки альфа-разнообразия применены индексы Шеннона (H’), Симпсона (D), Пиелу (J'). Дополнительно были рассчитаны значения непараметрических эстиматоров видового богатства Chao2 и Bootstrap, позволяющих проводить оценку ожидаемого числа видов по количественным данным [13].

Бета-разнообразие исследовано с помощью непараметрического теста ANOSIM (analysis of similarity), направленного на выявление сходства или различия видового состава. Визуализация различий выполнена с применением метода ординации — неметрического многомерного шкалирования (non-metric multidimensional scaling, NMDS) на основе меры расстояния

Брея — Кёртиса. Для выявления приуроченности видов к определенному типу местообитания использовали индекс экологической значимости IndVal (Indicator Value) и анализ главных компонент (principal component analysis, PCA) [15].

Для оценки влияния измеренных факторов среды на показатели разнообразия применен регрессионный анализ (обобщенная модель множественной регрессии Generalized Linear Models — GLM) с распределением Пуассона (Poisson distribution) [14]. Перед анализом переменные, выраженные в процентах, были подвержены преобразованию (arcsine). В целях избегания мультиколлинеарности объясняющих переменных был рассчитан фактор инфляции дисперсии (variation inflation factors — VIF), позволивший выявить те из них, которые обладают высокой взаимной корреляцией. В случае VIF>5 переменные исключены из анализа. Модель, наилучшим образом описывающую установленные зависимости, выбирали методом пошагового исключения переменных, основываясь на значении информационного критерия Акаике (Akaike information criterion — AIC). Оценка качества модели производилась с помощью коэффициента детерминации (R^2). Кроме того, была выполнена проверка на избыточную дисперсию (over dispersion), которая может исказить ход анализа. Если таковая была обнаружена, стандартная ошибка корректировалась выбором распределения квази-Пуассона (quasi-Poisson) и расчетом псевдо-коэффициента детерминации (pseudo R^2). В ходе построения регрессионных моделей (обобщенные модели множественной регрессии GLM) были использованы не все измеренные показатели, так как некоторые из них проявили высокую корреляцию между собой, о чем свидетельствует выполненный предварительно корреляционный анализ (ранговая корреляция Спирмена, при rs > 6) (таблица 2.2).

Таблица 2.2 — Корреляционная матрица взаимосвязей измеренных фитоценотических показателей в местах учетов насекомых в Белорусском Поозерье

Переменная	ВЯ	ЧВР	ОПП	ППК	ППТ	КД	ВД	КДП
ВЯ	0	0,521	0,001	0,092	0,214	0,002	0,001	0,011
ЧВР		0	0,290	0,001	0,047	0,456	0,330	0,948
ОПП			0	0,004	0,372	0,009	0,003	0,004
ППК				0	0,195	**0,816**	**0,713**	0,189
ППТ					0	0,007	0,084	**0,628**
КД						0	0,023	0,233
ВД							0	0,006
КДП								0

Примечание: ВЯ — высота травяно-кустарничкового яруса, ЧВР — число видов высших сосудистых растений, ОПП — общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, ППК — проективное покрытие кустарничков, ППТ — проективное покрытие трав, КД — количество деревьев эдификаторов, ВД — высота деревьев эдификаторов, КДП — количество деревьев подлеска высотой 2–5 м.

В их числе оказались количество деревьев подлеска (высокая корреляция с числом видов высших сосудистых растений и проективным покрытием трав), высота деревьев эдификаторов (высокая корреляция с проективным покрытием кустарничков) и количество деревьев эдификаторов на 10 м^2 (высокая корреляция с проективным покрытием кустарничков), которые были исключены из анализа. Таким образом, в модель были включены следующие переменные, которые, вероятнее всего определяют микроклимат и трофические ресурсы насекомых модельных таксонов: число видов высших сосудистых растений, высота травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие кустарничков и проективное покрытие трав, число видов высших сосудистых растений.

Для выявления, какие виды непосредственно демонстрируют зависимость от измеренных фитоценотических показателей, выполнен канонический анализ соответствий (CCA) [15]. Анализы произведены с использованием статистической среды R 3.4.2 (пакеты car и vegan), пакетов анализа PAST 4.11 и iNEXT [9; 12; 16].

2.2 Альфа-разнообразие насекомых модельных таксонов в травяно-кустарничковом ярусе сосновых лесов

2.2.1 Альфа-разнообразие ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha)

В результате исследования всего установлено 18 видов представителей цикадовых в изучаемых биотопах. При этом наибольшее наблюдаемое число видов (Sobs) было в сосняке черничном (12) (таблица 2.3). Однако для видового богатства цикадовых в выборках достоверных различий не выявлено (χ^2 = 7,02, p = 0,24).

Выполненные расчеты прогнозируемого числа видов, на основе непараметрических эстиматоров и их стандартных отклонений, продемонстрировали относительно высокое соответствие наблюдаемого видового богатства к максимально возможному, что указывает на достаточные выборочные усилия при отборе проб (таблица 2.3).

Таблица 2.3 — Показатели видового богатства, учетной плотности и разнообразия ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Показатель	Тип леса		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
Число выявленных видов, S (obs)	12	9	8
Среднее число видов в выборках S (mean)	9,80	8,00	7,00
Стандартная ошибка среднего числа видов (SE)	0,92	0,77	0,21

Продолжение табл. 2.3

Chao 2	14	10	10
Стандартное отклонение Chao 2	0,13	0,37	0,32
Соотношение (%) наблюдаемого общего числа видов (Sobs) к максимально возможному (Sest) по Chao 2	85,71	90,00	90,10
Bootstrap	14,51	10,34	11,32
Стандартное отклонение Bootstrap	1,01	0,65	0,59
Соотношение (%) наблюдаемого общего числа видов (Sobs) к максимально возможному (Sest) по Bootstrap	82,70	87,04	88,33
Средняя учетная плотность (экз./50 взмахов сачка)	16,61	15,80	17,40
Стандартная ошибка учетной плотности	0,74	1,42	1,22
Индекс Шеннона (H')	2,098	1,894	2,115
Стандартная ошибка H'	0,16	0,16	0,01
Индекс Пиелу (J')	0,862	0,855	0,777
Стандартная ошибка J'	0,02	0,04	0,02

В частности, эстиматор Chao 2 показал соотношение 85,71–90,10% числа выявленных видов к потенциально возможному. По результатам Bootstrap соотношение было ниже несколько ниже (82,70–88,33%).

Выявлены значимые различия средней учетной плотности цикадовых (ANOVA, F = 40,08, p = 0,0001) в целом. При этом максимальной плотностью отличался сосняк черничный (таблица 2.3). Но различия среднего числа особей в выборочных совокупностях оказались по результатам апостериорных сравнений с использованием теста Тьюки статистически не значимыми (p>0,05).

Максимальным разнообразием по показателю индекса Шеннона (H'=2,098) характеризовались ассамблеи цикадовых сосняка черничного, наименьшим (H'=1,894) — сосняка брусничного. Значимых различий значений индекса Шеннона в ассамблеях цикадовых не выявлено (χ^2=0,74, p=0,456). Достаточно высокое разнообразие в консорции черники обыкновенной сопровождалось и бóльшей выравненностью (J'=0,862), однако в целом различия индекса Пиелу не были статистически значимыми (χ^2=2,41, p=0,111) (таблица 2.3).

В сосняке черничном доминантами были *Philaenus spumarius* (27,45%) и *Macrosteles variatus* (17,65%), субдоминантами — *Empoasca solani* и *Colladonus torneellus* (по 9,80%), *Empoasca vitis, Idiodonus cruentatus* и *Ophiola cornicula* (по 5,88%). Среди цикадовых сосняка брусничного доминантами являлись *Philaenus spumarius* (33,33%) и *Macrosteles laevis* (15,56%), субдоминантами — *Ophiola russeola* (11,11%), *Balclutha punctata, Colladonus torneellus* (по 8,89%) и *Oncopsis flavicollis* (6,67%). В сосняке

вересковом доминантами были *Ulopa reticulata* (33,33%) и *Philaenus spumarius* (16,67%), субдоминантами — *Empoasca solani* (12,55%), *Idiodonus cruentatus* (8,33%) (таблица 2.4).

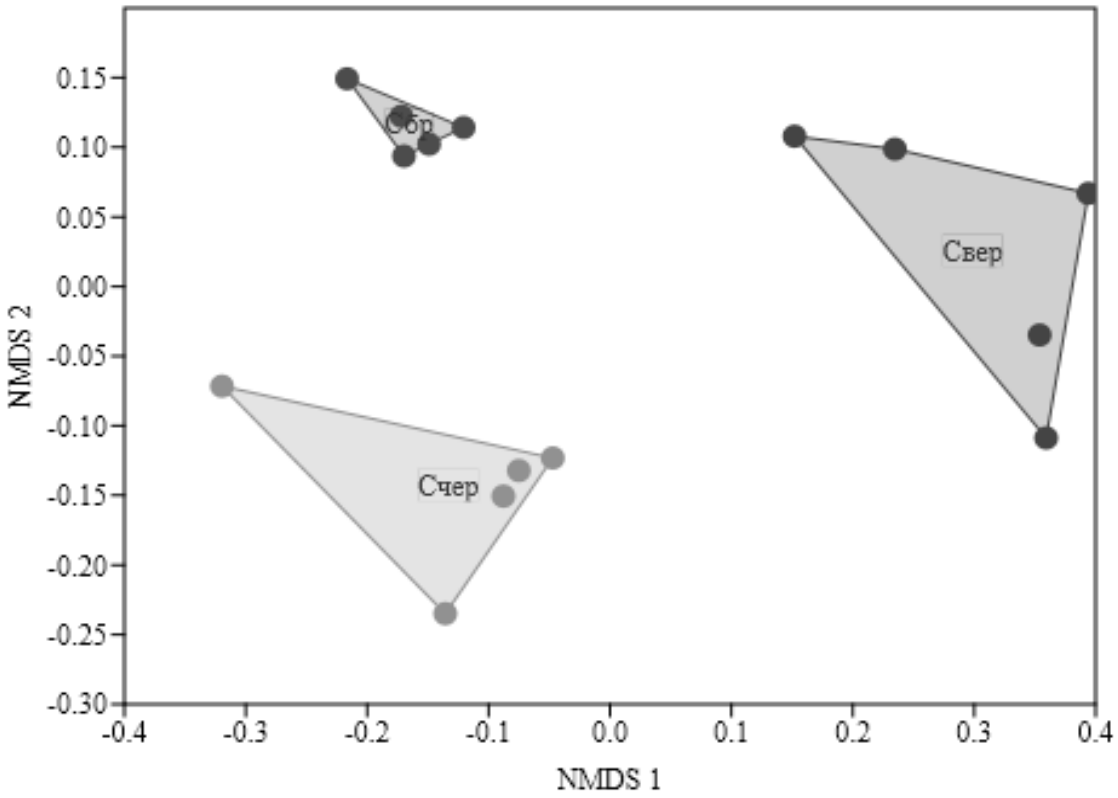
Таблица 2.4 — Относительное обилие (%) цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Вид	Тип леса		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
1	2	3	4
Cixius distinguendus Kirschbaum 1868	1,96	0,00	0,00
Lepyronia coleoptrata (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	4,16
Philaenus spumarius (Linnaeus, 1758)	27,45	33,33	16,67
Ulopa reticulata (Fabricius, 1794)	1,96	0,00	33,33
Oncopsis flavicollis (Linnaeus, 1761)	3,92	6,67	0,00
Empoasca solani (Curtis, 1846)	9,80	0,00	12,55
E. vitis (Göthe, 1875)	5,88	0,00	4,16
Balclutha punctata (Fabricius, 1775)	1,96	8,89	0,00
Macrosteles laevis (Ribaut, 1927)	1,96	15,56	0,00
M. variatus (Fallen, 1806)	17,65	0,00	0,00
Idiodonus cruentatus (Panzer, 1799)	5,88	0,00	8,33
Colladonus torneellus (Zetterstedt, 1828)	9,80	8,89	0,00
Allygus mixtus (Fabricius, 1794)	0,00	2,22	0,00
Elymana ikumae Matsumura, 1911	1,96	0,00	0,00
Ophiola cornicula (Marshall, 1866)	5,88	2,22	4,16
Ophiola spp.	0,00	8,89	0,00
O. russeola (Fallen, 1826)	0,00	11,11	4,16
O. transversus (Fallen, 1826)	3,92	2,22	0,00

2.2.2 Бета-разнообразие ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha)

Выполненный анализ β-разнообразия с использованием неметрического многомерного шкалирования (nMDS) показал отчетливые различия видового состава ассамблеи цикадовых трех типов леса (stress=0,11, R^2 для первых двух осей ординации составляет 0,76 и 0,21 соответственно) (рисунок 2.5). Различия подтверждают результаты теста one-way ANOSIM как для всех ассамблей в целом (R=0,87, p=0,001), так и при их попарном сравнении (таблица 2.5). Кроме того, SIMPER тест также продемонстрировал достоверный уровень различий ($p<0,05$) между ассамблеями цикадовых и выявил виды, которые способствуют их гетерогенности (таблица 2.6). В частности, наибольший вклад в различия между ассамблеями вносят

виды, обладающие высокими средними показателями учетной плотности, такие как *Macrosteles variatus* и *Empoasca solani* (в сосняке черничном), *Macrosteles laevis, Philaenus spumarius, Balclutha punctata* и *Oncopsis flavicollis* (в сосняке брусничном), *Ulopa reticulata, Idiodonus cruentatus* (в сосняке вересковом).



Примечание: Счер — сосняк черничный, Сбр — сосняк брусничный, Свер — сосняк вересковый.

Рисунок 2.5 — **Ординационная NMDS-диаграмма сходства ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье**

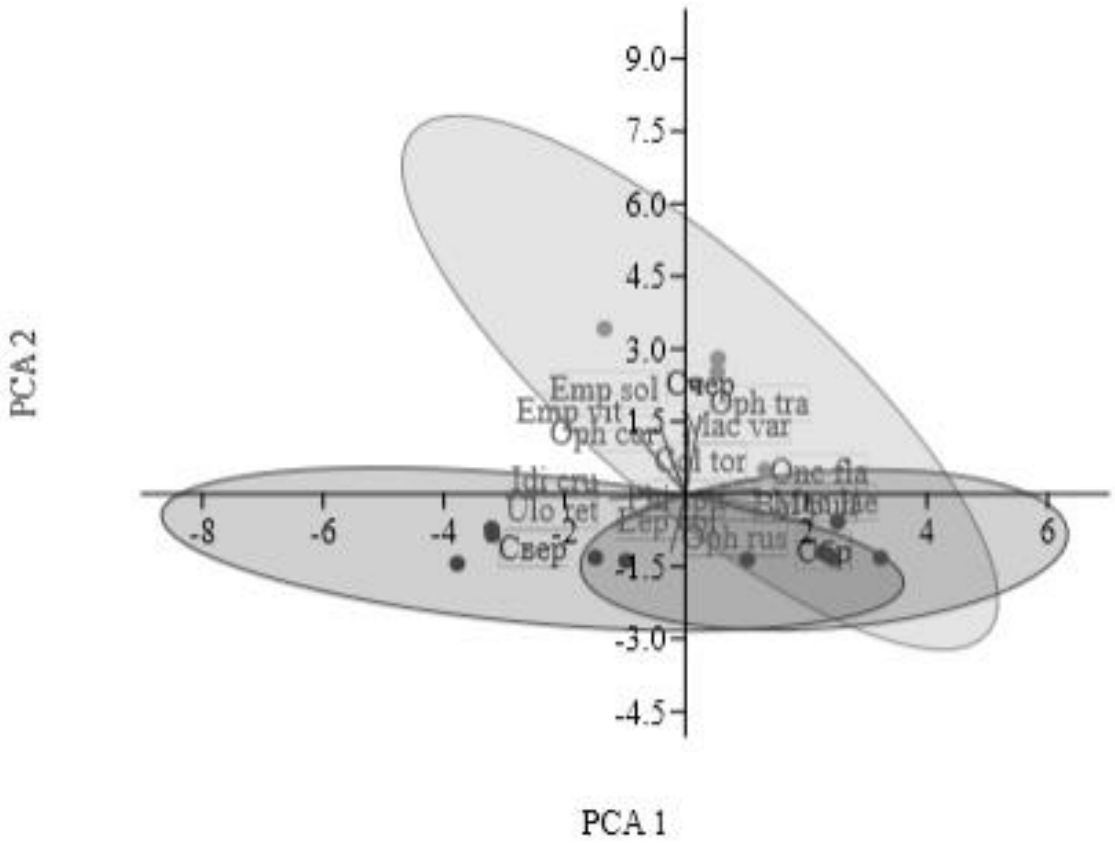
Таблица 2.5 — Результаты анализа сходства видового состава ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) на основе попарных сравнений с использованием теста one-way ANOSIM в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Тип леса	Р-уровень		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
Сосняк черничный		**0,006**	**0,007**
Сосняк брусничный	0,006		**0,007**
Сосняк вересковый	0,007	0,007	

Таблица 2.6 — Результаты анализа различий видового состава ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) на основе SIMPER-теста в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Вид	Средний уровень различия	Вклад в %	Кумулятивный вклад в %	Среднее число особей в сосняке черничном	Среднее число особей в сосняке брусничном	Среднее число особей в сосняке вересковом
Ulopa reticulata	7,82	11,70	33,74	0,6	0	8,2
Ophiola cornicula	4,50	6,73	40,48	1,2	0,6	3,4
Macrosteles variatus	4,32	6,47	46,95	2,4	0	0
Macrosteles laevis	4,14	6,19	53,14	0,6	2,4	0
Philaenus spumarius	4,06	6,07	59,21	3,8	4,6	2,8
Ophiola russeola	4,03	6,03	65,25	0	1,8	0,2
Empoasca solani	4,02	6,01	71,26	2,2	0	0
Idiodonus cruentatus	3,35	5,00	76,27	0,6	0	1,6
Empoasca vitis	3,24	4,85	86,08	1	0	2
Balclutha punctata	2,57	3,85	89,94	0,4	1,4	0
Oncopsis flavicollis	2,19	3,28	93,22	0,8	1,2	0

Анализ главных компонент (PCA) позволил выявить виды, в наибольшей степени приуроченные к соснякам определенного типа. Дисперсия первых двух осей ординации (главных компонент) составляет 65,13% и 24,43% соответственно. В частности, наибольшую связь с черникой обыкновенной продемонстрировали *Empoasca solani, E. vitis, Ophiola cornicula, Macrosteles variatus,* с сосняком брусничным — *Ophiola russeola,* с сосняком вересковым наиболее выражена связь у *Ulopa reticulata* и *Idiodonus cruentatus* (рисунок 2.6). Следует отметить, что многие из этих видов ассоциированы с консорциями растений рода *Vaccinium* и *Calluna*, вероятнее всего топически, и не формируют трофические связи. Так как основными кормовыми растениями *Empoasca solani* являются представители семейства Пасленовые, *Oncopsis flavicollis* — виды рода *Betula, Macrosteles laevis* и *Balclutha punctata* представители семейства Злаковые [10; 18], произрастающие в непосредственной близости с изучаемыми кустарничками.



Примечание: Счер — сосняк черничный, Сбр — сосняк брусничный, Свер — сосняк вересковый.
Balclutha punctata, Cic qua — Cicadula quadrinotata, Cix sim — Cixius similis, Col tor — Colladonus torneellus, Emp sol — Empoasca solani, Idi cru — Idiodonus cruentatus, Lep col — Lepyronia coleoptrata, Mac lae — Macrosteles laevis, Mac var — Macrosteles variatus, Neo lin — Neophilaenus lineatus, Oncopsis flavicollis — Onc fla, Oph cor — Ophiola cornicula, Oph rus — Ophiola russeola, Oph tra — Ophiola transverses, Phi spu — Philaenus spumarius, Ulo ret — Ulopa reticulata.

Рисунок 2.6 — **Ординационная PCA-диаграмма распределения цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье**

2.2.3 Альфа-разнообразие ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera)

В результате исследования установлено 40 видов полужесткокрылых насекомых. Выявлены значимые различия видового богатства (ANOVA, $F = 51{,}82$, $p = 0{,}0001$) ассамблей полужесткокрылых анализируемых биотопов. При этом наибольшее (28) наблюдаемое число видов (Sobs) обнаружено в сосняке вересковом, наименьшее (17) — в сосняке брусничном (таблица 2.7).

Таблица 2.7 — Показатели видового богатства, учетной плотности и разнообразия ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Показатель	Тип леса		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
Общее число видов по всем выборкам (Sobs)	17	25	30
Среднее число видов в выборках S (mean)	14,67	20,00	22,37
Стандартная ошибка среднего числа видов (SE)	0,91	0,36	0,51
Chao 2	19	27	32
Стандартное отклонение Chao 2	2,55	2,08	2,32
Соотношение (%) наблюдаемого общего числа видов (Sobs) к максимально возможному (Sest) по Chao 2	89,47	87,54	96,55
Bootstrap	21	29	32
Стандартное отклонение Bootstrap	2,51	2,08	2,71
Соотношение (%) наблюдаемого общего числа видов (Sobs) к максимально возможному (Sest) по Bootstrap	62,96	80,76	90,32
Средняя учетная плотность (экз./50 взмахов сачка)	58,34	59,67	132,21
Стандартная ошибка учетной плотности	3,48	2,07	7,62
Индекс Шеннона (H’)	2,185	2,551	2,521
Стандартная ошибка H’	0,07	0,04	0,02
Индекс Пиелу (J’)	0,626	0,643	0,475
Стандартная ошибка J’	0,05	0,02	0,02

Выполненные расчеты прогнозируемого числа видов, на основе непараметрических эстиматоров и их стандартных отклонений, продемонстрировали относительно высокое соответствие наблюдаемого видового богатства к максимально возможному, что указывает на достаточные выборочные усилия при отборе проб (таблица 2.7). В частности эстиматор Chao 2 продемонстрировал соотношение 87,54–96,55% числа выявленных видов к максимально возможному. По результатам Bootstrap соотношение было ниже несколько ниже (62,96–90,32%).

Установлены значимые различия средней учетной плотности (ANOVA, $F=14{,}22$, $p=0{,}0002$) полужесткокрылых. Наиболее высокая плотность выявлена в сосняке вересковом, наименьшая — в сосняке брусничном (таблица 2.7). При этом различия среднего числа экземпляров в выборочных совокупностях сосняков черничных и брусничных оказались статистически незначимыми по результатам апостериорных сравнений ($p=0{,}52$).

Максимальным разнообразием по показателю индекса Шеннона (H'=2,551) характеризовались ассамблеи полужесткокрылых насекомых сосняка брусничного, наименьшим (H'=2,185) — сосняка черничного. Данные различия были статистически значимыми (χ^2=9,34, p=0,002). Достаточно высокое разнообразие клопов в сосняке брусничном сопровождалось и достоверно большей (χ^2=6,91, p=0,001) выравненностью (J'=0,643). Хотя в целом выравненность комплексов полужесткокрылых была достаточно невысокой (таблица 2.7).

В сосняке черничном доминантами являлись *Stictopleurus crassicornis* (25,86%), *Nabis rugosus* (17,24%) и *N. ferus* (13,37%). Среди полужесткокрылых насекомых сосняка брусничного доминантами были *Kleidocerys resedae* (24,02%) и *Aelia acuminata* (14,53%), в сосняке вересковом — *Kleidocerys resedae* (53,28%) и *Lygus pratensis* (13,59%) (таблица 2.8).

Таблица 2.8 — Относительное обилие (%) полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Вид	Тип леса		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
1	2	3	4
Adelphocoris lineolatus (Goeze, 1778)	0,00	0,50	0,00
Closterotomus biclavatus (Herrich-Schaeffer, 1835)	0,00	0,00	0,87
Lygus pratensis (Linnaeus, 1758)	1,15	3,30	13,59
L. punctatus (Zetterstedt, 1838)	10,34	8,94	3,94
L. rugulipennis (Poppius, 1911)	6,90	7,26	2,19
Notostira erratica (Linnaeus, 1758)	0,00	1,12	0,00
Stenodema laevigata (Linnaeus, 1758)	0,00	3,91	0,00
Globiceps flavomaculatus (Fabricius, 1794)	0,00	1,12	0,43
Nabis ericetorum (Scholtz, 1847)	0,00	0,56	0,22
N. ferus (Linnaeus, 1758)	14,37	5,03	0,87
N. pseudoferus (Remane, 1949)	0,00	0,00	0,22
N. rugosus (Linnaeus, 1758)	17,24	6,70	4,38
Nysius helveticus (Herrich-Schaffer, 1850)	0,00	0,00	0,22
Kleidocerys resedae (Panzer, 1797)	1,15	24,02	53,28
Eremocoris plebejus (Fallen, 1807)	0,00	0,56	0,00
Scolopostethus decoratus (Hahn, 1833)	0,00	1,12	0,43
Pachybrachius luridus (Hahn, 1826)	0,00	0,56	0,00
Rhyparochromus pini (Linnaeus, 1758)	0,57	0,00	0,00
Stygnocoris sabulosus (Schilling, 1829)	0,00	4,47	5,92
Neides tipularius (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,43

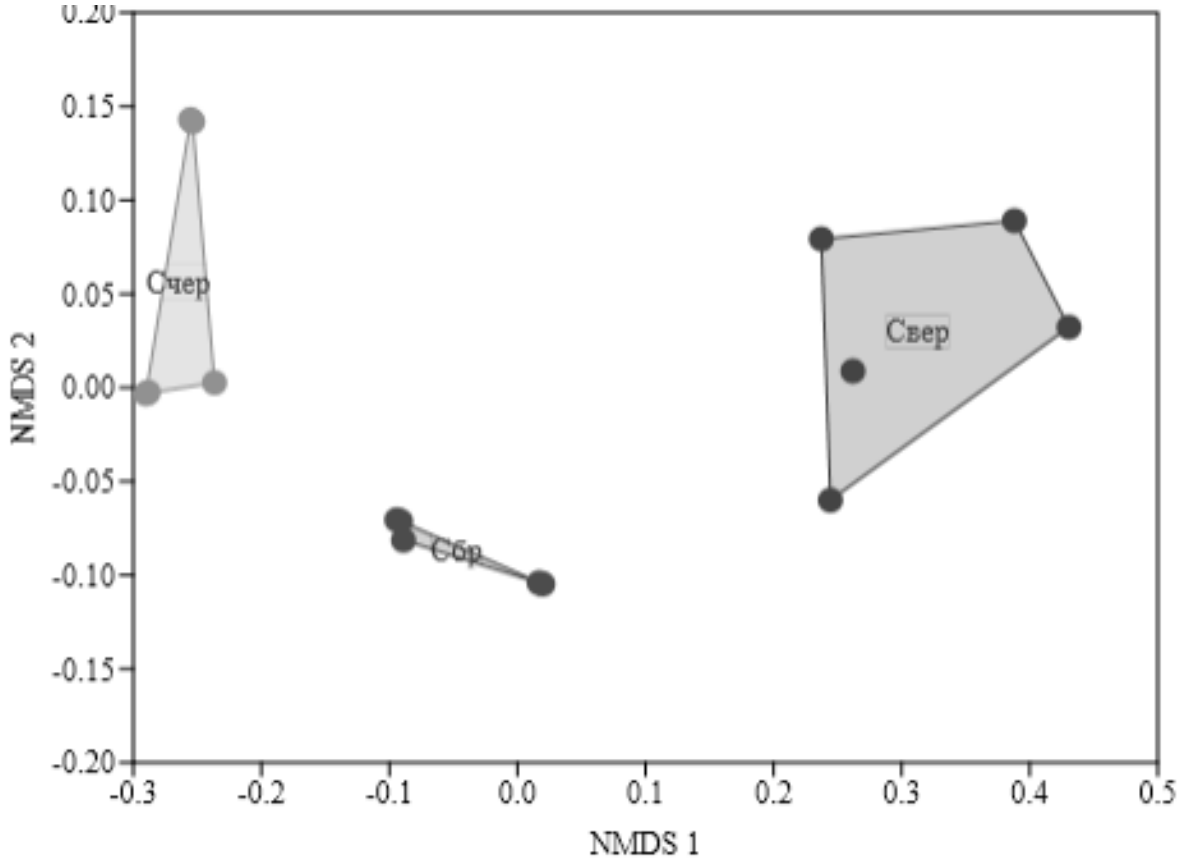
Продолжение табл. 2.8

1	2	3	4
Ligyrocoris sylvestris (Linnaeus, 1758)	0,00	2,23	0,00
Corizus hyoscyami (Linnaeus, 1758)	1,72	0,00	0,00
Rhopalus maculatus (Fieber, 1837)	0,57	0,56	0,65
R. parumpunctatus (Schilling, 1829)	3,45	1,12	1,09
Stictopleurus abutilon (Rossi, 1790)	0,57	0,00	0,00
S. crassicornis (Linnaeus, 1758)	25,86	3,91	3,07
Coreus marginatus (Linnaeus, 1758)	0,57	0,00	0,22
Elasmucha ferrugata (Fabricius, 1787)	0,00	1,68	0,22
E. grisea (Linnaeus, 1758)	3,45	1,12	1,09
Pyrrhocoris apterus Linnaeus, 1758	2,30	0,00	0,00
Arma custos (Fabricius, 1794)	0,00	0,00	0,22
Picromerus bidens (Linnaeus, 1758)	0,57	1,68	0,00
Rhacognatus punctatus (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,65
Aelia acuminata (Linnaeus, 1758)	2,30	14,53	2,19
Neottiglossa pusilla (Gmelin, 1789)	0,00	0,00	0,43
Carpocoris fuscispinus (Boheman, 1849)	0,00	0,00	0,43
C. purpureipennis (De Geer, 1773)	0,00	0,00	0,22
Dolycoris baccarum (Linnaeus, 1758)	4,60	2,23	1,75
Holcostethus vernalis (Wolff, 1804)	1,15	0,00	0,00
Palomena prasina (Linnaeus, 1761)	1,15	1,68	0,65

2.2.4 Бета-разнообразие ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera)

Выполненный анализ β-разнообразия с использованием неметрического многомерного шкалирования (nMDS) показал отчетливые различия видового состава полужесткокрылых консорции голубики от других (stress=0,1, R^2 для первых двух осей ординации составляет 0,9 и 0,2 соответственно). Ординационная диаграмма демонстрирует отличия видового состава полужесткокрылых трех типов леса (рисунок 2.7). Различия подтверждают результаты теста one-way ANOSIM как для всех биотопов в целом (R=0,98, p=0,0001), так и при их попарном сравнении (таблица 2.9).

Кроме того, SIMPER тест также продемонстрировал достоверный уровень ($p<0,05$) различий между комплексами полужесткокрылых и выявил виды, которые способствуют их гетерогенности (таблица 2.10). Наибольший вклад в различия между ассамблеями вносят виды, обладающие наиболее высокими средними показателями учетной плотности, такие как *Stictopleurus crassicornis*, *Nabis rugosus*, *N. ferus*, *Dolycoris baccarum* (в сосняке черничном), *Aelia acuminata*, *Lygus rugulipennis* (в сосняке брусничном), *Kleidocerys resedae*, *Lygus pratensis*, *L. punctatus*, *Stygnocoris sabulosus* и *Closterotomus biclavatus* (в сосняке вересковом).



Примечание: Счер — сосняк черничный, Сбр — сосняк брусничный, Свер — сосняк вересковый.

Рисунок 2.7 — **Ординационная NMDS-диаграмма сходства видового состава ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье**

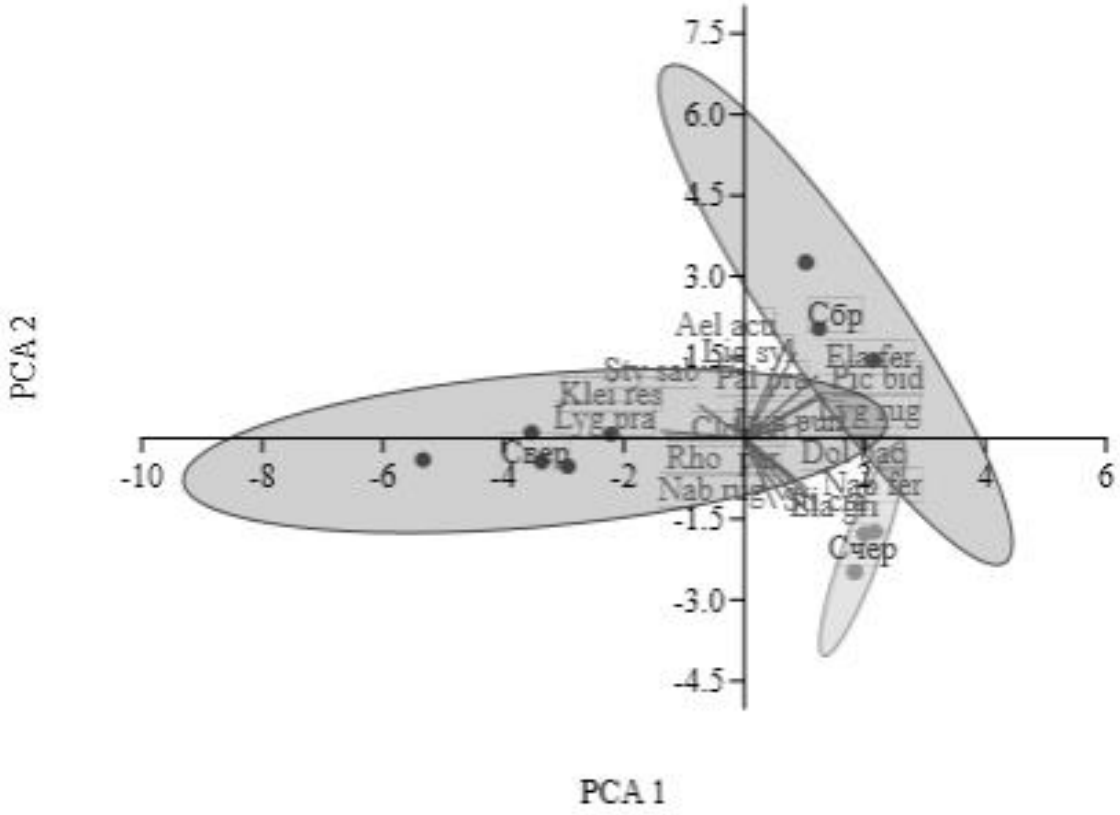
Таблица 2.9 — Результаты анализа сходства видового состава ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) на основе попарных сравнений с использованием теста one-way ANOSIM в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Тип леса	P-уровень		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
Сосняк черничный		**0,009**	**0,009**
Сосняк брусничный	0,009		**0,008**
Сосняк вересковый	0,009	0,008	

Анализ главных компонент (PCA) позволил выявить виды, в наибольшей степени приуроченные к соснякам определенного типа. Следует отметить, что дисперсия первых двух осей ординации (главных компонент) составляет 82,70% и 14,85% соответственно.

В частности, наибольшую связь с сосняком черничным продемонстрировали *Nabis rugosus, N. ferus, Dolycoris baccarum, Elasmucha grisea*, с сосняком брусничным — *Lygus rugulipennis, Picromerus bidens, Elasmucha ferrugata*, с сосняком вересковым наиболее выражена связь у *Kleidocerys resedae, Lygus pratensis, Stygnocoris sabulosus* (рисунок 2.8).

Следует отметить, что отдельные из этих видов ассоциированы с консорциями растений рода *Vaccinium* и *Calluna*, вероятнее всего топически, и не формируют трофические связи. Так как основными кормовыми растениями полифага *Aelia acuminata* являются представители семейства Злаковые, *Stygnocoris sabulosus* — представители семейства Сложноцветные [17; 18], произрастающие в непосредственной близости с изучаемыми кустарничками.



Примечание: Счер — сосняк черничный, Сбр — сосняк брусничный, Свер — сосняк вересковый. *Ael acu — Aelia acuminata, Clo bic — Closterotomus biclavatus, Dol bac — Dolycoris baccarum, Ela fer — Elasmucha ferrugata, Kle res — Kleidocerys resedae, Lig syl — Ligyrocoris sylvestris, Lyg pra — Lygus pratensis, Lyg rug — Lygus rugulipennis, Nab fer — Nabis ferus, Nab rug — Nabis rugosus, Sty sab — Stygnocoris sabulosus, Pal pra — Palomena prasina, Pic bid — Picromerus bidens, Sti cra — Stictopleurus crassicornis.*

Рисунок 2.8 — **Ординационная PCA-диаграмма распределения полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье**

Таблица 2.10 — Результаты анализа различий видового состава ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) на основе SIMPER-теста в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Вид	Средний уровень различия	Вклад в %	Кумулятивный вклад в %	Среднее число экземпляров в сосняке черничном	Среднее число экземпляров в сосняке брусничном	Среднее число экземпляров в сосняке вересковом
Kleidocerys resedae	25,12	44,56	44,56	1,6	16	77,2
Lygus pratensis	5,822	10,33	54,88	1,6	3	19,2
Stictopleurus crassicornis	5,739	10,18	65,07	17,4	3,2	3,4
Nabis rugosus	3,216	5,705	70,77	11,8	5	5,6
Aelia acuminata	3,155	5,598	76,37	2,4	9,8	2,4
Nabis ferus	3,058	5,425	81,79	9,4	4	1,2
Stygnocoris sabulosus	2,105	3,734	85,53	1	3,6	6,8
Lygus punctatus	1,785	3,167	88,7	7	6,6	7,2
Lygus rugulipennis	1,384	2,455	91,15	4,8	5,4	2,6
Dolycoris baccarum	0,7838	1,39	92,54	3,6	2,4	1,8

2.2.5 Альфа-разнообразие ассамблей жесткокрылых насекомых (Coleoptera)

В результате исследования установлено 62 вида представителей отряда жесткокрылых. Выявлены значимые различия видового богатства (χ^2=7,4, p=0,03) ассамблей жесткокрылых анализируемых консорций. При этом наибольшее число видов (41) обнаружено в сосняке вересковом, наименьшее (23) — в сосняке брусничном (таблица 2.11).

Выполненные расчеты прогнозируемого числа видов, на основе непараметрических эстиматоров и их стандартных отклонений, показали относительно высокое соответствие наблюдаемого видового богатства к потенциально возможному, что свидетельствует о достаточных выборочных усилиях при отборе проб (таблица 2.11). В частности эстиматор Chao 2 продемонстрировал соотношение 82,14–91,89% числа установленных видов к потенциально возможному. По результатам Bootstrap соотношение было несколько ниже (79,31–85,00%).

Наиболее высокая средняя учетная плотность жесткокрылых выявлена в сосняке черничном, наименьшая — сосняке брусничном (таблица 2.11). Однако различия среднего числа особей в выборочных совокупностях оказались статистически не значимыми (χ^2=2,7, p=0,43).

Таблица 2.11 — Показатели видового богатства, учетной плотности и разнообразия ассамблей жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Показатель	Тип леса		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
Общее число видов по всем выборкам (Sobs)	27	23	41
Среднее число видов в выборках	18,67	16,00	27,23
Стандартная ошибка среднего числа видов	1,91	1,13	0,75
Chao 2	32	28	43
Стандартное отклонение Chao 2	7,55	5,40	3,11
Соотношение (%) наблюдаемого общего числа видов (Sobs) к максимально возможному (Sest) по Chao 2	84,37	82,14	91,89
Bootstrap	34	29	44
Стандартное отклонение Bootstrap	4,58	4,52	2,11
Соотношение (%) наблюдаемого общего числа видов (Sobs) к максимально возможному (Sest) по Bootstrap	79,41	79,31	85,00
Средняя учетная плотность (экз./50 взмахов сачка)	163,62	121,43	160,60
Стандартная ошибка учетной плотности	24,81	28,40	7,52
Индекс Шеннона (H’)	1,718	1,594	2,458
Стандартная ошибка H’	0,08	0,06	0,01
Индекс Пиелу (J’)	0,326	0,336	0,456
Стандартная ошибка J’	0,02	0,03	0,01

Максимальным достоверно значимым (χ^2=7,75, p=0,03) разнообразием по показателю индекса Шеннона (H’=2,458) характеризовались ассамблеи жесткокрылых насекомых сосняка вересового, наименьшим (H’=1,594) — сосняка брусничного. Достаточно высокое разнообразие жуков в сосняке вересковом сопровождалось и несколько большей выравненностью (J’=0,456). Хотя в целом выравненность комплексов жесткокрылых была низкой и не отличалась значимыми различиями (χ^2=3,42, p=0,07) (таблица 2.11).

В сосняке черничном эудоминантом оказался *Strophosoma capitatum* (46,35%), доминантом был *Lagria hirta* (22,85%), субдоминанты — *Athous subfuscus* (7,73%) и *Cryptocephalus labiatus* (4,51%). Среди жесткокрылых насекомых сосняка брусничного эудоминантом был также *Strophosoma capitatum* (52,67%), доминантом являлся *Lochmaea suturalis* (27,43%), субдоминантом — *Athous subfuscus* (5,10%). В сосняке вересковом эудоминант — *Lochmaea suturalis* (50,51%). Доминантами были *Coccinella hieroglyphica* (10,48%), *Lagria hirta* (10,13%), субдоминантом — *Strophosoma capitatum* (6,35%) (таблица 2.12).

