

УДК 595.762.12

Н.Г. Козулько¹, Г.А. Козулько²¹магістр біол. наук, учасник праекта «Беловежская пуца – 21 век»²канд. біол. наук, координатор праекта «Беловежская пуца – 21 век»**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA: CARABIDAE)
В БЕРЕЗНЯКАХ КИСЛИЧНЫХ БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ**

Приводятся данные по структуре сообществ жуужелиц в березняках грабово- и елово-кисличных возрастом 50 лет в Беловежской пуце. С апреля по ноябрь 1990 г. с использованием 20 ловушек Барбера собрано 3 132 экз. жуужелиц. Выявленный видовой состав включал 35 видов: в грабово-кисличном березовом лесу зарегистрирован 31, в елово-кисличном – 23 вида. Преобладали жуужелицы с евро-сибирско-центральноазиатским, европейским и трансевразийским температурным типами ареалов. Значения уловистости и индексы разнообразия были выше в березняке грабово-кисличном. В число доминирующих видов в грабово-кисличной ассоциации входили мезофильные виды *Nebria brevicollis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Carabus nemoralis*, *C. arcensis* и *C. hortensis*, в елово-кисличной – *Eraphius secalis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. niger*, *C. hortensis*, *Pterostichus strenuus* и *Cychrus caraboides*. В спектре жизненных форм доминировали зоофаги стратобионты подстилично-почвенные, эпигеобионты ходящие, стратобионты поверхностно-подстилочные и подстилочные. Экологическая структура сообществ жуужелиц различалась между березняками в зависимости от типа леса.

Введение

Беловежская пуца представляет собой крупный массив равнинных лесов Европы, сохранившихся в относительно ненарушенном состоянии. Леса пуцы представлены как коренными, так и производными хвойными и лиственными категориями. В результате воздействия экстремальных естественных факторов среды (ветровалы, ветроломы и т.д.) и хозяйственной деятельности человека (сплошные рубки леса) может происходить смена пород и типов леса. На месте коренных хвойных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в таких случаях формируются производные древостои. Как правило, в условиях умеренного увлажнения они представлены светлюбивыми породами, являющимися пионерными стадиями лесовосстановительных сукцессий. К ним относятся бородавчатоберезовые и осиновые формации.

Являясь промежуточными стадиями сукцессии, березняки со временем выпадают и замещаются другими типами леса. В ходе этого процесса изменяются физико-химические свойства почвы и подстилки [1–3]. Таким образом, средообразующее влияние березовых лесов отличается от такового других типов леса, а под их пологом создаются особые микроклиматические и почвенно-растительные условия.

Бородавчатоберезовые леса Беловежской пуцы сформировались на вырубках сосновых, еловых и широколиственных древостоев и представлены почти полным спектром типов леса коренных формаций. Они охватывают около 7% лесопокрытой площади, а среди них наиболее распространенными являются березняки кисличный (28,5%), черничный (20,3%), орляковый (16,9%) и мшистый (12,8%) [4].

Жуужелицы являются доминирующей группой подстильных хищников-генералистов, ограничивающей численность фитофагов, в том числе и вредителей леса [5]. Видовой состав и структура сообществ жуужелиц в белорусской части Беловежской пуцы изучены в еловых [6; 7], сосновых [6; 8; 9], дубовых [6; 7; 10], черноольховых и березовых лесах [6]. К настоящему времени в пуце обнаружено 217 видов жуужелиц [11]. Сообщества жуужелиц производных типов леса, в частности, березовых лесов на территории Беловежской пуцы изучены недостаточно.

Место исследований

Исследования проводились в березняках грабово-кисличном (*Betuletum carpine-to-oxalidosum*, кв. 908В) и елово-кисличном (*B. piceeto-oxalidosum*, кв. 711Б), произрастающих на дерново-слабоподзолистых почвах. Основную лесобразующую породу в первом ярусе составляла береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth) с примесью осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Доминирующее положение во втором ярусе занимали граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.) в грабово-кисличной и ель европейская (*Picea abies* (L.) H.Karst) в елово-кисличной ассоциациях. Возраст древостоев составил 50 лет и характеризовался высокой сомкнутостью (таблица 1).

Живой напочвенный покров представлен кислицей обыкновенной (*Oxalis acetosella* L.), майником двулистным (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt), зеленчуком желтым (*Galeobdolon luteum* Huds.), ветреницей дубравной (*Anemone nemorosa* L.). Фитосостав березняка елово-кисличного оказался более разнообразным и, помимо перечисленных видов, также включал фиалку трехцветную (*Viola tricolor* L.), землянику лесную (*Fragaria vesca* L.), герань Роберта (*Geranium robertianum* L.), мниум (*Mnium* sp.) и другие виды.

