

На правах рукописи



**КОНДРАТЬЕВА**  
**Анна Михайловна**

**СОСТАВ И СТРУКТУРА ГЕМИПТЕРОКОМПЛЕКСОВ  
ОКОЛОВОДНЫХ ЭКОТОННЫХ БИОТОПОВ СРЕДНЕРУССКОЙ  
ЛЕСОСТЕПИ**

Шифр и наименование специальности:  
03.02.08 – экология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Воронеж 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования  
«Воронежский государственный университет»

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор  
*Голуб Виктор Борисович*

**Официальные оппоненты:** *Добрынин Николай Дмитриевич*,  
доктор биологических наук, профессор;  
ФГОУ ВПО «Воронежский государственный аграрный университет им. импер. Петра I»,  
профессор кафедры ботаники, биохимии и микробиологии

*Драполок Инесса Сергеевна*,  
кандидат биологических наук, доцент;  
ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный педагогический университет»,  
доцент кафедры биологии растений и животных

**Ведущая организация:** ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН»

Защита состоится 21 мая 2014 г. в 14<sup>00</sup> час. на заседании диссертационного совета Д 212.038.05 на базе Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Воронежский государственный университет» по адресу: 394006, г. Воронеж, Университетская пл., 1.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке Воронежского государственного университета и на сайте <http://www.science.vsu.ru>.

Автореферат разослан 18 апреля 2014 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук,  
доцент



Барабаш Галина Ильинична

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Отряд полужесткокрылые (Heteroptera) представлен водными и наземными насекомыми с сосущим типом ротового аппарата. Клопы являются преимущественно фитофагами, реже зоофагами, зоофитофагами. Распространение полужесткокрылых практически по всем частям света связано с их широкими адаптивными способностями. Всего описано более 42300 видов полужесткокрылых из более чем 5800 родов и 89 семейств (Henry, 2009). Для территории европейской части России указано более 1200 видов из 430 родов (Кержнер, Ячевский, 1964). Из Воронежской области известно более 360 видов (Голуб, Драполук, 2005).

Экотон – это переход между двумя и более различными сообществами, в который входит значительная доля видов каждого из перекрывающихся сообществ; экотоны могут включать такие организмы, которых нет ни в одном из перекрывающихся сообществ (Одум, 1986). Экотон представляет собой уникальный комплекс со структурой входящих в него видов, отличающейся от структуры окружающих его экосистем. Изучение комплексов насекомых подобных биотопов позволяет понять механизмы их функционирования и их роль в сохранении биоразнообразия смежных различающихся экосистем.

Несмотря на довольно большое количество работ, посвященных изучению полужесткокрылых среднерусской лесостепи, специальных исследований полужесткокрылых экотонов не проводилось, и состав и структура комплексов полужесткокрылых насекомых экотонных биотопов остаются изученными недостаточно. До проведения настоящей работы отсутствовали публикации о значении обширного и сложного по составу комплекса полужесткокрылых в экотонных экосистемах и его роли в сохранении биоразнообразия в смежных экосистемах.

**Цель и задачи исследования.** Целью проведенной работы было изучение состава и структуры комплексов полужесткокрылых насекомых прибрежных (околоводных) экотонных биотопов различного типа в пределах среднерусской лесостепи и выявление их роли в поддержании стабильности смежных экосистем.

Для достижения поставленной цели были определены следующие задачи:

1. Изучить состав комплексов полужесткокрылых прибрежных экотонных биотопов, приуроченных к различным типам смежных экосистем в условиях среднерусской лесостепи, и провести их сравнительный анализ.
2. Выявить группировки, образующие зоогеографическую структуру гемиптерокомплексов прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи.
3. Выявить возможные источники формирования прибрежных экотонных комплексов организмов (на примере полужесткокрылых) в условиях среднерусской лесостепи.
4. На примере гемиптерокомплекса выявить роль экотонных биоценозов в сохранении биоразнообразия, обогащении и поддержании стабильности наземных экосистем, сохранении генофонда редких видов.