Таблица 2.12 — Видовой состав и относительное обилие (%) жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

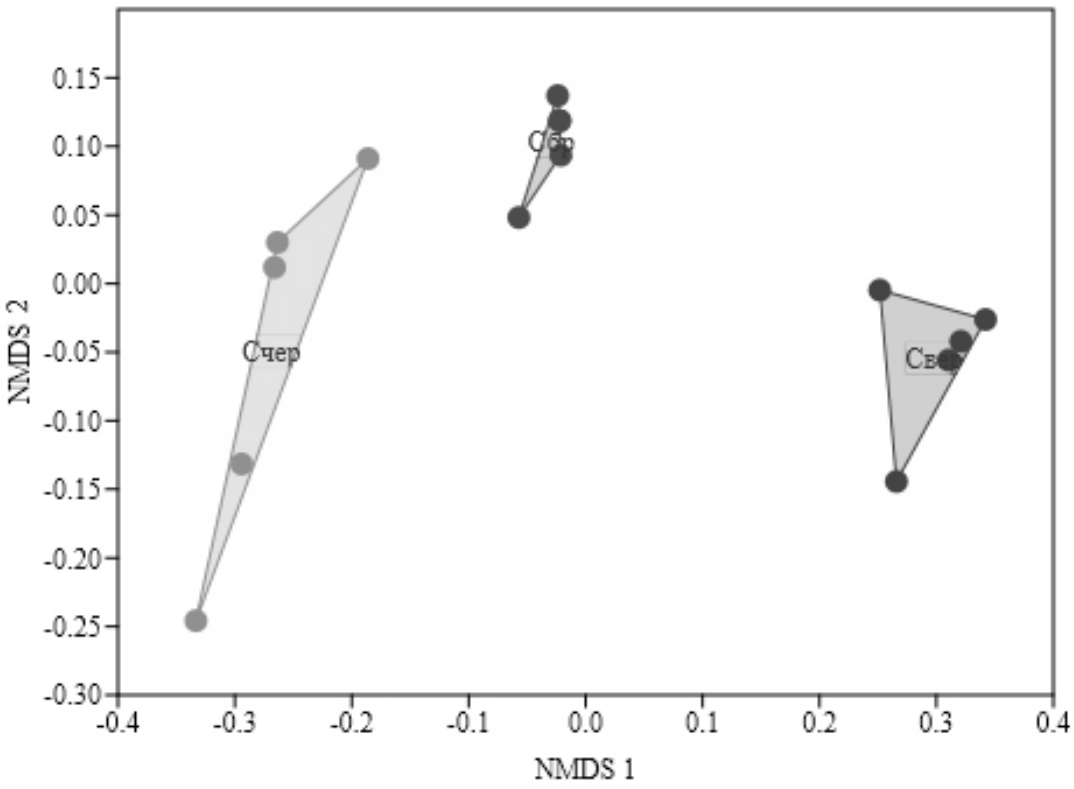
Вид	Тип леса		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
1	2	3	4
Cyphon spp.	0,21	3,16	0,00
C. ochraceus Stephens, 1830	0,64	0,00	0,00
Prosternon tessellatum (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,51
Athous subfuscus (Müller, 1764)	7,73	5,10	0,85
Selatosomus impressus (Fabricius, 1792)	0,00	0,00	0,17
Ampedus balteatus (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,51
Sericus brunneus (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	2,92
Dalopius marginatus (Linnaeus, 1758)	1,07	1,94	1,20
Cantharis fulvicollis (Fabricius, 1792)	0,00	0,24	0,17
C. fusca (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,34
C. pallida Goeze, 1777	0,00	0,00	0,17
Rhagonycha elongata (Fallen, 1807)	0,00	0,00	2,40
Rhagonycha lignosa (Müller, 1764)	0,00	0,24	0,00
Rh. limbata Thomson, 1864	0,00	0,24	0,00
Silis ruficollis (Fabricius,1775)	0,00	0,00	0,17
Malthinus biguttatus (Linnaeus, 1758)	0,32	0,00	0,00
Dasytes niger (Linnaeus, 1761)	0,00	0,00	0,34
D. plumbeus (Müller, 1776)	0,43	0,00	0,00
Chilocorus bipustulatus (Linnaeus, 1758)	0,54	0,00	0,51
Ch. renipustulatus (Scriba, 1790)	3,65	0,24	3,43
Exohomus qudripustulata (Linnaeus,1758)	0,21	0,00	0,00
Coccinulla qutuordecimpustulata (Linnaeus, 1758)	0,11	0,00	0,00
Anisosticta novemdecimpunctata (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,00
Calvia decemguttata (Linnaeus, 1767)	0,00	0,24	0,17
Halyzia sedecimguttata (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,17
Psyllohora vigintiduopunctata (Linnaeus, 1758)	3,43	0,73	1,20
Myzia oblongoguttata (Linnaeus, 1758)	0,00	0,73	0,00
Hippodamia tredecimpunctata (Linnaeus, 1758)	0,00	0,24	0,17
H. variegata (Goeze, 1777)	0,00	0,00	0,17
Coccinella hieroglyphica Linnaeus, 1758	1,61	0,00	10,48
C. septempunctata Linnaeus, 1758	0,21	0,00	0,17
Corticarina gibbosa (Herbst, 1793)	0,75	0,00	0,00
Byturus aestivus (Linnaeus, 1758)	0,00	0,24	0,00
Chrysanthia geniculata Heyden, 1877	0,00	0,97	1,20
Lagria hirta (Linnaeus, 1758)	22,85	0,24	10,13
Corymbia sanguinolenta (Linnaeus, 1761)	0,00	0,00	0,17
Stenurella melanura (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,34

Продолжение табл. 2.12

1	2	3	4
Oulema gallaeciana (Heyden, 1870)	0,00	0,49	0,17
Cryptocephalus labiatus (Linnaeus, I76I)	4,51	2,18	0,68
C. moraei (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,17
Lochmaea suturalis (Thomson, 1866)	2,15	27,43	50,51
Agelastica alni (Linnaeus, 1758)	0,00	0,00	0,34
Phyllotreta atra (Fabricius,1775)	0,00	0,00	0,17
Ph. vittata (Fabricius, 1801)	0,11	0,00	0,00
Ph. vittula (Redtenbacher, 1849)	0,00	0,49	0,85
Aphthona euphorbiae (Schrank, 1781)	1,39	0,97	0,00
Longitarsu sparvulus (Paykull, 1799)	0,00	0,24	0,51
Altica spp.	0,00	0,00	0,51
Altica oleracea (Linnaeus,1758)	0,00	0,00	0,34
Chaetocnema breviuscula (Faldermann 1884)	0,11	0,73	0,00
Ch. tibialis Illiger, 1807	0,21	0,00	0,00
Mniophila muscorum (Koch, 1803)	0,21	0,00	0,00
Apion fulvipes (Geoffroy, 1785)	0,64	0,00	0,00
Otiorhynchus scaber (Linnaeus, 1758)	0,00	0,24	0,00
Phyllobius arborator (Herbst, 1797)	0,11	0,00	0,17
Ph. pyri (Linnaeus, 1758)	0,11	0,00	0,00
Strophosoma capitatum (DeGeer, 1775)	46,35	52,67	6,35
Hypera adspersa (Fabricius, 1792)	0,00	0,00	0,17
Rhynchaenus iota (Fabricus, 1787)	0,00	0,00	0,17
Acalles camelus (Fabricius, 1792)	0,00	0,00	0,17
Brachonyx pineti (Paykull, 1792)	0,32	0,00	0,00
Micrelus ericae (Gyllenhal, 1813)	0,00	0,00	0,51

2.2.6 Бета-разнообразие ассамблей жесткокрылых насекомых (Coleoptera)

Выполненный анализ β-разнообразия с использованием неметрического многомерного шкалирования (NMDS) показал отчетливые различия видового состава жуков трех исследуемых типов леса (stress=0,01, R^2 для первых двух осей ординации составляет 0,5 и 0,2 соответственно). Ординационная диаграмма демонстрирует различия ассамблей жесткокрылых (рисунок 2.9). Различия подтверждают высокие, достоверные результаты теста one-way ANOSIM как для всех консорций в целом (R=0,99, p=0,0001), так и при их попарном сравнении (таблица 2.13). Кроме того, SIMPER тест также продемонстрировал высокий уровень ($p<0,05$) различий между ассамблеями жесткокрылых и выявил виды, которые способствуют их гетерогенности (таблица 2.14).



Примечание: Счер — сосняк черничный, Сбр — сосняк брусничный,
Свер — сосняк вересковый.

Рисунок 2.9 — **Ординационная NMDS-диаграмма сходства видового состава жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье**

Наибольший вклад в различия между комплексами вносят виды, обладающие наиболее высокими средними показателями учетной плотности, такие как *Strophosoma capitatum, Lagria hirta, Athous subfuscus, Cryptocephalus labiatus* и *Psyllohora viginti duopunctata* (в сосняке черничном), *Lochmaea suturalis, Coccinella hieroglyphica* и *Sericus brunneus* (в сосняке вересковом).

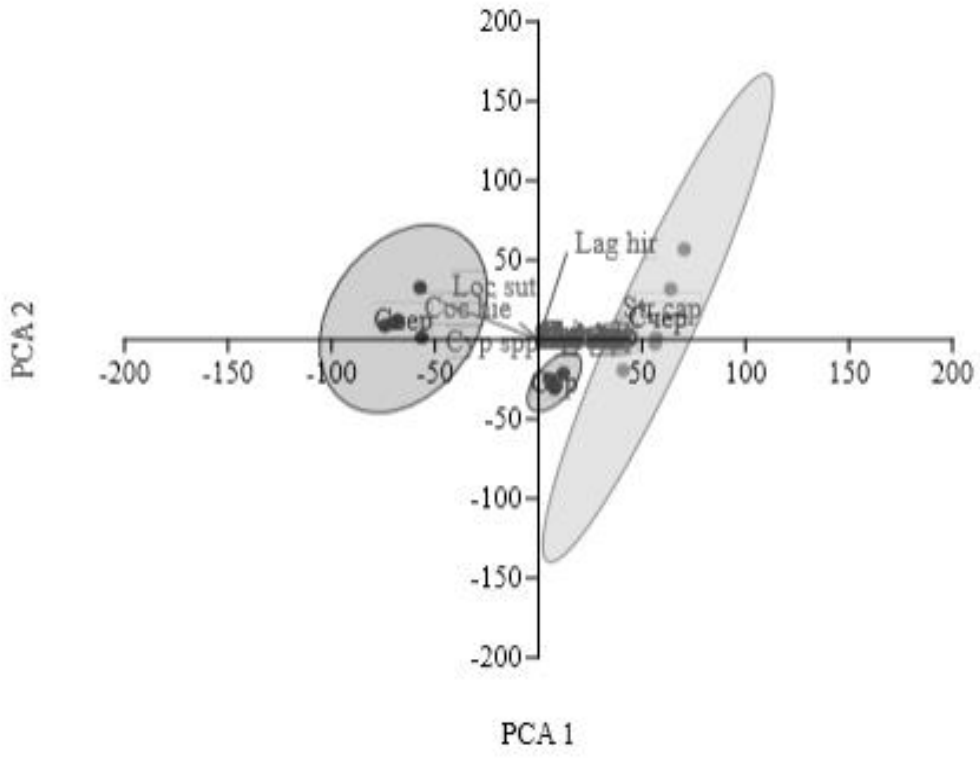
Таблица 2.13 — Результаты анализа сходства видового состава жесткокрылых насекомых (Coleoptera) на основе попарных сравнений с использованием теста one-way ANOSIM в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Консорции	Р-уровень		
	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый
Сосняк черничный		**0,008**	**0,009**
Сосняк брусничный	0,008		**0,007**
Сосняк вересковый	0,009	0,007	

Таблица 2.14 — Результаты анализа различий видового состава жесткокрылых насекомых (Coleoptera) на основе SIMPER-теста в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье

Вид	Средний уровень различия	Вклад в %	Кумулятивный вклад в %	Среднее число экземпляров в сосняке черничном	Среднее число экземпляров в сосняке брусничном	Среднее число экземпляров в сосняке вересковом
Lochmaea suturalis	21,5	32,55	32,55	4	22,6	95
Strophosoma capitatum	17,32	26,21	58,76	86,4	43,4	11,8
Lagria hirta	10,04	15,21	73,97	42,6	0,2	16
Coccinella hieroglyphica	4,868	7,369	81,34	3	0	20
Athous subfuscus	3,094	4,684	86,02	14,4	4,2	1,2
Chilocorus renipustulatus	1,887	2,857	88,88	6,8	0,2	6,4
Cryptocephalus labiatus	1,73	2,62	91,5	8,4	1,8	1
Psyllohora vigintiduopunctata	1,318	1,995	93,49	6,4	0,6	1,8
Sericus brunneus	0,8706	1,318	94,81	0	0	3,8

Анализ главных компонент (PCA) позволил выявить виды, в наибольшей степени приуроченные к консорциям определенного типа. Дисперсия первых двух осей ординации (главных компонент) составляет 76,80% и 18,47% соответственно. В частности, наибольшую связь с сосняком черничным продемонстрировали *Cryptocephalus labiatus* и *Strophosoma capitatum*, с сосняком вересковым наиболее выражена связь у *Lochmaea suturalis* и *Coccinella hieroglyphica* (рисунок 2.10). В числе данных видов только *Cryptocephalus labiatus*, *Strophosoma capitatum* и *Lochmaea suturalis* известны как фитофаги растений рода *Vaccinium* и *Calluna* [3; 8; 10].



Примечание: Счер — сосняк черничный, Сбр — сосняк брусничный, Свер — сосняк вересковый. *Alt ole — Altica oleracea, Aph eup — Aphthona euphorbiae, Api ful — Apion fulvipes, Ath sub — Athous subfuscus, Can ful — Cantharis fulvicollis, Cry lab — Cryptocephalus labiatus, Chi bip — Chilocorus bipustulatus, Chi ren — Chilocorus renipustulatus, Coc qut — Coccinulla qutuordecimpustulata, Coc hie — Coccinella hieroglyphica, Cor gib — Corticarina gibbosa, Cyp pad — Cyphon padi, Cyp spp. — Cyphon spp., Dal mar — Dalopius marginatus, Lag hir — Lagria hirta, Psy vig — Psyllohora vigintiduopunctata, Loc sut — Lochmaea suturalis, Lon par — Longitarsus parvulus, Str cap — Strophosoma capitatum.*

Рисунок 2.10 — **Ординационная PCA-диаграмма распределения жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в сосняках черничных, брусничных и вересковых в Белорусском Поозерье**

2.2.7 Сравнительная характеристика параметров биоразнообразия насекомых травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов различных типов

Анализ видового богатства насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом ярусе сосняков черничных, брусничных и вересковых показал значимые различия ($p<0,05$) числа видов по выборкам для полужесткокрылых и жесткокрылых насекомых, тогда как для ассамблей цикадовых достоверных различий видового богатства не обнаружено. Общее число видов по трем таксонам оказалось максимальным в сосняке вересковом (78), в сосняках черничных и брусничных зарегистрировано, соответственно, по 56 видов.

Наибольшей учетной плотностью насекомых модельных таксонов отличались сосняки вересковые, наименьшей — сосняки брусничные. Среди представителей трех таксонов по показателям учетной плотности преобладали жесткокрылые насекомые, меньше всего зарегистрировано цикадовых.

При этом α-разнообразие по показателям индексов информационного разнообразия Шеннона и выравненности Пиелу для всех таксонов было невысоким и варьировало в разных ассамблеях от 1,594±0,06 до 2,838±0,01. Это можно объяснить доминированием в ассамблеях ограниченного числа видов (2–3 в каждой), значительно преобладающих по относительному обилию, и высоким представительством видов, зарегистрированных по 1–2 особям. Наибольшим разнообразием и выравненностью характеризовались ассамблеи жесткокрылых сосняков вересковых и полужесткокрылых сосняков брусничных. Для цикадовых значимых ($p>0,05$) различий данных показателей не выявлено. Следовательно, ярус с преобладанием вереска обыкновенного отличается, по всей видимости, наилучшими трофическими ресурсами и условиями обитания для насекомых в рассматриваемых типах лесов.

Анализ β-разнообразия продемонстрировал значимые отличия ($p<0,05$) видового состава ассамблей насекомых всех модельных таксонов. Данные различия обусловлены наличием в каждом модельном таксоне группы видов, ассоциированных с травяно-кустарничковым ярусом в каждом типе леса, которые вносят высокий вклад в гетерогенность ассамблей насекомых.

2.3 Оценка влияния факторов среды на параметры разнообразия насекомых травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов различных типов

2.3.1 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в кустарничковом ярусе сосняков брусничных

Выполненный регрессионный анализ продемонстрировал как общие тренды, так и некоторые различия воздействия фитоценотических условий на средние значения показателей видового богатства и учетной плотности выборок насекомых трех модельных таксонов в каждом биотопе. В частности ни один из анализируемых факторов не оказал значимого влияния ($p>0,05$) на видовое богатство насекомых во всех типах местообитаний. Тогда как учетная плотность насекомых в разных биотопах продемонстрировала зависимость от различных факторов.

В сосняках брусничных на учетную плотность насекомых значимое влияние ($p<0,01$) оказало проективное покрытие кустарничков

(таблица 2.15). Следует отметить, что в составе яруса растительности, в котором представлены данные консорции, брусника является преобладающим кустарничком.

Таблица 2.15 — Влияние фитоценотических показателей на видовое богатство и число особей насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera, Coleoptera) в сосняках брусничных в Белорусском Поозерье (результаты построения обобщенных моделей множественной регрессии GLM)

Переменная среды	Коэффициент (Estimate)	Стандартная ошибка (Standard error)	Значения критерия Вальда (z)	p-уровень
Видовое богатство (R^2=0,838)				
Свободный член (Intercept)	2,551	0,270	9,424	***
Число видов высших сосудистых растений	0,023	0,022	1,047	н.з.
Проективное покрытие кустарничков (%)	0,001	0,009	0,094	н.з.
Проективное покрытие трав (%)	0,058	0,034	1,706	н.з.
Высота травяно-кустарничкового яруса	0,044	0,135	2,515	н.з.
Число особей (R^2=0,717)				
Свободный член (Intercept)	3,402	0,147	23,091	***
Число видов высших сосудистых растений	0,005	0,012	0,431	н.з.
Проективное покрытие кустарничков (%)	0,012	0,004	2,844	**
Проективное покрытие трав (%)	0,058	0,034	1,706	н.з.
Высота травяно-кустарничкового яруса	1,151	0,236	2,124	н.з.

Примечание. Уровень значимости (p): *** — меньше 0,001; ** — меньше 0,01; * — меньше 0,05; н.з. — нет значимого влияния.

Значение коэффициента детерминации (R^2=0,717) для модели указывает на достаточно высокую связь между анализируемыми переменными. В травяно-кустарничковом ярусе сосняков брусничных доля трав не высока (0,5±0,16 %) и основным растением является брусника обыкновенная (таблица 2.15). Как следствие, увеличение ее проективного покрытия способствует возрастанию учетной плотности насекомых-консортов и, в частности, видов с высоким относительным обилием *Lochmaea suturalis, Strophosoma capitatum, Kleidocerys resedae.*

2.3.2 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом ярусе сосняков черничных

В сосняках черничных учетная плотность достоверно ($p<0,001$) возрастала при увеличении проективного покрытия трав в составе яруса, сформированного преимущественно данным кустарничком (таблица 2.16).

Таблица 2.16 — Влияние фитоценотических показателей на видовое богатство и число особей насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera, Coleoptera) в сосняках черничных в Белорусском Поозерье (результаты построения обобщенных моделей множественной регрессии GLM)

Переменная среды	Коэффициент (Estimate)	Стандартная ошибка (Standard error)	Значения критерия Вальда (z)	p-уровень
Видовое богатство (R^2=0,758)				
Свободный член (Intercept)	2,510	0,219	11,44	***
Число видов высших сосудистых растений	0,002	0,029	0,045	н.з.
Проективное покрытие кустарничков (%)	0,002	0,002	2,763	н.з.
Проективное покрытие трав (%)	0,002	0,035	1,123	н.з.
Высота травяно-кустарничкового яруса	0,015	0,214	2,245	н.з.
Число особей (R^2=0,814)				
Свободный член (Intercept)	3,717	0,087	42,575	***
Число видов высших сосудистых растений	0,019	0,014	1,342	н.з.
Проективное покрытие кустарничков (%)	0,005	0,001	4,247	н.з.
Проективное покрытие трав (%)	0,056	0,004	11,686	***
Высота травяно-кустарничкового яруса	0,213	0,311	5,145	н.з.

Примечание. Уровень значимости (p): *** — меньше 0,001; ** — меньше 0,01; * — меньше 0,05; н.з. — нет значимого влияния.

Коэффициент детерминации модели (R^2=0,814) для учетной плотности достаточно близок к 1, что свидетельствует о сильной зависимости между переменными, а также высокой доле дисперсии зависимой переменной (учетная плотность, выраженная числом особей).

Увеличение представительства различных видов трав рядом с черникой предоставляет дополнительные кормовые ресурсы для ряда видов,

не связанных с этим кустарничком *Lygus rugulipennis, Dalopius marginatus, Lagria hirta* и др. [10; 17]. Например, чернотелка *Lagria hirta*, питающаяся пыльцой различных растений [10], отличалась высокой учетной плотностью в конце июля и августе. Тогда как период цветения черники приходится на май. Это позволяет предположить о трофических связях *Lagria hirta* с марьянником дубравным, цветение которого наблюдалось в данный период, и топических связях с черникой обыкновенной.

2.3.3 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом ярусе сосняков багульниковых

В сосняках багульниковых на учетную плотность насекомых значимое влияние оказали число видов высших сосудистых растений ($p<0,01$) и высота травяно-кустарничкового яруса ($p<0,001$) (таблица 2.17).

Таблица 2.17 — Влияние фитоценотических показателей на видовое богатство и число особей насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera, Coleoptera) в сосняках багульниковых в Белорусском Поозерье (результаты построения обобщенных моделей множественной регрессии GLM)

Переменная среды	Коэффициент (Estimate)	Стандартная ошибка (Standard error)	Значения критерия Вальда (z)	p-уровень
Видовое богатство (R^2=0,779)				
Свободный член (Intercept)	2,951	0,347	8,481	***
Число видов высших сосудистых растений	1,155	0,421	2,826	н.з.
Проективное покрытие кустарничков (%)	0,001	0,007	0,016	н.з.
Проективное покрытие трав (%)	0,016	0,009	0,178	н.з.
Высота травяно-кустарничкового яруса	0,224	0,214	0,378	н.з.
Число особей (R^2=0,714)				
Свободный член (Intercept)	3,681	0,119	30,775	***
Число видов высших сосудистых растений	0,024	0,008	2,826	**
Проективное покрытие кустарничков (%)	0,002	0,003	0,011	н.з.
Проективное покрытие трав (%)	-0,018	0,027	-0,677	н.з.
Высота травяно-кустарничкового яруса	0,007	0,018	1,213	***

Примечание. Уровень значимости (p): *** — меньше 0,001; ** — меньше 0,01; * — меньше 0,05; н.з. — нет значимого влияния.

Коэффициент детерминации модели (R^2=0,714) для учетной плотности достаточно близок к 1, что говорит о сильной зависимости между переменными, а также высокой доле дисперсии зависимой переменной (учетная плотность, выраженная числом особей).

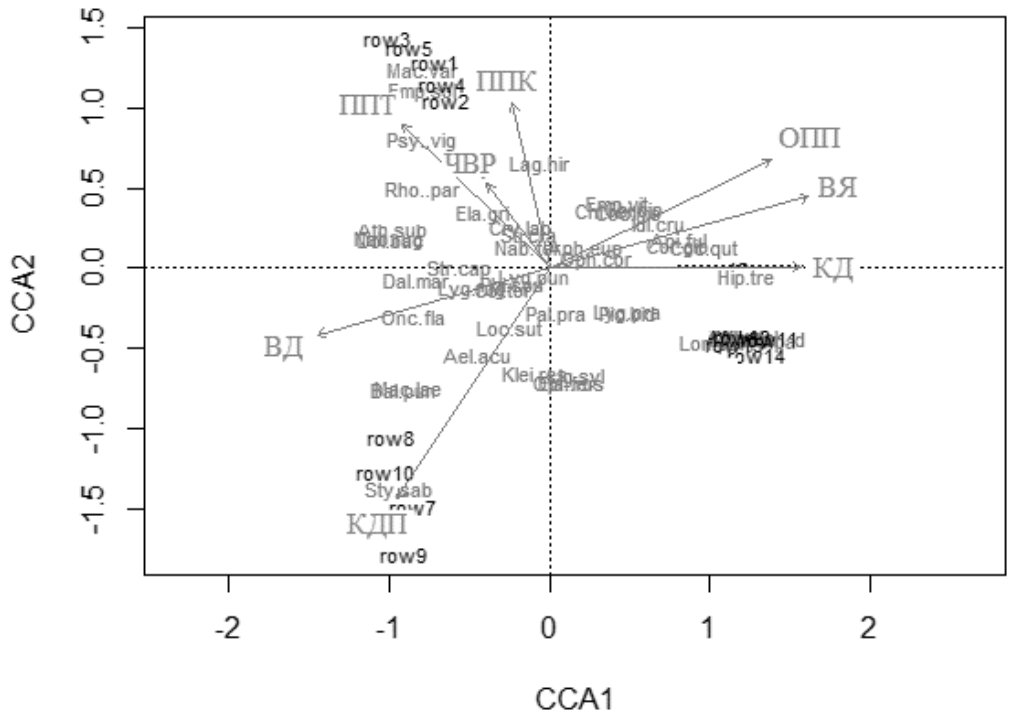
В учетах регулярно регистрировались виды *Lepyronia coleoptrata, Aphrophora alni, Empoasca vitis, Kleidocerys resedae, Lygus pratensis* и ряд других, трофически связанных с различными травянистыми растениями [10]. Данные насекомые используют багульник и другие кустарнички для отдыха при миграциях, в качестве укрытий при неблагоприятных погодных условиях, что указывает на топические связи.

Средняя высота побегов кустарничков оказалась в 2–3 раза выше высоты черники обыкновенной и брусники обыкновенной (таблица 2.1), что наталкивает на предположение о более высоком ресурсном потенциале данного кустарничка, по сравнению с другими анализируемыми кустарничками, за счет большего числа листьев на побегах, которые можно использовать для питания насекомыми. Это согласуется с результатами регрессионного анализа.

2.3.4 Оценка влияния факторов среды на видовой состав насекомых модельных таксонов (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в травяно-кустарничковом ярусе сосняков различных типов

Результаты канонического анализа соответствий (CCA) продемонстрировали взаимосвязь многих видов насекомых, зарегистрированных в консорциях кустарничков рода *Vaccinium,* с определенными факторами среды (рисунок 2.11).

В частности с числом видов растений травяно-кустарничкового яруса в наибольшей степени связаны *Cryptocephalus labiatus* и *Stictopleurus crassicornis*. Однако, как видно из диаграммы ординации, длина вектора, соответствующего переменной, — число видов растений намного меньше по сравнению с другими, что указывает на относительно невысокую влиятельность данного фактора для анализируемых насекомых. С проективным покрытием трав наиболее ассоциированы *Elasmucha grisea, Psyllohora vigintiduopunctata* и *Rhopalus parumpunctatus*, с проективным покрытием кустарничков — *Lagria hirta*. Общее проективное покрытие растений яруса влияет на обилие таких видов, как *Empoasca vitis, Chilocorus renipustulatus, Coccinella hieroglyphica* и *Idiodonus cruentatus*. Как сказано ранее, совокупность данных факторов, вероятно, в наибольшей мере определяет трофические ресурсы и микроклимат местообитаний.



Примечание: ЧВР — число видов высших сосудистых растений, ВЯ — высота травяно-кустарничкового яруса, ОПП — общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, ППК — проективное покрытие кустарничков, ППТ — проективное покрытие трав, КД — количество деревьев эдификаторов, ВД — высота деревьев эдификаторов, КДП — количество деревьев подлеска высотой 2–5 м. *Aph aln — Aphrophora alni, Bal pun — Balclutha punctata, Cic qua — Cicadula quadrinotata, Cix sim — Cixius similis, Col tor — Colladonus torneellus, Emp sol — Empoasca solani, Idi cru — Idiodonus cruentatus, Lep col — Lepyronia coleoptrata, Mac lae — Macrosteles laevis, Mac var — Macrosteles variatus, Neo lin — Neophilaenus lineatus, Oncopsis flavicollis — Onc fla, Oph cor — Ophiola cornicula, Oph rus — Ophiola russeola, Oph tra — Ophiola transverses, Phi spu — Philaenus spumarius, Ulo ret — Ulopa reticulate* (Hemiptera: Fulgoromorpha & Cicadomorpha)*; Ael acu — Aelia acuminata, Clo bic — Closterotomus biclavatus, Dol bac — Dolycoris baccarum, Ela fer – Elasmucha ferrugata, Kle res — Kleidocerys resedae, Lig syl — Ligyrocoris sylvestris, Lyg pra — Lygus pratensis, Lyg rug — Lygus rugulipennis, Nab fer — Nabis ferus, Nab rug — Nabis rugosus, Ste obe — Stephanitis oberti, Sty sab — Stygnocoris sabulosus, Pal pra — Palomena prasina, Pic bid — Picromerus bidens, Sti cra — Stictopleurus crassicornis* (Hemiptera: Heteroptera)*; Alt ole — Altica oleracea, Aph eup — Aphthona euphorbiae, Api ful — Apion fulvipes, Ath sub — Athous subfuscus, Can ful — Cantharis fulvicollis, Cry lab — Cryptocephalus labiatus, Chi bip — Chilocorus bipustulatus, Chi ren — Chilocorus renipustulatus, Coc qut — Coccinulla qutuordecimpustulata, Coc hie — Coccinella hieroglyphica, Cor gib — Corticarina gibbosa, Cyp pad — Cyphon padi, Dal mar — Dalopius marginatus, Lag hir — Lagria hirta, Psy vig — Psyllohora vigintiduopunctata, Loc sut — Lochmaea suturalis, Lon par — Longitarsus parvulus, Str cap — Strophosoma capitatum* (Coleoptera).

Рисунок 2.11 — **Ординационная диаграмма канонического анализа соответствий (CCA), демонстрирующая взаимосвязи насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) с фитоценотическими показателями местообитаний**

Высота яруса оказала влияние на учетную плотность видов *Apion fulvipes, Corticarina gibbosa* и *Coccinulla qutuordecimpustulata*. Количество высоких деревьев, формирующих основной древесный ярус, повлияло на *Hippodamia tredecimpunctata*.

Высота данного яруса обусловила отрицательную связь (вектор, соответствующий этой переменной, направлен вниз от начала координат) у вида *Oncopsis flavicollis*, личинки и имаго которого питаются на березе, а также у *Dalopius marginatus*, в спектре питания которого присутствуют побеги молодых сосен [10]. В данном случае, вероятно, доминирующим является трофический фактор, косвенно взаимосвязанный с полнотой и высотой древесного яруса. В частности с увеличением количества деревьев возрастает обилие тлей и личинок различных насекомых, являющихся кормом для божьей коровки *Hippodamia tredecimpunctata*.

Увеличение высоты древостоя снижает связи дендрофильных видов, таких как *Oncopsis flavicollis* и *Dalopius marginatus*, с травяно-кустарничковым ярусом, который меньше используется во время миграций имаго.

Число более низких деревьев, слагающих подлесок, вероятно, оказывает иное влияние, снижая уровень освещенности травяно-кустарничкового яруса. Так как с возрастанием количества таких деревьев снижается обилие видов, топически и трофически ассоциированных с травяно-кустарничковым ярусом, предпочитающих хорошо освещаемые и прогреваемые пространства: *Balclutha punctata, Macrosteles laevis, Stygnocoris sabulosus, Aelia acuminata* и *Lochmaea suturalis* [5; 6; 10; 18].

Список использованных источников

1. Бузук, Г.Н. Методы учета проективного покрытия растений: сравнительная оценка с использованием фотоплощадок / Г.Н. Бузук, О.В. Созинов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2014. — Т. 1, № 5(5). — С. 1644–1649.

2. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. — Мн.: Наука и техника, 1982. — 326 с.

3. Литвинова, А.Н. Насекомые сосновых лесов / А.Н. Литвинова, Т.П. Панкевич, Р.В. Молчанова. — Мн.: Навука і тэхніка, 1985. — 152 с.

4. Ловчий, Н.Ф. Кадастр типов сосновых лесов Белорусского Поозерья / Н.Ф. Ловчий, А.В. Пучило, В.Д. Гуцевич; [науч. ред. В. И. Парфенов]; Нац. акад. наук Беларуси, Науч.-практ. центр НАН Беларуси по биоресурсам, Ин-т эксперим. ботаники им. В.Ф. Купревича. — Мн.: Беларус. навука, 2009. — 194 с.

5. Лопатин, И.К. Насекомые Беларуси: листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) / И.К. Лопатин, О.Л. Нестерова. — Мн.: Технопринт, 2005. — 318 с.

6. Определитель насекомых Европейской части СССР: в 6 т. / редкол.: Г.Я. Бей-Биенко [и др.]. — Л.: Наука, 1964–1990. — Т. 1: Низшие древнекрылые с неполным превращением / Г.Я. Бей-Биенко [и др.]. – М.; Л.: Наука, 1964. — 936 с.

7. Определитель насекомых Европейской части СССР: в 6 т. / редкол.: Г.Я. Бей-Биенко [и др.]. — Л.: Наука, 1964–1990. — Т. 2: Жесткокрылые и веерокрылые / Г.Я. Бей-Биенко [и др.]. — М.; Л.: Наука, 1965. — 668 с.

8. Яхонтов, В.В. Экология насекомых / В.В. Яхонтов. — М., 1964. − 460 с.

9. Anne Chao's Website (2020) iNEXT software. — URL: http://www.chao.shinyapps.io/iNEXT (date of access: 21.02.2025).

10. Database of Insects and their Food Plants. — 2011. — URL: http://www.brc.ac.uk (date of access: 01.05.2023).

11. Fauna Europaea / European Commission. — 2012. — URL: http://www.faunaeur.org (date of access: 12.05.2023).

12. Hammer, Ø. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // Palaeontologia Electronica, 2001. — P. 4–9.

13. Magurran, A.E. Measuring Biological diversity / A.E. Magurran. — Oxford: Blackwell Publishing, 2004. — 256 p.

14. McCune, B. Analysis of ecological communities / B. McCune, J.B. Grace // MjM Software Design, Gleneden Beach, 2002. — 98 p.

15. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M. 2019. vegan: Community ecology package (Version 2.5-5). Available from http://CRAN.R-project.org/package=vegan.

16. R Development Core Team 2020. R: A Language and Environment for Statistical Compu-ting. R Foundation For Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from https://www.r-project.org.

17. Sushko, G.G. Diversity and species composition of beetles in the herb-shrub layer of a large isolated raised bog in Belarus / G.G. Sushko // Mires and Peat. — 2017. — Vol. 19, № 10. — P. 1–14.

18. Nickel, H. The Leafhoppers and Planthoppers of Germany (Hemiptera Auche-norrhyncha): Patterns and strategies in a highly diverse group of phytophageous insects / H. Nickel. — Sofia; Moscow: Pensoft Publishers, 2003. — 460 p.

ГЛАВА 3
ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАЗНООБРАЗИЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: COLEOPTERA, CARABIDAE) В НАПОЧВЕННОМ ЯРУСЕ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ В БЕЛОРУССКОМ ПООЗЕРЬЕ

3.1 Материал и методы исследований

Материалом для анализа сообществ насекомых послужили исследования, проведенные на территории 7 административных районов (Витебский, Миорский, Городокский, Ушачский, Полоцкий, Сенненский, Браславский) Витебской области (рисунок 3.1). За весь период исследований было собрано более 5000 экземпляров насекомых. Материал хранится на кафедре экологии и географии ВГУ имени П.М. Машерова. Номенклатура приведена в соответствии Fauna Europaea [12].

Для исследований были выбраны 7 наиболее распространенных на территории Белорусского Поозерья типов сосновых лесов в соответствии с градиентом влажности: лишайниковые (*Pinetum cladoniosum*), вересковые (*Pinetum callunosum*), брусничные (*Pinetum vacciniosum*), мшистые (*Pinetum pleurozіosum*), черничные (*Pinetum myrtillosum*) и багульниковые (*Pinetum ledosum*) [4; 6].

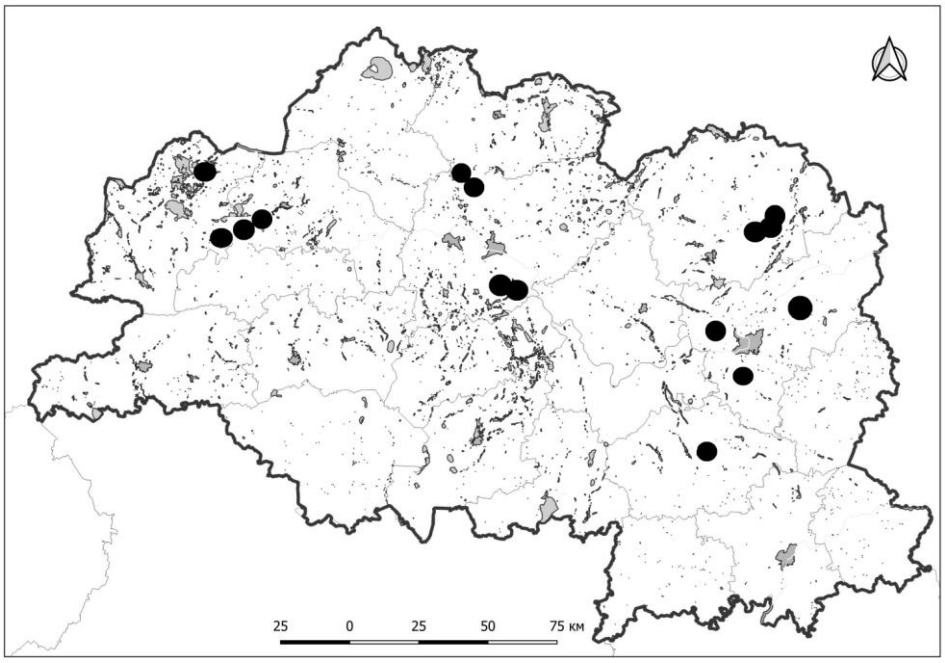


Рисунок 3.1 — **Локализация стационаров исследований в сосновых лесах различных типов на территории Белорусского Поозерья**

Сбор материала осуществлялся с помощью ловушек Барбера, в качестве которых взяты пластиковые стаканчики диаметром 72 мм. Жуков собирали с интервалом 10–14 дней с середины апреля до начала ноября. В качестве фиксатора использовалась 9% уксусная кислота. Во всех стационарах ловушки располагались на 5 трансектах длиной 6 м. На каждой трансекте устанавливалось по 3 ловушки на расстоянии 2 м друг от друга, что было принято за выборочную совокупность. Для исследований в основных типах сосняков выбирались относительно мало нарушенные леса примерно одного возрастного состава с древесным ярусом сходной высоты с хорошо выраженным гомогенным ярусом лишайников, мхов или кустарничков, дифференцирующим тип лесного фитоценоза.

На стационарах во всех исследуемых 7 типах леса на трансектах были выполнены фитоценотические описания (не менее 3 раз в течение сезона) и измерены основные абиотические показатели (во время каждого съема ловушек). Описания растительности напочвенного покрова выполняли на площадках 1х1 м. Были описаны число видов и видовой состав сосудистых растений, высота травяного и кустарничкового ярусов, общее проективное покрытие (%) травяно-кустарничкового яруса, отдельно трав и кустарничков (%), мхов (%), доля площади открытого грунта (%), доля покрытия подстилки (%), лишайникового покрова (%), толщина подстилки и мохового покрова. Проективное покрытие оценивали методом фотоплощадок [3].

Описание древесной растительности выполнено на площадках 10х10 м. Площадки закладывали таким образом, чтобы трансекта проходила посередине. Для исследований, как сказано ранее, выбраны участки леса примерно одинакового возраста, которые можно отнести к III классу возраста древостоя (средневозрастные). На каждой площадке подсчитано количество деревьев высотой более 5 м и их высота для расчета средних показателей по ярусу в целом. Отдельно было подсчитано количество деревьев до 5 м высотой. Высоту деревьев определяли с помощью лазерного оптического дальномера RGK D 1500 (таблица 3.1).

На каждом 1х1 м вместе с описаниями растительности выполнены измерения следующих абиотических показателей: влажность (%), pH почвы, толщина гумусового слоя (таблица 3.2). Для оценки данных показателей были взяты образцы почвы на глубине 10 см (исключая подстилку и слои ферментации) из четырех углов и центра каждого из квадратов. Навески по 5 г почвы растворяли в 20 мл дистиллированной воды и через 1 ч проводили измерения p-H-метром Hanna Instruments HI 8314. Влажность оценивалась с помощью термогравиметрического метода: образцы почвы собирались в алюминиевые бюксы, затем взвешивались на аналитических весах и высушивались в течение 24 ч в сушильном шкафу при температуре 65°C. Относительная влажность почвенных образцов (в %) рассчитывалась по формуле:

$$Вл = [(В2-В3) / (В3-В1)] \times 100,$$

где В1 — вес пустого алюминиевого бюкса (г); В2 — вес бюкса + образца почвы (г); В3 — вес бюкса и сухой почвы (г).

Сосняки лишайниковые (рисунок 3.2). Характеризуются наиболее ксерофильными условиями в ряду исследуемых сосняков. Древесный ярус, представленный *Pinus sylvestris*, был ниже (10,5±0,65 м) по сравнению с другими типами леса. Травяно-кустарничковый ярус сильно разрежен (проективное покрытие 7,33±3,57%). При этом проективное покрытие подстилки оказалось самым высоким (20,83±10,31%). Чаще всего регистрировались травы *Hieracium umbellatum, Calamagros tisepigeios, Festuca ovina*. Напочвенный ярус включает лишайники рода *Cladonia* и отличается высокой долей открытого грунта. Фрагментарно встречаются моховые синузии, представленные *Dicranum polysetum, Pleurozium schreberi* и *Polytrichum juniperinum* (таблица 3.1).

Сосняки вересковые (рисунок 3.3). Исследуемые сосняки данного типа отличались достаточно высоким кустарничковым ярусом по отношению к другим типам леса (55,53±5,51 см) и относительно невысоким покрытием мохового яруса (42,24±0,54%), включающим *Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi* (таблица 3.1). Кроме *Calluna vulgaris*, отмечены такие растения, как *Vaccinium vitis-idaea* и *Festuca ovina*.

Таблица 3.1 — Средние значения (±стандартная ошибка) биотических показателей в сосновых лесах различных типов в Белорусском Поозерье

Переменная среды	Слиш	Свер	Сбр	Сзм	Счерл	Счерб	Сбаг
1	2	3	4	5	6	7	8
Число видов растений	7	7	10	10	10	7	8
Высота травяно-кустарничкового яруса (см)	27± 5,12	55,53± 5,51	8,61± 0,63	7,50± 0,25	31,30± 1,17	34,0± 1,46	85,50± 4,32
Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (%)	7,33± 3,57	47,60± 7,21	22,40± 2,42	1,60± 0,63	63,40± 5,41	82,60± 3,08	43,33± 1,95
Проективное покрытие кустарничкового яруса (%)	–	46,32± 5,45	21,40± 2,30	0,67± 0,40	61,10± 6,11	73,90± 4,79	34,80± 2,77
Проективное покрытие травяного яруса (%)	4,16± 1,31	2,14± 0,71	1,90± 0,34	0,67± 0,30	4,50± 1,14	2,50± 0,56	9,70± 1,71
Проективное покрытие мохового яруса (%)	8,50± 2,90	42,24± 0,54	96,12± 3,22	98,60± 1,64	90,80± 1,25	92,60± 1,91	97,10± 0,23

Продолжение табл. 3.1

1	2	3	4	5	6	7	8
Проективное покрытие подстилки (%)	20,83± 10,31	15,0± 7,11	7,90± 1,25	2,86± 0,66	2,10± 0,17	5,40± 1,13	2,90± 0,56
Количество деревьев	11,7± 0,65	7,11± 0,63	8,4±1,58	9,20± 0,84	8,75± 0,49	29,30± 1,19	24,10± 1,20
Высота деревьев (м)	10,5± 0,65	19,44± 0,74	20,10± 0,86	22,40± 1,87	20,10± 1,09	19,± 1,39	10,10± 0,43
Количество деревьев высотой 2–5 м	16,5± 1,07	35,12± 4,16	32,30± 2,40	16,60± 4,25	4,20± 0,42	9,0± 1,21	13,20± 0,84
Толщина мохового покрова (см)	5,4± 0,33	5,77± 0,86	2,70± 0,23	7,80± 1,24	7,05± 0,44	8,60± 1,26	11,24± 1,28
Толщина подстилки (см)	0,35± 0,05	0,72± 0,08	1,60± 0,16	0,92± 0,07	1,70± 0,15	2,10± 0,17	1,70± 0,15
Толщина лишайникового покрова (см)	4,4± 0,42	–	–	–	–	–	–

Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки мшистые, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Таблица 3.2 — Средние значения (±стандартная ошибка) абиотических показателей в сосновых лесах различных типов в Белорусском Поозерье

Переменная среды	Слиш	Свер	Сбр	Сзм	Счерл	Счерб	Сбаг
pH	4,63± 0,01	4,66± 0,01	6,31± 0,09	5,56± 0,27	5,84± 0,29	3,80± 1,08	3,46± 0,08
Влажность гумусового слоя (%)	5,3± 0,63	8,87± 0,13	8,04± 0,86	9,12± 1,52	12,0± 1,02	13,99± 1,86	65,12± 4,56
Толщина гумусового слоя (см)	0,82± 0,08	2,38± 0,13	2,90± 0,23	1,95± 0,24	2,19± 0,11	1,94± 0,17	–
Тип почвы	песчаная	песчаная	песчаная	дерново-подзолистая	дерново-подзолистая	торфяная	торфяная

Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки зеленомошные, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Рисунок 3.2 — **Сосняк лишайниковый**
(окр. д. Щитовка, Сенненский р-н, Витебская обл.)