Дополнительные данные о почвенно-растительных условиях на исследованных участках представлены в таблице 1.

Таблица 1. – Характеристика почвенно-растительных условий березняков кисличных (по данным 1988 г.)

№ кв.	Полнота древостоя	Общая фитомасса ЖНП, кг/га	Проективное покрытие ЖНП, %	Запас подстилки, т/га	pH _{KCl} почвы	Влажность почвы, %
908В	0,9	117,6	20	9,8	3,99	8,2
711Б	0,8	385,6	50	13,5	3,94	12,5

Материал и методы исследований

В 1990 г. жужелиц собирали почвенными ловушками Барбера, которые представляли собой полистироловые стаканы объемом 250 мл и диаметром отверстия 72 мм, заполненные на четверть 4%-м раствором формалина. На каждом участке функционировало по 10 ловушек, которые выставлялись в ряд так, чтобы верхний край стаканчика был на уровне почвы. Расстояние между ловушками составляло 10 м. Учеты проводили с начала апреля по начало ноября в березняке елово-кисличном и по середину ноября в грабово-кисличном типе. Периодичность выбора материала составляла один раз в 8–11 дней. Всего отловлено 3 132 экз. жужелиц.

При оценке структуры доминирования использовалась шкала, предложенная O. Renkonen [12], согласно которой выделяются доминанты (обилие вида более 5% от общего числа особей), субдоминанты (2–5%), рецеденты (1–2%) и субрецеденты (менее 1%). Для более полного описания сообществ жужелиц данные по численному обилию видов графически представлены методом *k*-доминирования [13].

Для оценки структуры сообщества использовались индексы, оценивающие видовое богатство и выровненность в интегрированном виде (индекс Шеннона, рассчитанный на основании натуральных логарифмов и его ошибка), а также доминирование (индекс Симпсона) [13]. Для выявления различий в видовом богатстве сообществ жужелиц использовался метод разрежения, позволяющий унифицировать объем выборок и оценить ожидаемое число видов. Степень сходства сообществ жужелиц оценивалась на основании индекса Брея – Кертиса для количественных данных. Все расчеты выполнены по стандартным методикам [13; 14] и реализованы в программных продуктах MS Excel и PAST [15].

Спектр жизненных форм жуужелиц представлен по классификации И.Х. Шаровой [16]. Зоогеографическое распространение жуужелиц и типы их гигропреферендумов приводятся по О.Р. Александровичу [17].

Результаты исследований

Всего в исследованных биоценозах обнаружено 35 видов жуужелиц (таблица 2). Наибольшим числом видов представлены рода *Pterostichus* (7) и *Carabus* (6 видов).

В березняке грабово-кисличном зарегистрирован 31 вид жуужелиц (из них доминировало 5 видов), в елово-кисличном – 23 вида (доминировало 6 видов). Зарегистрировано 2 общих доминанта – *Pterostichus oblongopunctatus* и *Carabus hortensis*. Обилие первого вида на двух участках было практически одинаковым и составило 20,57% в грабово-кисличном и 19,64% в елово-кисличном лесе. Обилие *C. hortensis* в последнем было значительно выше, чем в березняке грабово-кисличном. Структура сообществ существенно различна, на что указывает низкий показатель сходства – 42,0%.

Характерной особенностью в структуре доминирования в исследованных биоценозах является резкое (почти десятикратное) различие в значениях обилия *Nebria brevicollis* и *Eraphius secalis*. В березняке грабово-кисличном обилие *N. brevicollis* составило 33,32%, а в елово-кисличном он входил в группу субдоминантов (3,41%). В березняке елово-кисличном обилие *E. secalis* составляло 20,14%, а в грабово-кисличном он был субдоминантом (2,20%). Доминирующие в березняке грабово-кисличном *Carabus arcensis* (8,43%) и *Carabus nemoralis* (9,00%) входили в группу субдоминантов (3,71%) и субрецидентов соответственно в березняке елово-кисличном. *Pterostichus melanarius*, будучи субдоминантом в березняке грабово-кисличном, отмечен единичными находками в елово-кисличном. Обилие *Limodromus assimilis* и *Calathus micropterus* было ниже в березняке елово-кисличном, где они из субдоминантов и рецидентов переходили в класс рецидентов и субрецидентов соответственно.