**Научная новизна.** Впервые выявлена экологическая структура комплекса полужесткокрылых прибрежных экотонов среднерусской лесостепи с ее

особенностями в разных типах околородных экотонров. Впервые в полном объеме изучено биотопическое распределение полужесткокрылых по различным типам прибрежных экотонров среднерусской лесостепи. Впервые проведен детальный анализ пищевых связей и ярусное распределение клопов в околородных экотонных экосистемах. Впервые на основе зоогеографического анализа комплекса полужесткокрылых прибрежных экотонров среднерусской лесостепи показаны пути и источники его формирования. Впервые на основе фактического материала обширной таксономической группы отражена значительная роль в сохранении биоразнообразия контактирующих экосистем комплексов организмов, заселяющих пограничные территории.

**Теоретическая и практическая значимость.** Результаты проведенного исследования вносят вклад в изучение биологического разнообразия региона, показывают роль полужесткокрылых экотонных биотопов в формировании комплексов насекомых различающихся смежных экосистем и поддержании их устойчивости. Они могут быть использованы в дальнейших экологических исследованиях фауны прибрежных экотонров и практических мероприятиях по сохранению их биоразнообразия.

Результаты работы могут быть использованы при составлении кадастров и каталогов насекомых и могут быть полезны энтомологам, экологам и специалистам по защите леса.

Результаты исследований используются на биолого-почвенном факультете Воронежского государственного университета при преподавании дисциплин: «Экология насекомых», «Общая энтомология», «Большой практикум», «Спецпрактикум».

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Основной состав комплексов полужесткокрылых в прибрежных экотонных биотопах формируется за счет четырех главных экологических группировок: а) хортобионтов эврибионтов, б) хортобионтов и эпигеобионтов гигро- и гигро-мезофилов, в) хортобионтов мезофилов и мезо-ксерофилов, заселяющих верхний ярус травянистой растительности, г) обитателей специфических наземных экосистем, граничащих с пресноводной.

2. В околородных экотонах преобладают виды с широкой пищевой специализацией.

3. В зоогеографическом отношении ядро комплекса полужесткокрылых прибрежных экотонров среднерусской лесостепи составляют виды с широкими западнопалеарктическими ареалами, распространенные от бореального пояса до субтропического.

4. Насыщенность экотонров видами прибрежных и смежных с ними лесных и луговых экосистем представляют собой базу для сохранения биоразнообразия, включающего редкие виды, и источник его восстановления в процессе пирогенной сукцессии.

**Личный вклад соискателя.** Автором проведен сбор и обработка материала, анализ результатов и формирование выводов.

**Апробация работы.** Результаты проведенных исследований представлялись на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием

«Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009 г.); научных сессиях Воронежского государственного университета (Воронеж, 2008, 2009, 2010 гг.); Международной научной конференции, посвященной памяти А. И. Фомичева «Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых» (Борисоглебск, 2010 г.); международных конференциях «XXIV и XXV Люблинские чтения» (Ульяновск, 2010, 2011 гг.); XIV Съезде РЭО (Санкт-Петербург, 2012 г.).

**Публикации.** По результатам исследований опубликовано 12 работ, из которых 4 – в изданиях из списка ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация включает введение, 5 глав (обзор литературы, описание материала и методов исследования, характеристика района исследования, результаты исследования и их обсуждение), выводы, список использованных литературных источников и приложение. Диссертация написана на 250 страницах (149 страниц основного текста), включает 19 рисунков и фотоснимков и 21 таблицу. Список литературы содержит 276 источников, в том числе 72 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор искренне признателен своему научному руководителю д. б. н., проф. В. Б. Голубу за научно-методическое руководство, поддержку и помощь в ходе проводимых исследований; к. б. н. Е. В. Аксёненко за помощь в сборе материала.

Работа частично выполнена при поддержке гранта РФФИ 09-04-00463-а.

## СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

#### 1.1. Понятие «экотон»

Приводятся толкования понятия «экотон» рядом авторов (Арманд, 1955; Сочава, 1979; Дажо, 1975; Одум, 1986; Якомяги, Кюльвик, Мандер, 1988; Мильков, 1993; Реймерс, 1994; Залетаев, 1997; Бережной, Григорьевская, Двуреченский, 2000; Соловьева, Розенберг, 2006 и др.).

#### 1.2. История изучения фауны насекомых экотонов

В последние годы в зарубежной литературе обсуждается вопрос изучения комплексов насекомых в экотонах. Изучена литература, посвященная изучению комплексов насекомых в различных типах экотонных биотопов (Gurov, 1991; Gurov, Tagliapietra, Battisti, 1994, 1997; Peltonen, Heliövaara, Väisänen, 1997; Аникин, 1997, 2008; Bolger et al., 2000; Gurov, Godron, Loshchev, 2000a, 2000b; Heliölä, Koivula, Niemelä, 2001; Spector, Ayzama, 2003; Chacoff, Aizen, 2006; Muller et al., 2007; Xiao-Dong et al., 2007; Gurov, Battisti, Roques, 2010).

#### 1.3. История изучения комплекса полужесткокрылых среднерусской лесостепи

Рассмотрены работы, касающиеся изучения видового состава, экологических и зоогеографических особенностей полужесткокрылых на территории

среднерусской лесостепи (Силантьев, 1898; Рейхард, 1922; Богоявленский, 1925; Коринек, 1940; Остапец, 1941; Палий, 1947; Бодренков, 1949; Арнольди, 1952, 1953, 1965; Палий, Попова, 1956; Коровина, 1957; Жуковский, 1959; Пучков, Палий 1949; Пучков, 1950, 1952, 1957б, 1964, 1966, 1972, 1973; Скуфьин, 1968, 1970, 1978а; Кабанов, 1981; Попов, Бережной, 1988; Голуб, Музелевская, 1992; Голуб, 1992, 1996а; Голуб, Шуваев, Касаткин, 1992; Голуб, Парфенова, 2000; Парфенова, 2000, 2002; Демченко, 2003, 2004а, 2004б; Лычковская, 2003, 2004, 2005, 2006а, 2006б; Голуб, Лычковская, 2004; Копаева, Голуб, 2004; Голуб, Драполок, 2005; Голуб, Моисеева, 2006, 2007; Моисеева, 2006, 2007а, 2007б и др.).

Отмечены работы, в которых предоставляются сведения о видовом составе и экологии гемиптерокомплексов прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи (Голуб, Кондратьева, 2005; Кондратьева, Голуб, 2009а, 2009б, 2010, 2011; Кондратьева, 2012а, 2012б).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования основаны на материалах собственных сборов, проводимых в различных типах прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи в пределах Воронежской, Липецкой и Белгородской областей во время полевых сезонов 2004–2011 гг.

Были обследованы 4 типа экотонов, разграничивающих следующие экостистемы: 1) река и пойменный луг; 2) лесное террасное озеро и смешанные и лиственные насаждения; 3) озеро и открытый участок ландшафта; 4) болото и смешанные насаждения.

Всего было собрано и обработано около 20 тыс. экземпляров полужесткокрылых. Для трудно определяемых видов смонтировано около 500 препаратов гениталий.