Рисунок 3.3 — **Сосняк вересковый**
(окр. д. Щитовка, Сенненский р-н, Витебская обл.)

Произрастают на песчаных, сухих (влажность гумусового слоя 8,87±0,13%) по сравнению с другими сосняками и кислых (pH 4,66±0,01) почвах. Гумусовый слой (2,38±0,13 см) более выражен сравнительно с сосняками лишайниковыми (таблица 3.2).

Сосняки брусничные (рисунок 3.4). Травяно-кустарничковый ярус относительно невысокий (8,61±0,63 см). В нем наряду с *Vacciniumvitis-idaea* отмечены *Vaccinium myrtillus* и *Calluna vulgaris.* Среди трав встречались *Calamagro stisepigeios, Festuca ovina, Convallaria majalis.* Моховый ярус развит хорошо (проективное покрытие 96,12±3,22%) по сравнению с лишайниковыми и вересковыми сосняками и включает мхи *Pleurozium schreberi, Dicranum scopatium, Hylocomium splendens* (таблица 3.1). Произрастают преимущественно на песчаных, сухих (влажность гумусового слоя 8,04±0,86%) по сравнению с другими сосняками, но наименее кислых (pH 6,31±0,09) почвах. Гумусовый слой (2,38±0,13 см) более выражен сравнительно с сосняками лишайниковыми (таблица 3.2).

Рисунок 3.4 — **Сосняк брусничный**
(окр. д. Махирово, Полоцкий р-н, Витебская обл.)

Сосняки мшистые (рисунок 3.5). Отличаются наибольшей высотой древостоя (22,40±1,87 м) и слабо выраженным травяно-кустарничковым ярусом (проективное покрытие составило 1,60±0,63%). Наиболее характерные растения яруса — *Vacciniumvitis-idaea, V. myrtillus, Calluna vulgaris,*

Melampyrum pratense и *Convallaria majalis*. Моховый ярус с наибольшим проективным покрытием (98,60±1,64%) в ряду сосняков составляли *Dicranum polysetum, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi* и *Ptilium crista-castrensis.* Произрастают преимущественно на дерново-подзолистых, менее сухих (влажность гумусового слоя 9,12±1,52%) по сравнению с другими сосняками, а также менее кислых (pH 5,56±0,27) почвах (таблица 3.2).

Рисунок 3.5 — **Сосняк мшистый**
(окр. д. Иказнь, Браславский р-н, Витебская обл.)

Сосняки черничные (рисунок 3.6, 3.7). Характеризуются значительной высотой древостоя (20,10±1,09 м) и высоким покрытием кустарничкового яруса (61,10±6,11%), в котором кроме черники отмечен *Vaccinium vitis-idaea*. Травы представлены *Festucaovina, Calamagros tisepigeios, Melampyrum pratense*.

Моховый ярус, проективное покрытие которого составило 90,80±1,25%, представлен *Dicranum polysetum, D. scoparium, Pleurozium schreberi* (таблица 2.6). Произрастают преимущественно на дерново-подзолистых, более влажных (влажность гумусового слоя 12,0±1,02%) по сравнению с другими сосняками и менее кислых (pH 5,84±0,29) почвах (таблица 2.7).

Рисунок 3.6 — **Сосняк черничный на минеральной почве (окр. д. Волковщина, Миорский р-н, Витебская обл.)**

Рисунок 3.7 — **Сосняк черничный на торфяно-болотной почве (окр. д. Каменполье, Миорский р-н, Витебская обл.)**

Сосняки багульниковые (рисунок 3.8). Расположены на заболоченных участках, примыкающих к верховым болотам. Характеризуются незначительной высотой древостоя (10,10±0,43 м) и сравнительно невысоким проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса (43,33±1,95%), в котором преобладают *Ledum palustre* и *Eriophorum vaginatum*. Имеет наибольшую высоту по сравнению с другими сосняками (85,50±4,32 см). Моховый ярус хорошо развит (проективное покрытие 97,10±0,23%) и представлен видами рода *Sphagnum* и иногда *Polytrichum* (таблица 3.1). Произрастают на наиболее увлажненных (влажность мохового очеса 65,12±4,56%) по сравнению с другими сосняками, торфяных и наиболее кислых (pH 3,46±0,08) почвах (таблица 3.2).

Рисунок 3.8 — **Сосняк багульниковый (окр. д. Придвинье, Витебский р-н, Витебская обл.)**

Перед выполнением статистического анализа данные были проверены на соответствие закону нормального распределения с использованием теста Шапиро — Уилка. Если данные соответствовали этому закону, для оценки различий между выборками использовался дисперсионный анализ (ANOVA) и апостериорный тест Тьюки, в противном случае — непараметрический критерий Краскела — Уоллиса и апостериорный тест Дана [15].

Для оценки альфа-разнообразия применены индексы Шеннона (H’), Симпсона (D), Пиелу (J'). Дополнительно были рассчитаны значения непараметрических эстиматоров видового богатства Chao2 и Bootstrap, позволяющих проводить оценку ожидаемого числа видов [14].

Бета-разнообразие ассамблей жужелиц исследовано с помощью непараметрического теста ANOSIM (analysis of similarity), выявляющего сходства или различия видового состава. Визуализация различий выполнена с применением метода ординации — неметрического многомерного шкалирования (non-metric multidimensional scaling, NMDS) на основе меры расстояния Брея — Кёртиса. Для выявления видов, которые вносят наибольший вклад в гетерогенность ассамблей жужелиц различных местообитаний, использован SIMPER (similarity of percentage) тест, основанный на доле (в %) видов в выборках, с использованием индекса Брея — Кёртиса [15]. Степень биотопической приуроченности вида к определенному типу соснового леса выявлялась с помощью статистической процедуры Ind Val (Indicator Value), основанной на относительном обилии [16].

Для оценки влияния измеренных показателей среды на показатели разнообразия применен регрессионный анализ (обобщенная модель множественной регрессии Generalized Linear Models — GLM) с распределением Пуассона (Poisson distribution). Так как значения большинства переменных среды в лесах не различались значимо, они анализировались совместно. Перед анализом переменные, выраженные в процентах, были подвержены преобразованию (arcsine). В целях избегания мультиколлинеарности объясняющих переменных был рассчитан фактор инфляции дисперсии (variation inflation factors — VIF), который позволил установить те из них, которые обладают высокой взаимной корреляцией. В случае VIF>5 переменные исключены из анализа [16].

Модель, наилучшим образом описывающую выявленные зависимости, выбирали методом пошагового исключения переменных, основываясь на значении информационного критерия Акаике (Akaike information criterion — AIC). Оценка качества модели производилась с помощью коэффициента детерминации (R2). Кроме того, была выполнена проверка на избыточную дисперсию (over dispersion), которая может исказить ход анализа. Если таковая была обнаружена, стандартная ошибка корректировалась выбором распределения квази-Пуассона (quasi-Poisson) и расчетом псевдокоэффициента детерминации (pseudo R2). Анализы выполнены с использованием статистической среды R 3.4.2 (пакеты car и vegan) [17], пакетов анализа PAST 3.0 [13].

3.2 Альфа-разнообразие ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов

Сосняки лишайниковые. Всего в сосняках лишайниковых выявлено 20 видов жужелиц. Прогностическая оценка видового богатства с помощью эстиматоров Chao 2 и Bootstrap продемонстрировала высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов. В частности, выявлено 64,5% (согласно Chao 2) и 83,2% (согласно Bootstrap) от потенциально возможного числа видов (таблица 3.3). Среднее число видов по выборкам не высоко и составило 4,8±0,66. Кривая полноты выборки имеет вид асимптоты, что указывает на достаточность выборочных усилий при отборе материала.

Динамическая плотность жужелиц в сосняках лишайниковых минимальная и составила 0,03±0,001 экз./лов. сут., а среднее число особей по выборочным совокупностям 8,8 (таблица 3.3). Значения индексов, характеризующих α-разнообразие ассамблей жужелиц сосняков лишайниковых, описывают его в целом как достаточно высокое. Среднее значение разнообразия, выраженного показателем Шеннона, составило H’ = 2,543±1,14. Концентрация доминирования (D = 0,102±0,05) также была не высока, тогда как выровненность видов по обилию имела высокие показатели (J' = 0,849±0,01), что обусловлено присутствием значительного числа видов с высоким относительным обилием. Доминантами были такие виды, как *Carabus arvensis* (17,3%), *Calathus erratus* (14,67%), *Carabus hortensis* (12,0%), *Calathus micropterus* (10,67%), *Harpalus autumnalis* и *Harpalus rufipes* (по 9,33%), *Poecilus cupreus* (5,33%). К субдоминантам относились *Notiophilus aquaticus, Poecilus versicolor* и *Pterostichus nigrita* (2,67%). Доля остальных видов составила менее 2% (таблица 3.4).

Сосняки мшистые. Всего в сосняках зеленомошных выявлен 41 вид жужелиц. Прогностическая оценка видового богатства с помощью эстиматоров Chao 2 и Bootstrap продемонстрировала высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов. В частности, выявлено 62,9% (согласно Chao 2) и 75,33% (согласно Bootstrap) от потенциально возможного числа видов (таблица 3.3). Среднее число видов по выборкам достаточно высоко и составило 10,6±0,99.

Динамическая плотность жужелиц в сосняках зеленомошных 0,34 экз./лов. сут., а среднее число особей по выборочным совокупностям 64,0±8,03. Значения индексов, устанавливающих α-разнообразие ассамблей жужелиц сосняков лишайниковых, характеризуют его в целом как высокое. Среднее значение разнообразия, выраженного показателем Шеннона, составило H’ = 2,350±0,14. Концентрация доминирования (D = 0,172±0,05) также была не высока, тогда как выравненность видов по обилию имела достаточно высокие показатели (J' = 0,633±0,03), что обусловлено присутствием значительного числа видов с высоким относительным обилием.

Эудоминантом здесь отмечен *Carabus arvensis* (36,48%), доминантами были такие виды, как *Pterostichus oblongopunctatus* (11,02%), *Calathus micropterus* (9,14%), *Pterostichus niger* (6,41%), *Carabus violaceus* (6,02%), *Carabus hortensis* (5,78%), *Amara brunnea* (4,77%), *Calathus erratus* (3,67%). Доля остальных видов составила менее 2% (таблица 3.4).

Сосняки вересковые. Всего в сосняках вересковых выявлено 46 видов жужелиц, что является максимальным среди всех типов исследуемых лесов. Прогностическая оценка видового богатства с помощью эстиматоров Chao 2 и Bootstrap продемонстрировала высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов. В частности, выявлено 63,7% (согласно Chao 2) и 78,98% (согласно Bootstrap) от потенциально возможного числа видов (таблица 3.3). Среднее число видов по выборкам, максимальное для исследуемых сосняков, составило 15,21±0,75.

Динамическая плотность жужелиц в сосняках вересковых самая высокая — 0,527±0,014 экз./лов. сут., а среднее число особей по выборочным совокупностям — 100,92±11,66.

Таблица 3.3 — Показатели видового богатства, численности и разнообразия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье

Показатель	Биотоп						
	Слиш	Свер	Сбр	Сзм	Счерл	Счерб	Сбаг
1	2	3	4	5	6	7	8
Число выявленных видов, S (obs)	20	46	38	41	40	14	19
Среднее число видов по выборкам, S (mean)	4,8	15,21	10,25	10,6	10,25	8,2	8,4
Стандартная ошибка (SE)	0,66	0,75	0,86	0,99	0,62	0,73	1,32
Прогнозируемое число видов по Chao 2	31	72	47	67	45	17	31
Прогнозируемое число видов по Bootstrap	24	59	43	55	43	16	24
Среднее число особей в выборках, (N)	8,80	100,92	67,00	64,00	92,75	59,40	107,60
Стандартная ошибка (SE)	1,65	11,66	7,24	8,03	16,20	6,82	14,19
Индекс доминирования Симпсона, (D)	0,102	0,124	0,159	0,172	0,150	0,326	0,599
Стандартная ошибка (SE)	0,05	0,02	0,02	0,05	0,01	0,02	0,03

Продолжение табл. 3.3

1	2	3	4	5	6	7	8
Индекс разнообразия Шеннона, (H ’)	2,543	2,511	2,253	2,350	2,225	1,515	1,033
Стандартная ошибка (SE)	0,14	0,08	0,08	0,14	0,06	0,07	0,09
Индекс выровненности Пиелу, (J')	0,849	0,656	0,619	0,633	0,603	0,574	0,351
Стандартная ошибка (SE)	0,01	0,03	0,02	0,03	0,01	0,03	0,06
Динамическая плотность (экз./лов.сут)	0,03	0,52	0,28	0,34	0,46	0,11	0,59
Стандартная ошибка (SE)	0,001	0,01	0,02	0,01	0,02	0,03	0,01

Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки мшистые, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Таблица 3.4 — Видовой состав и относительное обилие (%) жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье

Вид	Биотоп						
	Слиш	Свер	Сбр	Сзм	Счерл	Счерб	Сбаг
1	2	3	4	5	6	7	8
Cicindela hybrida Linnaeus, 1758	0	0	0,07	0	0	0	0
Cylindera germanica Linnaeus, 1758	0	0	0	0	0,05	0	0
Carabus violaceus Linnaeus, 1758	0	7,22	4,78	6,02	4,91	0	0
C. glabratus Paykull, 1790	0	0,27	0,22	0,16	1,51	0	0,37
C. coriaceus Linnaeus, 1758	1,33	0,07	2,99	1,95	0,38	0	0
C. convexus Fabricius, 1779	0	0,07	0,07	0,08	0,27	0	0
Carabus hortensis Linnaeus, 1758	12,00	2,57	6,64	5,78	17,09	27,27	0,19
Carabus granulatus Linnaeus, 1758	1,33	0,41	0,07	0,16	0,16	3,37	1,67
Carabus cancellatus Illiger, 1798	0	0	0,07	0	0,11	0	0
Carabus arvensis Herbst, 1784	17,33	21,61	29,63	36,48	21,35	0	0
Carabus menetriesi Hummel, 1827	0	0	0	0	0	0	0,19
Cychris caraboides Linnaeus, 1758	0	1,35	4,78	1,56	3,99	6,06	0,93
Leistus terminatus (Hellwik, 1793)	0	0	0	0	0	2,02	0

Продолжение табл. 3.4

1	2	3	4	5	6	7	8
Leistus ferrugineus Linnaeus, 1758	0	0,27	–	0,31	0,16	0	0
Notiophilus palustris (Duftschmid, 1812)	0	0,07	0,30	0,23	0,22	1,01	0
Notiophilus germinyi Fauvel, 1863	0	0	0	0	0,05	0	0
Notiophilus biguttatus (Fabricius, 1779)	0	0	0	0,08	0	0	0
Notiophilus aquaticus Linnaeus, 1758	2,67	0,07	0,15	0,23	0,16	0	0
Miscodera arctica (Paykull, 1798)	0	0,20	0	0,08	0	0	0
Poecilus cupreus Linnaeus, 1758	5,33	0,47	0,22	0,31	0,16	0	3,53
Poecilus lepidus Leske, 1785	0	5,20	0,52	0,63	0,11	0	0
Poecilus versicolor (Sturm, 1824)	2,67	4,05	1,87	1,88	1,24	0	1,48
Pterostichus quadrifoveolatus Letzner, 1852	0	0,07	0,15	0	0	0	0
Pterostichus oblongopunctatus (Fabricius, 1787)	0	9,18	7,91	11,02	6,42	1,35	0
Pterostichus niger (Schaller, 1783)	1,33	8,10	11,64	6,41	16,66	49,16	1,30
Pterostichus melanarius (Illiger, 1798)	1,33	0,20	0,30	0,39	0,32	0,34	0,19
Pterostichus aethiops (Panzer, 1797)	1,33	3,85	0,97	4,61	1,62	0	0
Pterostichus anthracinus (Illiger, 1798)	0	0	0	0,08	0,05	0	0
Pterostichus nigrita (Paykull, 1790)	2,67	0,41	0,30	0,39	0,22	0	0,37
Pterostichus rhaeticus Heer, 1837	1,33	0,07	0,22	0,23	0,32	6,40	6,31
Pterostichus diligens (Sturm, 1824)	0	0	0,07	0	0,05	0,34	5,57
Pterostichus minor (Gyllenhal, 1827)	0	0,07	0	0	0,05	0,67	0
Pterostichus strenuus (Panzer, 1797)	0	0,14	0,07	0	0,32	0	0
Asaphidion flavipes Linnaeus, 1758	1,33	0	0	0	0,11	0	0
Calathus micropterus (Duftschmid, 1812)	10,67	5,87	19,85	9,14	19,62	0,34	0

Продолжение табл. 3.4

1	2	3	4	5	6	7	8
Calathus melanocephalus (Linnaeus, 1758)	0	0,14	0,15	0	0,05	0	0
Calathus erratus (Sahlberg, 1827)	14,67	21,40	4,03	3,67	0,43	0	0
Amara communis (Panzer, 1797)	0	0,34	0	0,08	0,27	0	0,19
Amara convexior Stephens, 1828	1,33	0	0	0	0	0	0
Amara aenea (Degeer, 1774)	0	0,27	0	0	0	0	0
Amara nitida Sturm, 1825	0	0	0	0,08	0	0	0
Amara plebeja (Gyllenhal, 1810)	0	0	0	0,08	0	0	0,19
Amara fulva (Degeer, 1774)	0	0	0	0,08	0	0	0
Amara similata (Gyllenhal, 1810)	0	0,20	0,22	0,23	0	0	0
Amara brunnea (Gyllenhal, 1810)	0	2,09	0,15	4,77	0,65	0	0
Amara curta Dejean, 1828	0	0,07	0	0	0	0	0
Amara tibialis (Paykull, 1798)	0	0,07	0,07	0,08	0	0	0
Bembidion lampros (Herbst, 1784)	1,33	0,07	0	0	0	0	0,19
Bembidion pygmaeum (Fabricius, 1792)	0	0	0	0	0	0	0,19
Agonum ericeti (Panzer, 1809)	0	0	0	0	0	1,35	76,81
Agonum fuliginosum (Panzer, 1809)	0	0	0	0	0	0	0,19
Agonum marginatum (Linnaeus, 1758)	0	0,07	0	0	0	0	0
Harpalus luteicornis (Duftschmid, 1812)	1,33	0	0,07	0	0	0	0
Harpalus solitaris Dejean, 1829	0	0,07	0	0	0	0	0
Harpalus autumnalis (Duftschmid, 1812)	9,33	0	0	0	0	0	0
Harpalus rufipes (Degeer, 1774)	9,33	0,74	0,07	0,31	0,16	0	0
Harpalus signaticornis (Duftschmid, 1812)	0	0	0	0,08	0	0	0
Harpalus laevipes Zetterstedt, 1828	0	0,20	0	0,47	0,11	0	0
Harpalus latus (Linnaeus, 1758)	0	0,27	0,15	0,23	0,16	0	0
Harpalus xanthopus winkleri Schauberger, 1923	0	0,07	0	0	0	0	0

Продолжение табл. 3.4

1	2	3	4	5	6	7	8
Harpalus tardus (Panzer, 1797)	0	0,27	0	0,08	0	0	0
Harpalus progrediens Schauberger, 1922	0	0	0	0,08	0	0	0
Harpalus distinquendus (Duftschmid, 1812)	0	0,07	0	0	0	0	0
Bradycellus caucasicus (Chaud, 1846)	0	0,07	0	0	0	0	0
Cymindis vaporariorum (Linnaeus, 1758)	0	0,27	0	0,31	0	0	0
Synuchus vivalis (Illiger, 1798)	0	1,28	0,82	0	0,27	0	0
Loricera pilicornis (Fabricius, 1775)	0	0	0,07	1,09	0,11	0	0,19
Platynus assimilis (Paykull, 1790)	0	0	0	0	0,05	0	0
Badister lacertosus Sturm, 1815	0	0	0,07	0,08	0	0,34	0
Epaphius secalis (Paykull, 1790)	0	0	0,15	0	0,05	0	0
Nebria brevicollis (Fabricius, 1792)	0	0	0,07	0	0	0	0
Oxypselaphus obscurus (Herbst, 1784)	0	0,14	0	0	0	0	0

Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки мшистые, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Значения индексов, характеризующих α-разнообразие ассамблей жужелиц сосняков вересковых, описывают его в целом как высокое. Среднее значение разнообразия, выраженного показателем Шеннона, составило H ’ = 2,511±0,08. Концентрация доминирования (D = 0,124±0,02) была не высока, тогда как выровненность видов по обилию имела достаточно высокие показатели (J' = 0,656±0,03), что обусловлено присутствием значительного числа видов с высоким относительным обилием. Эудоминантами здесь отмечены *Carabus arvensis* (21,61%) и *Calathus erratus* (21,40%), доминантами были такие виды, как *Pterostichus oblongopunctatus* (9,18%), *Pterostichus niger* (8,10%), *Carabus violaceus* (7,22%), *Calathus micropterus* (5,87%), *Poecilus lepidus* (5,20%), *Poecilus versicolor (*4,05%), *Pterostichus aethiops* (3,85%), *Carabus hortensis* (2,57%), *Amara brunnea* (2,09%). Доля остальных видов составила менее 2% (таблица 3.4).

Сосняки брусничные. Всего в сосняках брусничных выявлено 38 видов жужелиц. Прогностическая оценка с помощью эстиматоров Chao 2

и Bootstrap подтверждает высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов. В частности, выявлено 80,9% (согласно Chao 2) и 89,83% (согласно Bootstrap) от потенциально возможного числа видов (таблица 3.3). Среднее число видов по выборкам для исследуемых сосняков составило 10,25±0,86.

Динамическая плотность жужелиц в сосняках брусничных средняя — 0,28±0,019 экз. / лов. сут., а среднее число особей по выборочным совокупностям — 67,0±7,24. Значения индексов, характеризующих α-разнообразие ассамблей жужелиц сосняков брусничных, описывают его в целом как высокое. Среднее значение разнообразия, выраженного показателем Шеннона, составило H’ = 2,253±0,08.

Концентрация доминирования (D = 0,159±0,02) была не высока, выровненность видов по обилию достаточно высока (J' = 0,619±0,02), что обусловлено присутствием значительного числа видов с высоким относительным обилием. Эудоминантом здесь был *Carabus arvensis* (29,63%), доминантами такие виды, как *Calathus micropterus* (19,85%), *Pterostichus niger* (11,64%), *Pterostichus oblongopunctatus* (7,91%), *Carabus hortensis* (6,64%), *Carabus violaceus* и *Cychris caraboides* по (4,78%), *Calathus erratus* (4,03%), *Carabus coriaceus* (2,99%). Доля остальных видов составила менее 2% (таблица 3.4).

Сосняки черничные на минеральных почвах. Всего в сосняках черничных выявлено 40 видов жужелиц. Прогностическая оценка с помощью эстиматоров Chao 2 и Bootstrap подтверждает высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов. В частности, выявлено 88,9% (согласно Chao 2) и 92,3% (согласно Bootstrap) от потенциально возможного числа видов (таблица 3.3). Среднее число видов по выборкам для сосняков черничных сходно с брусничными и составило 10,25±0,62.

Динамическая плотность жужелиц в сосняках черничных относительно других типов леса высокая — 0,46 экз./лов. сут., как и среднее число особей по выборочным совокупностям — 92,75±16,20. Значения индексов, характеризующих α-разнообразие ассамблей жужелиц сосняков черничных, характеризуют его в целом как высокое. Среднее значение разнообразия, выраженного показателем Шеннона, составило H’ = 2,225±0,06. Концентрация доминирования (D = 0,150±0,01) была не высока, выровненность видов по обилию также достаточно высока (J' = 0,602±0,01), что обусловлено присутствием значительного числа видов с высоким относительным обилием. Эудоминант здесь также *Carabus arvensis* (21,35%), доминантами были такие виды, как *Calathus micropterus* (19,62%), *Carabus hortensis* (17,09%), *Pterostichus niger* (16,66%), *Pterostichus oblongopunctatus* (6,42%), *Carabus violaceus* (4,91%), *Cychris caraboides* (3,99%). Доля остальных видов составила менее 2% (таблица 3.4).

Сосняки черничные на торфяно-болотных почвах. Всего в сосняках черничных на торфяно-болотной почвах выявлено 14 видов жужелиц,

что говорит о самом низком видовом богатстве среди исследуемых типов сосновых лесов. Прогностическая оценка с помощью эстиматоров Chao 2 и Bootstrap подтверждает высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов. В частности, выявлено 84,2% (согласно Chao 2) и 90,13% (согласно Bootstrap) от потенциально возможного числа видов (таблица 3.3). Среднее число видов по выборкам для исследуемых сосняков невысокое и составило 8,2±0,73.

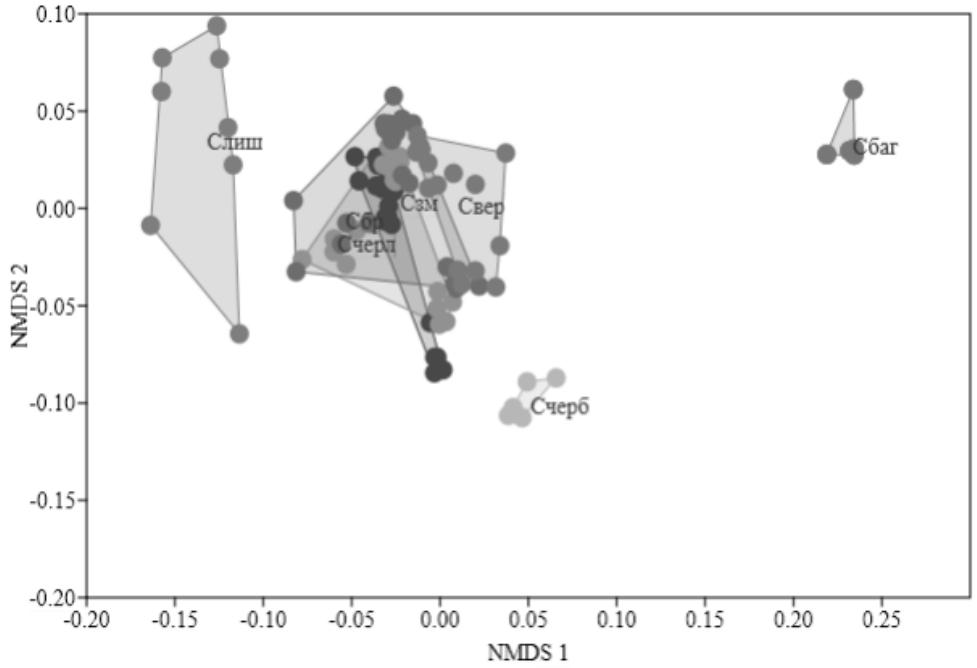
Динамическая плотность жужелиц в сосняках черничных на торфяно-болотной почве невысокая — 0,11±0,03 экз./лов. сут., а среднее число особей по выборочным совокупностям — 59,40±6,82. Значения индексов, характеризующих α-разнообразие ассамблей жужелиц сосняков данного типа, характеризуют его в целом как невысокое. Среднее значение разнообразия, выраженного показателем Шеннона, составило H ’ = 1,515±0,07. Концентрация доминирования (D = 0,326±0,02) была выше, чем в других типах леса, а выровненность видов по обилию (J' = 0,574±0,03) ниже, что обусловлено уменьшением числа видов с высоким относительным обилием. Эудоминантами здесь отмечены *Pterostichus niger* (49,16%), *Carabus hortensis* (27,27%), доминантами были такие виды, как *Pterostichus rhaeticus* (6,40%), *Cychris caraboides* (6,06%), *Carabus granulatus* (3,37%), *Leistus terminatus* (2,02%). Доля остальных видов составила менее 2% (таблица 3.4).

Сосняки багульниковые. Всего в сосняках багульниковых выявлено 19 видов жужелиц, что говорит о низком видовом богатстве. Прогностическая оценка с помощью эстиматоров Chao 2 и Bootstrap подтверждает высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов. В частности, выявлено 62,9% (согласно Chao 2) и 78,4% (согласно Bootstrap) от потенциально возможного числа видов (таблица 3.3). Среднее число видов по выборкам для исследуемых сосняков составило 8,4±1,32.

Динамическая плотность жужелиц в сосняках багульниковых на торфяно-болотной почве невысокая — 0,99±0,01 экз./лов. сут., а среднее число особей по выборочным совокупностям самое высокое — 107,60±14,19. Значения индексов, характеризующих α-разнообразие ассамблей жужелиц сосняков данного типа, описывают его в целом как невысокое. Среднее значение разнообразия, выраженного показателем Шеннона, составило H ’ = 1,033±0,09. Концентрация доминирования (D = 0,599±0,03) была самой высокой, выровненность видов по обилию самая низкая (J' = 0,351±0,06), что связано с присутствием одного вида с очень высоким относительным обилием. Эудоминантом здесь является *Agonum ericeti* (76,81%), доминантами были такие виды, как *Pterostichus rhaeticus* (6,31%), *Pterostichus diligens* (5,57%), *Poecilus cupreus* (3,53%). Доля остальных видов составила менее 2% (таблица 3.4).

3.3 Бета-разнообразие ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье

Анализ β-разнообразия выполнен с помощью многомерного неметрического шкалирования (NMDS). Он продемонстрировал наибольшие различия видового состава ассамблей жужелиц крайних в экологическом ряду местообитаний, таких как наименее увлажненные сосняки лишайниковые на песчаных почвах, сосняки черничные и багульниковые с обильным увлажнением на торфяно-болотных почвах. Отдельную группу сформировали сосняки брусничные и черничные, наиболее сходные по видовому составу жужелиц, сосняки зеленомошные, а также сосняки вересковые, которые, в свою очередь, больше всего отличались от первых двух местообитаний данной группы (рисунок 3.9).



Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки мшистые, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Рисунок 3.9 — **Ординационная диаграмма (NMDS) дифференциации видового состава жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье**

Тест ANOSIM подтвердил результаты ординации и выявил достоверные отличия (R=0,54, p=0,0001) видового состава ассамблей жужелиц исследуемых сосновых лесов. Попарные сравнения, выполненные в ходе

теста, также продемонстрировали наибольшие различия ($p<0,05$) ассамблей жужелиц, крайних в экологическом ряду местообитаний (сосняков лишайниковых, а также заболоченных черничных и багульниковых), и не выявили значимых ($p>0,05$) различий между сосняками брусничными, черничными и зеленомошными, а также между сосняками вересковыми и мшистыми (таблица 3.5).

Таблица 3.5 — Результаты попарных сравнений (p-уровень) видового состава жужелиц Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье, полученные при выполнении теста ANOSIM

	Биотопы					
Биотопы	Счерб	Сбр	Сзм	Свер	Слиш	Сбаг
Счерл	**0,002**	1	0,186	**0,002**	**0,002**	**0,001**
Счерб		**0,002**	**0,002**	**0,002**	**0,021**	**0,002**
Сбр			1	**0,006**	**0,002**	**0,002**
Сзм				0,101	**0,002**	**0,002**
Свер					**0,002**	**0,001**
Слиш						**0,002**

Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки мшистые, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Для выявления видов, наиболее приуроченных к определенному типу леса, в ряду исследованных сосновых лесов использован индекс индикаторной значимости (IndVal). Он показал, что к соснякам лишайниковым наиболее приурочены *Calathus erratus* (IndVal=0,81, p=0,001) и *Poecilus versicolor* (IndVal=0,55, p=0,001), к соснякам багульниковым — *Agonum ericeti* (IndVal=0,95, p=0,001), *Pterostichus rhaeticus* (IndVal=0,85, p=0,001), *Pterostichus diligens* (IndVal=0,84, p=0,001), *Carabus granulatus* (IndVal=0,64, p=0,001) (таблица 3.6).

Таблица 3.6 — Показатели индексов экологической значимости (Indicator Value) для жужелиц (Coleoptera, Carabidae), зарегистрированных в различных типах сосновых лесов в Белорусском Поозерье

Виды	Биотопы	Индекс IndVal	p-уровень
1	2	3	4
Calathus erratus	Слиш	0,81	0,001
Poecilus versicolor	Слиш	0,55	0,001
Agonum ericeti	Сбаг	0,958	0,001
Pterostichus rhaeticus	Сбаг	0,856	0,001
Pterostichus diligens	Сбаг	0,840	0,001
Carabus granulatus	Сбаг	0,640	0,001
Carabus hortensis	Счер	0,467	0,002
Carabus glabratus	Счер	0,366	0,011

Продолжение табл. 3.6

1	2	3	4
Loricera pilicornis	Сзм	0,346	0,013
Poecilus lepidus	Свер+Сбаг	0,587	0,001
Amara brunnea	Свер+Сзм	0,400	0,005
Pterostichusa ethiops	Свер+Сзм	0,375	0,006
Calathus micropterus	Счер+Сбр	0,724	0,001
Cychris caraboides	Счер+Сбр	0,385	0,007
Carabus coriaceus	Сзм+Сбр	0,491	0,001
Pterostichus niger	Свер+Счер+Сбр	0,322	0,031
Carabus arvensis	Свер+Счер+Сзм+Сбр	0,672	0,001
Pterostichus oblongopunctatus	Свер+Счер+Сзм+Сбр	0,442	0,001
Carabus violaceus	Свер+Счер+Сзм+Сбр	0,308	0,042

Примечание. Слиш — сосняк лишайниковый, Свер — сосняк вересковый, Сбр — сосняк брусничный, Сзм — сосняк мшистый, Счер — сосняк черничный, Сбаг — сосняк багульниковый.

Такие виды, как *Carabus hortensis* (IndVal=0,46, p=0,002) и *Carabus glabratus* (IndVal=0,36, p=0,011), были более ассоциированы с сосняками черничными, а *Loricera pilicornis* (IndVal=0,34, p=0,013) — с сосняками мшистыми, однако значения индексов были меньше 0,5, что указывает на их меньшую индикаторную значимость. Большинство других видов продемонстрировали связи с двумя и более типами лесов, что подчеркивает их более широкую биотопическую пластичность (таблица 3.6).

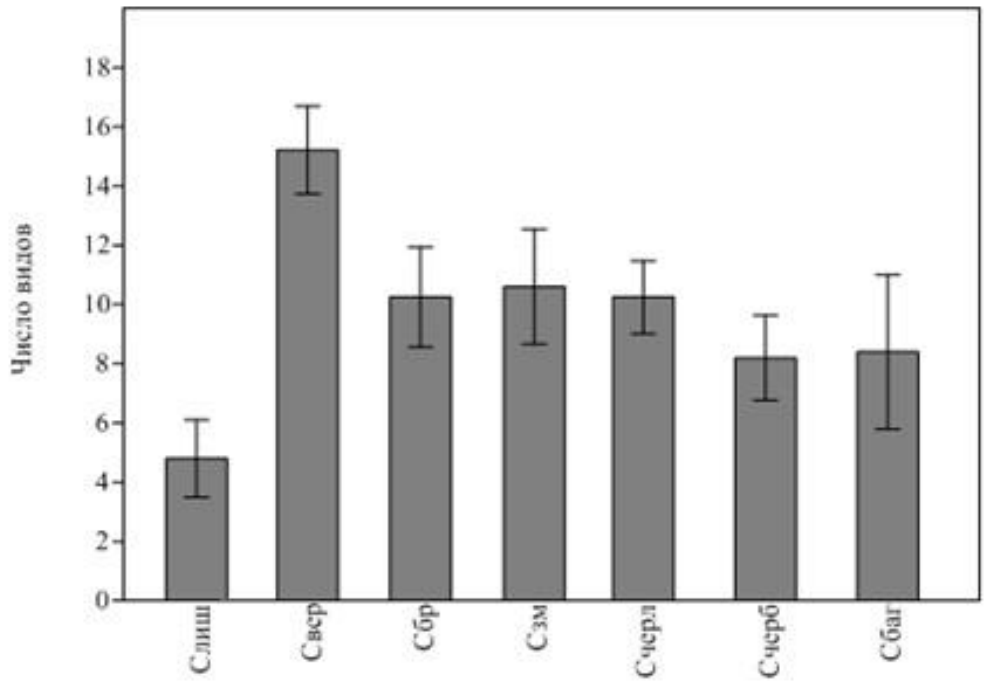
3.4 Общая характеристика разнообразия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов различных типов в Белорусском Поозерье

Видовое богатство жужелиц в различных типах сосновых лесов составило от 14 до 46 видов. Прогностическая оценка видового богатства с использованием эстиматоров Chao 2 и Bootstrap показала высокое соотношение ожидаемого и наблюдаемого числа видов (61,3–88,9%). Среднее число видов в исследуемых местообитаниях значимо различалось (ANOVA, F=9,93, p=0,001) (рисунок 3.10).

Максимальным видовым богатством характеризовались сосняки вересковые (46 видов), минимальным — заболоченные сосняки черничные (14 видов) и багульниковые (19 видов). Промежуточное положение занимали сосняки зеленомошные, брусничные и черничные на минеральных почвах (от 38 до 41 вида).

Среднее число особей жужелиц в выборках, полученных в лесах различных типов, значимо различалось (χ^2=37,31, p=0,001). Максимальными показателями характеризовались сосняки вересковые (100,92±11,66) и багульниковые (107,60±14,19), минимальными — сосняки лишайниковые

(8,8±1,65) (рисунок 3.11). Динамическая плотность варьировала в пределах 0,03–0,59 экз./лов. сут. Ее наибольшие значения выявлены в сосняке багульниковом, наименьшие — в сосняке лишайниковом.



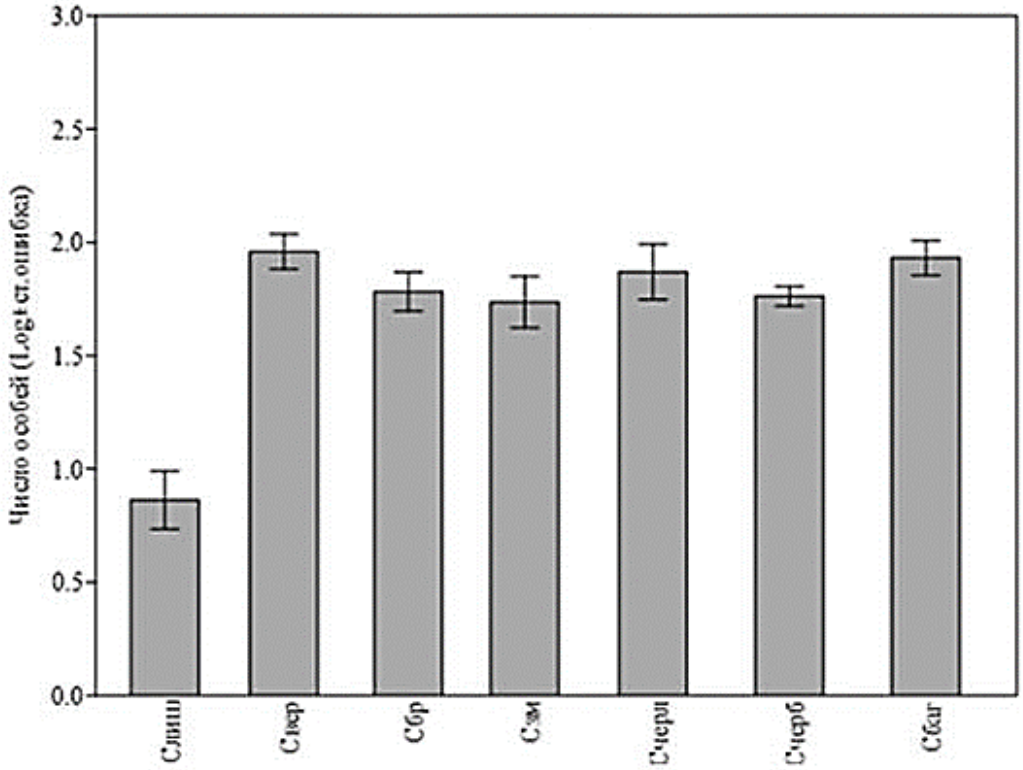
Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки мшистые, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Рисунок 3.10 — **Соотношение видового богатства в ассамблеях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов в Белорусском Поозерье**

Все рассчитанные показатели α-разнообразия для ассамблей жужелиц сосновых лесов, такие как H' (χ^2=24,41, p=0,0003), D (χ^2=20,52, p=0,002) и J' (χ^2=34,37, p=0,0005), имели значимые различия. Индекс Шеннона, характеризующий видовое разнообразие, отличался наиболее высоким средним значением в сосняках лишайниковых (H'=2,543±0,14) и вересковых (H'=2,511±0,08), самым низким — в сосняках багульниковых (H'=1,033±0,09). Сосняки брусничные (H'=2,553±0,08), зеленомошные (H'=2,350±0,14) и черничные на минеральных почвах (H'=2,255±0,06) характеризовались промежуточными и достаточно сходными показателями разнообразия.

Индекс концентрация доминирования Симпсона во всех исследуемых типах сосновых лесов, за исключением сосняков черничных на болотных почвах (D=0,326±0,02) и багульниковых (D=0,599±0,03), имел невысокие значения (D=0,102–0,172), что указывает на достаточно широкий спектр видов с высоким относительным обилием. Только в сосняках

багульниковых, где 75,95% всех выявленных особей приходится на долю стенобионта верховых болот *Agonum ericeti,* концентрация доминирования оказалась высокой (D=0,599±0,03). Сходный тренд продемонстрировал индекс выровненности, который имел наименьшие значения в сосняках багульниковых (J'=0,351±0,06), наибольшие (J'=0,849±0,01) в сосняках на минеральных почвах. Остальные местообитания характеризовались также достаточно высокой выровненностью видов по обилию (J'=0,574–0,656). Наименьшим числом доминирующих видов отличались сосняки багульниковые, где на долю трех видов-доминантов (*Agonum ericeti, Pterostichus diligens, P. rhaeticus*) приходилось 88,74% всех зарегистрированных особей. Тогда как в сосняках лишайниковых группа доминантов включала 7 видов. В остальных местообитаниях выявлено от 4 до 6 доминирующих видов. В их числе 2 (*Carabus arvensis, Calathus micropterus)*, отмеченные во всех сосняках на минеральных почвах, 1 (*Pterostichus niger*) кроме лишайникового и багульникового. Только в сосняке багульниковом высоким относительным обилием отличался *Agonum ericeti* (76,81%).



Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Сзм — сосняки мшистые, Свер — сосняки вересковые, Сбр — сосняки брусничные, Счерл — сосняки черничные на минеральной почве, Счерб — сосняки черничные на торфяно-болотной почве, Сбаг — сосняки багульниковые.

Рисунок 3.11 — **Соотношение среднего числа особей в ассамблеях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов в Белорусском Поозерье**

Анализ β-разнообразия продемонстрировал высокие различия видового состава ассамблей жужелиц крайних в экологическом ряду местообитаний, таких как наиболее сухие сосняки лишайниковые и обильно увлажненные сосняки багульниковые. По видовому составу жужелиц от них отличались сосняки брусничные, черничные, зеленомошные, а также сосняки вересковые, которые, в свою очередь, проявили высокое сходство между собой.