Обилие некоторых других видов, наоборот, оказалось выше в березняке елово-кисличном. Доминирующие в березняке грабово-кисличном *Pterostichus niger* (11,92%) и *Cychnus caraboides* (8,52%) тут были субдоминантами (4,59 и 3,00% соответственно). Доминант в березняке елово-кисличном *Pterostichus strenuus* (9,82%) входил в класс субрецидентов в березняке грабово-кисличном. Субдоминант в березняке грабово-кисличном *Harpalus laevipes* и рециденты *Amara brunnea* и *Carabus glabratus* в березняке елово-кисличном являются субрецидентами.

Динамическая плотность (уловистость) жуужелиц достоверно различается: в березняке грабово-кисличном – $1,05 \pm 0,16$ экз./лов.·сут. и в березняке елово-кисличном – $0,51 \pm 0,07$ экз./лов.·сут. (t-критерий Стьюдента: $t = 3,17$, $d.f. = 41$, $P < 0,001$).

Ожидаемые числа видов для двух сообществ, рассчитанные методом разрежения при стандартизации размера выборки до 990 экз., незначительно различались, а полученное значение было несколько выше для грабово-кисличного леса (таблица 2).

Величины индексов Шеннона и выровненности были достоверно выше в березняке елово-кисличном ($t = 5,29$; $d.f. = 2\ 345$; $P < 0,001$).

Величина показателя концентрации доминирования Симпсона была достоверно выше в березняке грабово-кисличном (0,18), чем в елово-кисличном (0,13) ($t = 7,81$, $d.f. = 3070$, $P < 0,001$).

Результат анализа структуры сообществ с помощью k -доминирования дает наглядное представление о структурном различии сообществ жуужелиц (рисунок 1). Более высокое положение кривой кумулятивного обилия в березняке грабово-кисличном свидетельствует о меньшем разнообразии сообщества вследствие большего вклада в его структуру доминантных видов: на два наиболее массовых вида в березняке грабово-кисличном (*Nebria brevicollis* и *Pterostichus oblongopunctatus*) приходится 53,9% чис-

ленного обилия жуужелиц. В то же время в березняке елово-кисличном *Eraphius secalis* и *Pterostichus oblongopunctatus* составляют только 39,8%.

Таблица 2. – Видовой состав, обилие (%) и показатели разнообразия в сообществах жуужелиц березняков кисличных Беловежской пуци

Виды	Березняк	
	грабово-кисличный	елово-кисличный
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)		0,30
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	0,70	1,80
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	0,09	0,10
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	0,14	
<i>Badister meridionalis</i> Puel, 1925		0,50
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761)	0,05	
<i>Calathus erratus</i> (Sahlberg, 1827)	0,09	
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	1,31	0,90
<i>Carabus arcensis</i> Herbst, 1784	8,43	3,71
<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	0,28	
<i>Carabus coriaceus</i> Linnaeus, 1758	0,09	
<i>Carabus glabratus</i> Paykull, 1790	0,14	1,00
<i>Carabus hortensis</i> Linnaeus, 1758	5,86	10,22
<i>Carabus nemoralis</i> O.F. Müller, 1764	9,00	0,80
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	0,05	
<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	3,00	8,52
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid, 1812	0,05	0,10
<i>Eraphius secalis</i> (Paykull, 1790)	2,20	20,14
<i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt, 1828	0,23	3,71
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)		0,40
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	0,05	
<i>Limodromus assimilis</i> (Paykull, 1790)	3,05	1,50
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	0,05	
<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius, 1792)	33,32	3,41
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	0,52	0,10
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	0,05	
<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1797)	0,14	
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	4,87	0,20
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	4,59	11,92
<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790)	0,28	0,50
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	20,57	19,64
<i>Pterostichus rhaeticus</i> Heer, 1838	0,05	
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1797)	0,70	9,82
<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer, 1796)	0,05	
<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger, 1798)		0,70
Показатели разнообразия		
Всего особей (N)	2134	998
Всего видов (S)	31	23
Ожидаемое число видов ($\bar{X} \pm \sigma$), оцененное методом разрежения (при N = 990)	25,30 ± 1,75	22,98 ± 0,15
Индекс доминирования Симпсона (C)	0,18	0,13
Индекс Шеннона (H' ± m ² _{H'})	2,14 ± 0,025	2,35 ± 0,042
Выровненность (J)	0,624	0,731
Средняя уловистость (экз./лов.·сут.)	1,05 ± 0,16	0,51 ± 0,07