Сбор материала осуществлялся в следующих пунктах: 1) БУНЦ «Веневитиново» (20 км ССВ Воронежа); 2) окр. г. Воронеж; 3) Воронежский государственный природный биосферный заповедник; 4) окр. п. Ступино (33 км СВ Воронежа); 5) окр. пгт Рамонь (26 км СВ Воронежа); 6) окр. г. Борисоглебск; 7) Хоперский государственный природный заповедник (178 км ЮВ Воронежа); 8) окр. с. Верхний Бык (47 км ЮЗ Новохопёрска); 9) окр. с/х XXII партсъезда (39 км ЮЮЗ Новохопёрска); 10) 3 км СВ х. Рожнов (22 км ЮЗ Новохопёрска); 11) 3,5 км ЮВ Новохопёрска; 12) 10 км В с. Каменно-Садовка (12 км ЮВ Новохопёрска); 13) 3 км ЮВ с. Бабка (130 км ЮВ Воронежа); 14) окр. с. Покровка (110 км ЮВ Воронежа); 15) заповедник «Галичья гора» (45 км З Липецка); 16) окр. с. Афанасьево (94 км З Липецка); 17) окр. с. Каменка (100 км З Липецка); 18) окр. с. Талыково (91 км З Липецка); 19) окр. с. Денисово (96 км З Липецка); 20) окр. с. Борисовка (37 км З Белгорода).

Сбор материала и его обработка проводились по стандартным методикам (Кержнер, Ячевский, 1964; Голуб и др., 1980; Голуб, Цуриков, Прокин, 2012). Помимо кошения энтомологическим сачком по травянистой растительности, которое применялось, в основном, для сбора хортобионтных видов,

использовалось также окашивание древесного и кустарникового ярусов (для сбора дендро- и тамнобионтов). При сборе эпигеобионтов, гео-герпетобионтов и герпетобионтов применялся ручной сбор полужесткокрылых насекомых с поверхности почвы, из подстилки, прикорневой части растений. Кроме того, проводилось также просеивание подстилки, сухих листьев и сфагнового мха.

Выделение экологических групп по приуроченности их к тому или иному ярусу проводилось на основе собственных наблюдений в процессе сборов и анализа литературных данных (Пучков, 1961, 1962, 1969, 1974; Голуб, Драполюк, 2005; Николаева, 2006 и др.) о трофических связях видов и их локализации в том или ином ярусе в процессе жизнедеятельности. Выделение ярусных группировок полужесткокрылых околотовных экотонных группировок проведено в соответствии с общими принципами дифференциации энтомокомплексов на ярусные комплексы предложенными В. В. Яхонтовым (1964) и В. Б. Чернышевым (1996).

Определение проводилось с использованием нескольких определителей (Кириченко, 1951; Кержнер, Ячевский, 1964) и ряда работ, содержащих таксономические ревизии родов. Уточнение определения ряда видов проводилось по материалам коллекционных фондов Зоологического института РАН (С.-Петербург) и кафедры экологии и систематики беспозвоночных Воронежского государственного университета. Видовая диагностика проводилась с помощью микроскопов МБС-10 и ОГМЭ-П2.

Номенклатура таксонов приводится по Каталогу полужесткокрылых Палеарктики (Catalogue of the Heteroptera ..., 1995, 1996, 1999, 2001, 2006).

### **ГЛАВА 3. ЛАНДШАФТНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ**

На основе данных из литературных источников приводится эколого-географическая характеристика районов исследования (Мильков, 1953; Барабаш-Никифоров, 1957; Дроздов, 1965; Курдов, 1973; Мильков, 1982; Ахтырцев, Ахтырцев, 1993; Григорьевская и др., 2004; Крылов, 2006; Курдов, 2006 и др.).

Изучение состава и структуры комплексов полужесткокрылых, заселяющих экотонные, было проведено на основе околотовных пограничных участков. В основу выделения и обследования экотонных положены два взаимосвязанных принципа: 1) принцип максимального контраста смежных экосистем, образующих экотон; 2) сопредельности одной из наземных экосистем с пресноводной.