Таким образом, в напочвенном ярусе сосновых лесов Белорусского Поозерья выявлено 72 вида жесткокрылых, принадлежащих семейству жужелицы. Максимальным видовым богатством характеризовались сосняки вересковые (46 видов), минимальным — заболоченные сосняки черничные (14 видов) и багульниковые (19 видов). Максимальными показателями среднего числа особей в выборках характеризовались сосняки вересковые (100,92±11,66) и багульниковые (107,60±14,19), минимальными — сосняки лишайниковые (8,8±1,65). Наибольшее разнообразие и выровненность выявлены в ассамблеях жужелиц сосняков вересковых (H'=2,511±0,08), самые низкие — в сосняках багульниковых (H'=1,033±0,09). Анализ β-разнообразия продемонстрировал высокие различия видового состава ассамблей жужелиц, таких как наиболее сухие сосняки лишайниковые и обильно увлажненные сосняки багульниковые. По видовому составу жужелиц от них отличались сосняки брусничные, черничные, мшистые, а также сосняки вересковые, которые, в свою очередь, проявили высокое сходство между собой. Число видов, приуроченных к определенному типу леса, в ряду исследованных сосняков не высоко. К соснякам определенного типа приурочено не более 2 видов. Большинство видов продемонстрировали связи с двумя и более типами лесов, что подчеркивает их более широкую биотопическую пластичность в сосновых лесах.

3.5 Оценка влияния факторов среды на показатели биоразнообразия жесткокрылых семейства Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) в напочвенном ярусе сосновых лесов различных типов

Во всех типах лесов выявлено 72 вида жужелиц, принадлежащих к 9 подсемействам, 13 трибам, 24 родам.

В сосновых лесах различных типов значимое влияние на число особей жужелиц оказали pH и толщина мохового покрова (отрицательный эффект), а также проективное покрытие кустарничков и высота деревьев (положительный эффект). Разнообразие жужелиц определялось проективным покрытием кустарничков и возрастало с его увеличением (таблица 3.7).

Таблица 3.7 — Влияние переменных среды на число особей, видовое богатство и разнообразие жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов (результаты построения обобщенных моделей множественной регрессии GLM)

Переменная среды	Коэффициент (Estimate)	Стандартная ошибка (Standard error)	Значения критериев Вальда (z) и Стьюдента (t)	p-уровень
1	2	3	4	5
Видовое богатство (R^2= 0,651)				
Свободный член (Intercept)	1,45	2,29	0,63	н.з.
Число видов растений	0,01	0,06	0,080	н.з.
Высота травяно-кустарничкового яруса (см)	-0,01	0,09	-0,08	н.з.
pH	0,37	0,53	0,73	н.з.
Проективное покрытие кустарничкового яруса (%)	-0,01	0,01	-0,64	н.з.
Количество деревьев	-0,03	0,03	-0,94	н.з.
Высота деревьев (м)	0,01	0,02	0,02	н.з.
Количество деревьев высотой 2–5 м	-0,01	0,01	-1,82	н.з.
Влажность гумусового слоя (%)	-0,02	0,03	-0,67	н.з.
Толщина мохового покрова (см)	0,01	0,02	0,11	н.з.
Число особей (R^2=0,912)				
Свободный член (Intercept)	7,03	1,84	3,81	***
Число видов растений	0,01	0,05	0,33	н.з.
Высота травяно-кустарничкового яруса (см)	0,01	0,01	1,43	н.з.
pH	-1,03	0,43	-2,39	*
Проективное покрытие кустарничкового яруса (%)	0,01	0,01	2,34	*
Количество деревьев	-0,02	0,02	-0,83	н.з.
Высота деревьев (м)	0,02	0,01	1,79	*
Количество деревьев высотой 2–5 м	-0,09	0,01	-1,22	н.з.
1	2	3	4	5
Влажность гумусового слоя (%)	0,07	0,02	0,83	н.з.
Толщина мохового покрова (см)	-0,05	0,02	-2,25	*
Видовое разнообразие (H') (R^2=0,957)				
Свободный член (Intercept)	0,27	10,27	0,02	*
Число видов растений	-0,01	0,31	-0,05	н.з.

Продолжение табл. 3.7

1	2	3	4	5
Высота травяно-кустарничкового яруса (см)	0,01	0,04	0,02	н.з.
pH	0,09	2,34	0,03	н.з.
Проективное покрытие кустарничкового яруса (%)	0,01	0,01	0,11	**
Количество деревьев	-0,04	0,13	-0,03	н.з.
Высота деревьев (м)	0,01	0,08	0,13	н.з.
Количество деревьев высотой 2–5 м	-0,03	0,04	-0,07	н.з.
Влажность гумусового слоя (%)	-0,02	0,15	-0,15	н.з.
Толщина мохового покрова (см)	0,01	0,12	0,08	н.з.

Примечание. Уровень значимости (p): *** — меньше 0,001; ** — меньше 0,01; * — меньше 0,05; н.з. — нет значимого влияния.

Как показал регрессионный анализ, увеличение pH и толщины мохового покрова в лесах приводят к снижению числа особей, тогда как их увеличение обусловлено повышением проективного покрытия кустарничков и высоты деревьев. Можно предположить, что разрастание мохового яруса затрудняет передвижение жужелиц. Кустарнички, наоборот, создают благоприятные условия для жужелиц под своим покровом на поверхности почвы, поддерживая более стабильные микроклиматические показатели. При увеличении высоты сосен, крона которых не характеризуется высокой сомкнутостью, вероятно, увеличивается инсоляция напочвенного покрова, что может влиять на температурный режим местообитаний.

3.6 Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae), отмеченных в сосновых лесах Белорусского Поозерья

В результате анализа собранного материала ниже приведен аннотированный список жужелиц, зарегистрированных в сосновых лесах региона, с указанием статуса вида в регионе, его встречаемости в сосновых лесах и других местообитаниях, согласно литературным источникам. Также приведены материалы по видам, обитающим в сосновых лесах Белорусского Поозерья, указанных в других исследованиях [1; 2; 8–11]. Эти виды отмечены знаком *. Также обозначены охраняемые виды, внесенные в Красную Книгу Республики Беларусь [5].

1. ***Cylindera (s. str.) germanica germanica*** Linnaeus, 1758. Крайне редок и локален на суходольных лугах и полях, чаще отмечается на суглинистой почве с густой травянистой растительностью (Радкевич, 1970), редок в сосняках. Нами обнаружен в сосняке черничном, Сенненский р-н, окр. д. Щитовка, 03.07.2017, 1 экз.

2. ***Cicindela (s. str.) hybrida hybrida*** Linnaeus, 1758. Обычен в различных открытых биоценозах, предпочитает преимущественно лесные просеки на песчаных почвах, песчаные дороги и поляны в сосновых лесах и посадках, карьеры, песчаные пляжи. В регионе дает 2 генерации, имаго второй генерации зимует. В сосновых лесах встречается редко только у краев леса, возле песчаных просек и полян, где обитает в массе. Повсеместен.

3. ****Cicindela (s. str.) campestris campestris*** Linnaeus, 1758. Встречается в открытых, поросших травой биоценозах, на песчаных и доломитовых карьерах, по опушкам сосновых и смешанных лесов, на тропах и по их краям на верховых болотах. Имаго зимуют. Особи второй генерации крайне малочисленны [1; 9; 11].

4. ***Cicindela (s. str.) sylvatica*** Linnaeus, 1758. Нередок в сосняках-беломошниках и верещатниках, на просеках, по песчаным дорогам и опушкам сосновых лесов. Зимует имаго. Нами в целостных массивах сосновых лесов не обнаружен, отмечен только на просеке под газопровод, Сенненский р-н, окр. д. Щитовка, 10.09.2017, 2 экз.

5. ***Nebria (s. str.) brevicollis*** (Fabricius, 1792). В Белорусском Поозерье основные находки приурочены к урбоценозам, где он входит в состав доминантов. В сосновых лесах крайне редок. Нами обнаружен в сосняке брусничном, Миорский р-н, окр. д. Волковщина (22.09.2018), 3 экз., сосняке чернично-брусничном под линией ЛЭП, Сенненский р-н, окр. д. Щитовка, (17.08.2018), 1 экз.

6. ***Leistus (s. str.) ferrugineus*** Linnaeus, 1758). Обычен на полях, в подстилке на опушках смешанных лесов, в светлых сосновых лесах. Редок на пустошах, в урбоценозах. Часто встречается в старых пнях или под корой давно упавших стволов деревьев. Имаго зимует. Обычен в сосновых лесах разного типа по всему региону (25 экз.).

7. ***L. (s. str.) terminatus*** (Hellwig, 1793). Обычен в подстилке смешанных, в светлых сосновых лесах, на опушках, на заболоченных и заросших кустарником лугах, в прибрежных биоценозах, нередок в ельниках, урбоценозах. Часто встречается в старых мацерированных пнях или под корой давно упавших стволов деревьев. Имаго зимует. Обычен в сосновых лесах разного типа, часто в экотонах по всему рассматриваемому нами региону (88 экз.).

8. ***L. (s. str.) piceus*** Frolich, 1799. Очень редок в хвойных лесах. Имаго зимует. Отмечен нами в сосняке зеленомошном с хорошо развитым подлеском, Витебский р-н, окр. д. Подберезье, 02.09.2019, 1 экз.

9. ***Notiophilus (s. str.) aquaticus*** (Linnaeus, 1758). Нередок в подстилке сосновых и смешанных лесов, на болотах, заболоченных лугах, редок на полях. Имаго зимует. Не часто в сосновых лесах разных типов (9 экз.).

10. ***N. (s. str.) palustris*** (Duftschmid, 1812). Повсеместен. Многочислен в подстилке различных типов лесов, на опушках, редок на полях. Нередок в сосняках кустарничково-сфагновых и лесах на минеральных островах естественных болот. Имаго зимует. Обычен в сосняках разного типа (26 экз.).

11. ***N. (Latviaphilus) biguttatus*** (Fabricius, 1779). Повсеместен. В подстилке различных типов лесов, в сосняках разного типа, на опушках, в парках, ботанических садах, очень редок на полях. Имаго зимует. В сосновых лесах редок. Миорский р-н, окр. д. Волковщина, 16.08.2018, 2 экз.

12. ***N. (s. str.) germinyi*** Fauvelin Grenier, 1863. В сухих сосняках, на верховых болотах, в березняках кустарничковых на мелиорированных болотах. Имаго зимует. Отмечен в сосняке черничном, Сенненский р-н, окр. д. Щитовка, 05.06.2018, 1 экз.

13. ***Carabus (s. str.) granulatus granulatus*** Linnaeus, 1758. Повсеместен и обычен. Встречается в околоводных биоценозах, пойменных и заболоченных лугах, в различных типах заболоченных лесов, предпочитает смешанные, мелколиственные, реже на полях. Реже в сухих сосняках, на верховых болотах и в урбоценозах. Имаго зимует. Обычен в сосновых лесах разного типа, чаще в черничных, в экотонах верховых болот. Более 200 экз.

14. ***C. (s. str.) menetriesi menetriesi*** Hummel, 1827. Локален, но в местах обитания может достигать высокой численности. Встречается на низинных болотах и прилегающих к ним лугах, заболоченных берегах озер, черноольшаниках, редок во влажных ельниках кисличных и единичен на верховых болотах. Имаго зимует. Отмечен в сосняке багульниково-сфагновом, Миорский р-н, 12.05.2018, 1 экз.

15. ***C. (Eucarabus) arvensis arvensis*** Herbst, 1784. Обычен в сосновых и смешанно-сосновых лесах, где входит в состав доминантов; нередок в сосняках сфагновых и березняках кустарничковых по краям естественных болот. Имаго зимует. В сосновых лесах разных типов обычен и многочислен. Около 1000 экз.

16. ***C. (Archicarabus) nemoralis nemoralis*** Müller, 1764. Проник на территорию Белорусского Поозерья из Центральной Европы через Польшу и Прибалтику. В настоящее время активно заселяет почвы садов, парков, сильно нарушенных лесов, прилегающих к крупным населенным пунктам. наиболее обычен весной и в первой половине лета. Достаточно многочислен в сосняках возле городов и населенных пунктов, а также в сосновых лесах разных типов с развитым лиственным подлеском или постоянным вытаптыванием, наличием туристических стоянок. В удаленных от зон рекреации и в ненарушенных сосновых биоценозах этот вид нами ни разу не был обнаружен. Имаго зимует. Около 200 экз. Витебский, Оршанский р-ны.

17. ***C. (Tachypus) cancellatus cancellatus*** Illigier, 1798. Повсеместен и обычен. Вид был в третьем издании Красной книги Республики Беларусь (2004) по IV категории (NT). Во втором издании (1993) был включен по II категории охраны. Численность эвритопного мезофильного вида *Carabus cancellatus* за последнее время не снижается. В последнее время стал обычным и многочисленным на полях, лугах, пустошах, в урбоценозах. Имаго зимует. В сосновых лесах по всему региону не редок, отмечен в экотонах и по краевой зоне верховых болот. 32 экз.

18. ***C. (Tomocarabus) convexus convexus*** Fabricius, 1775. Нечасто по всему региону, исключением являются локальные многочисленные популяции, встречающиеся в широколиственных и сосновых лесах Белорусского Поозерья, неподверженных хозяйственной деятельности человека. Предпочитает светлые сосновые, смешанно-сосново-еловые и широколиственные леса, редок на опушках и полях и урбоценозах, на склонах железнодорожных насыпей. Может быть рекомендован к внесению в Приложение к новому изданию «Красной книги Республики Беларусь», охраняется на территории Латвии (1998) по III категории. Вторая генерация появляется с 3-й декады июля — 1-й декады августа. В сосновых лесах по всему региону не часто, предпочитает более сухие местообитания и экотоны (просека под ЛЭП, противопожарная полоса, обочины лесных дорог). Более 20 экз.

19. ****C. (Hemicarabus) nitens*** Linnaeus, 1758. Предпочитает светлые сосновые и сосново-еловые леса на песчаных почвах, верховые болота, осушенные торфяники, в настоящее время редок на открытых местообитаниях, в агроценозах. На болотных тропах и других участках с нарушенным сфагновым покровом в гидрологическом заказнике республиканского значения «Болото Ельня» ранее был обычен [10]. Имаго зимует. Нами не обнаружен.

20. ***C. (Oreocarabus) hortensis hortensis*** Linnaeus, 1758. Повсеместен и обычен в лесах разного типа, но более высокой численности достигает в хвойных. В сосново-кустарничково-сфагновых биоценозах естественных болот единично. Вторая генерация появляется с 3-й декады июля — 1-й декады августа, зимуют имаго и личинки. В сосновых лесах региона обычен и многочислен (около 600 экз.).

21. ***C. (Pachystus) glabratus glabratus*** Paykull, 1790. Повсеместен и обычен в лесах разного типа. В пушице-сфагновых биоценозах и на мелиорированных болотах единично. Имаго зимует. В сосновых лесах разных типов, предпочитает субори, сосняки с подлеском (около 100 экз.).

22. ***C. (Megodontus) violaceus violaceus*** Linnaeus, 1758. Локален, но в местах своего обитания достигает высокой численности. Предпочитает светлые сосновые леса и смешанно-сосново-еловые, крайне редок в мелколиственных и широколиственных лесах на севере Беларуси [9]. Зимуют имаго и личинки. Вид включен в четвертое издание Красной книги Республики Беларусь (2014) по IV категории (NT). Обнаружен в Миорском р-не, где обычен в сосняке зеленомошном, брусничном, черничном, зеленомошном с вересковыми синузиями (около 200 экз.).

23. ***C. (Procrustes) coriaceus coriaceus*** Linnaeus, 1758. Местами обычен в сосновых лесах и посадках, реже встречается на севере в смешанных, мелколиственных и широколиственных лесах. Локален, но нередок в парковых экосистемах г. Витебска по р. Витьба. Наибольшая численность отмечена в июле — августе. Вид включен в четвертое издание Красной книги Республики Беларусь (2014) по IV категории (NT). В сосняках разного типа, преимущественно зеленомошных и брусничных, в центральной и восточной части региона (54 экз.).

24. ***Cychrus caraboides*** (Linnaeus, 1758). Повсеместен и обычен в лесах разного типа, на полях редок, в сосново-кустарничково-сфагновых биоценозах естественных болот единично. Предпочитает находиться в лесной подстилке, моховых подушках, под поваленными деревьями. Является специализированным малакофагом. Имаго зимует. Обычен во всех типах сосновых лесов, суборях, экотонах, редко на верховых болотах. По западу региона местами даже многочислен (более 300 экз.).

25. ***Loricera (s. str.) pilicornis pilicornis*** (Fabricius, 1775). Повсеместен. Обычен на влажных лугах, болотах, заболоченных лесах, опушках, нередок на полях. Имаго зимует. В сосновых лесах разных типов, где довольно редок (7 экз.).

26. ***Blethisa multipunctata multipunctata*** (Linnaeus, 1758). Локален и довольно редок. Встречается на низинных болотах и на примыкающих к ним заболоченных лугах, в поймах рек, в осинниках и влажных березняках, крайне редко во влажных широколиственных лесах и на верховых болотах. Обнаружен в экотоне соснового леса и верхового болота, Миорский р-н. 04.06.2019, 1 экз.

27. ****Clivina (s. str.) fossor fossor*** (Linnaeus, 1758). Повсеместен. Обычен на влажных лугах, болотах, опушках, по берегам рек, на песчано-глинистых обнажениях по урезу воды; на полях многочислен, как и в заболоченных смешанных лесах, ельниках и сосняках. Имаго зимует [1; 8; 9].

28. ****Dyschiriodes (Eudyschirius) globosus*** (Herbst, 1784). Обычен и повсеместен. Отмечен практически во всех биоценозах, включая и урбоценозы, в лесных редок. На участках со снятым сфагновым покровом на осушенных болотах обычен, редок на минеральных островах. Имаго зимует [10].

29. ***Broscus cephalotes*** (Linnaeus, 1758). Повсеместен. Обычен в ксерофитных открытых биоценозах на песчаной почве, на просеках в сосновых лесах на песчаных почвах, на песке по берегам крупных и мелких рек. Многочислен на песчаных и доломитовых карьерах. Нередок в агроценозах и на старовозрастных огородах в городах. Наибольшая численность отмечена в июле — августе. Обычен и иногда многочислен только в сухих сосновых лесах по противопожарным полосам, окраинам дорог, просекам (75 экз.).

30. ***Miscodera arctica*** (Paykull, 1798). Крайне локален, но в некоторых местообитаниях может достигать высокой численности. Предпочитает сухие сосновые боры, смешанные сосновые леса. Имаго зимует. Обнаружен в сосняках зеленомошном (1 экз.) и вересковом (3 экз.), Сенненский р-н, известен в ряду районов (Браславский, Миорский, Верхнедвинский, Ушачский, Лепельский) [9].

31. ***Epaphius secalis*** (Paykull, 1790). Повсеместен и многочислен в подстилке различного типа лесов, парков садов, питомников и других насаждений. Обычен в краевых зонах верховых болот, в сосняках и березняках на осушенных торфяниках. Местами нередок на полях и лугах. Размножение сдвинуто на вторую половину лета и осень. Имаго зимует. Наиболее высокой численности достигает в июле — августе. В сосновых лесах не часто (17 экз.).

32. ***Tachyta (s. str.) nana*** (Gyllenhal, 1810). Обычен под корой мертвых сухих деревьев в ходах короедов, преимущественно хвойных, реже под корой широколиственных и мелколиственных пород деревьев; как под пологом леса, так и на опушках и по берегам рек. Имаго зимует [1; 9; 11].

33. ***Asaphidion flavipes*** (Linnaeus, 1761). Повсеместен. Обычен на полях, лугах и в других открытых биоценозах, по глинистым и заросшим берегам водоемов, в кустарничково-сфагновых биоценозах естественных болот, на гарях. Имаго зимует. В сосновых лесах редок, отмечен в сосняке лишайниковом, 26.05.2018, 1 экз., в черничном (Сенненский р-н) 26.05.2018, 2 экз. и в зеленомошно-брусничном, 20.05.2018, Миорский р-н. 1 экз.

34. ****A. pallipes*** (Duftschmid, 1812). Обычен в ксерофитных открытых биоценозах на песчаной почве, на просеках в сосновых лесах на песчаных почвах. Многочислен на песчаных и доломитовых карьерах [9].

35. ***Bembidion (Chlorodium) pygmaeum*** (Fabricius, 1792). Локален, но в местах обитания нередок. Встречается в ксерофитных открытых биоценозах на песчаной почве, на просеках в сосновых лесах на песчаных почвах, в агроценозах. Многочислен на песчаных и доломитовых карьерах. Чаще встречается вблизи воды. Имаго зимует. Более обычен весной и в первой половине лета. Обнаружен на просеке под ЛЭП, в зеленомошно-черничном сосновом лесу. 5 экз. Сенненский р-н.

36. ***B. (Metallina) lampros*** (Herbst, 1784). Повсеместен и многочислен на лугах и в других открытых биоценозах, в светлых сосновых лесах, на опушках смешанных лесов. Редок на выработанных торфяниках и в агроценозах. В сосновых лесах различного типа редок, а на просеках локально иногда довольно обычен (39 экз.)

37. ***B. (s. str.) quadrimaculatum quadrimaculatum*** (Linnaeus, 1761). Повсеместен и многочислен в открытых биоценозах на песчаных и глинистых почвах. Массовый в агроценозах и урбоценозах. Предпочитает наиболее ксерофильные местообитания. Имаго зимует. Отмечен 1 экз. 05.06.2018 в сосняке багульниково-сфагновом, Миорский р-н.

38. ****Patrobus atrorufus atrorufus*** (Strom, 1768). Обычен в подстилке широколиственных и смешанных лесов, влажных сосняков, на глинистых или заиленных берегах стоячих водоемов, поросших осоками, на заболоченных лугах и низинных болотах. Редок на мелиорированных верховых болотах, погребах и в сосновых посадках. Имаго зимует [1; 9].

39. ***Poecilus (s. str.) cupreus*** (Linnaeus, 1758). Повсеместен и многочислен. Эврибионт открытых пространств, предпочитает первые стадии эндогенной сукцессии на отвалах вскрышных пород на карьерах, мелиоративных полях и т.д. При проективном покрытии травянистой растительностью свыше 80–90% начинает уступать по численности виду *P. versicolor*. Обычен на естественных и осушенных болотах, в агроценозах и урбоценозах. Имаго зимует. В сосновых лесах обычен, но не многочислен, чаще в сосняках багульниково-сфагновых (49 экз.).

40. ***P. (s. str.) versicolor*** (Sturm, 1824). Повсеместен и многочислен. Эврибионт открытых пространств, предпочитает зрелые стадии эндогенной сукцессии на отвалах вскрышных пород на карьерах, мелиоративных полях, при их зарастании травянистой растительностью свыше 90%. Обычен на естественных и осушенных болотах, в светлых сосновых и мелколиственных лесах, опушках лесов, в агроценозах и урбоценозах на песчаных, песчано-глинистых почвах. Входит в состав доминантов на полосах отчуждения вдоль автомагистралей и дорог в городах (14,8–80,6%). Имаго зимует. В сосновых лесах всех типов обычен и иногда многочислен (около 250 экз.)

41. ***P. (Macropoecilus) lepidus*** Leske, 1785. Повсеместен, но локален. В местах своего обитания может достигать высокой численности. Предпочитает сухие сосновые боры, опушки сосновых лесов, молодые посадки хвойных, суходолы на песчаных почвах. Имаго зимует (около 170 экз.).

42. ***Pterostichus (Platysma) niger*** (Schaller, 1783). Обычен и повсеместен. Предпочитает различного типа леса, закустаренные луга, берега водоемов, парки и сады, склоны железнодорожных насыпей, где входит в состав доминантов. На мелиорированных болотах обычен, единично на минеральных островах и кустарничково-сфагновых биоценозах естественных болот. Размножение сдвинуто на вторую половину лета и осень. Имаго зимует. Около 1200 экз.

43. ***P. (Pseudomaseus) anthracinus*** (Jlliger, 1798). Обычен и повсеместен. Встречается по берегам различных водных объектов, нередок в заболоченных лесах, на низинных болотах, единичные находки на лугах и полях. Имаго зимует. В сосновых лесах редок, 1 экз. в сосняке зеленомошном (14.05.2017) и 1 экз. черничном (25.05.2017), Сенненский р-н.

44. ***P. (Pseudomaseus) minor*** (Gyllenhal, 1827). Обычен по заросшим злаками и осоками берегам различных водных объектов, нередок в заболоченных лесах, на низинных болотах, единичные находки на лугах и полях. На мелиорированных болотах обычен, единично на минеральных островах и кустарничково-сфагновых биоценозах естественных болот. Имаго зимует. В сосновых лесах повсеместно, но не часто (9 экз.).

45. ***P. (Pseudomaseus) nigrita*** (Paykull, 1790). Обычен и повсеместен. Встречается по берегам различных водных объектов, нередок в заболоченных лесах, на низинных болотах, в агроценозах и урбоценозах. На мелиорированных болотах обычен, единично на минеральных островах и кустарничково-сфагновых, кустарничково-пушицево-сфагновых биоценозах естественных болот. Имаго зимует. В сосновых лесах повсеместно, не часто (35 экз.).

46. ***P. (Pseudomaseus) rhaeticus*** Heer, 1837. Обычен на минеральных островах и кустарничково-сфагновых, кустарничково-пушицево-сфагновых биоценозах естественных болот. Редок в лесах, где предпочитает сосняки мшистые, черноольшанники. Единичен на склонах железнодорожных насыпей. Зимует имаго. В сосновых лесах повсеместно, не часто, на верховых болотах массовый (около 150 экз.).

47. ***P. (Phonias) diligens*** (Sturm, 1824). Повсеместен и многочислен. Предпочитает подстилку заболоченных лесов разного типа, кустарниковые сообщества; нередок на заболоченных лугах и полях. Обычен на естественных и осушенных верховых болотах. Имаго зимует. В сосновых лесах редок, на верховых болотах массовый вид (около 200 экз.).

48. ***P. (Phonias) strenuus*** (Panzer, 1797). Повсеместен и многочислен. Предпочитает подстилку лесов разного типа, кустарниковые сообщества; нередок на лугах и полях. Имаго зимует. Редок на осушенных верховых болотах. В сосновых лесах повсеместен, не часто (12 экз.).

49. ***P. (Eosteropus) aethiops*** (Panzer, 1797). Повсеместен, но довольно локален. Предпочитает хвойные и смешанные леса, реже в широколиственных. На зимовку собирается большими группировками в трухлявых пнях или под корой поваленных деревьев. В сосновых лесах обычен, но локален, повсеместно (около 200 экз.).

50. ***P. (Bothriopterus) quadrifoveolatus*** Letzner, 1852 (= *angustatus* Duftschmid, 1812). Повсеместен, но довольно локален. Встречается в елово-сосновых, сосновых лесах, на опушках на песчаной почве. Нередок на вырубках и в сосняках брусничных на минеральных островах, в кочках *Polytrichum strictum* на гарях. Единичен на суходольных лугах и городищах. Имаго зимует. В сосновых лесах повсеместно, очень редок. 1 экз. — сосняк брусничный, Сенненский р-н.

51. ***P. (Bothriopterus) oblongopunctatus oblongopunctatus*** (Fabricius, 1787). Повсеместен и многочислен. Предпочитает хвойные и смешанные леса, реже в широколиственных. На зимовку собирается большими группировками в трухлявых пнях или под корой поваленных деревьев. На мелиорированных болотах и в лесах на минеральных островах обычен. Имаго зимует. В сосновых лесах повсеместно, массовый, на верховых болотах редок (около 1000 экз.).

52. ***P. (Morphosoma) melanarius melanarius*** (Illiger, 1798). Обычен и повсеместен. Предпочитает смешанные и широколиственные леса, луга, берега водоемов, агроценозы, урбоценозы и склоны железнодорожных насыпей, где входит в состав доминантов. На мелиорированных болотах единично. Имаго зимует. В сухих сосновых лесах обычен, но не многочислен, на верховых болотах не обнаружен (72 экз.).

53. ***P. (Argutor) vernalis*** (Panzer, 1796). Повсеместен и многочислен. Встречается по берегам рек, озер и прудов на глинистых и песчано-глинистых почвах, на заболоченных лугах, низинных болотах. Обычен на осушенных верховых болотах. Нередок в агроценозах и урбоценозах. Имаго зимует. В сосновых лесах редок, 5 экз. на просеках, сосняках вересковом и багульниковом, Сенненский и Миорский р-ны.

54. ***Calathus (s. str.) fuscipes fuscipes*** (Goeze, 1777). Повсеместен и многочислен в открытых биотопах на песчаных и супесчаных почвах. Нередок в урбоценозах и светлых сосновых лесах, отмечен в погребах. Имаго и личинки зимуют. Наиболее высокая численность в июле — августе. В сосновых сухих зеленомошно-брусничных лесах локально, 51 экз., Ушачский р-н.

55. ***C. (Neocalathus) erratus erratus*** (Sahlberg, 1827). Повсеместен и многочислен. Предпочитает песчаные и супесчаные почвы лугов, сосняков, особенно молодых и их посадок, агроценов. На мелиорированных болотах единично. Имаго и личинки зимуют. Наиболее высокая численность в июле — августе. В сосновых лесах тяготеет к открытым местам, опушкам на просеках, где многочислен (около 1600 экз.).

56. ***C. (Neocalathus) melanocephalus melanocephalus*** (Linnaeus, 1758). Повсеместен и многочислен в различного типа биоценозах, но предпочитает открытые на всех типах почв, нередок в погребах. На осушенных болотах единично. Имаго и личинки зимуют. В сосновых лесах не многочислен, но распространен повсеместно (14 экз.).

57. ***C. (Neocalathus) micropterus*** (Duftschmid, 1812). Повсеместен и многочислен в лесах разного типа, но предпочитает хвойные. Обычен в лесах на минеральных островах, в березняках на мелиорированных болотах. Редок на лугах и полях. Имаго и личинки зимуют. Наиболее высокая численность в июле — августе. В сосновых лесах обычен и многочислен (около 1500 экз.).

58. ***Dolichus halensis*** (Schaller, 1783). Крайне редок и локален в Поозерье. В последние годы отмечается резкий рост численности в урбоценозах. Обнаружено в сосновых лесах 3 экз. (1 в сосновом лесу с подлеском, 2 — суборь, Витебский р-н).

59. ****Sericoda quadripunctata*** (DeGeer, 1774). Крайне редок и локален. В еловых и сосновых лесах, часто прилетает на кострища и на обгорелые части стволов после низинных пожаров. Имаго зимует [1; 9; 11].

60. ****Agonum (s. str.) gracilipes*** (Duftschmid, 1812). На севере крайне локален и редок. Встречается на суходольных лугах, редок в агроценозах, еловых лесах, в сосняках лишайниковых. Имаго зимует [1; 9; 11].

61. ***A. (s. str.) marginatum*** (Linnaeus, 1758). Локален, но в местах своего обитания может достигать высокой численности. Предпочитает песчаные или суглинистые берега луж, стоячих постоянных водоемов, рек с редкой растительностью. Нередок по береговой черте р. Зап. Двина в крупных городах (Витебск, Полоцк). Имаго зимует. В сосновых лесах очень редок, 1 экз. в сосняке зеленомошном с вересковыми синузиями, Миорский р-н, 10.05.2018.

62. ***A. (s. str.) muelleri muelleri*** (Herbst, 1784). Повсеместен и нередок в различного типа открытых биоценозах, предпочитает суглинистые и глинистые почвы. Нередок в агроценозах, в урбоценозах, по берегам мелиоративных каналов. Редок в сосняках и мелколиственных умеренно влажных лесах (березняки). 1 экз. Сосняк зеленомошный, Витебский р-н, 10.09. 2018. Имаго зимует.

63. ***A. (Olisares) ericeti*** (Panzer, 1809). Стенобионт. Обычен во всех типах биоценозов естественных верховых болот, иногда в массе. На ненарушенных участках мелиорированных болот, а также на гарях многочислен, редок на осушенных верховых болотах. Имаго зимует (около 800 экз.).

64. ***A. (Olisares) sexpunctatum*** (Linnaeus, 1758). Повсеместен и многочислен в различного типа биоценозах, но предпочитает открытые на различных типах почв. Единичен в кустарничково-сфагновых биоценозах естественных болот. Имаго зимует. В сосновых лесах отмечен 1 экз. на просеке (15.05.2019, Витебский р-н).

65. ***A. (Europhilus) fuliginosum*** (Panzer, 1809). Обычен и повсеместен. Встречается по берегам различных водных объектов, по окраинам низинных и переходных болот, под пологом леса в подстилке и в трухлявых пнях. Может встречаться далеко от воды. Редок на мелиорированных болотах, в сосновых посадках и на лугах. Имаго зимует. В сосновых лесах редок (5 экз.).

66. ***Platynus (s. str.) assimile*** (Paykull, 1790). Обычен и повсеместен. Встречается по берегам различных водных объектов, по окраинам низинных, переходных и верховых болот, под пологом леса в подстилке и в трухлявых пнях. Может находиться далеко от воды. Вид ксеро-мезофильный, встречаемость его у водоемов связана с предпочтением данным видом низких температур. В этих биотопах он предпочитает находиться в сухих местообитаниях под сухой корой стоящих стволов или пней деревьев, иногда подымается высоко в крону. Обычен в урбоценозах. Часто входит в состав доминантных видов во многих биоценозах. Пик численности в мае — июне. Имаго зимует. В сосновых лесах очень редок, 1 экз. в сосняке черничном, Миорский р-н, 20.05.2018.

67. ****P. (Batenus) mannerheimii*** (Dejean, 1828). Крайне редок и локален. Встречается в сосняках багульниковых, березняках мшистых и кустарничковых по краям естественных болот, на сфагновых сплавинах по берегам лесных озер, черноольшанниках, ельниках кисличных [1; 9].

68. ***Oxypselaphus obscurus*** (Herbst, 1784). Обычен и повсеместен. Предпочитает смешанные и широколиственные леса, луга, берега водоемов, агроценозы и урбоценозы. Нередок на мелиорированных болотах, минеральных островах и кустарничково-сфагновых, кустарничково-пушицево-сфагновых биоценозах естественных болот. Размножение сдвинуто на вторую половину лета и осень. Имаго зимует. В сосновых лесах и на верховых болотах довольно редок (7 экз.).

69. ***Synuchus (s. str.) vivalis*** (Panzer, 1797). Повсеместен и обычен в открытых биоценозах, предпочитает песчаные и супесчаные почвы. Нередок в урбоценозах и агроценозах, единичен на мелиорированных болотах. Наиболее высокая численность отмечается в конце июля — августе. В сосновых лесах обычен, на верховых болотах редко в экотонах (77 экз.).

70. ***Amara (Zezea) plebeja*** (Gyllenhal, 1810). Повсеместен и нередок в различного типа открытых биоценозах, агроценозах, обычен в переходной зоне верховых болот и на заболоченных лугах. Единичен в кустарничково-сфагновых биоценозах естественных болот и на минеральных островах. Зимует имаго. В сосновых лесах обычен, на верховых болотах редко в экотонах (15 экз.).

71. ***A. (s. str.) aenea*** (DeGeer, 1774). Повсеместен и многочислен на лугах, в агроценозах и урбоценозах. Один из наиболее обычных видов рода. Входит в состав доминантов на полосах отчуждения вдоль автомагистралей и дорог в городах (5,6–64,7%). Предпочитает песчаные и супесчаные почвы. Имаго зимует. Большая многочисленность весной и в первой половине лета. В сосновых лесах не часто, на верховых болотах редко в экотонах (11 экз.).

72. ***A. (s. str.) communis*** (Panzer, 1797) (= *makolskii* Roubal, 1923). Повсеместен и многочислен на суходолах, в агроценозах и урбоценозах, на опушках светлых лесов, в сосняках, на заболоченных лугах. Обычен на мелиорированных болотах и минеральных островах, единичен в кустарничково-сфагновых, кустарничково-пушицево-сфагновых биоценозах естественных болот. Один из наиболее обычных видов рода. Имаго зимует. В сосновых лесах обычен, с подлеском и травостоем иногда массовый, на верховых болотах редко (86 экз.).

73. ****A. (s. str.) pulpani*** Kult, 1949. Редок и локален в сосняках. Указан в Ушачском р-не [9].

74. ***A. (s. str.) convexior*** Stephens, 1828. Повсеместен и нередок, встречается реже, чем предыдущий вид. Предпочитает луга, пустоши, светлые сосновые леса, урбоценозы, парки, берега водотоков и водоемов. Единичен в пушицево-сфагновых биоценозах естественных болот. Имаго зимует. В сосновых лесах и верховых болотах редко (12 экз.).

75. ***A. (s. str.) curta*** Dejean, 1828. Локален, но нередок на суходолах, высоких песчаных берегах рек и ксерофитных пустошах, на песчаных откосах железнодорожных путей, светлые сосновые леса. В локальных местообитаниях может быть массовым видом. Имаго зимует. В сосновых лесах 1 экз. Сенненский р-н, сосняк вересковый 15.07.2018.

76. ***A. (s. str.) eurynota*** (Panzer, 1797). Повсеместен, но нередок на полях, лугах, опушках лесов. Редок на осушенных верховых болотах и в урбоценозах. Наибольшая численность отмечается в июле — августе. Имаго зимует. В сосновых лесах и верховых болотах редко (9 экз.).

77. ****A. (s. str.) familiaris*** (Duftschmid, 1812). Повсеместен и обычен в агроценозах и урбоценозах, на опушках светлых лесов, в сосняках, на заболоченных и суходольных лугах. Обычен на осушенных торфяниках [1; 9].

78. ****A. (s. str.) lucida*** (Duftschmid, 1812). Редок и локален. Встречается на лугах, в урбоценозах и светлых сосновых лесах, реже по окраинам мезотрофных болот [1; 9].

79. ****A. (s. str.) lunicollis*** Schiodte, 1837. Нередок на лугах, в светлых сосновых лесах и урбоценозах, на островах на озерах, реже по окраинам мезотрофных болот. Единичен в кустарничково-сфагновых биоценозах мелиорированных верховых болот [1; 9].

80. ***A. (s. str.) nitida*** Sturm, 1825. Повсеместен, но локален. Предпочитает луга, пустоши, светлые сосновые леса, урбоценозы, парки, берега водотоков и водоемов. Имаго зимует. В сосновых лесах и верховых болотах

редко. 1 экз. — сосняк зеленомошный, Миорский р-н, 10.06.2019, 1 — экотон верхового болота и сосняка зеленомошного, Витебский р-н, 04.06.2019, 1 — просека, Сенненский р-н, 04.05.2017.

81. ***A. (s. str.) ovata*** (Fabricius, 1792). Редок и локален. Встречается в различного типа открытых биоценозах, опушках смешанных лесов, в сосняках. Единичен в кустарничково-сфагновых биоценозах мелиорированных болот, на гарях. Имаго зимует. В сосновых лесах 1 экз. на просеке под ЛЭП, 20.05.2017, Сенненский р-н.

82. ***A. (s. str.) similata*** (Gyllenhal, 1810). Повсеместен и обычен на полях, суходольных лугах, реже в урбоценозах и светлых лесах. Имаго зимует. В сосновых лесах и верховых болотах нечасто (16 экз.).

83. ****A. (s. str.) spreta*** Dejean, 1831. Нередок на песчаных почвах сосновых лесов, в агроценозах и урбоценозах, по берегам водотоков, на пустошах. Редок на мелиорированных верховых болотах [1; 9].

84. ***A. (s. str.) tibialis*** (Paykull, 1798). Редок и локален. Предпочитает песчаные почвы на курганах, в светлых сосновых лесах, суходолах. Имаго зимует. В сосновых лесах редко 1 экз. в сосняке зеленомошном, 25.06.2018, Сенненский р-н.

85. ****A. (Celia) bifrons*** (Gyllenhal, 1810). Повсеместен и обычен на полях, суходольных лугах, реже в урбоценозах и опушках светлых лесов [1; 9].

86. ***A. (Celia) brunnea*** (Gyllenhal, 1810). Обычен и повсеместен на песчаных и песчано-суглинистых почвах в лесах и посадках, преимущественно сосновых, нередок в мелколиственных лесах, на мелиорированных болотах и минеральных островах. Редко на низинных болотах, в черноольшаниках. Основной пик численности отмечается во второй половине лета до середины сентября. Имаго зимует. В сосновых лесах обычен и верховых болотах редко (около 200 экз.).

87. ****A. (Celia) praetermissa*** (Sahlberg, 1827). Единичен на суходолах и в кустарничково-сфагновых биоценозах мелиорированных болот. Указан с Ушачского р-на, сосняк мшисто-березовый [9].

88. ***A. (Bradytus) fulva*** (DeGeer, 1774). Повсеместен и обычен на песчаных почвах в открытых биоценозах. Нередок в урбоценозах и агроценозах. Наибольшая численность отмечается в июле — августе. Зимует имаго. В сосновых лесах редко, на просеках иногда массовый (около 250 экз.).

89. ****A. (Xenocelia) ingenua*** (Duftschmid, 1812). Редок и локален. Предпочитает песчаные и супесчаные почвы агроценозов, урбоценозов, лугов, светлых сосновых лесов, пустошей [1; 9].

90. ****A. (Xenocelia) municipalis municipalis*** (Duftschmid, 1812). Предпочитает песчаные и супесчаные почвы карьеров, урбоценозов, откосов железнодорожных путей, лугов, светлых сосновых лесов [1; 9].

91. ****A. (Paracelia) quenseli silvicola*** (Zimmermann, 1832). Локален, но в местах обитания обычен. Встречается на просеках в сосновых лесах, на опушках, на песчаных почвах, реже в открытых биоценозах.

92. ***Anisodactylus (s. str.) binotatus*** (Fabricius, 1792). Повсеместен и многочислен в открытых биоценозах, на опушках лесов, по окраинам низинных болот, берегам водоемов. Обычен в агроценозах и урбоценозах. Единичен в лесах и в пушице-сфагновых и сосново-вересково-сфагновых биоценозах мелиорированных болот, на гарях. Часто наряду с типичной черноногой формой отмечается красноногая форма, но в меньшем количестве. Зимует имаго. Более обычен в середине и во второй половине лета. В сосновых лесах 1 экз. в сосняке зеленомошном 25.05.2018, Витебский р-н.

93. ***A. (Pseudoanisodactylus) signatus*** (Panzer, 1797). Довольно редок и локален, на востоке региона значительно чаще. Встречается в различного типа открытых местообитаниях с песчаными почвами, нередок в агроценозах. Зимует имаго. В сосновых лесах редок, 1 экз. в сосняке сфагново-багульниковом 25.05.2018, Витебский р-н.

94. ****Diachromus germanus*** (Linnaeus, 1758). Редок и локален. Встречается на опушках лесов, на окраинах верховых болот, на заболоченных лугах, в хвойных лесах. Сенненский р-н, окр. ж/д. ст. Лужки, 12 км Ю гп. Богушевска, сосняк мшистый [9].

95. ***Bradycellus (s. str.) caucasicus*** (Chaudoir, 1846). Вероятно повсеместен и обычен по сухим опушкам сосновых лесов, в подстилке сероольшанников, в борах с вереском, на суходолах, на полосах отчуждения вдоль дорог, нередок в урбоценозах и агроценозах. Зимует имаго. В сосновых лесах редок, 1 экз. в сосняке зеленомошном, Витебский р-н, 16.05.2019 и 1 экз. в вересковом, Сенненский р-н, 14.05.2018.