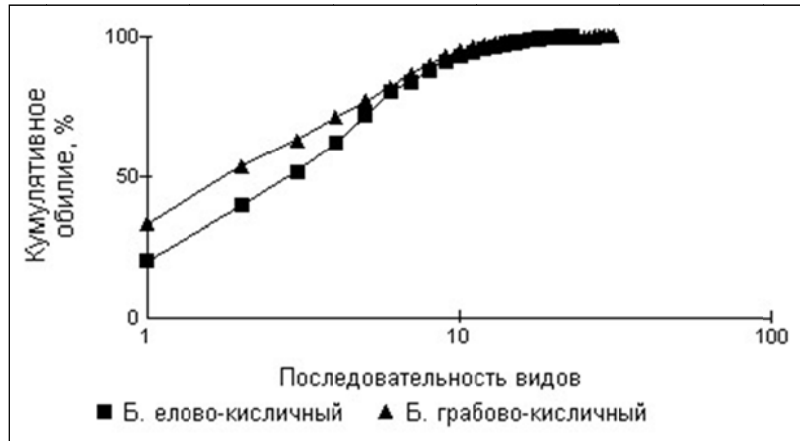


Рисунок 1. – Результаты анализа *k*-доминирования в сообществах жуужелиц в березняках кисличных Беловежской пуци

Зоогеографическая структура сообществ жуужелиц представлена 10 типами ареалов (таблица 3). Различия в представительстве зоогеографических элементов незначительны: на каждом из участков выявлено по 8 типов. Установлены различия только в их относительном обилии. Наибольшее представительство имеют евро-сибирско-центральноазиатские виды (по 9), обилие которых было выше в березняке елово-кисличном (44,99% против 16,12% в грабово-кисличном). Разнообразие и обилие европейских элементов было примерно одинаковым, а трансевразийских температурных несколько выше в березняке грабово-кисличном. Наиболее обильным в березняке грабово-кисличном был западноевропейско-кавказский тип ареала, представленный 1 видом (*Nebria brevicollis*). Остальные зоогеографические ареалы представлены 1–2 видами, и их обилие незначительно.

Влажность среды является важным фактором, оказывающим влияние на распространение и численность жуужелиц [18]. В исследуемых березняках обнаружены жуужелицы, по типу гигропреферендума принадлежащие к 4 группам: гигрофилы, мезогигрофилы, мезофилы и мезоксерофилы (таблица 3). Наиболее высоким разнообразием характеризуются мезофилы, обилие которых также оказалось наибольшим (87,02% в березняке грабово-кисличном и 82,87% в елово-кисличном) за счет массовых видов *Nebria brevicollis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *Carabus nemoralis*, *C. hortensis*, *Eraphius secalis* и др. Доля остальных групп была незначительной. Среди них в березняке грабово-кисличном выделяются мезоксерофилы (8,81%), к которым относится *Carabus arcensis*, а в березняке елово-кисличном – мезогигрофилы (9,82%), к которым принадлежит *Pterostichus strenuus*. Комплексы гигрофилов формируются в основном за счет вида *Limodromus assimilis*.

Спектр жизненных форм в березняке грабово-кисличном шире и представлен 9 группами, а в елово-кисличном – 7 (таблица 3). Доминируют зоофаги, обилие которых составило 98,92% на первом участке и 93,99% на втором соответственно. Обилие стратобионтов зарывающихся подстильно-почвенных (куда входят *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *P. niger* и др.) и эпигеобионтов ходящих (виды рода *Carabus* и *Cychnus caraboides*) было примерно равным на обоих участках. Эти группы также демонстрируют высокое видовое разнообразие. Выявлены различия в относительном обилии поверхностно-подстильных видов (доминант *Nebria brevicollis* и др.): их доля была значительно выше в березняке грабово-кисличном. Относительное обилие подстильных форм (*Eraphius secalis*, *Pterostichus strenuus* и др.) было выше в березняке ело-

во-кисличном. Миксофитофаги были малочисленными и включали 2–3 группы жизненных форм.

Таблица 3. – Зоогеографический состав, тип гигропреферендума и спектр жизненных форм жуужелиц в березняках кисличных Беловежской пуци