Состав и структура комплексов полужесткокрылых, заселяющих околотовные экотонные, зависят, в первую очередь, от состава травянистой и древесно-кустарниковой растительности смежной наземной экосистемы. Кроме того, в формировании экотонных гемиптерокомплексов принимают участие герпетобионты, видовой состав которых зависит от экспозиции участка, степени его инсоляции, типа почвы, ее увлажненности, почвенного покрова и других особенностей. Экотонные околотовные гемиптерокомплексы включают и виды клопов, заселяющих прибрежную водную и околотовную растительность (преимущественно осоковые, ситниковые, злаковые, бурачниковые, ивовые и другие, входящие в состав определенных растительных ассоциаций). Будучи, в

основном, олигофагами и полифагами, такие виды легко переходят с возвышающейся над водой верхней части растений на наземную растительность в экотонном участке.

Таким образом, выделение и обследование следующих 4 типов околоводных экотонов было осуществлено на основе характера наземных экосистем, участвующих в образовании околоводных экотонов, типов водоемов и основных прибрежно-водных биоценозов в пунктах отбора проб: 1) прибрежные участки рек на границе с пойменными лугами; 2) прибрежные участки лесных террасных озер на границе со смешанными и лиственными насаждениями; 3) прибрежные участки озер на границе с открытыми участками ландшафтов; 4) прибрежные участки болот на границе со смешанными насаждениями. Каждый из типов включает ряд конкретных экотонов, различающихся (часто незначительно) уникальными экологическими особенностями, в том числе составом и доминантами биоценозов, образующих околоводные и водные экосистемы (Хмелев, 1974; Камышев, Хмелев, 1976; Прокин, Силина, 2007 и др.).

## **ГЛАВА 4. СОСТАВ И СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОТОННЫХ БИОТОПОВ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ**

### **4.1. Таксономический состав и доминантная структура**

В фауне полужесткокрылых насекомых прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи выявлено 272 вида, относящихся к 161 роду и 25 семействам. В составе семейств установлено следующее число родов и видов: Ceratocombidae – 1 род, 1 вид; Saldidae – 2 рода, 6 видов; Veliidae – 1 род, 1 вид; Hebridae – 1 род, 1 вид; Hydrometridae – 1 род, 1 вид; Nabidae – 3 рода, 12 видов; Anthocoridae – 2 рода, 9 видов; Miridae – 46 родов, 80 видов; Tingidae – 14 родов, 29 видов; Reduviidae – 4 рода, 5 видов; Aradidae – 2 рода, 3 вида; Piesmatidae – 2 рода, 3 вида; Berytidae – 2 рода, 4 вида; Lygaeidae – 31 род, 48 видов; Pyrrhocoridae – 1 род, 1 вид; Stenocephalidae – 1 род, 2 вида; Coreidae – 8 родов, 8 видов; Alydidae – 2 рода, 2 вида; Rhopalidae – 5 родов, 10 видов; Plataspidae – 1 род, 1 вид; Acanthosomatidae – 3 рода, 3 вида; Cydnidae – 5 родов, 6 видов; Thyreocoridae – 1 род, 1 вид; Scutelleridae – 1 род, 4 вида; Pentatomidae – 21 род, 31 вид.

Почти все выявленные виды, кроме водомерок *Hydrometra gracilentata* Horv. и *Microvelia reticulata* (Burm.), зимующих на суше, ведут постоянно наземный образ жизни (в различных ярусах растительности или верхнем ярусе осоковых и ситниковых) и относятся к различным трофическим группам – фитофагам, зоофагам и зоофитофагам.

В каждом из исследованных типов околоводных экотонов представлены виды, сильно различающиеся по широте своих экологических требований. С одной стороны, рассмотренные типы экотонов заселяют политописические виды, характерные для экосистем различных типов, объединяя своим присутствием их трофические сети – *Nabis pseudoferus* Rem., *N. punctatus* Costa, *Deraeocoris ruber* (L.), *Adelphocoris lineolatus* (Gz.), *Lygus rugulipennis* Popp., *Chlamydatus pullus*



(Reut.), *Dicranocephalus agilis* (Scop.), *Elasmucha grisea* (Fieb.), *Eurydema oleracea* (L.), *Holcostethus strictus* (Wolff) и ряд других. С другой стороны, в исследованных околоводных экотонах выявлен целый ряд видов, приуроченных только к приводным и достаточно увлажненным биотопам, заселяющих при этом, как покрытосеменные растения (*Dicyphus globulifer* (Fall.), *D. stachydis* Sahlb., *Agramma fallax* Horv. и др.), так и поверхность почвы, почвенную подстилку и мхи (*Chartoscirta cincta* (H.-S.), *Saldula arenicola* (Schl.), *Acalypta platycheila* (Fieb.), *Drymus brunneus* (Sahlb.) и др.).