96. ***Stenolophus (s. str.) teutonus*** (Schrank, 1781). Крайне редок и локален. В некоторых местообитаниях может формировать популяции с высокой численностью. Встречается по берегам различных водоемов, в переходной зоне к верховым болотам, на пустошах. Витебский р-н, 1 экз. 20.09.2019, суборь.

97. ***Harpalus (Pseudoophonus) rufipes*** (DeGeer, 1774). Массовый и повсеместный вид. Выявлен практически во всех типах биоценозов, включая погреба и норы млекопитающих. Является эврибионтом открытых местообитаний. Обычен также на мелиорированных верховых болотах. Имаго зимует. В сосновых лесах обычен, 72 экз.

98. ****H. (Pseudoophonus) griseus*** (Panzer, 1797). Редок и локален. Отмечен в сухих сосновых лесах, в смешанных лесах, на окраинах урбоценозов. Зимует имаго [1; 9].

99. ***H. (Semiophonus) signaticornis*** (Duftschmid, 1812). Довольно редок и локален на севере республики. Сенненский р-н, окр. д. Щитовка, сосняк мшистый, просека под газопровод, 26.05.2017, 1 экз.

100. ***H. (s. str.) affinis*** (Schrank, 1781). Повсеместен и многочислен в различных открытых местообитаниях, на разных типах почв. Единичен в пушице-кустарничково-сфагновых и сосново-вересково-сфагновых биоценозах мелиорированных и естественных болот. Наиболее массовый вид

рода. Зимует имаго. В сосновых лесах редок, только на просеках, в экотонах, 6 экз.

101. ***H. (s. str.) anxius*** (Duftschmid, 1812). Редок и локален. Предпочитает песчаные почвы на курганах, в светлых сосновых лесах. Зимует имаго [1; 9].

102. ***H. (s. str.) autumnalis*** (Duftschmid, 1812). Довольно локален, но в местах обитания может быть нередким, предпочитает разреженные сосновые леса на песках, просеки в них, суходолы. Нередок в урбоценозах и на песчаных откосах железнодорожных насыпей. В сосновых лесах редок, в сосняке лишайниковом, и здесь же, на просеке, Сенненский р-н (7 экз.).

103. ***H. (s. str.) distinquendus*** (Duftschmid, 1812). Обычен и повсеместен, встречается в различных открытых местообитаниях, на разных типах почв, но значительно реже, чем *H. affinis*. Имаго зимует. В сосновых лесах крайне редок, сосняк вересковый, 1 экз. Сенненский р-н, окр. д. Щитовки, 20.05.2018.

104. ****H. (s. str.) hirtipes*** (Panzer, 1797). Известен только по старым литературным данным (Радкевич, 1936), все находки сделаны в середине и конце мая. Характерно обитание вида на песчаных почвах по опушкам сосновых лесов. Зимует имаго.

105. ***H. (s. str.) laevipes*** Zetterstedt, 1828 (= *quadripunctatus* Dejean, 1829). Повсеместен и обычен в различного типа хвойных лесах, нередок в широколиственных и смешанных. Часто входит в состав доминантов. Имаго зимует. В сосновых лесах обычен, на просеках, в суборях даже многочислен (около 150 экз.).

106. ***H. (s. str.) latus*** (Linnaeus, 1758). Повсеместен и многочислен в различного типа лесах, преимущественно смешанно-сосновых и широколиственных, реже в ельниках. Обычен в березняках на осушенных болотах, нередок на полях по берегам мелиоративных каналов, пустошах и урбоценозах. Имаго зимует. В сосновых лесах обычен, нечасто, 16 экз.

107. ***H. (s. str.) luteicornis*** (Duftschmid, 1812). Довольно редок и локален. Предпочитает открытые местообитания, окраины полей, агроценозы, редок в светлых лесах. Имаго зимует. В сосновых лесах редок, 3 экз. Сенненский р-н.

108. ***H. (s. str.) progrediens*** Schauberger, 1922. Локален, но в местах обитания нередок. Характерно обитание вида в урбоценозах, по берегам водотоков, реже в парковых экосистемах и огородах. Имаго зимует. В сосновых лесах редок, чаще в суборях 7 экз.

109. ***H. (s. str.) rubripes*** (Duftschmid, 1812). Обычен и вероятно повсеместен. В некоторых ксерофильных местообитаниях наиболее обычный вид из рода *Harpalus*, часто входящий в состав доминантов. Встречается на пустошах, суходолах, склонах насыпей железных дорог, в урбоценозах и агроценозах. Отмечен в березняке на осушенном болоте (Сушко, 2006). Зимует

имаго. Более обычен весной и в начале лета. В сосновых лесах крайне редок, на просеках 2 экз., сосняк зеленомошный, 20.05.2018, Миорский р-н.

110. ***H. (s. str.) rufipalpis*** (Sturm, 1818). Локален, но в местах обитания нередок. Предпочитает песчаные почвы суходолов, незаросших вырубок в сосновых лесах [1; 9].

111. ***H. (s. str.) smaragdinus*** (Duftschmid, 1812). Нередок и повсеместен. Придерживается песчаных почв, отмечен на доломитовых выработках. В большом количестве имаго обнаружены у корней полыни, зарывшись глубоко в песок на суходолах. Зимует имаго. В сосновых лесах учтен только на просеках, редок, 11 экз.

112. ***H. (s. str.) solitaris*** Dejean, 1829 (= *fuliginosus* Duftschmid, 1812). Крайне редок и локален. Предпочитает сосновые леса, реже смешанные. Зимует имаго. В сосновых лесах редок, 1 экз. сосняк вересковый, Сенненский р-н, и здесь же на просеке под газопровод, 36 экз.

113. ***H. (s. str.) tardus*** (Panzzer, 1797). Нередок и повсеместен. Обитает в различного типа открытых биоценозах на различных типах почв, но предпочитает песчаные. Отмечается изредка в погребах. Имаго зимует. В сосновых лесах редок, чаще по просекам, 8 экз.

114. ***H. (s. str.) xanthopus winkleri*** Schauberger, 1923. Обычен, вероятно повсеместен. Встречается на опушках лесов, под пологом широколиственных и мелколиственных лесов, обычен на открытых выработках доломитов, в парковых экосистемах, ботанических садах и плодопитомниках, редок на лугах. Наибольшая численность в мае — июне. В сосновых лесах крайне редок, сосняк вересковый, Сенненский р-н, окр. д. Щитовки, 05.06.2018, 1 экз.

115. **** Ophonus (Metophonus) rufibarbis*** (Fabricius, 1792). Обычен и повсеместен. Встречается в светлых смешанных и сосновых лесах, на опушках, по берегам болот и водоемов и водотоков. Обычен в урбоценозах. Зимует имаго [1; 8; 9].

116. ***Badister (s. str.) bullatus*** (Schrank, 1798) (=*bipustulatus* Fabricius, 1792). Распространен повсеместно. Обычен на лугах, сухих опушках лесов, на открытых берегах водных объектов, в урбоценозах и агроценозах. Нередок на карбонатных выработках. Зимует имаго. В сосновых лесах редок редок (1 экз., Миорский р-н, противопожарная полоса).

117. ***B. (s. str.) lacertosus*** Sturm, 1815. Вероятно, повсеместен, обычен в подстилке широколиственных и смешанных лесов, на склонах ручьев и мелких рек, поросших сероольшаником, редок на открытых местообитаниях и на склонах насыпей железных дорог. Зимует имаго. В сосновых лесах редок (5 экз.).

118. ****Demetrias (s. str.) monostigma*** Chaudoir, 1887. Нередок, но локален. Встречается по берегам водоемов и водотоков, поросших тростником, реже на опушках и вырубках в сосновых и смешанных лесах на различной растительности [1; 9].

119. ***Dromius (s. str.) agilis*** (Fabricius, 1787). Повсеместен и обычен в лесах, предпочитает хвойные (еловые, редко сосновые) и широколиственные леса. Зимует имаго.

120. ***D. (s. str.) fenestratus*** (Fabricius, 1794). Повсеместен и обычен в лесах, предпочитает хвойные (ель и сосну). Зимует имаго [1; 9].

121. ***D. (s. str.) schneideri*** Crotch, 1871. Повсеместен, встречается реже остальных видов данного рода. Предпочитает сосну, крайне редко отмечается на лиственных породах. Обычен под корой и в трещинах коры сосны на гарях. Зимует имаго [1; 9].

122. ***Calodromius spilotus*** (Illiger, 1798). Браславский р-н, в Браславском нац. парке обычен зимой под корой сосен, январь — март 2018/2019. Зимует имаго [9].

123. ***Microlestes minutulus*** (Goeze, 1777). Нередок на песчаных почвах в сосновых и сосново-еловых лесах. Зимует имаго [1; 9].

124. ***Syntomus foveatus*** (Geoffroy, 1785). Локален и редок, предпочитает опушки лесов, просеки, сосняки на песчаных почвах. Зимует имаго [1; 9].

125. ***Cymindis (Tarulus) vaporariorum*** (Linnaeus, 1758). Локален, но в местах обитания не редок. Предпочитает сухие сосновые леса. В сосновых лесах обычен, 10 экз.

126. ***C. (Tarsostinus) macularis*** (Fischer-Waldheim, 1828). Крайне редок и локален в регионе [9].

Список использованных источников

1. Александрович, О.Р. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) фауны Белоруссии / О.Р. Александрович // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии: [сб. ст.] / Ин-т зоологии АН БССР, Белорус. отд-ние Всесоюз. энтомол. о-ва; [ред.: И.К. Лопатин, Э.И. Хотько]. — Мн., 1991. — С. 37–78.

2. Александрович, О.Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины: фауна, зоогеография, экология, фауногенез / О.Р. Александрович. — Saarbrücken: LAMBERT Acad. Publ., 2014. — 456 с.

3. Бузук, Г.Н. Методы учета проективного покрытия растений: сравнительная оценка с использованием фото площадок / Г.Н. Бузук, О.В. Созинов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2014. — Т. 1, № 5(5). — С. 1644–1649.

4. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. — Мн.: Наука и техника, 1982. — 326 с.

5. Красная книга Республики Беларусь. Животные: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / М-во природных ресурсов и охраны окружающей среды, Нац. акад. наук Беларуси; [редкол.: И.М. Качановский (пред.) и др.]. — 4-е изд. — Мн.: Беларус. энцыкл. імя Петруся Броўкі, 2015. — 317 с.

6. Ловчий, Н.Ф. Кадастр типов сосновых лесов Белорусского Поозерья / Н.Ф. Ловчий, А.В. Пучило, В.Д. Гуцевич; [науч. ред. В.И. Парфенов]; Нац. акад. наук Беларуси, Науч.-практ. центр НАН Беларуси по биоресурсам, Ин-т эксперим. ботаники им. В.Ф. Купревича. — Мн.: Беларус. навука, 2009. — 194 с.

7. Определитель насекомых Европейской части СССР: в 6 т. / ред-кол.: Г.Я. Бей-Биенко [и др.]. — Л.: Наука, 1964–1990. — Т. 2: Жесткокрылые и веерокрылые / Г.Я. Бей-Биенко [и др.]. — М.; Л.: Наука, 1965. — 668 с.

8. Селявко, Т.М. Комплексы жесткокрылых экологического ряда сосняков Березинского заповедника / Т.М. Селявко // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии: [сб. ст.] / Ин-т зоологии АН БССР, Белорус. отдние Всесоюз. энтомол. о-ва; [ред.: И.К. Лопатин, Э.И. Хотько]. — Мн., 1991. — С. 226–234.

9. Солодовников, И.А. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Белорусского Поозерья: с каталогом видов жужелиц Беларуси и сопредельных государств: моногр. / И.А. Солодовников; М-во образования Респ. Беларусь, Витеб. гос. ун-т, Каф. зоологии. — Витебск: ВГУ, 2008. — 325 с.

10. Сушко, Г.Г. Фауна и экология жесткокрылых (Ectognatha, Coleoptera) верховых болот Белорусского Поозерья: моногр. / Г.Г. Сушко. — Витебск: Изд-во ВГУ им. П.М. Машерова, 2006. — 247 с.

11. Хотько, Э.И. Почвенная фауна Беларуси / Э.И. Хотько; [науч. ред. Л.М. Сущеня]; Акад. наук Беларуси, Ин-т зоологии. — Мн.: Навука і тэхніка, 1993. — 255 с.

12. Fauna Europaea / European Commission, 2012. — URL: http://www.faunaeur.org (date of access: 12.05.2023).

13. Hammer, Ø. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // Palaeontologia Electronica. — 2001. — P. 4–9.

14. Magurran, A.E. Measuring Biological diversity / A.E. Magurran. — Oxford: Blackwell Publishing, 2004. — 256 p.

15. McCune, B. Analysis of ecological communities / B. McCune, J.B. Grace // MjM Software Design, Gleneden Beach, 2002. — 98 p.

16. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M. 2019. vegan: Community ecology package (Version 2.5-5). Available from http://CRAN.R-project.org/package=vegan.

17. R Development Core Team 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation For Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from https://www.r-project.org.

ГЛАВА 4
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕКОМЫХ КОНСОРЦИЙ ВЕРЕСКОВЫХ КУСТАРНИЧКОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ В БЕЛОРУССКОМ ПООЗЕРЬЕ

4.1 Материал и методы исследований

Вересковые кустарнички занимают заметное место в живом напочвенном покрове сосновых лесов. Сосняки черничные и брусничные выделены в отдельные типы. Исследования экологических особенностей насекомых в консорциях кустарничков рода *Vaccinium* обусловлены, прежде всего, высоким биоресурсным потенциалом этих растений.

Исследования проводились в местах произрастания брусники обыкновенной, черники обыкновенной и голубики топяной в сосновых лесах на минеральных почвах в сосняках на окраинах верховых болот. Эколого-функциональный состав насекомых исследуемых консорций анализировали с использованием модельных таксонов (Insecta; Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera). Данные таксоны выбраны в качестве модельных, так как их представители являются наиболее характерными обитателями травяно-кустарничкового яруса лесных и болотных биоценозов, в состав которых входят и растения-детерминанты данных консорций. Следовательно, они могут наилучшим образом отражать характер распределения видов яруса в целом, неоднородность его экологических условий и общие тренды структурной организации ассамблей насекомых-консортов. Кроме того, имаго (и в большинстве случаев преимагиальные стадии развития) этих трех различных таксономических групп занимают сходные экологические ниши в пределах травяно-кустарничковых растительных ассоциаций и характеризуются здесь высокой численностью [3; 4; 7]. В отличие от них представители других многочисленных таксонов, в частности двукрылые, чешуекрылые и перепончатокрылые насекомые, на отдельных стадиях своего развития могут быть слабо или вообще не связаны как с данным ярусом растительности в целом, так и с кустарничками рода *Vaccinium*.

Были проанализированы биотопическая приуроченность, фенология имаго, трофическая специализация и ее ширина. Данные параметры позаимствованы из литературных источников [1–3; 6–9].

Трофическая специализация анализировалась с использованием следующей терминологии: зоофаги — виды, питающиеся только животной пищей; фитофаги — только растительной пищей; зоофитофаги — в рационе присутствует растительная и животная пища; мицетофаги — виды,

питающиеся мицелием грибов. По широте пищевого спектра среди фитофагов выделяли монофагов, которые питаются одним видом растений или несколькими видами одного рода, олигофагов, которые предпочитают несколько видов растений разных родов одного семейства или порядка, и полифагов, которые питаются растениями, относящимся к нескольким и более семействам [2; 3; 7].

Изменения видового состава насекомых исследуемых консорций в течение сезона рассматривали как смену аспектов. Под аспектом понимается интервал времени года, в течение которого регистрируются определенные виды. Для анализа активности имаго насекомых были выделены следующие фенологические аспекты: весенний (с ранней весны до конца мая); раннелетний (с конца мая или начала июня до конца июля); среднелетний (с июня до августа); позднелетний (с конца июля или начала августа до сентября); осенний (с конца августа до октября — ноября); мультисезонный (имаго активны в течение сезона в целом, периоды их активности могут частично совпадать с несколькими аспектами).

Материал собран методом энтомологического кошения в 6 административных районах Витебской области. Подробная характеристика методов сбора насекомых, фитоценотическая характеристика местообитаний и статистических методов анализа приведена в разделе 2.1. Экологическая харакеристика выявленных видов указана в таблице 4.1.

Таблица 4.1 — Экологическая характеристика видов модельных таксонов (Insecta; Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera), выявленных в консорциях кустарничков рода *Vaccinium*

Вид	Семейство	Биотопическая приуроченность	Фенология имаго	Трофическая группа	Широта пищевой специализации	Консорция
1	2	3	4	5	6	7
ОТРЯД HEMIPTERA						
Подотряд Fulgoromorpha						
Cixius distinguendus Kirschbaum 1868	Cixiidae	Л	VI–IX	Ф	П	ч, г
C. similis Kirschbaum, 1868	Cixiidae	Б	V–VI, VIII	Ф	П	г
Подотряд Cicadomorpha						
Lepyronia coleoptrata (Linnaeus, 1758)	Cercopidae	Э	V–X	Ф	П	г
Aphrophora alni (Fallen, 1805)	Cercopidae	ЛЛС	VI–X	Ф	П	г

Продолжение табл. 4.1

1	2	3	4	5	6	7
Philaenus spumarius (Linnaeus, 1758)	Cercopidae	Э	V–X	Ф	П	ч, б, г
Ulopa reticulata (Fabricius, 1794)	Cicadellidae	ЛСБ	V–X	Ф	М	ч
Oncopsis flavicollis (Linnaeus, 1761)	Cicadellidae	ЛС	VI–VII	Ф	О	ч, б
Empoasca solani (Curtis, 1846)	Cicadellidae	П	VII–IX	Ф	П	ч
Empoasca vitis (Göthe, 1875)	Cicadellidae	Э	V–X	Ф	П	ч, г
Balclutha punctata (Fabricius, 1775)	Cicadellidae	Э	V–IX	Ф		ч, б
Macrosteles laevis (Ribaut, 1927)	Cicadellidae	ЛЛС	V–VIII	Ф	О	ч, б
M. variatus (Fallen, 1806)	Cicadellidae	ЛС	VIII	Ф	П	ч
Platymetopius undatus (De Geer, 1773)	Cicadellidae	Л	VII–IX	Ф	П	ч, г
Idiodonus cruentatus (Panzer, 1799)	Cicadellidae	ЛС	VI–IX	Ф	П	ч, б, г
Allygus mixtus (Fabricius, 1794)	Cicadellidae	ЛС	VII–X	Ф	О	б
Elymana ikumae Matsumura, 1911	Cicadellidae	ЛЛС	V–IX	Ф	О	ч
Ophiola cornicula (Marshall, 1866)	Cicadellidae	ЛБ	VI–IX	Ф	О	ч, б, г
Ophiola sp.	Cicadellidae	Л	VII–IX	Ф	П	б, г
Ophiola russeola (Fallen, 1826)	Cicadellidae	Б	VII–VIII	Ф	О	б, г
O. transversus (Fallen, 1826)	Cicadellidae	Л	VII	Ф	О	ч, б
Stephanitis oberti (Kolenati, 1857)	Tingidae	Б	VI–X	Ф	О	г
Adelphocoris lineolatus (Goeze, 1778)	Miridae	Э	VIII	Ф	П	б, г
Closterotomus biclavatus (Herrich-Schaeffer, 1835)	Miridae	ЛС	V–VII	Ф	П	г
Lygocoris contaminatus (Fallen, 1807)	Miridae	ЛС	VIII	Ф	П	г
Lygus pratensis (Linnaeus, 1758)	Miridae	Э	VIII–X	Ф	П	ч, б, г
L. punctatus (Zetterstedt, 1838)	Miridae	Э	VI–VIII	Ф	П	ч, б, г
L. rugulipennis (Poppius, 1911)	Miridae	Э	VI–X	ЗФ		ч, б, г

Продолжение табл. 4.1

1	2	3	4	5	6	7
Notostira erratica (Linnaeus, 1758)	Miridae	Л	VII–IX	Ф	О	б
Stenodema laevigata (Linnaeus, 1758)	Miridae	Э	VII–IX	Ф	О	б
Globiceps flavomaculatus (Fabricius, 1794)	Miridae	ЛС	VII–IX	З		б
G. salicicola (Reuter, 1880)	Miridae	Б	VI–VIII	З		г
Orthotylus ericetorum (Fallen, 1807)	Miridae	ЛСБ	VII–IX	Ф	М	г
Nabis brevis (Scholz, 1847)	Nabidae	ЛП	VIII–IX	З		г
N. ericetorum (Scholtz, 1847)	Nabidae	ЛП	V–IX	З		б, г
N. ferus (Linnaeus, 1758)	Nabidae	Э	V–X	З		ч, б, г
N. pseudoferus (Remane, 1949)	Nabidae	Л	V–IX	З		г
N. rugosus (Linnaeus, 1758)	Nabidae	ЛС	VII–IX	З		ч, б
Coranus aethiops (Jakovlev, 1893)	Reduviidae	ЛЛС	VII–IX	З		г
Kleidocerys resedae (Panzer, 1797)	Lygaeidae	Э	VII–VIII	Ф	П	ч, б, г
Cymus grandicolor (Hahn, 1832)	Lygaeidae	ЛБ	VII–VIII	Ф	О	г
Eremocoris plebejus (Fallen, 1807)	Lygaeidae	ЛС	VII–VIII	Ф	О	б
Scolopostethus decoratus (Hahn, 1833)	Lygaeidae	ЛСБ	VII–IX	Ф	П	б, г
Macrodema microptera (Curtis, 1836)	Lygaeidae	ЛС	VIII	З		г
Pachybrachius luridus (Hahn, 1826)	Lygaeidae	ЛБ	VII–VIII	Ф	П	б, г
Rhyparochromus pini (Linnaeus, 1758)	Lygaeidae	Э	VI–VIII	Ф	П	ч
Stygnocoris sabulosus (Schilling, 1829)	Lygaeidae	Л	VIII	Ф	П	б
Ligyrocoris sylvestris (Linnaeus, 1758)	Lygaeidae	ЛБ	VI–VIII	Ф	П	б, г
Corizus hyoscyami (Linnaeus, 1758)	Rhopalidae	Л	V–VIII	Ф	П	ч
Rhopalus maculatus (Fieber, 1837)	Rhopalidae	ЛЛС	V–IX	Ф	О	ч, б
R. parumpunctatus (Schilling, 1829)	Rhopalidae	Л	V–IX	Ф	П	ч, б

Продолжение табл. 4.1

1	2	3	4	5	6	7
Stictopleurus abutilon (Rossi, 1790)	Rhopalidae	Л	V–X	Ф	О	ч
S. crassicornis (Linnaeus, 1758)	Rhopalidae	ЛЛС	V–X	Ф	П	ч, б, г
Coreus marginatus (Linnaeus, 1758)	Coreidae	Э	VIII	Ф	П	ч
Elasmucha ferrugata (Fabricius, 1787)	Acanthaso-matidae	ЛС	VII–VIII	Ф	П	б, г
E. grisea (Linnaeus, 1758)	Acanthaso-matidae	ЛС	VI–IX	Ф	П	ч, б, г
Pyrrhocoris apterus Linnaeus, 1758	Pyrrhocoridae	ЛС	VII–VIII	Ф	П	ч
Arma custos (Fabricius, 1794)	Pentatomidae	ЛС	VIII–IX	З		г
Picromerus bidens (Linnaeus, 1758)	Pentatomidae	ЛЛС	V–VIII	З		ч, б, г
Rhacognatus punctatus (Linnaeus, 1758)	Pentatomidae	Б	VII–VIII	З		г
Aelia acuminata (Linnaeus, 1758)	Pentatomidae	ЛП	V–X	Ф	П	ч, б, г
Carpocoris fuscispinus (Boheman, 1849)	Pentatomidae	ЛП	VIII–X	Ф	П	г
Dolycoris baccarum (Linnaeus, 1758)	Pentatomidae	Э	IV–X	Ф	П	ч, б
Holcostethus vernalis (Wolff, 1804)	Pentatomidae	Э	V–IX	Ф	П	ч
Palomena prasina (Linnaeus, 1761)	Pentatomidae	Э	VIII–IX	Ф	П	ч, б, г
Eurydema oleracea (Linnaeus, 1758)	Pentatomidae	ЛП	V–VII	Ф	П	г
ОТРЯД COLEOPTERA						
Cyphon spp.	Scirtidae	Б	V–IX	Ф		ч, б, г
C. ochraceus Stephens, 1830	Scirtidae	ЛСБ	VI–IX	Ф	П	ч
C. padi (Linnaeus, 1758)	Scirtidae	Б	V–VIII	Ф	П	г
Athous haemor-rhoidalis (Fabricius, 1801)	Elateridae	ЛС	VI–VII	Ф	П	г
Athous subfuscus (Müller, 1764)	Elateridae	Э	V–VII	ЗФ		ч, б
Denticollis linearis (Linnaeus,1758)	Elateridae	ЛС	V–VII	Ф	П	г
Ampedus sanguinolentus (Schrank, 1776)	Elateridae	ЛС	V–VII	Ф	П	г

Продолжение табл. 4.1

1	2	3	4	5	6	7
Sericus brunneus (Linnaeus, 1758)	Elateridae	ЛС	V–VIII	Ф	П	г
Dalopius marginatus (Linnaeus, 1758)	Elateridae	ЛС	V–VIII	Ф	П	ч, б
Cantharis fulvicollis (Fabricius, 1792)	Cantharidae	Л	VI–VII	З		б
C. quadripunctata (Müller, 1764)	Cantharidae	Б	V–VII	З		г
Rhagonycha lignosa (Müller, 1764)	Cantharidae	ЛС	V–VII	З		б
Rh. limbata Thomson, 1864	Cantharidae	Л	VI–VII	З		б
Rh. testacea (Linnaeus, 1758)	Cantharidae	Л	V–VII	З		г
Malthinus biguttatus (Linnaeus, 1758)	Cantharidae	ЛС	VI–VII	З		ч, г
Dasytes niger (Linnaeus, 1761)	Dasytidae	ЛС	V–VIII	З		г
D. plumbeus (Müller, 1776)	Dasytidae	ЛС	V–VII	З		г
Olibrus aeneus (Fabricius, 1792)	Phalacridae	Л	V–VIII	Ф	П	г
Chilocorus bipustulatus (Linnaeus, 1758)	Coccinellidae	ЛС	V–VIII	З		ч, г
Ch. renipustulatus (Scriba, 1790)	Coccinellidae	ЛС	V–VIII	З		ч, б, г
Exohomus qudripustulata (Linnaeus,1758)	Coccinellidae	ЛС	V–VII	З		ч
Coccinulla qutuordecimpustulata (Linnaeus,1758)	Coccinellidae	Л	V–VII	З		ч, г
Anisosticta novemdecimpunctata (Linnaeus,1758)	Coccinellidae	ЛБ	V–VII	З		г
Calvia decemguttata (Linnaeus, 1767)	Coccinellidae	ЛС	V–VII	З		б, г
Psyllohora vigintiduopunctata (Linnaeus, 1758)	Coccinellidae	Э	V–VII	М		ч, б
Myzia oblongoguttata (Linnaeus, 1758)	Coccinellidae	ЛС	V–VII	З		б
Hippodamia tredecimpunctata (Linnaeus, 1758)	Coccinellidae	Л	VIII–IX	З		б, г
Coccinella hieroglyphica Linnaeus, 1758	Coccinellidae	Б	V–IX	З		ч, г

Продолжение табл. 4.1

1	2	3	4	5	6	7
Corticarina gibbosa (Herbst, 1793)	Latridiidae	ЛС	V–VIII	Ф	П	ч, г
Chrysanthia geniculata Heyden, 1877	Oedemeridae	Л	V–IX	Ф	П	б
Lagria hirta (Linnaeus, 1758)	Tenebrionidae	ЛС	V–VIII	Ф	П	ч, б, г
Cryptocephalus labiatus (Linnaeus, 1761)	Chrysomelidae	Б	VI–VIII	Ф	О	ч, б, г
Lochmaea suturalis (Thomson, 1866)	Chrysomelidae	Б	IV–V, VI–IX	Ф	О	ч, б, г
Phyllotreta nemorum (Linnaeus, 1758)	Chrysomelidae	ЛП	IV–IX	Ф	П	г
Ph. undulata Kutschera, 1860	Chrysomelidae	П	IV–VIII	Ф	П	г
Ph. vittula (Redtenbacher, 1849)	Chrysomelidae	П	V–VIII	Ф	П	ч
Aphthona euphorbiae (Schrank, 1781)	Chrysomelidae	Л	IV–VIII	Ф	П	б
Longitarsus parvulus (Paykull, 1799)	Chrysomelidae	П	IV–VIII	Ф	П	ч, б, г
L. pratensis (Panzer, 1784)	Chrysomelidae	Л	V–IX	Ф	П	б, г
Altica oleracea (Linnaeus, 1758)	Chrysomelidae	Л	V–VIII	Ф	П	г
Crepidodera aurata (Marsham, 1802)	Chrysomelidae	ЛС	V–VII	Ф	П	г
C. aurea (Geoffroy, 1785)	Chrysomelidae	ЛС	V–IX	Ф	П	г
Chaetocnema breviuscula (Faldermann 1884)	Chrysomelidae	П	VI–IX	Ф	П	ч, б
Ch. tibialis Illiger, 1807	Chrysomelidae	П	V–VII	Ф	О	ч
Apion fulvipes (Geoffroy, 1785)	Apionidae	Э	V–VIII	Ф	П	ч, г
A. seniculus Kirby, 1808	Apionidae	ЛП	V–VIII	Ф	П	г
Otiorhynchus scaber (Linnaeus, 1758)	Curculionidae	ЛС	V–VII	Ф	П	б
Phyllobius arborator (Herbst, 1797)	Curculionidae	ЛС	V–VII	Ф	П	ч
Ph. pyri (Linnaeus, 1758)	Curculionidae	Э	V–VII	Ф	П	ч
Strophosoma capitatum (DeGeer, 1775)	Curculionidae	ЛС	V–VIII	Ф	П	ч, б, г
Brachonyx pineti (Paykull, 1792)	Curculionidae	ЛС	V–VII	Ф	М	ч
Rhynchaenus iota (Fabricus, 1787)	Curculionidae	ЛС	V–VII	Ф	О	г

4.2 Экологическая характеристика ассамблей цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*)

По числу выявленных особей среди цикадовых консорций растений рода *Vaccinium*, согласно результатам тестов Манна — Уитни и Краскела — Уоллиса, достоверно ($p<0,05$) преобладали полифаги, доля которых составляла от 77,48 до 86,07%. Роль олигофагов (7,61%) наиболее заметна в консорции голубики, где высока учетная плотность фитофагов вересковых кустарничков *Ophiola russeola* [6; 7]. Шесть из восьми видов-олигофагов, зарегистрированных в изучаемых консорциях, трофически связаны с другими, в основном травянистыми, растениями, произрастающими в непосредственной близости с кустарничками рода *Vaccinium*. Единственным обнаруженным монофагом оказался вид *Ulopa reticulata*, питающийся преимущественно на вереске обыкновенном [7], единичные особи которого выявлены на чернике (таблица 4.2).

Таблица 4.2 — Широта пищевой специализации цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Широта пищевой специализации	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
монофаги	0,2±0,01	1,20	–	–	–	–
олигофаги	2,21±0,40	13,30	2,20±0,51	13,92	7,61±0,85	22,52
полифаги	14,2±1,12	85,50	13,60±1,4	86,07	26,19±3,2	77,48
критерий Манна — Уитни (U)/ Краскела — Уоллиса (χ^2)	χ^2=6,42, p=0,007		U=117,8, p=0,002		U=743,4, p=0,001	

Среди полифагов следует отметить виды, в спектре питания которых присутствуют растения рода *Vaccinium*, такие как *Cixius similis* и *Colladonus torneellus* [6; 7]. *Cixius similis* известен как один из основных фитофагов

вересковцветных кустарничков, таких как *Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Ledum pallustre.* Однако в спектре его питания присутствует *Betula pubescens,* что указывает на его принадлежность к полифагам [6; 7]. В наших сборах вид отмечен только на голубике топяной.

Всего 6 видов (30,33% от всех выявленных цикадовых) имеют трофические связи с растениями рода *Vaccinium.* Наибольшее число таких видов (5) выявлено в консорции голубики топяной.

В консорции черники обыкновенной обнаружено 4 вида, в консорции брусники обыкновенной — 3. Однако многие из них выделялись по показателям учетной плотности: *Philaenus spumarius, Colladonus torneellus, Idiodonus cruentatus, Ophiola cornicula* и *Cixius similis.* Очевидно, что они в числе консортов, формирующих трофические связи, и являются основными потребителями кустарничков рода *Vaccinium* среди цикадовых. В частности, *Philaenus spumarius* (9,91–33,33%) был в числе преобладающих видов во всех консорциях, *Colladonus torneellus* (8,89–9,80%) — в консорциях брусники и черники, *Idiodonus cruentatus* (5,88–7,21%) — в консорциях черники и голубики, *Ophiola cornicula* (5,88–9,91%) — в консорциях черники и голубики, *Cixius similis* (17,12%) — в консорции голубики.

Наиболее высокой в составе ассамблей цикадовых оказалась доля (54,61–78,86%) особей видов, питающихся различными растениями, произрастающими совместно, не входящими в состав семейства Вересковые и не являющимися представителями рода *Vaccinium* (таблица 4.3). Это указывает на топические связи данных видов в исследуемых консорциях.

Таблица 4.3 — Трофические предпочтения цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Кормовое растение	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
Vaccinium spp.	7,01±1,15	42,12	3,34±0,08	21,14	15,33±4,40	45,38
Прочие	9,60±0,72	57,85	12,46±0,65	78,86	18,46±5,13	54,61
Манна — Уитни (U)	U=111,44, p=0,02		U=29,33, p=0,001		U=69,37, p=0,01	

Подобная тенденция прослеживается в Европе в целом. Установлено, что комплекс видов цикадовых, ассоциированных с растениями рода *Vaccinium*, состоит в основном из небольшого числа эврибионтов, таких как *Philaenus spumarius, Erythria manderstjernii, Cixius similis, Aphrophora corticea, Idiodonus cruentatus* и, возможно, *Aguriahana pictilis*. При этом только последний считается монофагом [7], но в наших исследованиях он не выявлен.

По биотопической приуроченности цикадовые, выявленные в трех исследуемых консорциях, входили в состав 8 различных групп.

По числу экземпляров во всех консорциях достоверно ($p<0,05$) преобладали эврибионты (32,90–50,63%) и обитатели лесов (14,79–32,14%). Доля обитателей лесов наиболее высока в консорции черники (32,14%%). В консорции голубики заметна также доля особей видов, обитающих на болотах (7,46%), а также лугово-лесных видов (25,15%) (таблица 4.4).

Таблица 4.4 — Биотопические предпочтения цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Биотопическая группа	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
1	2	3	4	5	6	7
болотная	–	–	–	–	2,52±0,28	7,46
эврибионтная	6,0±0,77	36,12	8,0±1,10	50,63	11,1±2,36	32,90
лесная	7,0±0,63	42,14	4,2±0,70	26,58	5,0±1,22	14,79
лесо-болотная	0,2±0,01	1,20	–	–	–	–
луговая	0,51±0,08	3,07	1,0±0,32	6,33	0,74±0,01	2,19
полевая	2,00±0,03	12,04	0,4±0,01	2,53	1,92±0,25	5,68
лугово-болотная	0,2±0,01	4,21	0,2±0,01	1,27	4,0±0,11	11,83
лугово-лесная	1,0±0,03	1,20	2,0±0,17	12,66	8,5±2,22	25,15
Критерий Краскела — Уоллиса (χ^2)	χ^2=28,66, p=0,001		χ^2=26,514, p=0,001		χ^2=27,36, p=0,002	

По фенологии имаго во всех консорциях можно выделить 2 аспекта: летний и мультисезонный. По числу установленных особей во всех консорциях значимо преобладали цикадовые мультисезонного аспекта ($U=672–879$, $p<0,05$), имаго которых регистрировались весной и в конце лета (второе поколение) (рисунок 4.1).

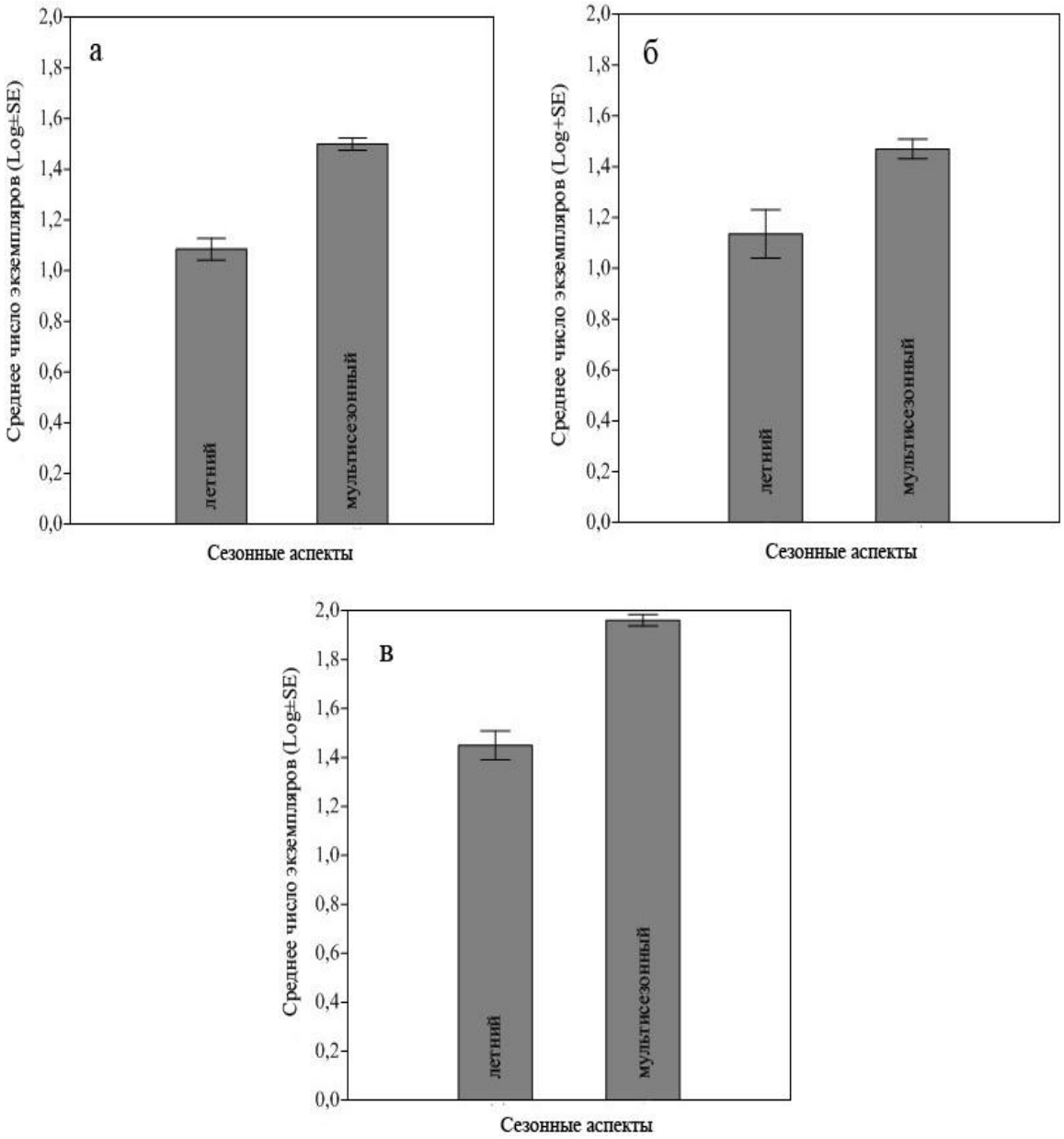


Рисунок 4.1 — **Соотношение представителей различных фенологических групп цикадовых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) по числу выявленных особей в консорциях (а) черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), (б) брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и (в) голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье**

Анализ динамики учетной плотности показал максимумы активности имаго цикадовых во всех консорциях с третьей декады июля по вторую декаду августа (рисунок 4.2). Пик активности имаго в консорции черники формировали *Philaenus spumarius* и *Macrosteles variatus*, в консорции брусники — *Philaenus spumarius*, в консорции голубики — *Cixius similis, Aphrophora alni* и *Philaenus spumarius.* Одними из первых в мае появляются виды мультисезонного аспекта *Lepyronia coleoptrata, Laodelphax striatella, Philaenus spumarius, Cixius similis,* зимовавшие на стадии имаго.

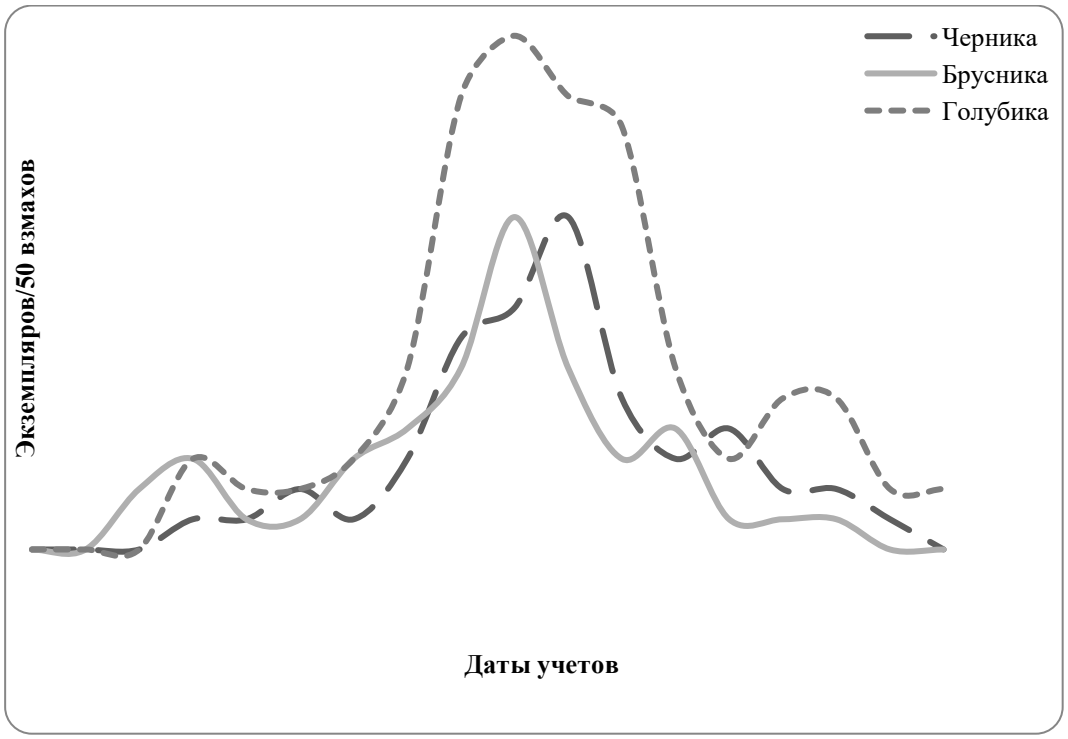


Рисунок 4.2 — **Динамика учетной плотности (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье**

4.3 Экологическая характеристика ассамблей полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*)

Во всех исследуемых консорциях преобладали фитофаги, среднее число особей которых было значимо выше ($p<0,05$) представителей других трофических групп (таблица 4.5).