Компоненты структуры	Березняк грабово-кисличный		Березняк елово-кисличный	
	Число видов	Относительное обилие, %	Число видов	Относительное обилие, %
Тип ареала				
Евро-сибирско-центральноазиатский	9	16,12	9	44,99
Евро-байкальский	–	–	1	0,30
Евро-кавказский	2	0,33	–	–
Западноевропейский	1	0,09	–	–
Западноевропейско-кавказский	1	33,32	1	3,41
Европейский	5	18,13	4	20,54
Трансевразийский суббореальный	–	–	1	0,40
Трансевразийский температурный	7	29,62	4	23,95
Трансевразийский температно-южносибирский	1	1,31	1	0,90
Циркумтемператный	5	1,08	2	5,51
Тип гигропреферендума				
Мезоксерофилы	3	8,81	2	4,41
Мезофилы	22	87,02	15	82,87
Мезогигрофилы	1	0,70	1	9,82
Гигрофилы	5	3,47	5	2,91
Жизненные формы				
Класс Зоофаги				
Эпигеобионты				
ходящие	7	26,80	5	24,25
бегающие	1	0,05	1	0,10
Стратобионты-скважники				
поверхностно-подстилочные	5	33,97	2	3,51
подстилочные	7	7,54	7	33,87
Стратобионты зарывающиеся				
подстилично-почвенные	6	30,51	4	32,26
Геобионты роющие	1	0,05	–	–
Класс Миксофитофаги				
Стратобионты скважники	1	0,70	1	1,80
Стратохортобионты	1	0,05	–	–
Геохортобионты гарпалоидные	2	0,33	3	4,21

Обсуждение результатов

Изучение сообществ жуужелиц в разных типах березовых формаций, различающихся по степени увлажнения биотопа и структуре напочвенной растительности, проводилось в разных регионах лесной зоны Европы. Количество зарегистрированных видов в однолетних исследованиях значительно колебалось в зависимости от географического положения и типов березовых ассоциаций. Так, в березняках кисличном и осоковом Беловежской пуци было выявлено 21 и 25 видов жуужелиц соответственно [6]. В березняке черничном в Белорусском Поозерье зафиксировано 16 видов [19], тогда как в Березинском биосферном заповеднике – 26 [20]. В березняке осоковом в пригороде Минска комплекс жуужелиц включал 20 видов, в березняках лециново-снытьевом

и сосново-мшистом севера Беларуси – 17 и 29 видов соответственно [19; 21]. Фауна жужелиц березовой рощи в окрестностях Варшавы включала 21 вид [22]. При однолетних исследованиях карабидокомплексов березняков в условиях Подмоскovie зарегистрировано 29 видов жужелиц, при многолетних – 31–32 [23–25]. За два года исследований в заболоченном березняке в окрестностях Ольштына (Польша) выявлено 32 вида жужелиц [26]. Во влажных березовых, в том числе и кисличных типах, на территории Литвы обнаружено от 17 до 25 видов [27; 28]. При изучении влияния промышленных загрязнений на состав и структуру населения жужелиц в березняках мшистых и черничных в Гродненском районе Беларуси зарегистрировано от 26 до 31 вида [29]. Высокое видовое разнообразие жужелиц (46 видов) было выявлено в березняке осоковом Налибокской пуши [6].

Присутствие 23 видов на участке в березняке елово-кисличном и 31 в березняке грабово-кисличном указывает на значительное видовое богатство жужелиц в исследуемых биоценозах. Показатели уловистости жужелиц в березовых лесах Пуши оказались выше таковых в Белорусском Поозерье, Налибокской пуше и Березинском биосферном заповеднике, но несколько ниже, чем в лесах Подмоскovie [6; 19; 20; 24].

Видовой состав жужелиц изученных березовых формаций Беловежской пуши схож с таковым в ранее изученном березняке кисличном Беловежской пуши и черничном Березинского заповедника и включает много общих доминирующих видов: *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. niger*, *P. melanarius*, *Carabus hortensis*, *C. nemoralis*, *Eraphius secalis* [6; 20]. Наименьшее сходство характерно для фаун березняков пуши с влажными березовыми лесами (в частности, севера Беларуси, пригорода Минска), где вследствие высокой влажности биотопов отмечено много гигрофильных видов, вовсе не встреченных в Беловежской пуше либо демонстрирующих здесь низкую численность [6; 19; 21]. К последним относится доминирующий в березняке осоковом под Минском и березняке снытьевом в Налибокской пуше *Loricera pilicornis*, также как и *Limodromus assimilis* в березняках Литвы [6; 21; 28], *Pterostichus diligens*, *Oxypselaphus obscurus* и *Dyschirius globosus* в березняке осоковом Беловежской пуши [6]. С другой стороны, *Nebria brevicollis* и *Carabus nemoralis* вовсе не отмечены в других регионах либо демонстрируют низкое обилие, а в Беловежской пуше (грабово-кисличная ассоциация) являются доминирующими. Лишь в заболоченных березовых лесах на севере Литвы и окрестностях Ольштына *Carabus nemoralis* демонстрирует высокую численность, несколько уменьшаясь в обилии на северо-западе Беларуси [26; 28; 29]. Схожую тенденцию показывает и *Carabus arcensis*, являющийся доминантом только в березняке черничном Белорусского Поозерья и березовых лесах в Гродненском районе [19; 29]. Как и для Пуши, высокая численность *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *P. niger*, *Carabus hortensis*, *Cychrus caraboides* характерна для березняков Литвы [27; 28].

Значения индекса Шеннона колебались в пределах от 1,87 и 1,99 в березняках черничном и сосново-мшистом на севере Беларуси до 2,29 и 2,32 в березняках лещиново-снытьевом (Белорусское Поозерье) и черничном на территории Березинского биосферного заповедника [19; 20]. Его высокие значения характерны для заболоченных березняков Литвы и севера Польши, достигающие здесь 2,46–2,66 нит [25; 27]. Полученные нами величины индексов для сообществ жужелиц березняков кисличных Пуши находятся в этих пределах, а величина индекса для сообщества елово-кисличной ассоциации является одной из наивысших для березняков Восточной Европы. Низкая величина индекса концентрации доминирования Симпсона (0,13) по сравнению с березовыми лесами в других регионах Беларуси характеризует сообщество жужелиц в березняке елово-кисличном Беловежской пуши как наиболее разнообразное.

Значительные различия в видовом составе и структуре доминирования комплексов жуужелиц в березовых лесах Беловежской пуци и других регионов Беларуси оказали серьезное влияние на сходство в спектрах жизненных форм. В то время как для сообществ жуужелиц влажных березняков северной и центральной Беларуси характерно резкое преобладание какой-либо одной группы [6; 19], в мезофитных березняках кисличных пуци доминируют по три спектра жизненных форм, что характерно для лесных ландшафтов зоны смешанных лесов [16].

Таким образом, сообщества жуужелиц березовых лесов характеризуются значительным своеобразием видового состава и экологической структуры, обусловленные географическим положением и историей формирования и развития конкретных березовых лесов.

Фауна жуужелиц березняков Беловежской пуци, сформировавшихся на местах коренных типов леса, во многом сохраняет их характерные черты: высокие видовое разнообразие и численность, преобладание лесных стенобионтов, олигодоминантность, широкий спектр жизненных форм с обилием крупных эпигеобионтов. Отражая биогеографические и зональные особенности распространения, показательными в этом плане выступают доминирующие в березняке грабово-кисличном *Nebria brevicollis* и *Carabus nemoralis*, входящие в состав доминантов в сообществах жуужелиц широколиственных лесов Западной и Средней Европы [30–33]. Массовые в березняке елово-кисличном *Eraphius secalis*, *Cychrus caraboides* и *Pterostichus strenuus* также демонстрируют высокую численность в южной тайге и ельниках смешанной зоны Восточной Европы [19; 34–36].

Заключение

1. В фауне жуужелиц березняков кисличных Беловежской пуци зарегистрировано 35 видов.
2. Не установлено сходства изученных сообществ с таковыми в березовых лесах Европы. Главные отличия заключаются в более высоком видовом разнообразии и уловистости, преобладании лесных стенобионтов, олигодоминантности, преобладании в спектре жизненных форм крупных эпигеобионтов.
3. Изученные сообщества жуужелиц березняков кисличных Беловежской пуци существенно различаются между собой по числу видов, видовому составу доминантов, динамической плотности и структуре населения.
4. Сообщество березняка грабово-кисличного обнаруживает сходство с широколиственными лесами, а березняка елово-кисличного – с ельниками черничными Беловежской пуци.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Похитон, П. П. Влияние различных древесных пород на почву / П. П. Похитон // Почвоведение. – 1958. – № 6. – С. 49–55.
2. Богатырев, Л. Г. Характеристика лесных подстилок при зарастании вырубок южнотаежной подзоны / Л. Г. Богатырев, Т. Г. Щенина, М. С. Комаров // Почвоведение. – 1989. – № 7. – С. 106–113.
3. Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden / K. Hansson [et al.] // Forest Ecology and Management. – 2011. – Vol. 262, Iss. 3. – P. 522–530.
4. Бамбиза, Н. Н. Формационно-типологическая структура лесов Национального парка «Беловежская пуца» / Н. Н. Бамбиза, В. Н. Толкач, Д. И. Бернацкий // Эколого-экономический механизм сохранения биоразнообразия особо охраняемых природ-

ных территорий : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Беловежская пуца, 23–25 мая 2007 г. / редкол.: А. В. Неверов [и др.]. – Брест, 2007. – С. 122–137.

5. Karpiński, J. J. Biegaczowate (Carabidae, Coleoptera) w biocenozie lasu Białowieskiego Parku Narodowego / J. J. Karpiński, J. Makólski // Roczniki Nauk Leśnych. – 1954. – Т. 5, № 121. – Р. 106–136.