Доля фитофагов составила 68,94–74,53%. На втором месте были зоофаги (13,91–20,57%), представленные видами рода *Nabis*, которые питаются личинками цикадок, тлей и клопов-слепняков [2], и численно преобладали в данной группе во всех консорциях. Другие зоофаги, в спектре питания которых личинки бабочек, жуков, а также некоторых других насекомых [2; 6], такие как *Globiceps salicicola, Arma custos, Rhacognatus punctatus* и *Picromerus bidens*, за исключением последнего были немногочисленны и представлены в основном в консорции голубики топяной. Доля зоофитофагов (6,88–13,41%) была ниже. В их числе по показателям относительного обилия (6,90–7,26%) в консорциях черники обыкновенной

и брусники обыкновенной выделялся вид *Lygus rugulipennis*, для которого, в отличие от растительноядных представителей данного рода, отмечены случаи зоофагии [2; 6].

Таблица 4.5 — Пищевая специализация полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Трофическая группа	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
фитофаги	40,22±9,2	68,94	43,37±8,6	72,68	60,12±7,46	74,53
зоофитофаги	6,12±1,24	10,49	8,0±0,54	13,41	5,55±0,51	6,88
зоофаги	12,0±2,31	20,57	8,3±0,93	13,91	15,0±2,52	18,59
критерий Краскела — Уоллиса (χ^2)	χ^2=12,50, p=0,001		χ^2=12,77, p=0,001		χ^2=11,70, p=0,002	

Среди фитофагов по числу особей достоверно преобладали полифаги ($p<0,05$), доля которых составляла от 67,39 до 99,67%. Среди полифагов следует отметить виды, в спектре питания которых присутствуют растения рода *Vaccinium*, таких как *Closterotomus biclavatus, Lygus punctatus, Stictopleurus crassicornis, Elasmucha ferrugata.* Роль олигофагов (30,99%) была высокой только в консорции голубики, где преобладающим видом был фитофаг вересковых кустарничков *Stephanitis oberti* [6]. Единственным монофагом оказался *Orthotylus ericetorum*, питающийся преимущественно на вереске обыкновенном [6], обнаруженный на голубике. Однако доля его не высока (1,62%) (таблица 4.6).

Более половины особей имаго выявленных полужесткокрылых (62,05–57,64%) в консорциях *Vaccinium myrtillus* и *V. uliginosum* трофически связаны с данными растениями. Потребителей других растений отмечено больше всего (73,73%) на *Vaccinium vitis-idaea* (таблица 4.7). Среди таких видов, обнаруженных в анализируемых консорциях, отмечены фитофаги вереска обыкновенного (*Notostira erratica, Orthotylus ericetorum, Nysius helveticus, Scolopostethus decoratus*), различных видов злаковых и осоковых (*Lygus rugulipennis, Rhopalus maculatus, R. parumpunctatus, Aelia acuminata* и др.), сложноцветных (*Stictopleurus abutilon*) и других травянистых растений [2; 6; 8; 9]. Однако их учетная плотность была не высока. Очевидно, что они могут формировать исключительно топические связи с кустарничками рода *Vaccinium.*

Таблица 4.6 — Широта пищевой специализации полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Широта пищевой специализации	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
монофаги	–	–	–	–	1,30±0,02	1,62
олигофаги	0,2±0,02	0,34	0,2±0,01	0,33	25,0±0,83	30,99
полифаги	58,14±5,1	99,65	59,47±7,4	99,67	54,37±3,2	67,39
критерий Манна — Уитни (U)/ Краскела — Уоллиса (χ^2)	U=522,5, p=0,007		U=844,1, p=0,01		χ^2=11,2, p=0,03	

Таблица 4.7 — Трофические предпочтения полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в консорциях, черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Кормовое растение	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
Vaccinium spp.	36,2±3,15	62,05	15,67±2,35	26,27	46,5±3,45	57,64
Прочие	22,14±1,32	37,95	44,0±7,58	73,73	34,17±2,33	42,35
Критерий Краскела — Уоллиса (χ^2)	U=114,28, p=0,01		U=118,45, p=0,002		U=219,27, p=0,01	

Число видов, питающихся растениями рода *Vaccinium,* было не высоко и составило от 2 (в консорции черники обыкновенной) и 3 (в консорции брусники обыкновенной) до 5 (в консорции голубики топяной). Однако отдельные из них характеризовались значительными показателями учетной плотности. В частности в консорции *Vaccinium myrtillus* такими видами были *Stictopleurus crassicornis* (25,86%) и *Lygus punctatus* (10,34%), в консорции *Vaccinium uliginosum — Stephanitis oberti* (24,29%) и *Lygus punctatus* (10,09%), в консорции *Vaccinium vitis-idaea — Lygus punctatus* (8,94%). Очевидно, что они являются основными потребителями кустарничков рода *Vaccinium* среди полужесткокрылых насекомых.

Как и в ассамблеях цикадовых, видовое богатство фитофагов *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* и *V. uliginosum* не высоко, и только отдельные виды обладают высокой учетной плотностью. Однако, по сравнению с цикадовыми, в ассамблеях клопов присутствуют виды с трофическими предпочтениями, связанными с определенными органами растения, которые не зависят от видовой принадлежности последних. В частности *Nithecus jacobaeae, Cymus grandicolor, Eremocoris plebejus, Pachybrachius luridus, Ligyrocoris sylvestris, Pyrrhocoris apterus* питаются семенами различных растений [2; 6; 8; 9]. Клопы *Dolycoris baccarum, Holcostethus vernalis, Palomena prasina* могут высасывать сок ягод, а многие представители рода *Lygus* посещают цветы [2; 5; 8; 9].

По биотопической приуроченности полужесткокрылые, выявленные в трех исследуемых консорциях, входили в состав 8 различных групп. По числу экземпляров достоверно ($p<0,05$) преобладали эврибионты (40,41–56,98%). Доля обитателей лесов наиболее высока в консорции черники (22,80%), болот — в консорции голубики (28,05%). Среди полужесткокрылых, коллектированных на бруснике, было заметно представительство обитателей открытых пространств: луговых (5,53%) и лугово-полевых (15,59%) видов. Достаточно высокой (6,70–26,47%) оказалась доля видов, обитающих как в лесах, так и на лугах (таблица 4.8).

Таблица 4.8 — Биотопические предпочтения полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Биотопическая группа	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
болотная	–	–	–	–	22,63±2,28	28,05
эврибионтная	25,0±3,77	42,85	34,0±3,00	56,98	32,6±2,36	40,41
лесная	13,3±1,69	22,80	6,67±0,74	11,18	5,33±0,22	6,61
лесо-болотная	–	–	0,7±0,01	1,17	2,3±0,03	2,85
луговая	3,3±0,08	5,66	3,3±0,18	5,53	0,7±0,01	0,87
лугово-полевая	1,3±0,01	2,23	9,3±1,51	15,59	3,8±0,69	4,71
лугово-болотная	–	–	1,7±0,31	2,85	3±0,11	3,72
лугово-лесная	15,44±2,63	26,47	4,0±0,07	6,70	10,31±1,22	12,78
Критерий Краскела — Уоллиса (Hc)	χ^2=16,58, p=0,005		χ^2=31,05, p=0,001		χ^2=22,46, p=0,002	

По фенологии имаго во всех консорциях можно выделить 3 аспекта: летний, осенний и мультисезонный. По числу установленных особей в консорции черники значимо преобладали полужесткокрылые мультисезонного аспекта (χ^2=10,5, p<0,05). В консорции брусники достоверно (p<0,05) доминировали имаго летнего и мультисезонного аспектов, тогда как в консорции голубики достоверно (p<0,05) преобладали виды осеннего и мультисезоннкого аспектов (рисунок 4.3).

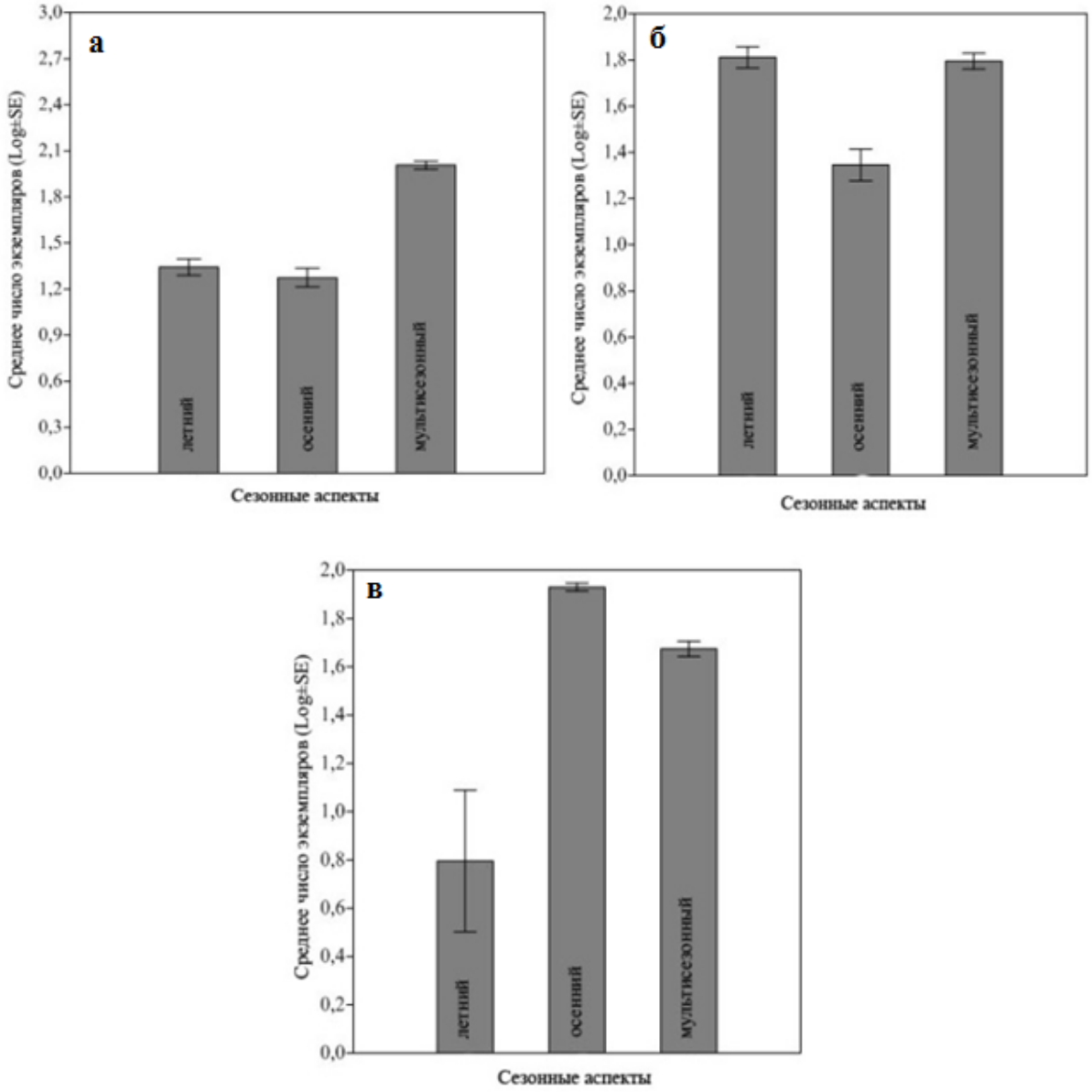


Рисунок 4.3 — **Соотношение представителей различных фенологических групп полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) по числу выявленных особей в консорциях (а) черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), (б) брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и (в) голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье**

Анализ динамики учетной плотности показал максимумы активности имаго полужесткокрылых во всех консорциях с третьей декады августа по вторую декаду сентября включительно (рисунок 4.4). Достаточно высокой активностью клопов в летний период характеризовалась консорция голубики, где, начиная с июля, высокой плотностью отличались *Stephanitis oberti*, *Lygus punctatus* и *Kleidocerys resedae*. Осенний пик активности в консорции черники формировали *Nabis rugosus*, *Lygus punctatus* и *Stictopleurus crassicornis*, в консорции брусники — *Aelia acuminata*, *Lygus punctatus* и *Kleidocerys resedae*, в консорции голубики — *Lygus pratensis*, *L. punctatus* и *Stictopleurus crassicornis*.

Первыми среди полужесткокрылых насекомых появляются зимовавшие на стадии имаго мультисезонные виды *Stictopleurus abutilon*, *S. crassicornis*, *Aelia acuminata* и виды рода *Nabis*.

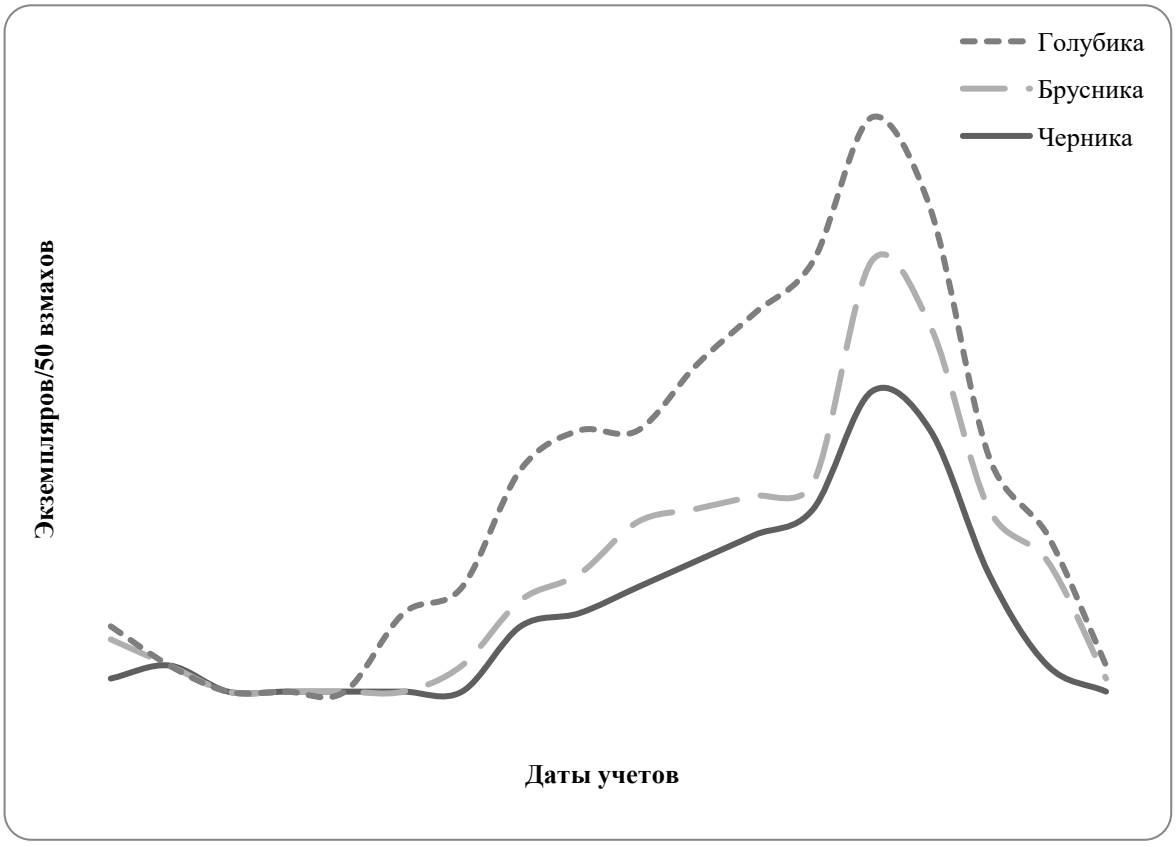


Рисунок 4.4 — **Динамика учетной плотности полужесткокрылых насекомых (Hemiptera: Heteroptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье**

4.4 Экологическая характеристика ассамблей жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*)

Во всех исследуемых консорциях преобладали фитофаги, число особей которых в выборочных совокупностях было значимо выше ($p<0,05$) представителей других трофических групп (таблица 4.9). Доля фитофагов составила 56,25–93,96%. Относительное обилие представителей остальных трофических групп варьировало. В консорции *Vaccinium uliginosum* на втором месте были зоофаги, где их доля оказалась наиболее высокой (39,58%). В консорции *Vaccinium myrtillus* было наибольшим относительное обилие зоофитофагов (12,08%). Тогда как в консорции *Vaccinium vitis-idaea* доля плотоядных жуков в целом была наименьшей. Кроме того, на чернике и бруснике зарегистрировано небольшое число мицетофагов.

Таблица 4.9 — Пищевая специализация жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Трофическая группа	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
фитофаги	129,31 ±13,52	78,84	114,1 ±9,63	93,96	58,27±7,4	56,25
зоофитофаги	14,67 ±2,33	12,08	4,33±0,64	3,57	4,33±0,41	4,18
зоофаги	13,67 ±3,21	8,35	2,67±0,33	2,20	41,0±4,52	39,58
мицетофаги	6,0±0,23	3,67	0,33±0,01	0,27	–	–
критерий Краскела — Уоллиса (Hc)	χ^2=25,31, p=0,001		χ^2=18,54, p=0,02		χ^2=16,59, p=0,04	

В числе зоофагов, видовое богатство которых значительно выше, чем в ассамблеях клопов, выявлены мягкотелки (*Cantharis fulvicollis, C. quadripunctata, Rhagonycha lignosa, Rh. limbata* и др.), дазитины (*Dasytes niger, D. plumbeus*). Однако большинство составляли божьи коровки (11 видов во всех консорциях). Наибольшим относительным обилием они

отличались в консорции голубики топяной, где *Coccinella hieroglyphica* (6,68%) и *Chilocorus renipustulatus* (16,69%) в числе преобладающих видов.

Зоофитофаги в консорциях черники и брусники были представлены щелкунами *Athous subfuscus*. Личинки данного вида являются зоофагами, тогда как имаго чаще всего связано с различными травами и кустарниками. Мицетофаги (0,27–3,67%) представлены единичными особями божьей коровки *Psyllohora vigintiduopunctata*, питающейся фитопатогенными грибками (мучнистая роса) [6].

Среди фитофагов по числу особей достоверно преобладали полифаги ($p<0,05$), доля которых составляла от 68,94 до 90,84%. Роль олигофагов (31,05%) наиболее заметна в консорции брусники. Монофагов не выявлено (таблица 4.10).

Таблица 4.10 — Широта пищевой специализации насекомых (Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Широта пищевой специализации	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
олигофаги	15,0±1,52	9,16	32,17±4,5	31,05	12,67 ±0,33	12,23
полифаги	148,63 ±8,68	90,84	71,43 ±6,76	68,94	90,93 ±7,21	87,77
критерий Манна — Уитни (U)	U=385, p=0,04		U=844, p=0,03		U=397, p=0,04	

Среди олигофагов преобладали: в консорции *Vaccinium myrtillus — Cryptocephalus labiatus*, в консорции *Vaccinium vitis-idaea — Lochmaea suturalis*, в консорции *Vaccinium uliginosum — Cryptocephalus labiatus* и *Lochmaea suturalis*. На чернике и бруснике среди полифагов численно доминировал вид *Strophosoma capitatum,* тогда как на голубике такими видами были *Apion fulvipes, Corticarina gibbosa* и *Aphthona euphorbiae* [6].

Более половины особей имаго выявленных жесткокрылых (55,37–60,70%) в консорциях *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* трофически связаны с данными растениями. Потребителей других растений отмечено больше всего (75,56%) в консорции *Vaccinium uliginosum* (таблица 4.11).

Таблица 4.11 — Трофические предпочтения жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Кормовое растение	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
Vaccinium spp.	99,3±13,15	60,70	67,0±11,33	55,37	25,33±1,45	24,44
Прочие	64,29±0,33	39,30	54,4±0,58	44,63	78,27±4,33	75,56
критерий Манна — Уитни (U)	U=113,8, p=0,02		U=18,43, p=0,001		U=137, p=0,03	

Всего 3 вида — *Lochmaea suturalis, Cryptocephalus labiatus, Strophosoma capitatum,* согласно литературным данным [1; 3; 6], могут иметь трофические связи с растениями рода *Vaccinium.* Эти виды отмечены во всех консорциях, отличаются высокой учетной плотностью, но выявлены и различия данного показателя в разных консорциях. В консорции *Vaccinium myrtillus* наиболее высоким относительным обилием отличались *Cryptocephalus labiatus* (4,51%) и *Strophosoma capitatum* (46,35%), в консорции *Vaccinium vitis-idaea — Lochmaea suturalis* (27,43%) и *Strophosoma capitatum* (52,67%), в консорции *Vaccinium uliginosum — Lochmaea suturalis* (6,18%). Очевидно, что эти виды являются основными потребителями кустарничков рода *Vaccinium* среди жесткокрылых насекомых.

Вид *Strophosoma capitatum* питается как древесными, так и травянистыми растениями, принадлежащими к нескольким семействам. В их числе деревья *Pinus sylvestris, Betula sp.* и кустарнички рода *Vaccinium* [1; 6]. Зрелые особи с апреля по октябрь питаются побегами, преимущественно, древесных растений и рассматриваются как вредители молодых насаждений. Личинки питаются корнями *Calluna vulgaris* и молодых деревьев [6]. Вследствие этого и высокого относительного обилия в изучаемых консорциях вид *Strophosoma capitatum* может быть причислен к наиболее важным вредителям как дикорастущих ягодников, так и сосновых лесов в целом.

Вересковый листоед *Lochmaea suturalis* вследствие высокой численности, вероятно, также является основным фитофагом растений рода *Vaccinium* в наших исследованиях. Этот широко распространенный в Европе вид связан с верещатниками. Как личинки, так и взрослые особи *Lochmaea suturalis* в Западной и Центральной Европе питаются листьями, верхушками побегов *Calluna vulgaris* [3; 6]. Информация о численности и биотопическом распределении верескового листоеда в Белорусском

Поозерье приурочена преимущественно к верховым болотам [5]. Наибольшая плотность *Lochmaea suturalis,* выявленная нами на бруснике, вероятно, обусловлена тем, что среди других растений рода *Vaccinium* только брусника не сбрасывает листья на зиму. Поэтому для перезимовавших на стадии имаго *Lochmaea suturalis Vaccinium vitis-idaea* является единственным кормовым растением в весенний период.

Еще один вид, трофически связанный с растениями рода *Vaccinium, — Cryptocephalus labiatus* характеризовался достаточно высокой учетной плотностью. В спектре питания вида присутствует и ряд других лесных травянистых и древесных растений [3; 6]. Широкое распространение в регионе исследований *Cryptocephalus labiatus* имеет на верховых болотах, где зарегистрирован на большинстве растений кустарничкового яруса, сходных по морфологии с изучаемыми кустарничками, включая голубику топяную [4; 5]. Вследствие этого вид также принадлежит к основным фитофагам в консорциях черники и голубики.

Как и в ассамблеях цикадовых и полужесткокрылых, видовое богатство фитофагов *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* и *V. uliginosum* не высоко, и только отдельные виды обладают высокой учетной плотностью.

Значительной оказалась доля видов, не характеризующихся трофическими предпочтениями растений рода *Vaccinium* (39,30–75,56%). Среди имаго выявленных жесткокрылых отмечены виды, питающиеся на растениях, произрастающих рядом, таких как *Calluna vulgaris* (*Micrelus ericae*), *Pinus sylvestris* (*Otiorhynchus scaber, Brachonyx pineti* и др.), что указывает на их топические связи [6]. Отдельные виды данной группы имели достаточно высокую учетную плотность. В их числе щелкун *Athous subfuscus* (5,10–7,73%), населяющий различные лесные биоценозы, имаго которого является многоядным фитофагом, а личинки зоофаги [1], характеризовался высоким относительным обилием в консорциях брусники и черники.

Кроме того, в ассамблеях жесткокрылых присутствуют виды с трофическими предпочтениями, связанными с определенными органами растения, которые не зависят от видовой принадлежности последних. В частности выявлены виды, питающиеся пыльцой и нектаром (*Dalopius marginatus, Olibrus aeneus, Chrysanthia geniculata, Lagria hirta*), цветками (*Sericus brunneus*), семенами (*Apion fulvipes*) [6]. Среди них чернотелка *Lagria hirta* (6,18–22,85%) отличалась высоким относительным обилием в консорциях голубики топяной и черники обыкновенной.

В консорции голубики топяной была высока доля некоторых видов, биология которых пока мало изучена. В частности *Apion fulvipes* (18,03%), который по литературным данным известен как потребитель семян и ассоциирован преимущественно с различными видами клеверов [1], в высокой численности зарегистрирован в период плодоношения голубики. Имаго *Corticarina gibbosa* (8,51%) также отмечены в больших количествах во время плодоношения голубики. Регистрация вида на плодах вызывает интерес,

так как ранее он был указан в основном как обитатель грибов, заплесневелой и разлагающейся древесины, разлагающейся подстилки. *Corticarina gibbosa* также обнаружена на листьях и цветах различных растений ранней весной, и особенно многочисленна на цветах ивы *Salix caprea* L. [6].

Еще одна интересная находка с позиций региональной экологии насекомых — это распространение на кустарничках рода *Vaccinium* листоеда *Aphthona euphorbiae,* который ранее характеризовался как вредитель льна. Личинка *Aphthona euphorbiae* живет в почве, питаясь корнями льна (*Linum usitatissimum* L.) [3; 6]. На других растениях порядка Верескоцветные этот вид зарегистрирован на верховых болотах [4; 5].

По биотопической приуроченности жесткокрылые, выявленные в трех исследуемых консорциях, входили в состав 6 различных групп. По числу экземпляров достоверно ($p<0,05$) преобладали обитатели лесов (40,18–73,32%). Среди жесткокрылых, коллектированных на бруснике и голубике, было заметно представительство болотных видов (21,84–36,51%) (таблица 4.12).

В консорции голубики топяной, произрастающей на торфяно-болотных почвах, этот факт не выглядит удивительным. Тогда как для брусники обыкновенной, предпочитающей сухие песчаные почвы, высокая доля обитателей болот объясняется большой учетной плотностью листоеда *Lochmaea suturalis,* относящегося к болотной экологической группе [4; 5].

Таблица 4.12 — Биотопические предпочтения жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Биотопическая группа	Консорции					
	Vaccinium myrtillus		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium uliginosum*	
	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)	Среднее значение динамической плотности ±SE	Доля (%)
болотная	16,33±1,45	9,98	44,33±4,84	36,51	22,63±3,38	21,84
эврибионтная	22,67±2,67	13,86	5,0±1,00	4,12	21,0±4,36	20,27
лесная	119,96±9,69	73,32	66,43±6,74	54,71	41,63±3,33	40,18
луговая	2,33±0,88	1,42	3,00±0,58	2,47	11,67±2,91	11,26
полевая	1,33±0,33	0,81	1,67±0,33	1,38	5,00±0,58	4,83
лугово-полевая	1,00±0,01	0,61	1,00±0,01	0,82	1,67±0,67	1,61
Критерий Краскела — Уоллиса (Hc)	χ^2=9,38, p=0,001		χ^2=10,59, p=0,001		χ^2=11,37, p=0,02	

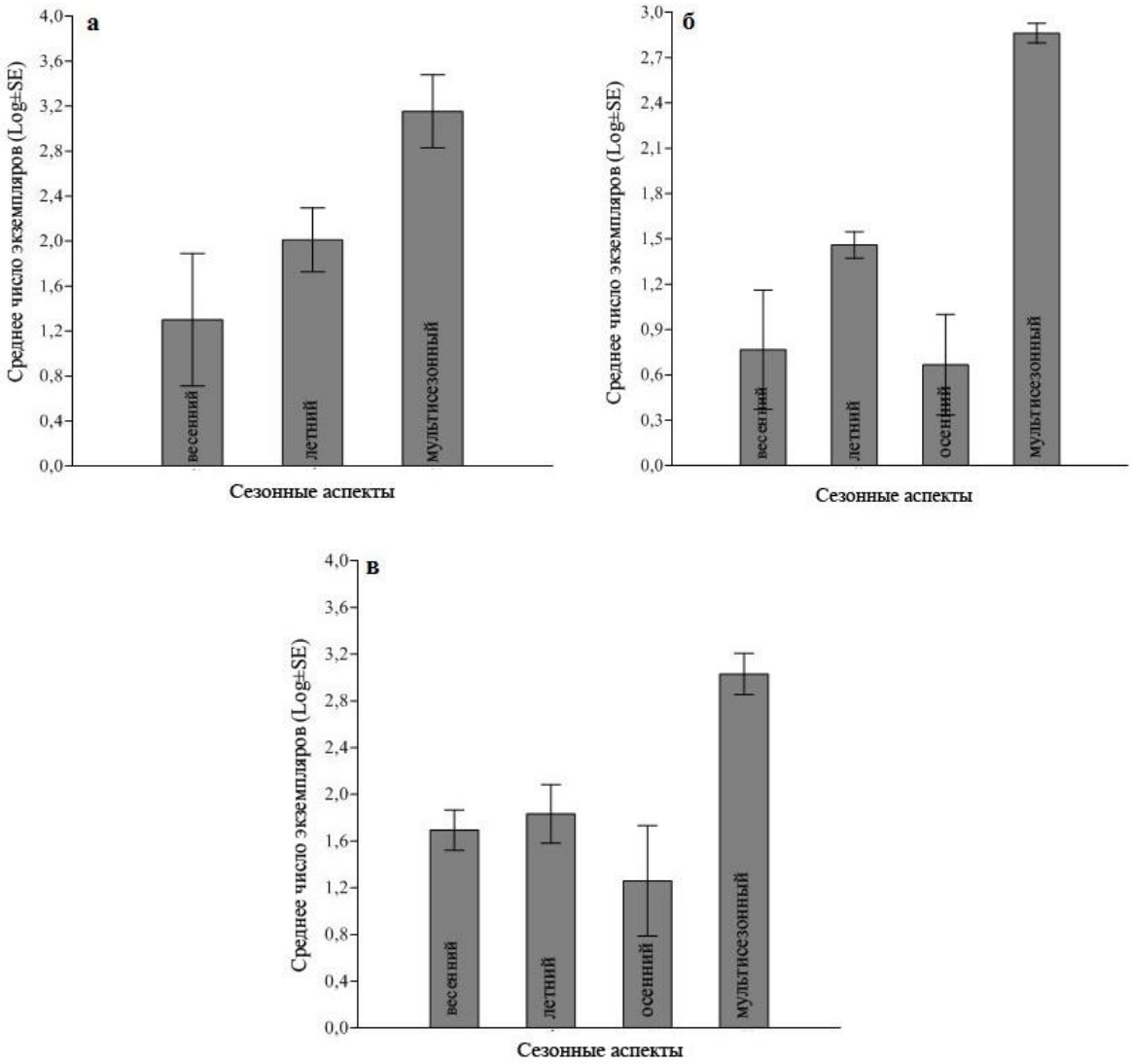


Рисунок 4.5 — **Соотношение представителей различных фенологических групп насекомых (Coleoptera) по числу выявленных особей в консорциях (а) черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), (б) брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и (в) голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье**

По фенологии имаго во всех консорциях, за исключением брусники, можно выделить 4 аспекта: весенний, летний, осенний и мультисезонный. По числу установленных особей значимо преобладали жесткокрылые мультисезонного аспекта ($p<0,05$). На втором месте были представители летнего аспекта (рисунок 4.5). Основу мультисезонного аспекта составили *Strophosoma capitatum* и *Lochmaea suturalis*, зимующие на стадии имаго и развивающиеся в двух поколениях за сезон. Динамика учетной плотности жуков в исследуемых консорциях характеризовалась двумя пиками (рисунок 4.6). Наибольшая учетная плотность *Strophosoma capitatum* и *Lochmaea suturalis* отмечена на бруснике в первой декаде мая, тогда как на чернике и голубике, которые сбрасывают листья на зиму, — в третьей декаде. Второй

подъем их активности наблюдается во второй половине августа. Второй пик приходился на конец июля — август. При этом в консорции черники он был бóльшим за счет высокой учетной плотности *Lagria hirta* в этот период.

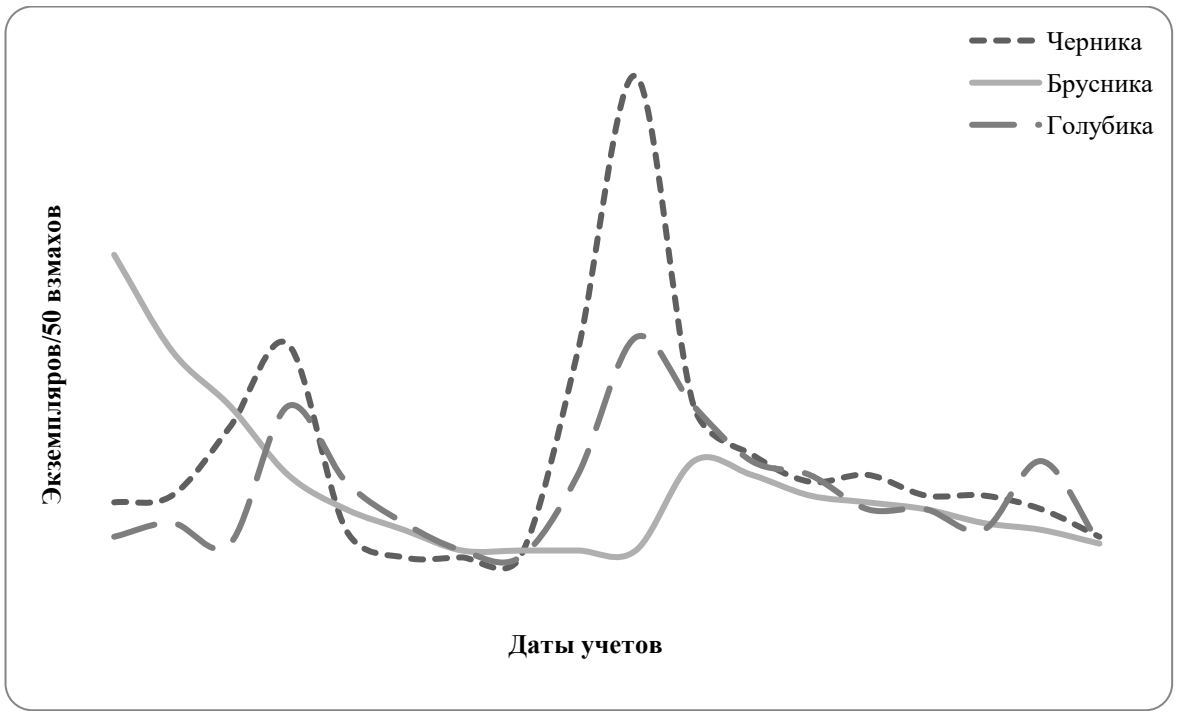


Рисунок 4.6 — **Динамика учетной плотности жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье**

4.5 Сравнительная характеристика экологической структуры ассамблей насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в консорциях кустарничков рода *Vaccinium* в Белорусском Поозерье

Во всех исследуемых консорциях среди насекомых анализируемых таксонов (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) преобладали фитофаги (60,92–100%). Среднее число особей фитофагов было значимо выше ($p<0,05$) представителей других трофических групп, таких как зоофитофаги, зоофаги и мицетофаги, выявленных среди полужесткокрылых и жесткокрылых насекомых. После фитофагов второй по числу выявленных особей трофической группой оказались зоофаги, которые занимали значительную долю (11,74–39,87%) по количеству обнаруженных особей во всех консорциях среди полужесткокрылых и жесткокрылых насекомых. По числу видов на долю зоофагов в целом в трех анализируемых консорциях приходится 24,39% (рисунок 4.7).

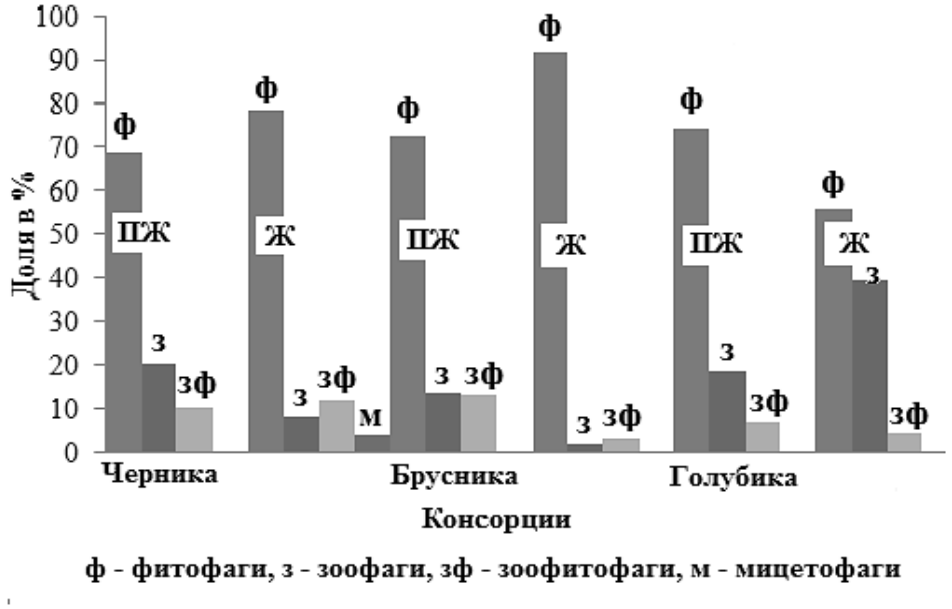


Рисунок 4.7 — **Соотношение относительного обилия насекомых (Hemiptera: Heteroptera; Coleoptera) различных трофических групп в консорциях кустарничков рода *Vaccinium* в Белорусском Поозерье**

Однако внутри консорций и отдельных таксонов число особей зоофагов варьировало. В частности, в консорции черники обыкновенной наиболее высокой долей отличались хищные полужесткокрылые (32,18%), среди которых численно преобладали виды, входящие в состав группы доминантов, клопы рода *Nabis*. В консорции голубики топяной была наиболее высокой доля (32,45%) хищных жесткокрылых насекомых. Среди последних большинство составляли божьи коровки *Chilocorus renipustulatus* (16,69%) и *Coccinella hieroglyphica* (6,18%). Доля зоофитофагов (2,50–7,42%) была ниже. В их числе высоким относительным обилием отличался только щелкун *Athous subfuscus* (7,73% особей жуков в консорции черники и 5,10% — в консорции брусники). Следовательно, в разных консорциях наблюдается дифференциация хищных насекомых по их таксономической принадлежности.

По широте пищевой специализации в консорциях *Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea* и *Vaccinium uliginosum* достоверно преобладали полифаги ($p<0,05$), доля которых по числу выявленных особей составляла от 50,00 % до 97,48% среди представителей изучаемых таксонов. Олигофаги уступали по числу особей полифагам, но их доля в отдельных консорциях была достаточно высока (рисунок 4.8).

В частности, в консорции *Vaccinium vitis-idaea* она составила 47,83% особей цикадовых и 30,50% особей жесткокрылых, в консорции *Vaccinium uliginosum* — 30,59% особей полужесткокрылых. Менее всего в числе представителей модельных таксонов отмечено видов с узкой пищевой специализацией. Монофаги, представленные единичными особями, обнаружены

только среди цикадовых и клопов в консорциях голубики топяной и черники обыкновенной. В сумме по трем таксонам доля полифагов достигла 78,64–92,62% особей в консорциях растений рода *Vaccinium* (таблица 4.13). Тогда как доля олигофагов составила в целом 7,30–20,76% особей и была наименьшей в консорции *Vaccinium myrtillus.*

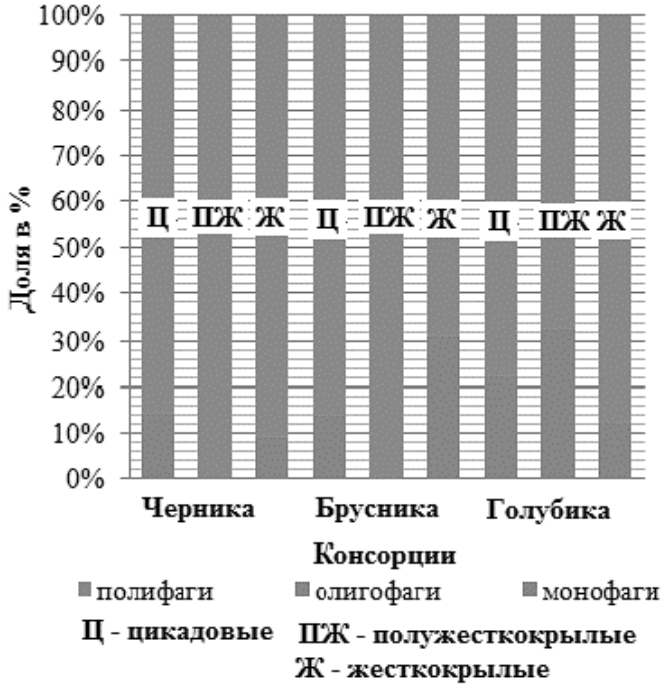


Рисунок 4.8 — **Соотношение относительного обилия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) различных групп по ширине трофической специализации в консорциях кустарничков рода *Vaccinium* в Белорусском Поозерье**

Таблица 4.13 — Широта пищевой специализации (доля особей в %) насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) в консорциях черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубики топяной (*Vaccinium uliginosum*) в Белорусском Поозерье

Широта пищевой специализации	Консорции		
	Vaccinium myrtillus	*Vaccinium vitis-idaea*	*Vaccinium uliginosum*
монофаги	0,08	0	0,60
олигофаги	7,30	19,31	20,76
полифаги	92,62	80,69	78,64

Анализ пищевых предпочтений продемонстрировал невысокое число видов, трофически связанных непосредственно с растениями-детерминантами изучаемых консорций. В частности среди представителей трех модельных таксонов выявлено от 1 до 3 узкоспециализированных по трофическим

преферендумам видов (монофагов и олигофагов), а также от 3 до 6 видов с широкой пищевой специализацией (полифагов), в трофическом спектре которых присутствуют растения рода *Vaccinium*. Однако отдельные из них, такие как *Cixius similis, Stephanitis oberti, Lygus pratensis, L. punctatus, Stictopleurus crassicornis, Strophosoma capitatum* и *Lochmaea suturalis*, обладают высокой учетной плотностью и входят в состав доминантов в ассамблеях насекомых соответствующих таксонов (таблица 3.2, 3.6, 3.10). Поэтому данные виды могут быть причислены к одним из основных потребителей вегетативных и генеративных органов растений-детерминантов исследуемых консорций. Доля числа особей отмеченных и некоторых других видов (с невысокими показателями учетной плотности), трофически ассоциированных с растениями рода *Vaccinium*, для представителей цикадовых составила 19,23–62,50%, полужесткокрылых — 2,27–13,74% и жесткокрылых — 2,27–48,78% насекомых в разных консорциях (рисунок 4.9).