6. Александрович, О. Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины. Фауна, зоогеография, экология, фауногенез / О. Р. Александрович. – Lambert Academic Publishin, 2014. – 464 с.

7. Гиляров, М. С. Использование беспозвоночных для характеристики почв Беловежской пуцы / М. С. Гиляров, Т. С. Перель, А. П. Утенкова // Беловежская пуца. Исследования : сб. науч. тр. – Минск, 1971. – Вып. 4. – С. 193–212.

8. Дерунков, А. В. Структура сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосновых культурах Беловежской пуцы / А. В. Дерунков // Вес. АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1998. – № 3. – С. 121–125.

9. Козулько, Н. Г. Жужелицы (Coleoptera: Carabidae) сосновых лесов Беловежской пуцы / Н. Г. Козулько // Сб. материалов XVI респ. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 16 мая 2014 г. : в 2 ч. / М-во образования Респ. Беларусь, Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; под общ. ред. В. В. Здановича. – Брест, 2014. – Ч. 2. – С. 50–52.

10. Козулько, Н. Г. Многолетняя динамика плотности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в дубраве кисличной Беловежской пуцы / Н. Г. Козулько, Г. А. Козулько // Зоологические чтения : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. И. К. Лопатина, Гродно, 14–16 марта 2013 г. / ГрГУ им. Я. Купалы ; редкол.: О. В. Янчуревич (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2013. – С. 132–136.

11. Tsinkevich, V. A. Addition to the checklist of beetles (Coleoptera) for the Belarusian part of the Bialowieza Primeval Forest / V. A. Tsinkevich, O. R. Aleksandrowicz, M. A. Lukashenya // Baltic J. Coleopterol. – 2005. – Vol. 5, Iss. 2. – P. 147–160.

12. Renkonen, O. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore / O. Renkonen // Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. – 1938. – Vol. 6 (1). – P. 1–231.

13. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран ; пер. Н. В. Матвеевой ; под ред. Ю. И. Чернова. – М. : Мир, 1992. – 184 с.

14. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 287 с.

15. Hammer, Ø. PAST: Paleontological Statistics software package for education / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, Iss. 1. – P. 1–9.

16. Шарова, И. Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) / И. Х. Шарова. – М. : Наука, 1981. – 360 с.

17. Александрович, О. Р. Жуки жужелицы (Coleoptera, Carabidae) фауны Белоруссии / О. Р. Александрович // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии : сб. ст. / Ин-т зоологии АН БССР ; Беларус. отд-ние всесоюз. энтомол. об-ва ; редкол.: И. К. Лопатин, Э. И. Хотько. – Минск, 1991. – С. 37–78.

18. Thiele, H. U. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour / H. U. Thiele. – Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer-Verlag, 1977. – 369 p.

19. Солодовников, И. А. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Белорусского Поозерья. С каталогом видов жужелиц Беларуси и сопредельных государств / И. А. Солодовников. – Витебск : ВГУ им. П. М. Машерова, 2008. – 325 с.

20. Лукашук, А. О. Результаты мониторинга жужелиц (Coleoptera: Carabidae) в березняке черничном на территории Березинского биосферного заповедника / А. О. Лука-

шук, С. К. Рындевич, С. В. Салук // Зоологические чтения – 2013 : материалы Международ. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. И. К. Лопатина, Гродно, 14–16 марта 2013 г. / Гродн. гос. ун-т им. Я. Купалы ; редкол.: О. В. Янчуревич (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2013. – С. 180–182.

21. Александрович, О. Р. Структура населения жесткокрылых герпетобия различных биотопов пригородной зоны Минска / О. Р. Александрович // Природа Беларуси и проблемы ее охраны : сб. науч. тр. / Минск. гос. пед. ин-т им. А. М. Горького. – Минск, 1993. – С. 59–69.

22. Czechowski, W. Biegaczowate (Carabidae, Coleoptera) / W. Czechowski // *Fragmenta faunistica*. – 1981. – Т. 26, № 12. – Р. 193–216.

23. Грюнталь, С. Ю. О распределении жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах волосисто-осокового цикла в условиях Подмосковья / С. Ю. Грюнталь // Фауна и экология беспозвоночных животных : сб. науч. тр. / МГПИ им. Ленина ; ред. кол.: М. С. Гиляров [и др.]. – М., 1978. – С. 68–77.

24. Грюнталь, С. Ю. Комплексы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах подзоны широколиственно-еловых лесов / С. Ю. Грюнталь // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области / отв. ред. М. С. Гиляров. – М. : Наука, 1983. – С. 85–98.