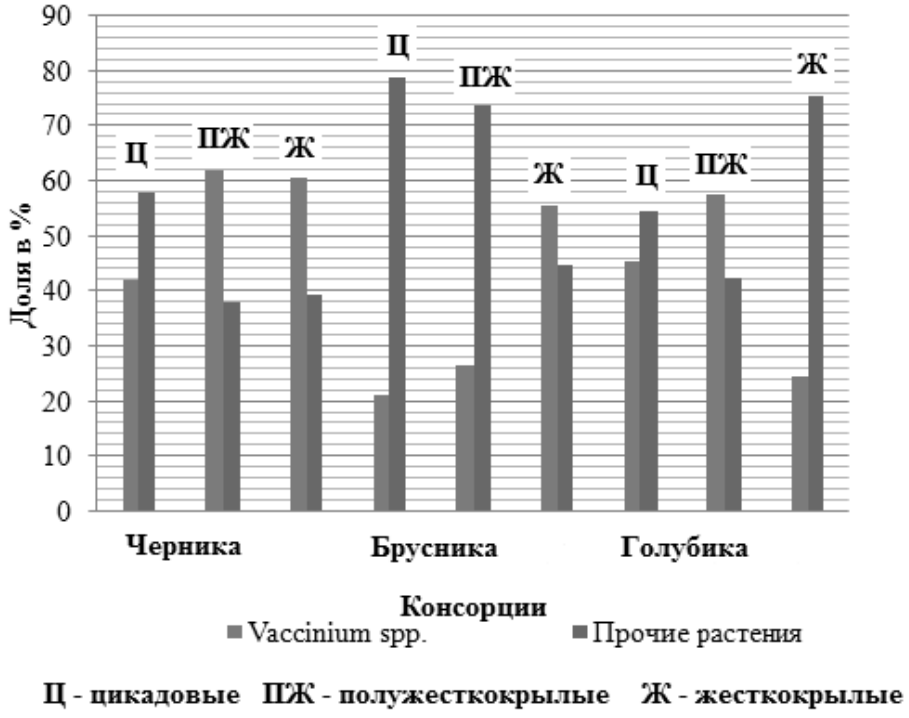


Рисунок 4.9 — **Соотношение относительного обилия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) по трофическим предпочтениям растений рода *Vaccinium* в консорциях кустарничков рода *Vaccinium* в Белорусском Поозерье**

Спектр биотопических предпочтений насекомых в исследуемых консорциях кустарничков рода *Vaccinium* достаточно широкий. Выявлены представители 8 биотопических групп. Однако по числу установленных особей модельных таксонов большинство составляли эврибионты (41,71–56,98%), за исключением жесткокрылых (5,86–17,07%), и обитатели лесов,

доля которых (22,86–76,44%) была наиболее высока в консорции черники обыкновенной. Кроме того, в консорции голубики топяной была высока доля и обитателей болот среди полужесткокрылых и жесткокрылых насекомых (26,27–30,86%) (рисунок 4.10).

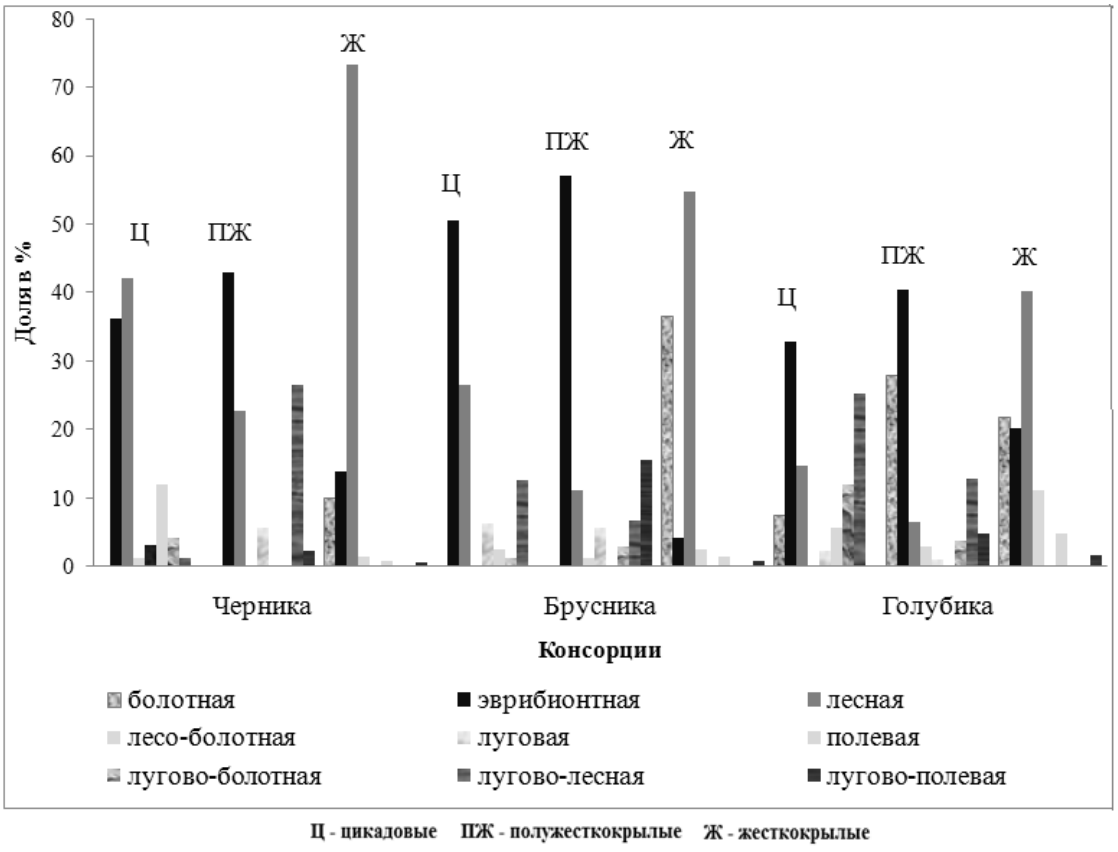


Рисунок 4.10 — **Соотношение относительного обилия насекомых (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) различных групп по биотопическим предпочтениям растений рода *Vaccinium* в Белорусском Поозерье**

По фенологии имаго в большинстве консорций наибольшее разнообразие аспектов можно выделить среди жесткокрылых (весенний, летний, осенний и мультисезонный), наименьшее — среди цикадовых (летний и мультисезонный), среди полужесткокрылых насекомых — летний, осенний и мультисезонный. По среднему числу установленных особей значимо преобладали виды мультисезонного аспекта ($p<0,05$), имеющие две генерации в течение сезона (рисунки 4.1, 4.3, 4.5). Однако пики учетной плотности имаго как мультисезонных, так и видов с более узким периодом активности приходились на определенные промежутки времени и для различных таксонов были рассредоточены в течение сезона. Анализ динамики учетной плотности показал максимумы активности имаго цикадовых во всех консорциях во второй половине лета (с третьей декады июля по вторую декаду августа), максимумы активности имаго полужесткокрылых — в конце лета и осенью

(с третьей декады августа по вторую декаду сентября включительно), жесткокрылых — весной и во второй половине лета. При этом наибольшая учетная плотность жуков, зимовавших на стадии имаго, отмечена на бруснике в первой декаде мая, тогда как на чернике и голубике, которые сбрасывают листья на зиму, в третьей декаде (рисунки 4.2, 4.4, 4.6).

В ходе анализа экологической структуры ассамблей насекомых консорций растений рода *Vaccinium* установлено, что во всех исследуемых консорциях среди насекомых анализируемых таксонов (Hemiptera: Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Heteroptera; Coleoptera) по числу выявленных особей преобладали фитофаги (60,92–100%). Зоофаги, составлявшие 24,39% всех обнаруженных видов, занимали значительную, но меньшую долю (11,74–39,87%) по числу выявленных особей во всех консорциях. Доля зоофитофагов (2,50–7,42%) и мицетофагов (0,27–3,67%) была ниже. Кроме того, внутри консорций и отдельных таксонов число особей зоофагов и зоофитофагов варьировало.

Установлено, что по широте пищевой специализации насекомых в консорциях растений рода *Vaccinium* преобладают полифаги, доля которых по числу особей для трех таксонов насекомых была 78,64–92,62%. Доля олигофагов (7,30–20,76%) была достаточно высока лишь в отдельных консорциях. В частности, в консорции *Vaccinium vitis-idaea* она составила 47,83% особей цикадовых и 30,50% особей жесткокрылых, в консорции *Vaccinium uliginosum* — 30,59% особей полужесткокрылых. Немногочисленные монофаги отмечены только среди цикадовых и клопов в консорциях голубики топяной и черники обыкновенной.

Анализ пищевых предпочтений продемонстрировал невысокое число видов, трофически связанных непосредственно с растениями-детерминантами изучаемых консорций. Учтено всего от 1 до 3 узкоспециализированных по трофическим преферендумам видов (монофагов и олигофагов), а также от 3 до 6 видов с широкой пищевой специализацией (полифагов), в трофическом спектре которых присутствуют растения рода *Vaccinium*. Однако отдельные из них обладают высокой учетной плотностью и могут быть причислены к одним из основных потребителей вегетативных и генеративных органов растений-детерминантов.

Выявлено, что спектр биотопических предпочтений насекомых в консорциях кустарничков рода *Vaccinium* по числу видов достаточно широкий и включает представителей 8 биотопических групп. Однако по числу особей большинство видов модельных таксонов являются эврибионтами (41,71–56,98%), за исключением жесткокрылых (5,86–17,07%), и обитателями лесов, доля которых (22,86–76,44%) была наиболее высока в консорции черники обыкновенной, а также обитателей болот в консорции голубики топяной среди полужесткокрылых и жесткокрылых насекомых (26,27–30,86%).

Анализ фенологии имаго насекомых показал, что в консорциях с конца апреля по ноябрь наиболее обильны жесткокрылые, представители которых

принадлежат к весеннему, летнему, осеннему и мультисезонному аспектам. По среднему числу особей в большинстве консорций преобладали виды мультисезонного аспекта, имеющие две генерации в течение сезона. Однако пики учетной плотности имаго как мультисезонных, так и видов с более узким периодом активности приходились на определенные промежутки времени и для различных таксонов были рассредоточены в течение сезона. В частности, максимум активности имаго цикадовых во всех консорциях отмечен во второй половине лета, максимумы активности имаго полужесткокрылых — в конце лета и осенью, жесткокрылых — весной и во второй половине лета. При этом наибольшая учетная плотность жуков, зимовавших на стадии имаго, отмечена на бруснике в первой декаде мая, тогда как на чернике и голубике, которые сбрасывает листья на зиму, — в третьей декаде.

Список использованных источников

1. Иосиниани, Т.Г. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Белоруссии / Т.Г. Иосиниани. — Мн.: Наука и техника, 1972. — 351 с.

2. Кержнер, И.М. Фауна СССР. Насекомые хоботные / И.М. Кержнер. — М.; Л.: Наука, 1981. — Т. 13, вып. 2. — 327 с.

3. Лопатин, И.К. Жуки-листоеды фауны Белоруссии и Прибалтики / И.К. Лопатин // Определитель. — Мн.: Вышэйшая школа, 1986. — 131 с.

4. Сушко, Г.Г. Насекомые в консорциях дикорастущих ягодников и других верескоцветных на верховых болотах Белорусского Поозерья / Г.Г. Сушко, В.В. Шкатуло // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. — 2013. — № 3(75). — С. 50–61.

5. Сушко, Г.Г. Современное состояние и эколого-таксономическая структура сообществ насекомых верховых болот Белорусского Поозерья / Г.Г. Сушко. — Мн.: БГУ, 2017. — 207 с.

6. Database of Insects and their Food Plants. — 2011. — URL: http://www.brc.ac.uk (date of access: 01.05.2019).

7. Nickel, H. The Leafhoppers and Planthoppers of Germany (Hemiptera Auchenorrhyncha): Patterns and strategies in a highly diverse group of phytophageous insects / H. Nickel. — Sofia; Moscow: Pensoft Publishers, 2003. — 460 p.

8. Wachmann, E. Wanzen. Pentatomomorpha: Aradidae, Lygaeidae, Piesmatidae, Berytidae, Pyrrhocoridae, Alydidae, Coreidae, Rhopalidae, Stenocephalidae / E. Wachmann, A. Melber, J. Deckert // Die Tierwelt Deutschlands. — Keltern: Goecke & Evers. — 2007. — Vol. 3. — 272 p.

9. Wachmann, E., Wanzen. Pentatomomorpha II: Pentatomoidea, Cydnidae, Thyreocoridae, Plataspidae, Acanthosomatidae, Scutelleridae, Pentatomidae / E. Wachmann, A. Melber, J. Deckert // Die Tierwelt Deutschlands. Keltern: Goecke & Evers — 2008. — Vol. 4. — 230 p.

ГЛАВА 5
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕКОМЫХ В НАПОЧВЕННОМ ЯРУСЕ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ В БЕЛОРУССКОМ ПООЗЕРЬЕ

5.1 Материал и методы исследований

Хотя видовое разнообразие является общепринятым показателем биоразнообразия, оно не всегда отражает полную картину состояния и функционирования экосистем. Функциональное разнообразие фокусируется на разнообразии функциональных признаков и роли видов в сообществе. Разные виды могут занимать сходные экологические ниши, обладая одинаковым набором функциональных признаков. С другой стороны, один и тот же вид может обладать разными функциональными признаками, что позволяет ему не конкурировать за ресурсы с видами со сходными предпочтениями среды обитания [10].

Основными показателями функционального разнообразия являются видовые признаки (в англоязычной литературе обозначаются как species traits), которые характеризуют особенности организмов вида, такие как масса тела, длина тела животного или высота растения. Эти признаки могут быть морфологическими, физиологическими или поведенческими. Для разных таксонов исследователи используют отличительные видовые признаки, многие из которых отражают функциональную роль видов в сообществе.

Вследствие внутривидовой изменчивости разные организмы вида имеют разные значения признаков, например, массу тела, но вместе они устанавливают распределение, характерное для каждого вида. Динамика видовых признаков, то есть изменение их распределения, предоставляет ключевую информацию о реакции видов на изменяющиеся условия окружающей среды. Если рассматривать почвенных беспозвоночных животных, среди различных функциональных групп их сообществ жужелицы служат важными экологическими и биологическими индикаторами качества среды обитания и изменений окружающей среды [9; 11; 12]. Конкретные черты жужелиц, а именно размер тела и типология задних крыльев, отражают чувствительность вида к нарушениям окружающей среды, выступая в качестве индикаторов устойчивости вида. Исследования показали, что виды с меньшим размером тела и полностью развитыми крыльями могут легче избегать нарушения среды обитания и быстро повторно колонизировать новые области [9; 10; 12].

Для анализа экологической структуры беспозвоночных, обитающих на поверхности почвы в сосновых лесах, нами выбраны такие показатели видовых признаков жужелиц, как биотопическая приуроченность, предпочтения режима влажности, длина тела имаго и степень развития задних крыльев.

По биотопической приуроченности были выделены следующие группы: лесная, болотная, лесо-болотная, лугово-полевая, лесо-луговая, прибрежная и эврибионтная [1–4]. По гидропреферендуму жужелицы были распределены как ксерофилы, мезоксерофилы, мезофилы, мезогигрофилы и гигрофилы [1–5; 12].

Морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев. Данные о размерах тела и морфологии крыльев были взяты из электронной онлайн базы carabidae.org [5] и на основании собственных измерений. Размеры тела связаны с интенсивностью метаболических процессов, а степень развития крыльев — с миграционной активностью. По длине тела были выделены крупные (22–40 мм), средние (9–21 мм), мелкие (4–8 мм) группы. По степени развития крыльев жужелиц подразделяли на такие группы, как диморфики (характеризуются и развитыми, и укороченными крыльями), брахиптерные (укороченные крылья), макроптерные (развитые крылья) [5; 12].

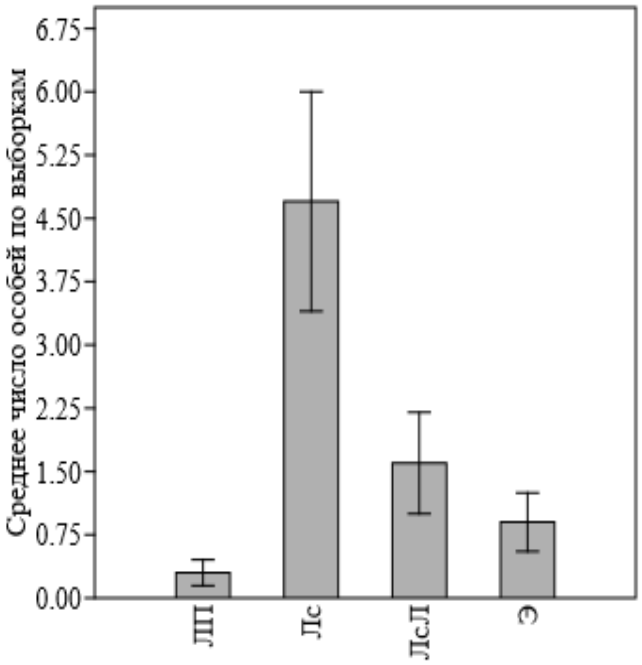
Сбор материала осуществлялся с помощью ловушек Барбера в сосновых лесах в 7 административных районах Витебской области. Детальная характеристика методов учета, статистического анализа и описание биотопов приведены в разделе 3.1.

5.2 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков лишайниковых

В сосняках лишайниковых выявлены представители 4 биотопических групп (лугово-полевая, лесная, лесо-луговая, эврибионтная). Установлены достоверные различия (χ^2=14,68, p<0,001) между числом особей, принадлежащих к различным группам. Подавляющее большинство — обитатели лесов (рисунок 5.1), среднее число особей которых составило 4,70±1,30. В их числе такие виды, как *Calathus micropterus, C. arvensis, C. hortensis*. На втором месте оказались виды, обитающие как в лесах, так и на открытых пространствах (лесо-луговые), однако их количественные показатели были значительно ниже (среднее число особей — 1,60±0,60). Среди них больше всего выявлено особей *Calathus erratus*. Виды, относящиеся к остальным группам, были представлены единичными особями.

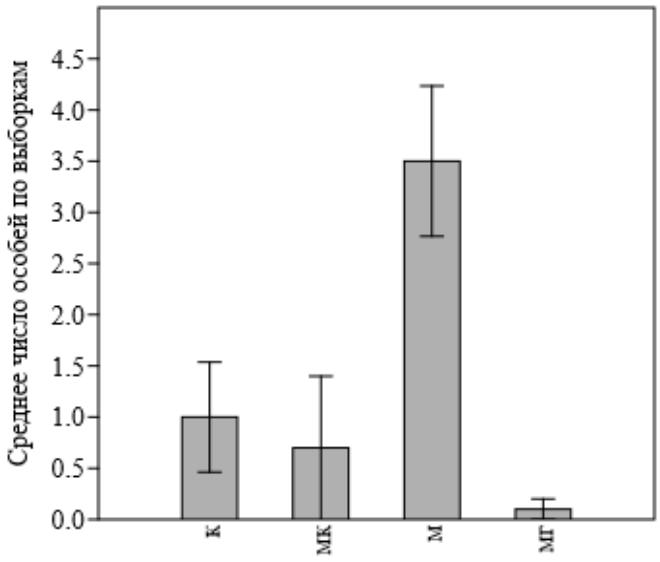
Среди жужелиц, обитающих в сосняках лишайниковых, выявлены достоверные различия (χ^2=17,87, p<0,001) по гидропреферендумам. Большинство из них оказались мезофилами (среднее число особей — 3,50±0,73) (рисунок 5.2).

По трофическим предпочтениям достоверно (χ^2=7,36, p=0,006) преобладали зоофаги (86,79%). Миксофитофаги (13,21%) представлены немногочисленными особями *Harpalus rufipes.*



Примечание: ЛП — лугово-полевая, Лс — лесная, Лс — лесо-луговая, Э — эврибионтная группы.

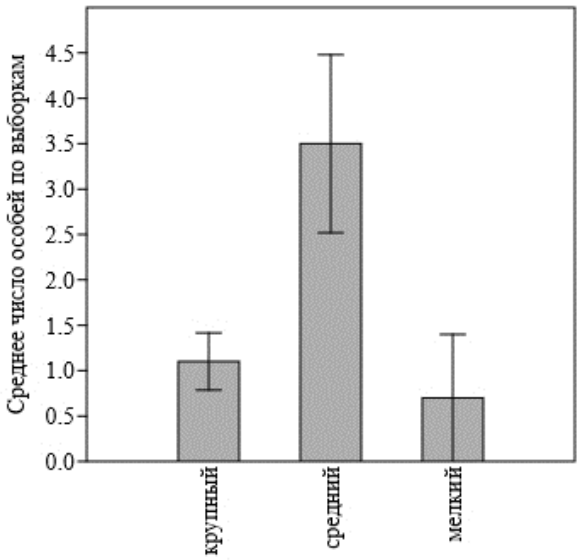
Рисунок 5.1 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках лишайниковых в Белорусском Поозерье**



Примечание: к — ксерофилы, мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы.

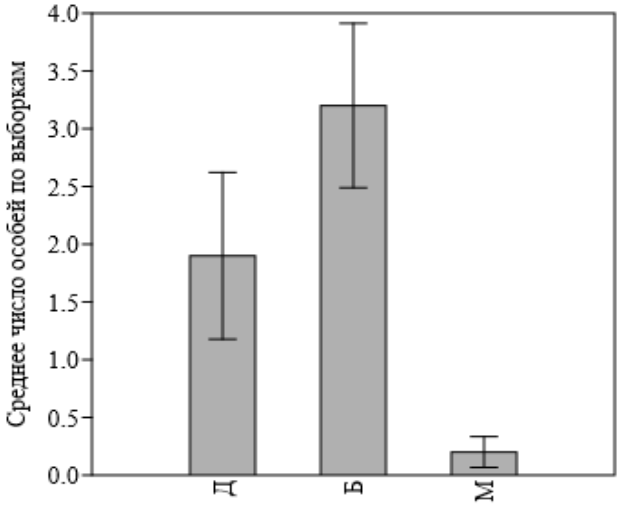
Рисунок 5.2 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках лишайниковых в Белорусском Поозерье**

Общие морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев (рисунок 5.3, 5.4). В сосняке лишайниковом выявлены значимые (χ^2=12,2, p<0,002) различия длины тела. При этом преобладали особи средней длины, среднее число которых составило 3,50±0,96, тогда как особей крупных и мелких размеров обнаружено значительно меньше.



Примечание: крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.3 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках лишайниковых в Белорусском Поозерье**

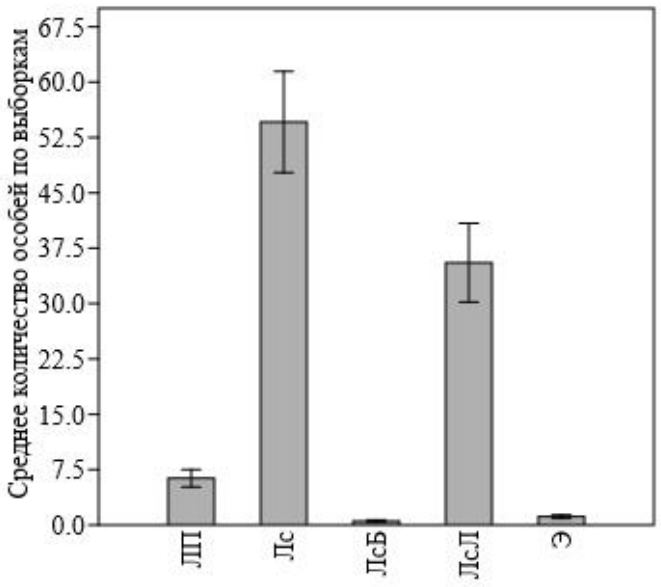


Примечание: Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные.

Рисунок 5.4 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках лишайниковых в Белорусском Поозерье**

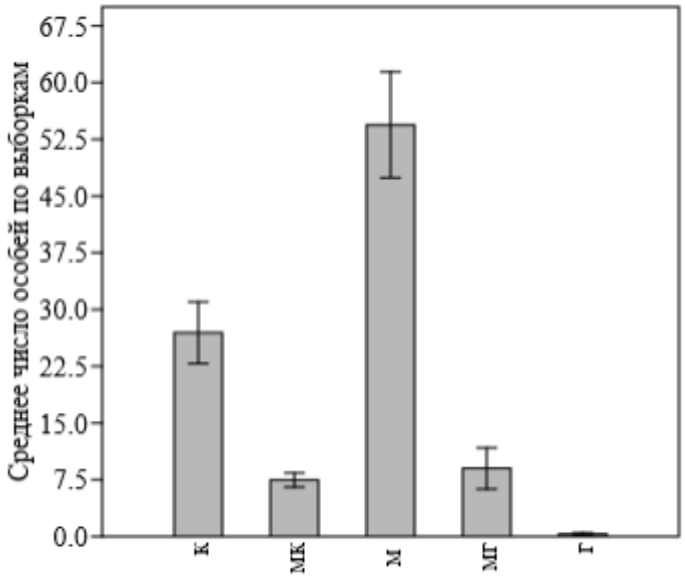
5.3 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков вересковых

В сосняке вересковом выявлены представители 6 биотопических групп (лугово-полевая, лесная, лесо-луговая, лесо-болотная, прибрежная, эврибионтная). Установлены достоверные различия (χ^2=78,23, p<0,001) между числом особей, принадлежащих к различным группам. Большинство — обитатели лесов (рисунок 5.5), среднее число особей которых составило 54,47±6,85. В их числе такие виды, как *Carabus arvensis, C. violaceus, Pterostichus oblongopunctatus*. На втором месте оказались виды, обитающие и в лесах, и на открытых пространствах (лесо-луговые), их количественные показатели были ниже (среднее число особей — 35,53±5,18). Среди них больше всего учтено видов *Calathus erratus, Pterostichus niger.* Достаточно значительно представлены обитатели открытых пространств, луго-полевые виды (6,33±1,17). Это в основном *Poecilus versicolor, Synuchus vivalis*. Виды, относящиеся к остальным группам, были представлены единичными особями. Среди жужелиц, обитающих в сосняках вересковых, выявлены достоверные различия (χ^2=59,08, p<0,001) по гидропреферендумам. Большинство из них оказались мезофилами (среднее число особей — 54,40±7,00), ксерофилов примерно вдвое меньше (26,53±4,09), далее следуют мезогигрофилы (9,00±2,72) и мезоксерофилы (7,47±0,94) (рисунок 5.6). Наиболее низким было обилие гигрофильных видов (среднее число особей — 0,33±0,16). По трофическим предпочтениям достоверно (χ^2=21,82, p<0,001) преобладали зоофаги (95,58%). Миксофитофаги (4,42%) представлены немногочисленными особями *Harpalus tardus, H. rufipes, H. latus, Amara brunnea, A. curta.* Общие морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев. В сосняке вересковом выявлены значимые (χ^2=30,05, p<0,001) различия длины тела. При этом преобладали особи средней длины, среднее число которых составило 77,0±7,74, тогда как особей крупных и мелких размеров установлено немного (10,33±3,25 и 10,8±1,34 соответственно) (рисунок 5.7). Выявлены значимые различия (χ^2=28,11, p<0,001) жужелиц по степени развития крыльев. Преобладали диморфики, среднее число которых составило 47,33±7,66, и особи с укороченными крыльями (брахиптерные), не способные к полету, 42,20±4,17 (рисунок 5.8).



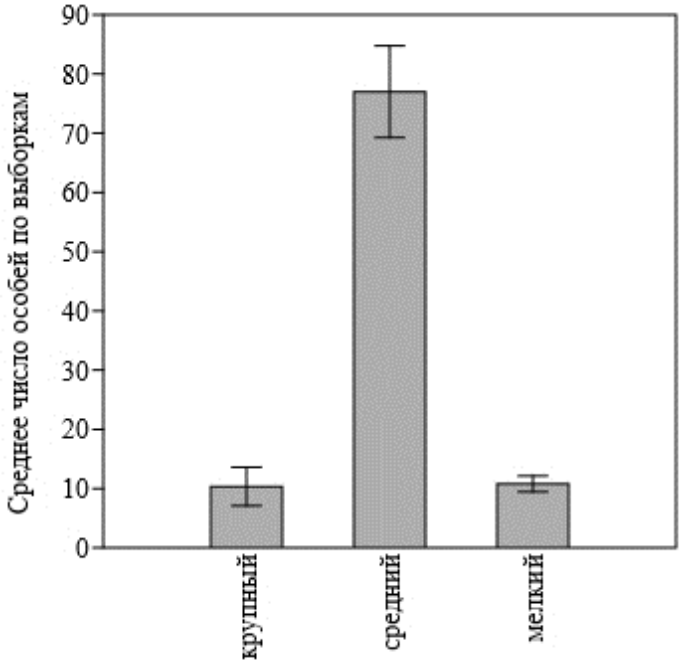
Примечание: ЛП — лугово-полевая, Лс — лесная, ЛсБ — лесо-болотная, ЛсЛ — лесо-луговая, Э — эврибионтная группы.

Рисунок 5.5 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках вересковых в Белорусском Поозерье**



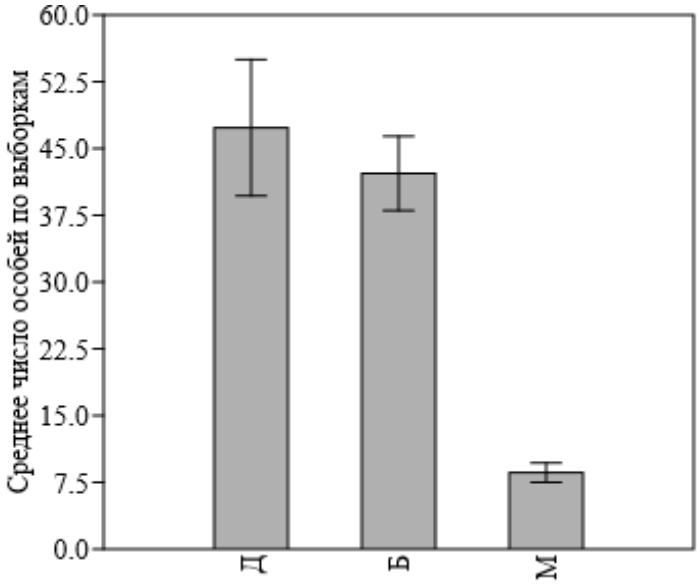
Примечание: к — ксерофилы, мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, г — гигрофилы

Рисунок 5.6 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках вересковых в Белорусском Поозерье**



Примечание: крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.7 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках вересковых в Белорусском Поозерье**



Примечание: Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные.

Рисунок 5.8 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках вересковых в Белорусском Поозерье**

5.4 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков брусничных

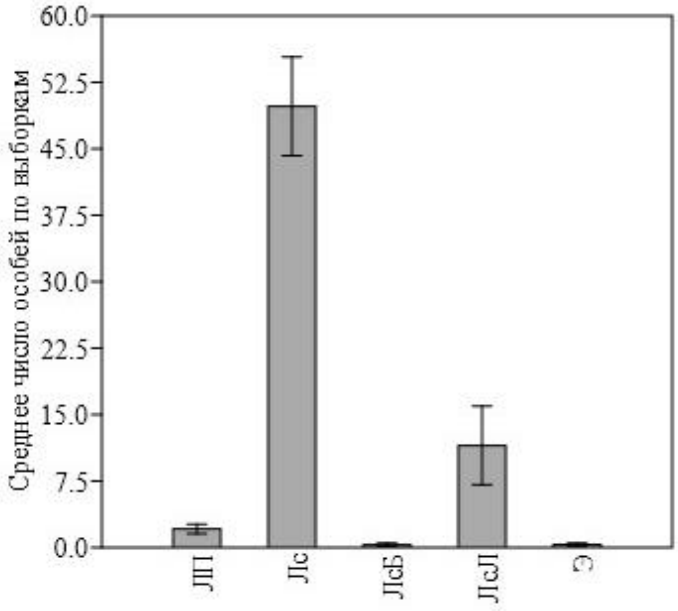
В сосняке брусничном выявлены представители 5 биотопических групп (лугово-полевая, лесная, лесо-луговая, лесо-болотная, эврибионтная). Установлены достоверные различия (χ^2=48,84, p<0,001) между числом особей, принадлежащих к различным группам. Подавляющее большинство — обитатели лесов (рисунок 5.9), среднее число особей которых составило 54,93±4,71. В их числе такие виды, как *Carabus arvensis, Calathus micropterus, Pterostichus oblongopunctatus.* На втором месте оказались виды, обитающие в лесах и на открытых пространствах (лесо-луговые), однако их количественные показатели были значительно ниже (среднее число особей — 14,80±5,09). Среди них больше всего выявлено видов *Pterostichus niger, Calathus erratus*. Виды, относящиеся к остальным группам, были представлены единичными особями.

Среди жужелиц, обитающих в сосняках брусничных, отмечены достоверные различия (χ^2=40,90, p<0,001) по гидропреферендумам. Большинство из них оказались мезофилами (среднее число особей — 40,86±5,19) (рисунок 5.10). Наиболее низким было представительство гигрофильных видов (среднее число особей — 0,33±0,21).

По трофическим предпочтениям достоверно (χ^2=22,62, p<0,001) преобладали зоофаги (99,27%). Миксофитофаги (0,73%) представлены немногочисленными особями *Harpalus rufipes, Amara similata, A. brunnea.*

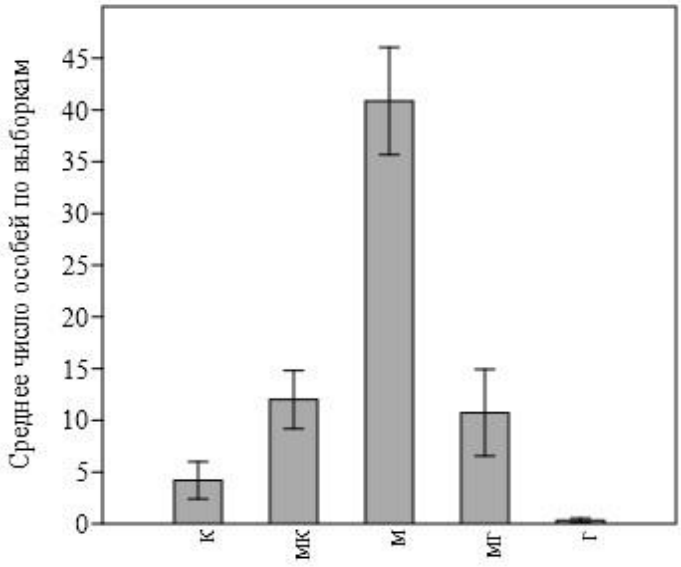
Общие морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев. В сосняке брусничном выявлены значимые (χ^2=12,77, p<0,001) различия длины тела. При этом преобладали особи средней длины, среднее число которых составило 43,66±7,36, тогда как особей крупных размеров обнаружено меньше всего (11,20±2,77) (рисунок 5.11).

Выявлены значимые различия (χ^2=27,02, p<0,001) жужелиц по степени развития крыльев. Преобладали особи с укороченными крыльями (брахиптерные), не способные к полету, среднее число которых составило 47,40±3,66 (рисунок 5.12). Вдвое меньше было особей диморфных видов, которые характеризуются как развитыми, так и укороченными крыльями (23,26±6,89).



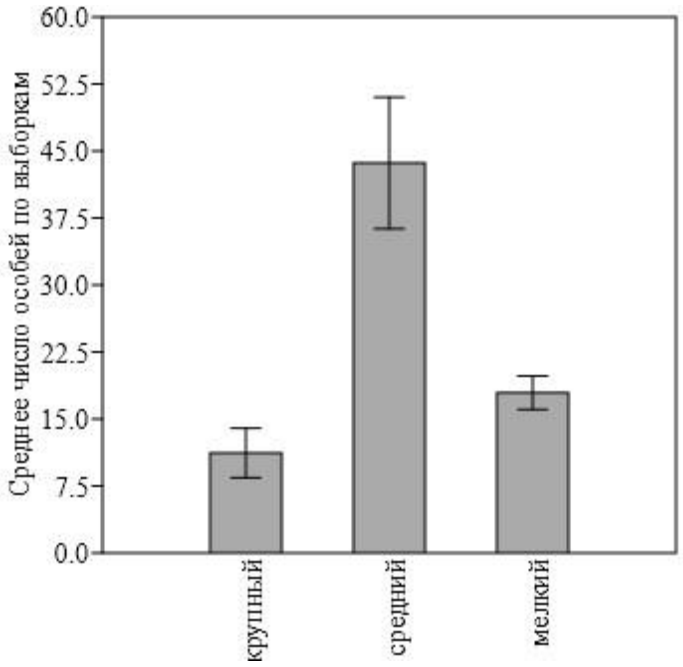
Примечание: ЛП — лугово-полевая, Лс — лесная, ЛсБ — лесо-болотная, Э — эврибионтная группы.

Рисунок 5.9 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках брусничных в Белорусском Поозерье**



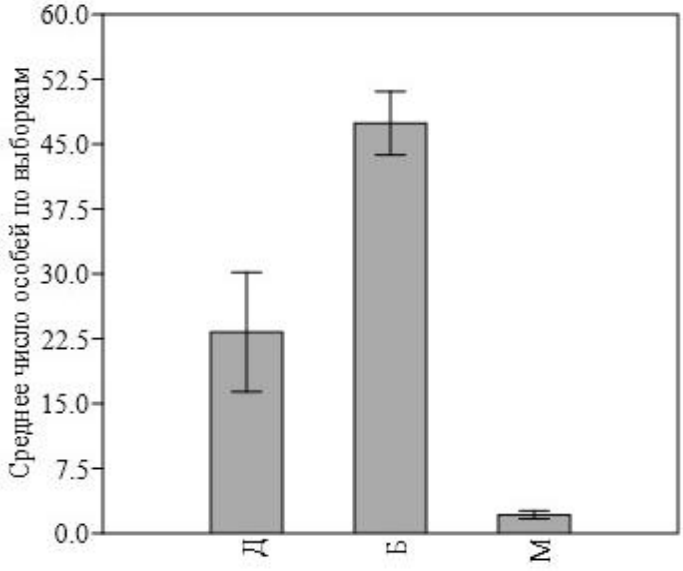
Примечание: к — ксерофилы, мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, г — гигрофилы.

Рисунок 5.10 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках брусничных в Белорусском Поозерье**



Примечание: крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.11 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках брусничных в Белорусском Поозерье**



Примечание: Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные.

Рисунок 5.12 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках брусничных в Белорусском Поозерье**

5.5 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков мшистых

В сосняке мшистом также выявлены представители 5 биотопических групп (лугово-полевая, лесная, лесо-луговая, лесо-болотная, эврибионтная). Установлены достоверные различия (χ^2=48,07, p<0,001) между числом особей, принадлежащих к различным группам. Подавляющее большинство — обитатели лесов (рисунок 5.13), среднее число особей которых составило 55,80±8,02.

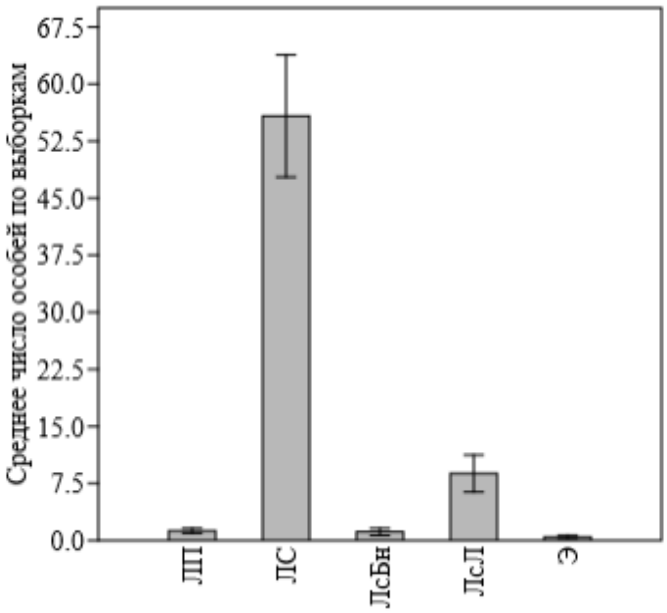
В их числе такие виды, как *Carabus arvensis, C. violaceus, Calathus micropterus, Pterostichus oblongopunctatus, Amara brunnea*. На втором месте оказались виды, обитающие как в лесах и на открытых пространствах (лесо-луговые), однако их количественные показатели были значительно ниже (среднее число особей — 8,80±2,44). Среди них больше всего установлено видов *Pterostichus niger, Calathus erratus*. Виды, относящиеся к остальным группам, были представлены единичными особями.

У жужелиц, обитающих в сосняках мшистых, выявлены значимые различия (χ^2=44,49, p<0,001) по гидропреферендумам. Большинство из них оказались мезофилами (среднее число особей — 51,0±8,18) (рисунок 5.14). Наиболее низким было представительство гигрофильных видов (среднее число особей — 1,06±0,48).

По трофическим предпочтениям значимо (χ^2=21,20, p<0,001) преобладали зоофаги (92,19%). Миксофитофаги (7,80%) представлены немногочисленными особями *Amara brunnea, A. communis, Harpalus rufipes, H. laevipes, H. latus.*

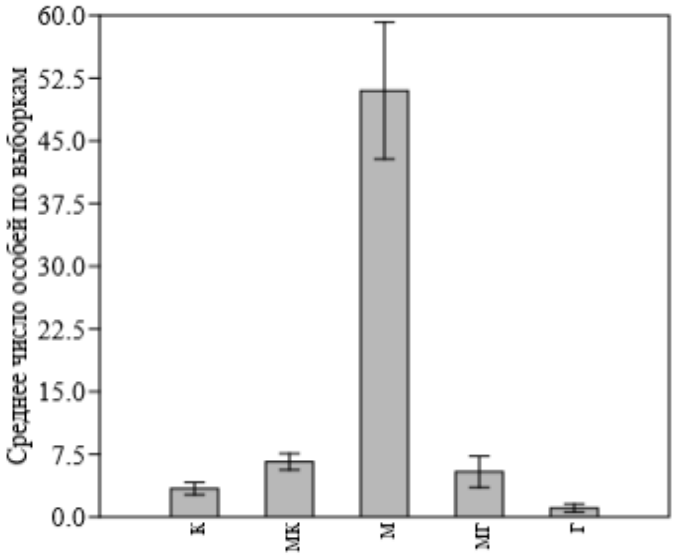
Общие морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев. В сосняке зеленомошном выявлены значимые (χ^2=16,84, p<0,001) различия длины тела. При этом преобладали особи средней длины, среднее число которых составило 44,47±7,16, тогда как особей крупных размеров и мелких обнаружено значительно меньше (10,80±2,51) (рисунок 5.15).

Выявлены значимые различия (χ^2=20,60, p<0,001) жужелиц по степени развития крыльев. Преобладали особи с укороченными крыльями (брахиптерные), не способные к полету, среднее число которых составило 42,33±5,15 (рисунок 5.16). Вдвое меньше было особей диморфных видов, которые характеризуются как развитыми, так и укороченными крыльями (17,80±5,11).



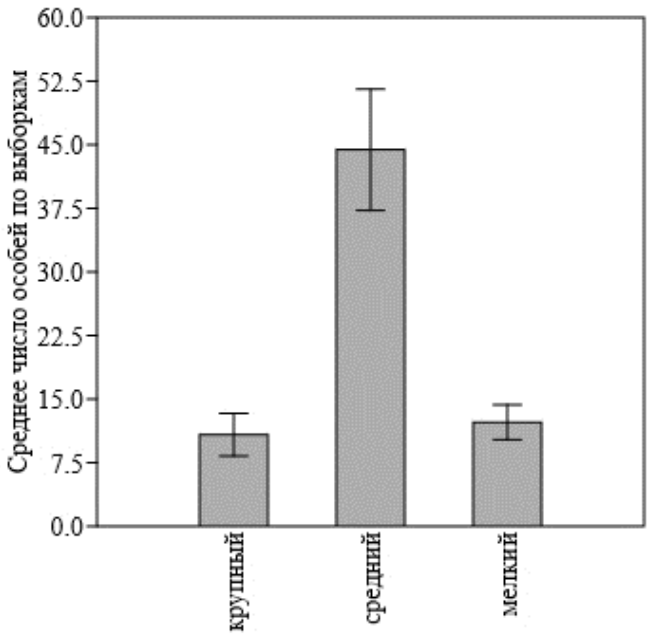
Примечание: ЛП — лугово-полевая, Лс — лесная, ЛсБ — лесо-болотная, Э — эврибионтная группы.

Рисунок 5.13 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках мшистых в Белорусском Поозерье**



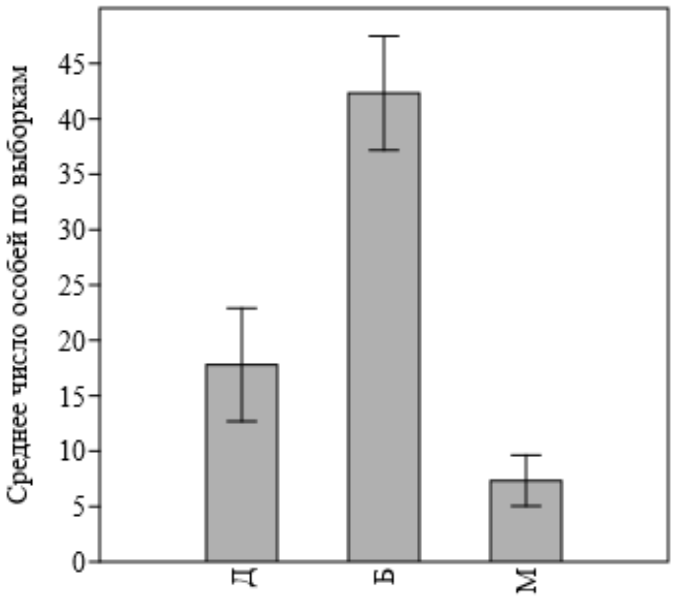
Примечание: к — ксерофилы, мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, г — гигрофилы

Рисунок 5.14 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках мшистых в Белорусском Поозерье**



Примечание: крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.15 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках мшистых в Белорусском Поозерье**

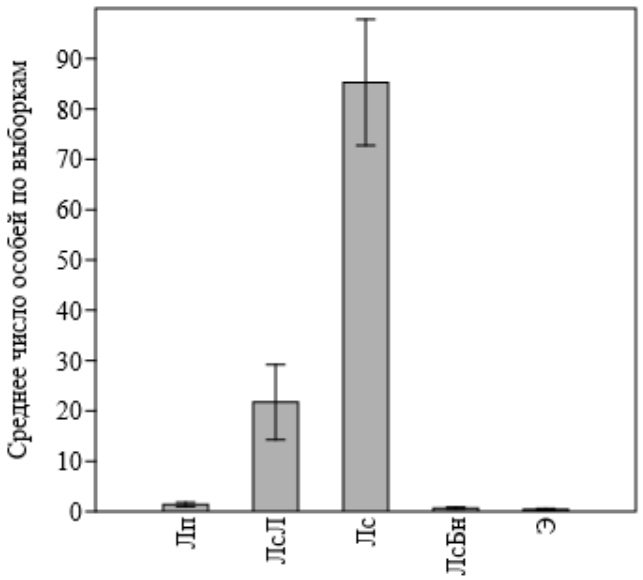


Примечание: Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные.

Рисунок 5.16 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках мшистых в Белорусском Поозерье**

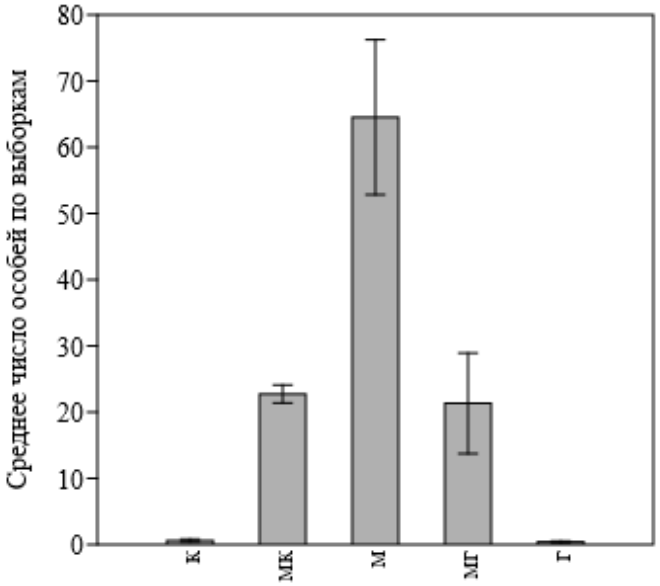
5.6 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков черничных

В сосняке черничном выявлены представители 6 биотопических групп (лугово-полевая, лесная, лесо-луговая, лесо-болотная, прибрежно-болотная, эврибионтная). Установлены достоверные различия (χ^2=63,48, p<0,001) между числом особей, принадлежащих к различным группам. Подавляющее большинство — обитатели лесов (рисунок 5.17), среднее число особей которых составило 85,27±12,53. В их числе такие виды, как *Carabus hortensis, C. arvensis, Calathus micropterus, Pterostichus oblongopunctatus*. На втором месте оказались виды, обитающие в лесах и на открытых пространствах (лесо-луговые), однако их количественные показатели были значительно ниже (среднее число особей — 21,73±7,48). Среди них подавляющее большинство составляет *Pterostichus niger*. Виды, относящиеся к остальным группам, были представлены единичными особями. Среди жужелиц, обитающих в сосняках черничных, выявлены достоверные различия (χ^2=53,18, p<0,001) по гидропреферендумам. Большинство из них оказались мезофилами (среднее число особей — 64,53±11,68) (рисунок 5.18). Наиболее низким было представительство гигрофильных видов (среднее число особей — 0,40±0,13). По трофическим предпочтениям достоверно (χ^2=22,22, p<0,001) преобладали зоофаги (98,97%). Миксофитофаги (1,03%) представлены немногочисленными особями *Amara brunnea, Harpalus rufipes, H. laevipes.* Общие морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев. В сосняке черничном выявлены значимые (χ^2=13,11, p<0,001) различия длины тела. При этом преобладали особи средней длины, среднее число которых составило 56,47±9,98, особей крупных и мелких размеров выявлено меньше (28,67±9,48 и 24,47±1,43 соответственно (рисунок 5.19). Установлены значимые различия (χ^2=26,76, p<0,001) жужелиц по степени развития крыльев. Преобладали особи с укороченными крыльями (брахиптерные), не способные к полету, среднее число которых составило 76,87±11,10 (рисунок 5.20). Вдвое меньше было особей диморфных видов, которые характеризуются развитыми и укороченными крыльями (29,93±9,10), количество летающих видов незначительно.



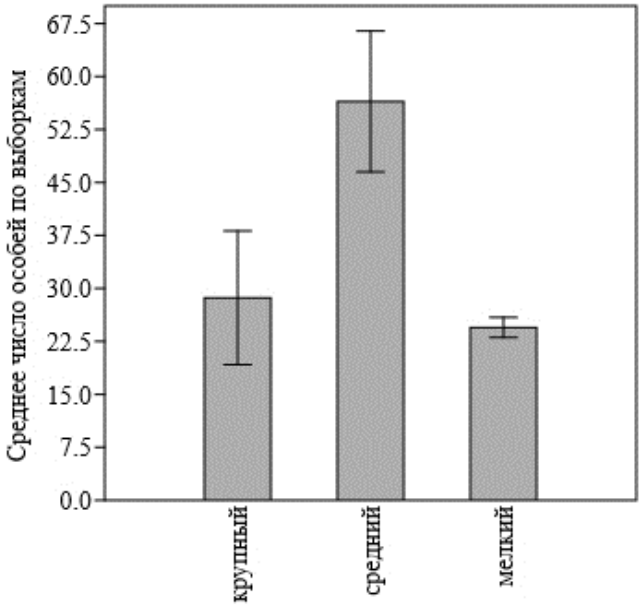
Примечание: ЛП — лугово-полевая, Лс — лесная, ЛсБн — лесо-болотная, ЛсЛ — лесо-луговая, Э — эврибионтная группы.

Рисунок 5.17 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных в Белорусском Поозерье**



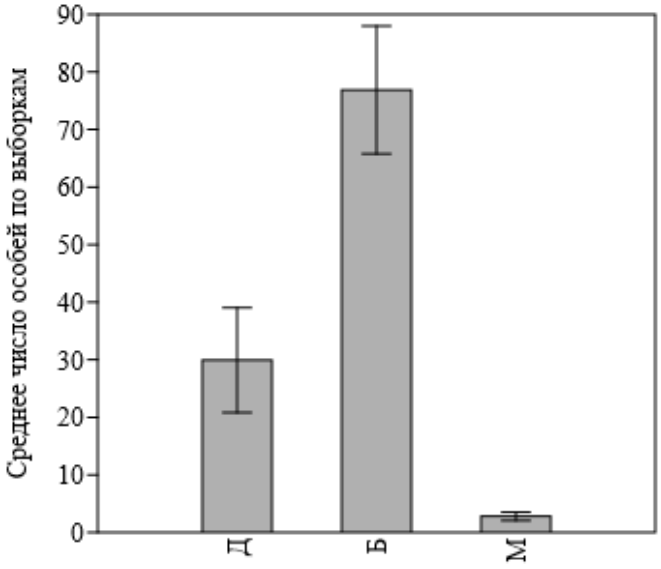
Примечание: к — ксерофилы, мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, г — гигрофилы.

Рисунок 5.18 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных на минеральных почвах в Белорусском Поозерье**



Примечание: крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.19 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных в Белорусском Поозерье**



Примечание: Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные

Рисунок 5.20 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных в Белорусском Поозерье**

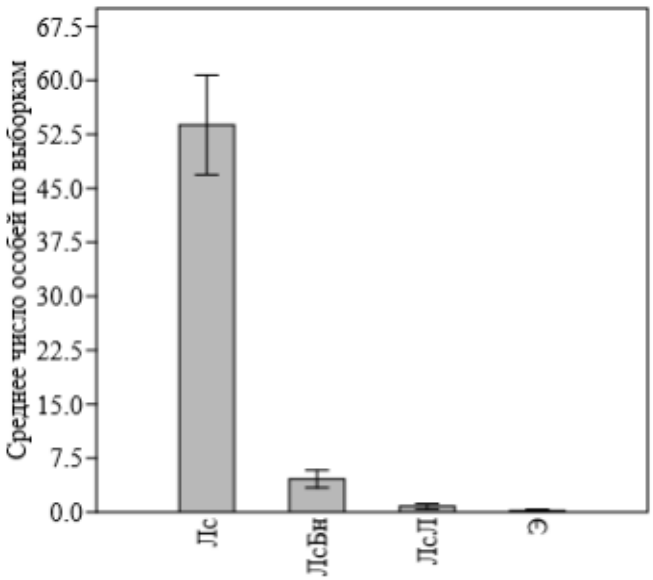
5.7 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков черничных на торфяно-болотных почвах

В сосняке черничном заболоченном выявлены представители 6 биотопических групп (лугово-болотная, лесная, лесо-луговая, лесо-болотная, прибрежно-болотная, эврибионтная). Установлены достоверные различия (χ^2=25,91, p<0,001) между числом особей, принадлежащих к различным группам. Большинство составляли лесо-луговые виды, в основном за счет *Pterostichus niger* (рисунок 5.21), среднее число особей которых было 29,40±1,89. На втором месте оказались обитатели лесов, среднее число особей которых 21,60±5,41. В их числе такие виды, как *Carabus hortensis, Cychris caraboides.* Присутствовали и виды, обитающие в лесах и на болотах (лесо-болотные), однако их количественные показатели были значительно ниже (среднее число особей — 6,60±1,40). Среди них больше всего выявлено видов *Pterostichus rhaeticus, Carabus granulatus*. Виды, относящиеся к остальным группам, были представлены единичными особями.

Среди жужелиц, обитающих в сосняках черничных заболоченных, установлены достоверные различия (χ^2=16,31, p<0,001) по гидропреферендумам. Большинство из них оказались мезогигрофилами (среднее число особей — 31,20±2,54), количество мезофиллов немного меньше (среднее число особей — 22,80±5,62) (рисунок 5.22). Наиболее низким было представительство мезоксерофильных видов (среднее число особей — 0,20±0,002). По трофическим предпочтениям обнаружены только зоофаги.

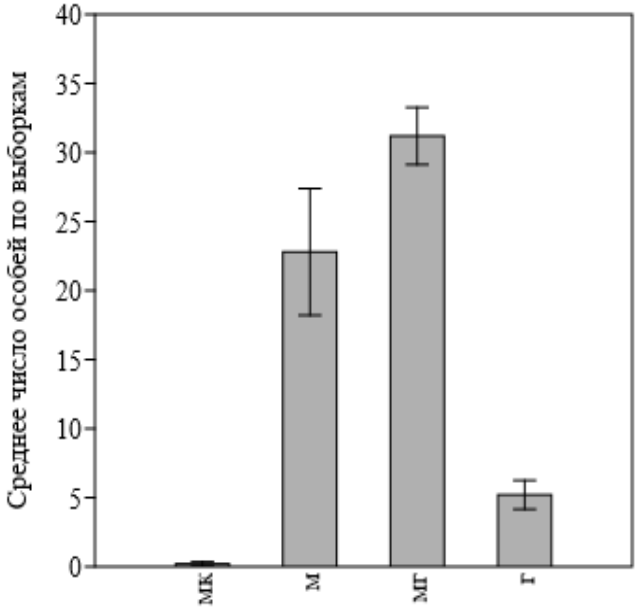
Общие морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев. В сосняке черничном заболоченном выявлены значимые (χ^2=12,06, p<0,001) различия длины тела. При этом преобладали особи средней длины, среднее число которых составило 37,60±1,21, тогда как особей крупных размеров выявлено вдвое меньше (18,20±6,12) (рисунок 5.23).

Отмечены значимые различия (χ^2=10,56, p=0,005) жужелиц по степени развития крыльев. Преобладали диморфные особи, среднее число которых составило 33,40±2,11 (рисунок 5.24), на втором месте особи с укороченными крыльями (брахиптерные), не способные к полету (20,80±5,60), меньше было особей с развитыми крыльями (5,20±1,24).



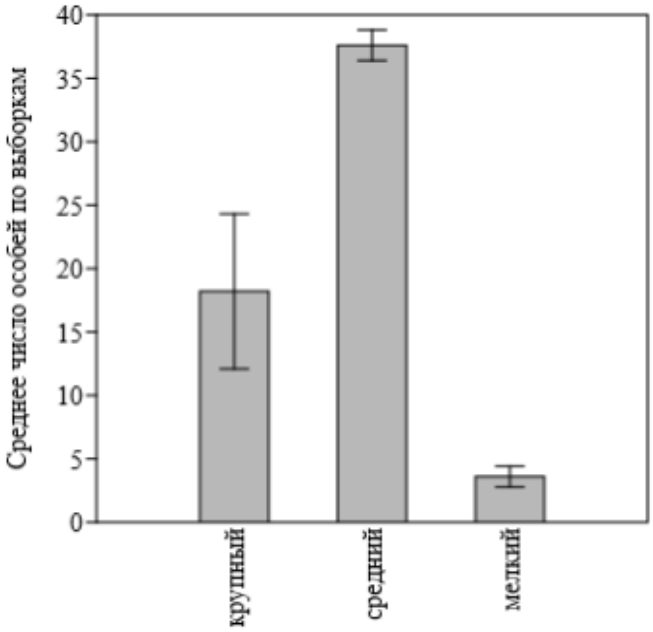
Примечание: Лс — лесная, ЛсБл — лесо-болотная, ЛсЛ — лесо-луговая, Э — эврибионтная группы.

Рисунок 5.21 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных заболоченных в Белорусском Поозерье**



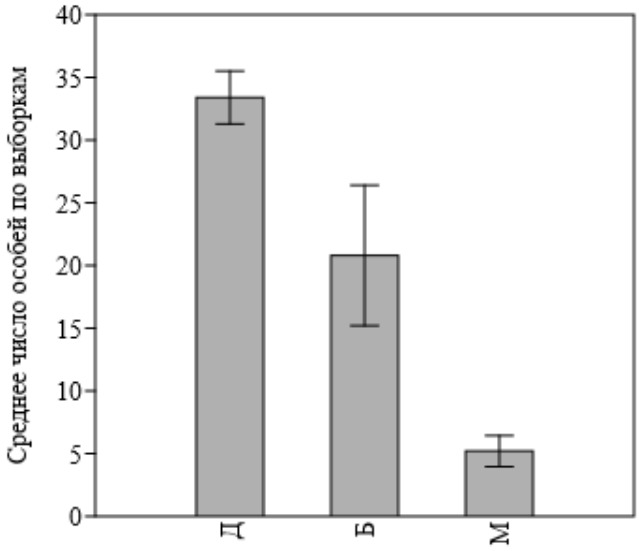
Примечание: мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, г — гигрофилы.

Рисунок 5.22 – **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных заболоченных в Белорусском Поозерье**



Примечание: крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.23 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных заболоченных в Белорусском Поозерье**

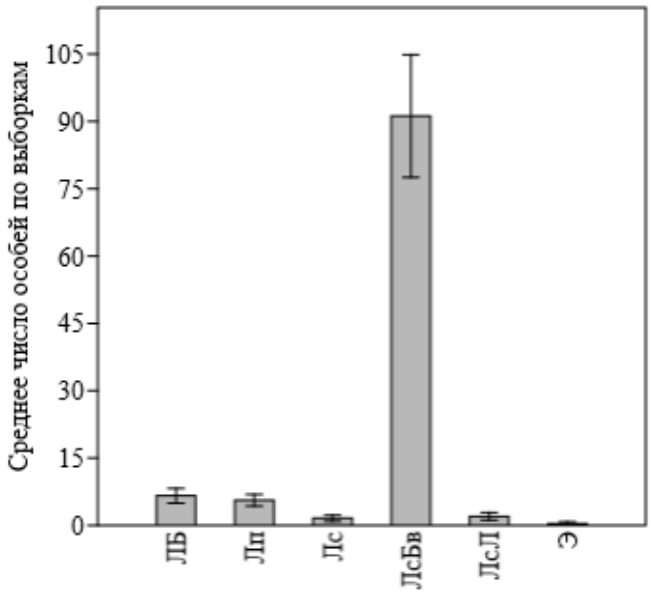


Примечание: Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные.

Рисунок 5.24 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках черничных заболоченных в Белорусском Поозерье**

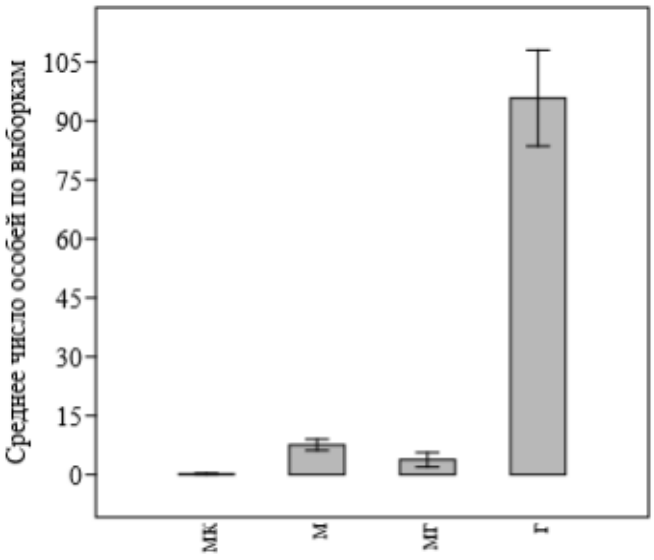
5.8 Экологическая характеристика ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосняков багульниковых

В сосняках багульниковых выявлены представители 6 биотопических групп (луго-болотная, лугово-полевая, лесная, лесо-болотная, лесо-луговая, эврибионтная). Установлены достоверные различия (χ^2=22,35, p<0,001) между числом особей, принадлежащих к различным группам. Подавляющее большинство — обитатели болот (рисунок 5.25), среднее число особей которых составило 91,20±13,66. В их числе такие виды, как *Agonum ericeti, Pterostichus rhaeticus.* На втором месте оказались виды, обитающие на открытых пространствах лугов и болот, однако их количественные показатели были значительно ниже (среднее число особей — 6,6±1,63). Среди них больше всего выявлено видов *Pterostichus diligens,* присутствие луго-полевых видов (среднее число особей — 5,6±1,29) в основном за счет *Poecilus cupreus, P. versicolor*. Виды, относящиеся к остальным группам, были представлены единичными особями. Среди жужелиц, обитающих в сосняках багульниковых, выявлены значимые различия (χ^2=15,7, p<0,001) по гидропреферендумам. Большинство из них оказались гигрофилами (среднее число особей — 95,8±12,19) (рисунок 5.26). Наиболее низким было представительство мезоксерофильных видов (среднее число особей — 0,2±0,2). По трофическим предпочтениям достоверно (χ^2=45,72, p<0,001) преобладали зоофаги (99,63%). Миксофитофаги (0,37%) представлены единичными особями *Amara plebeja* и *A. communis.* Общие морфоадаптивные особенности жужелиц проанализированы с использованием средних размеров длины тела имаго и степени развития крыльев. В сосняке багульниковом выявлены значимые (χ^2=12,54, p<0,002) различия длины тела. При этом преобладали особи мелких размеров, среднее число которых составило 83,66±12,03, тогда как особей крупных размеров обнаружено меньше всего (2,4±0,92) (рисунок 5.27). Выявлены значимые различия (χ^2=9,03, p<0,008) жужелиц по степени развития крыльев. Преобладали особи с укороченными крыльями (брахиптерные), не способные к полету, среднее число которых составило 84,20±12,27 (рисунок 5.28). Намного меньше было особей диморфных видов, которые характеризуются как развитыми, так и укороченными крыльями, а также видов летающих.



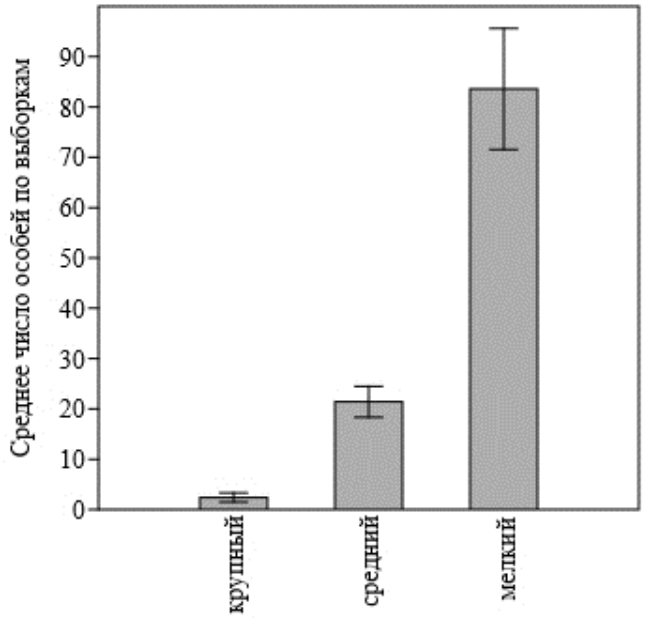
Примечание: ЛБ — луго-болотная, ЛП — лугово-полевая, Лс — лесная, ЛсБв — лесо-болотная, ЛсЛ — лесо-луговая, Э — эврибионтная группы.

Рисунок 5.25 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках багульниковых в Белорусском Поозерье**



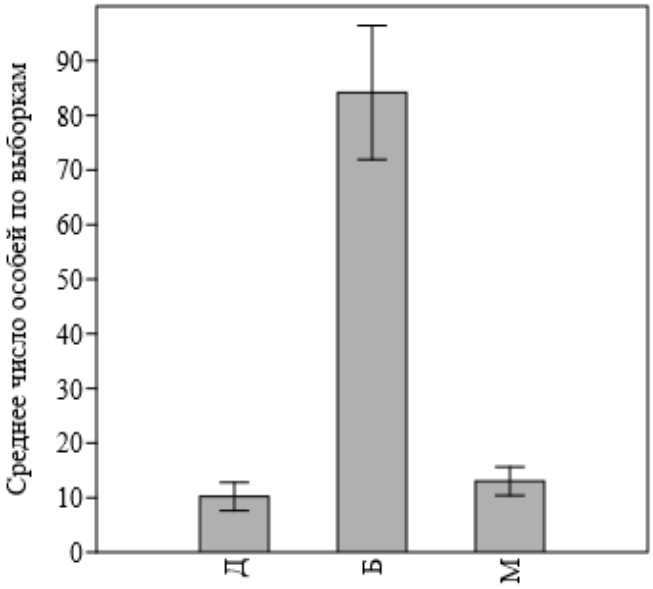
Примечание: мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, г — гигрофилы.

Рисунок 5.26 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках багульниковых в Белорусском Поозерье**



Примечание: крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.27 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках багульниковых в Белорусском Поозерье**



Примечание: Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные.

Рисунок 5.28 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках багульниковых в Белорусском Поозерье**

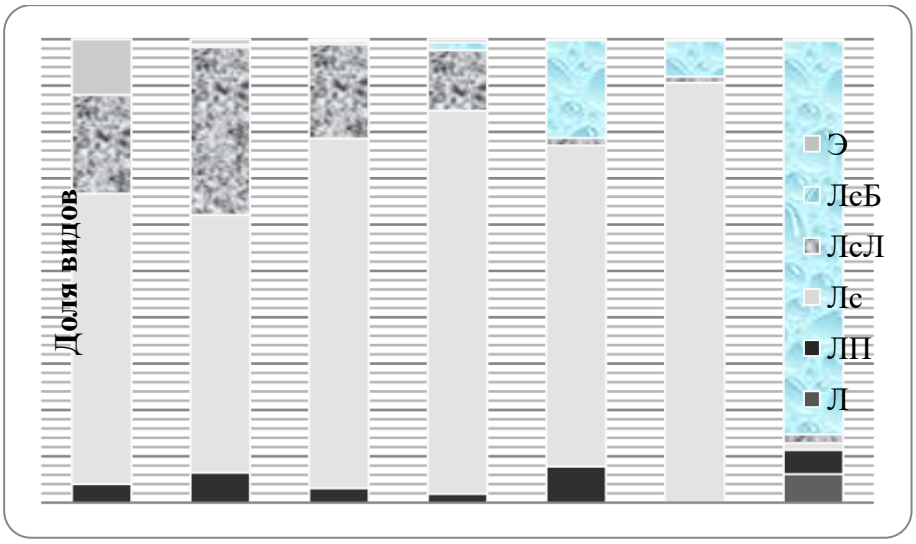
5.9 Сравнительная характеристика экологической структуры ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) сосновых лесов Белорусского Поозерья

Для оценки экологической структуры ассамблей жужелиц сосновых лесов были использованы такие показатели, как биотопическая приуроченность видов, гидропреферендумы, трофические преферендумы, длина тела имаго и степень развития крыльев. Данные показатели не только характеризуют структурную дифференциацию ассамблей жужелиц, но и демонстрируют особенности различных типов сосновых лесов как окружающей среды для беспозвоночных животных, обитающих на поверхности почвы, а также могут предоставить дополнительную информацию о механизмах, влияющих на их реакцию на изменение окружающей среды.

Спектр групп по биотопической приуроченности достаточно узкий. Выявлены представители 4 биотопических групп, кроме сосняков багульниковых, где отмечены виды, входящие в состав 5 групп. Большинство составляли обитатели лесов (55,57–90,57%), за исключением заболоченных сосняков багульниковых (1,48%), где преобладали лесо-болотные виды. В большинстве местообитаний на втором месте оказались лесо-луговые виды (13,03–36,25%), кроме сосняков черничных и багульниковых, где возрастает для лесо-болотных видов (7,74–84,91%). Доля обитателей открытых пространств была невысокой, доля эврибионтов также оказалась низкой. Только в сосняках лишайниковых она составила 12,0% (рисунок 5.29).

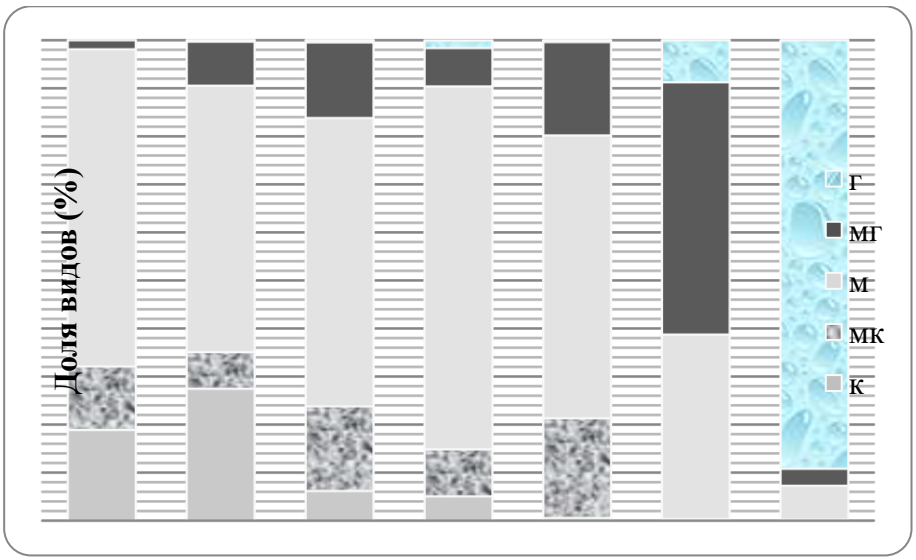
Преобладание лесных видов указывает на высокую специализацию ассамблей жужелиц к экологическим условиям экосистем сосновых лесов. За последние несколько десятилетий в Европе места обитания специализированных лесных видов уменьшились в результате сокращения площади лесов или подверглись серьезному нарушению, например, фрагментации из-за прокладки дорог, увеличения площади сельхозугодий, урбанизации и других факторов. Во многих случаях может происходить замена специализированных видов широко адаптированными эврибионтами, что приводит к функциональной гомогенизации биоразнообразия с последующими последствиями для функционирования экосистемы [8]. В исследованных нами типах сосновых лесов данная тенденция не прослеживается.

Анализ гидропреферендумов показал преобладание в ассамблеях жужелиц мезофильных видов (55,50–75,60%), за исключением заболоченных сосняков черничных и багульниковых, где большинство составляли мезогидрофилы и гидрофилы, доля которых равна 52,50% и 89,20%, соответственно. С другой стороны, в наиболее сухих сосняках лишайниковых и вересковых была высока доля ксерофилов (18,90–27,50%). Данный факт подтверждает высокую чувствительность жужелиц к особенностям гидрологического режима биотопа и, наряду с биотопической приуроченностью, указывает на их высокую роль в биоиндикации (рисунок 5.30).



Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Свер — вересковые, Сбр — брусничные, Сзм — мшистые, Счерл — черничные на минеральных почвах, Счерб — черничные на заболоченных почвах, Сбаг — багульниковые; Л — луговая, ЛП — лугово-полевая, Лс — лесная, ЛсЛ — лесолуговая, ЛсБ — лесо-болотная, Э — эврибионтная группы.

Рисунок 5.29 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по биотопическим преферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках Белорусского Поозерья**



Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Свер — вересковые, Сбр — брусничные, Сзм — мшистые, Счерл — черничные на минеральных почвах, Счерб — черничные на заболоченных почвах, Сбаг — багульниковые; к — ксерофилы, мк — мезоксерофилы, м — мезофилы, мг — мезогигрофилы, г — гигрофилы.

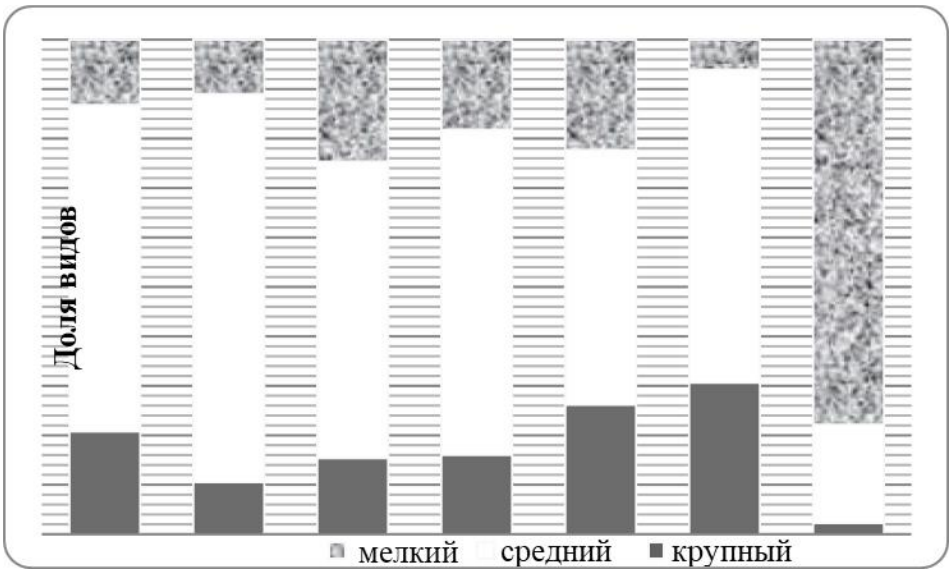
Рисунок 5.30 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по гидропреферендумам жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках Белорусского Поозерья**

Трофические преферендумы жужелиц во всех типах сосновых лесов характеризуются доминированием зоофагов (86,79–100,00%). Доля миксофитофагов оказалась наиболее высокой в сосняках мшистых (7,80%) и лишайниковых (13,20%). Данный тренд в целом характерен для жужелиц, в большинстве своем являющихся консументами второго порядка [12]. Наиболее высокая доля зоофагов отмечена в местообитаниях, отличающихся более сложной структурной организацией (наличие травяно-кустарничкового и мохового ярусов, подлеска, высокая доля покрытия и толщина подстилки), тогда как с упрощением структурной организации повышается доля миксофитофагов.

Возрастание доли миксофитофагов (представители родов *Amara* и *Harpalus*) в градиенте сосновых лесов выявлено в местообитаниях с наличием только травяного яруса, таких как сосняки мшистые и лишайниковые. Еще одной причиной этого может быть увеличение трофических ресурсов в виде семян злаков [9] в данных типах леса.

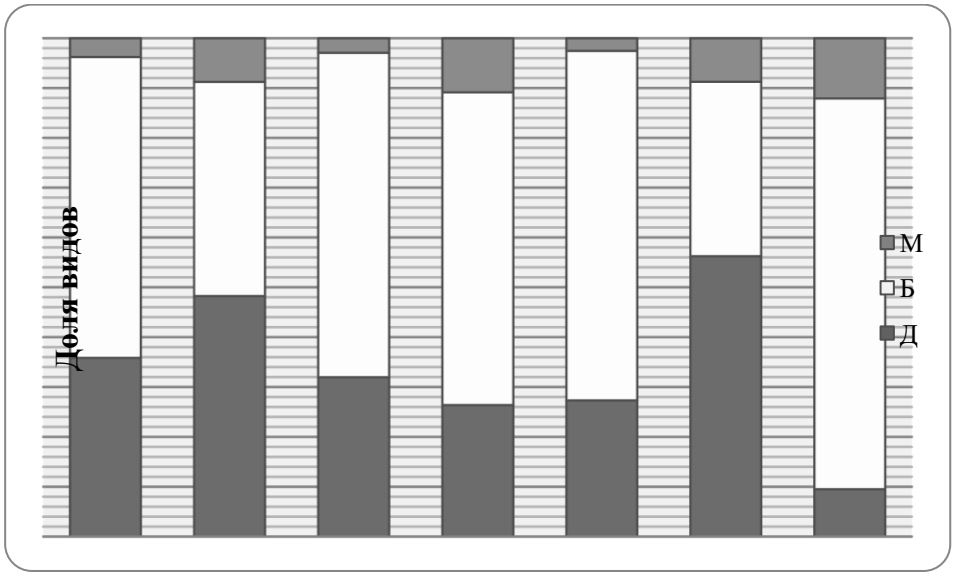
Установлено преобладание во всех типах сосняков особей со средней длиной тела (51,52–78,47%), за исключением багульниковых, где большинство составляли особи с мелкими размерами (77,84%). Доля особей с небольшой длиной тела оказалась достаточно высокой и в сосняках брусничных (24,63%) и черничных на минеральных почвах (22,32%). Это согласуется с гипотезой, которая предсказывает, что виды с меньшим размером тела преобладают в структурно сложных ландшафтах и, наоборот, виды с крупными размерами доминируют в более простых ландшафтах [6]. Эта гипотеза предполагает также, что виды с мелкими размерами имаго (часто с пропорционально более короткими ногами) имеют функциональное преимущество в возможности перемещаться в местообитаниях с густой напочвенной растительностью, в то время как перемещение видов с крупными размерами имаго в таких местах затруднено. Однако последние, особенно представители рода *Carabus*, имеют преимущество в открытых, в том числе ксерофитных, местообитаниях, так как являются более подвижными во время охоты и могут выдерживать высокие нагрузки высыхания [6; 9]. Последний тренд в наших исследованиях не подтвержден. Виды с крупными размерами имаго составляли высокую долю как в ксерофитных сосняках лишайниковых (20,75%), так и в мезофильных и структурно сложных сосняках черничных на минеральных почвах (30,64%) (рисунок 5.31, 5.32).

В большинстве типов сосновых лесов преобладали особи брахиптерных видов (43,10–70,10%), за исключением сосняков вересковых и черничных на торфяных почвах, где высокой была доля имаго диморфных жужелиц (48,30–56,20%). Наименьшей оказалась доля макроптерных особей, больше всего которых зарегистрировано в сосняках мшистых (10,90%) и багульниковых (12,10%).



Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Свер — вересковые, Сбр — брусничные, Сзм — мшистые, Счерл — черничные на минеральных почвах, Счерб — черничные на заболоченных почвах, Сбаг — багульниковые; Крупный — 22–40 мм, средний — 9–21 мм, мелкий — 4–8 мм.

Рисунок 5.31 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по длине тела имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках Белорусского Поозерья**



Примечание: Слиш — сосняки лишайниковые, Свер — вересковые, Сбр — брусничные, Сзм — мшистые, Счерл — черничные на минеральных почвах, Счерб — черничные на заболоченных почвах, Сбаг — багульниковые; Д — диморфики, Б — брахиптерные, М — макроптерные.

Рисунок 5.32 — **Соотношение по числу выявленных особей представителей различных групп по степени развития крыльев имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках Белорусского Поозерья**

Как правило, число летающих видов жужелиц возрастает на ранних стадиях сукцессии и при нарушении и фрагментации местообитаний. В нашем случае это, вероятно, можно объяснить тем, что летающие виды лучше приспособлены к поиску ресурсов в условиях данных типов леса с небогатым видовым составом и невысоким покрытием травостоя. Преобладание брахиптерных видов в целом характерно для лесных местообитаний, особенно на участках с густой и более высокой растительностью на поверхности почвы и, как следствие, с более стабильными условиями среды. Напротив, в биотопах с наличием открытой почвы выявлено повышение численности летающих жужелиц [8; 12].

Анализ экологической структуры жужелиц в целом показал, что в сосновых лесах спектр групп по биотопической приуроченности жужелиц достаточно узкий и представлен в основном 4 группами. Большинство — обитатели лесов (55,57–90,57%), что указывает на высокую специализацию ассамблей жужелиц к экологическим условиям данных экосистем. Исключение составили только жужелицы заболоченных сосняков багульниковых (1,48%), где преобладали лесо-болотные виды. В большинстве местообитаний на втором месте оказались лесо-луговые виды (13,03–36,25%), кроме сосняков черничных и багульниковых, где возрастает доля лесо-болотных видов (7,74–84,91%). Доля обитателей открытых пространств и эврибионтов оказалась невысокой.

Анализ гидропреферендумов показал преобладание в ассамблеях жужелиц мезофильных видов (55,50–75,60%), за исключением заболоченных сосняков черничных и багульниковых, где большинство составляли мезогидрофилы и гидрофилы, доля которых достигала 52,50% и 89,20%, соответственно. С другой стороны, в наиболее сухих сосняках лишайниковых и вересковых была высока доля ксерофилов (18,90–27,50%).

Трофические преферендумы жужелиц во всех типах сосновых лесов характеризуются доминированием зоофагов (86,79–100,00%). Доля миксофитофагов оказалась наиболее высокой в сосняках мшистых (7,80%) и лишайниковых (13,20%), которые отличаются наличием только травяного яруса.

Выявлено преобладание во всех типах сосняков особей со средней длиной тела (51,52–78,47%), за исключением багульниковых, где преобладали особи с мелкими размерами (77,84%). Доля последних оказалась достаточно высокой и в сосняках брусничных (24,63%) и черничных на минеральных почвах (22,32%).

В большинстве типов сосновых лесов преобладали особи брахиптерных видов (43,10–70,10%), за исключением сосняков вересковых и черничных на торфяных почвах, где высокой была доля имаго диморфных жужелиц (48,30–56,20%). Наименьшей оказалась доля макроптерных особей, больше всего которых зарегистрировано в сосняках мшистых (10,90%) и багульниковых (12,10%).

Список использованных источников

1. Александрович, О.Р. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) фауны Белоруссии / О.Р. Александрович // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. — Мн.: Навука і тэхніка, 1991. — С. 37–78.
2. Александрович, О.Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины. Фауна, зоогеография, экология, фауногенез / О.Р. Александрович // LAMBERT Academic Publiching, Saarbrücken, Deutschland, Германия, 2014. — 462 с.
3. Солодовников, И.А. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Белорусского Поозерья. С каталогом видов жужелиц Беларуси и сопредельных государств: монография / И.А. Солодовников. — Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2008. — 325 с.
4. Хотько, Э.И. Почвенная фауна Беларуси / Э.И. Хотько. — Мн.: Навука і тэхніка, 1993. — 252 с.
5. Carabidae of the World / Information System about Beetles of World — URL: https://carabidae.org (date of access: 22.03.2025).
6. Kaspari, M. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants / M. Kaspari, M.D. Weiser // Functional Ecology. — 1999. — № 13. — P. 530–538.
7. Koivula, M.J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions / M.J. Koivula // ZooKeys. — 2011. — Vol. 100. — P. 287–317.
8. Kotze, D.J. Species decline — but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe / D.J. Kotze, R.B. O'Hara // Oecologia. — 2003. — Vol. 135. — P. 138–148.
9. Lövei, G.L. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) / G.L. Lövei, K.D. Sunderland // Annu. Rev. Entomol. — 1996. — № 41. — P. 231–256.
10. Nolte, D. Functional traits drive ground beetle community structures in Central European forests: implications for conservation / D. Nolte, A. Schuldt, M. Gossner, W. Ulrich, T. Assmann // Biological Conservation. — 2017. — № 213. — P. 5–12.
11. Rainio, J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators / J. Rainio, J. Niemelä // Biodiversity and Conservation. — 2003. — № 12. — P. 487 — 506.
12. Thiele, H.-U. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behavior / H.-U. Thiele // Springer Verlag, Berlin, 1977. — 201 p.

Научное издание

СУШКО Геннадий Геннадьевич
ЛАКОТКО Анатолий Аркадьевич
ЛИТВЕНКОВА Инна Александровна
ХОХЛОВА Оксана Игоревна

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕКОМЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ БЕЛОРУССКОГО ПООЗЕРЬЯ

Монография

Технический редактор *Г.В. Разбоева*
Корректор *А.Н. Фенченко*
Компьютерный дизайн *Л.В. Рудницкая*

Подписано в печать 06.04.2026. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 8,37. Уч.-изд. л. 8,49. Тираж 9 экз. Заказ 28.

Издатель и полиграфическое исполнение — учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий
№ 1/255 от 31.03.2014.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».
210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.