25. Шарова, И. Х. Особенности биотопического распределения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмосковья / И. Х. Шарова // Уч. записки МГПИ им. В. И. Ленина. – М., 1971. – Т. 465. – С. 61–86.

26. Zgrupowania Carabidae leśnego rezerwatu torfowiskowego zlokalizowanego w obrębie aglomeracji miejskiej / M. Nietupski [i in.] // *Sylvan*. – 2008. – № 11. – Р. 16–25.

27. Žiogas, A. Ground beetle (Coleoptera, Carabidae) bioecology in forests of Aukštasis Tyras Mire reserve / A. Žiogas, S. Vaičiškuskas // *Ekologija*. – 2007. – Vol. 53, № 1. – Р. 37–43.

28. Žiogas, A. Species composition and distribution of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the forests of the Kamanos State Strict Reserve (Lithuania) / A. Žiogas, S. Vaičiškuskas // *Baltic J. Coleopterol.* – 2007. – Vol. 7, № 1. – Р. 73–82.

29. Хотько, Э. И. Почвенная фауна Беларуси / Э. И. Хотько. – Минск : Наука и техника, 1993. – 252 с.

30. Czechowski, W. Influence of the manner of managing park areas and their situation on the formation of the communities of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) / W. Czechowski // *Fragmenta faunistica*. – 1980. – Т. 25, № 10. – Р. 199–219.

31. Czechowski, W. Carabidae (Coleoptera) of linden-oak-hornbeam and thermophilous oak forests of the Mazovian Lowland / W. Czechowski // *Fragmenta faunistica*. – 1989. – Т. 32, № 7. – Р. 95–155.

32. Sroka, K. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae) / K. Sroka, O.-D. Finch // *J. Insect. Conserv.* – 2006. – Vol. 10. – Р. 335–350.

33. Finch, O.-D. Evaluation of mature conifer plantations as secondary habitat for epigeic forest arthropods (Coleoptera: Carabidae; Araneae) / O.-D. Finch // *Forest Ecology and Management*. – 2005. – Vol. 204. – Р. 21–34.

34. Гурин, В. М. Эколого-фаунистическая характеристика населения жуужелиц некоторых лесных и луговых биоценозов Березинского биосферного заповедника / В. М. Гурин // Проблемы изучения, сохранения и использования биологического разнообразия животного мира : тез. докл. 7 зоол. конф., Минск, 27–29 сент. 1994. – Минск, 1994. – С. 113–115.

35. Гурина, Н. В. Видовой состав и структура сообществ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в ельниках различных типов / Н. В. Гурина // Современные экологические

проблемы устойчивого развития Полесского региона и сопредельных территорий: наука, образование, культура : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. : в 3 ч. / Мино образования Респ. Беларусь ; редкол.: В. В. Валетов [и др.]. – Мозырь, 2007. – Ч. 1. – С. 81–86.

36. Niemelä, J. Patterns of carabid diversity in Finnish mature taiga / J. Niemelä, H. Tukia, E. Halme // Ann. Zool. Fennici. – 1994. – Vol. 31. – P. 123–129.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 21.12.2015

Kazulka M., Kazulka H. Community Structure of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Oxalidosum Birch Forests of Belovezhskaya Pushcha

The data on the community structure of ground beetles in birch forests (Betuletum carpineto-oxalidosum and B. piceeto-oxalidosum) of the age of 50 years in Belovezhskaya Pushcha are given. 3132 specimens of ground beetles taken from 20 traps of Barber type between April and November 1990 were collected. Totally 35 species were found – 31 in the birch-hornbeam forest and 23 in the birch-spruce forest. Carabid beetles of the areal of Euro-Siberia-Central Asian, European and Trans-Eurasian temperate types dominated. The values of the catchability and diversity indices were higher in the Oxalidosum birch-hornbeam forest. Mesophilic species Nebria brevicollis, Pterostichus oblongopunctatus, Carabus nemoralis, C. arcensis and C. hortensis dominated in the B. carpineto-oxalidosum association, while Epaphius secalis, Pterostichus oblongopunctatus, P. niger, C. hortensis, Pterostichus strenuus and Cychrus caraboides dominated in B. piceeto-oxalidosum one. In the spectrum of life forms, zoophagous litter-soil stratobionts, walking epigeobionts, surface-litter stratobionts and litter stratobionts dominated. Ecological structure of ground beetle communities differ on various investigated plots depending upon the type of forest.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук профессору О.Р. Александровичу (Слупск, Польша) за консультации и критические замечания, которые помогли при написании работы.