Отдельные виды заселяют такие специфические экотоны, как прибрежные участки осоковых и сфагновых болот (*Ceratocombus coleoptratus* (Zett.), *Cryptostemma pusillum* (Sahlb.)), где они встречаются в подстилке и среди влажных мхов. Заселяя экотоны сфагновых болот, которые по существу, являются реликтовыми участками ландшафта среднерусской лесостепи, такие виды представляют собой их неотъемлемый реликтовый компонент.

Все исследованные виды были сгруппированы по типам прибрежных экотонов (табл. 1).

В целом, во всех околоводных экотонах в составе отряда по числу родов и видов резко преобладает семейство Miridae (46 родов и 80 видов, составляющих 29,41 % фауны прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи), за ним следуют семейства Lygaeidae, Pentatomidae и Tingidae. По количеству видов им заметно уступают семейства Nabidae, Rhopalidae, Anthocoridae и Coreidae.

Господствующим и по общей численности видов является семейство Miridae (34,89 % всего собранного материала). Намного уступают ему по представленности в сборах семейства Pentatomidae, Lygaeidae, Rhopalidae, Scutelleridae, Coreidae, Nabidae, Anthocoridae, Tingidae, Saldidae. Доля собранных особей, относящихся к видам из других семейств, не превышает 0,52 %.

Доминирующим видом в каждом из прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи, и в целом, является *Aelia acuminata* (L.) (5,71 % всей выборки). Его доминирование объясняется, очевидно, трофической приуроченностью к злаковым, таким как *Poa* sp., *Eragrostis pilosa* (L.), *Dactylus glomerata* L., *Calamagrostis epigeios* Roth, *Phleum* sp., входящим в число эдификаторов растительных ассоциаций прибрежных фитоценозов.

К субдоминантам (по материалам всех сборов) можно отнести *Palomena prasina* (L.) (4,79 % всего собранного материала), *Coreus marginatus* (L.) (3,85 %), *Lygus rugulipennis* (3,24 %), *Stenodema calcarata* (Fall.) (3,20 %), *Eurydema oleracea* (3,18 %), *Stenodema laevigata* (L.) (2,93 %), *Dolycoris baccarum* (L.) (2,92 %), *Eurygaster testudinarius* (Geoffr.) (2,90 %), *Neottiglossa leporina* (H.-S.) (2,79 %), *Rhopalus parumpunctatus* Schill. (2,73 %), *Lygus pratensis* (L.) (2,41 %), *Polymerus unifasciatus* (F.) (2,04 %).

Субдоминантный статус *S. calcarata*, *S. laevigata*, *N. leporina* и *Eu. testudinarius* объясняется отчасти такой же приуроченностью к злакам, а *Rh. parumpunctatus* – приуроченностью к сложноцветным. *P. unifasciatus*, хотя и является олигофитофагом, обладает высокой численностью вследствие широкого распространения в исследованных биотопах его основных кормовых растений (*Galium verum* L. и *G. aparine* L.). Статус *P. prasina*, *C. marginatus*, *L. rugulipennis*,

*L. pratensis*, *Eu. oleracea* и *D. baccarum* определяется многоядностью этих видов (основное кормовое растение *C. marginatus* – *Rumex confertus* Willd.).

Таблица 1

Число видов и количество собранных экземпляров полужесткокрылых в различных типах прибрежных экотонів среднерусской лесостепи

Тип экотона Семейство	Река и пойменный луг		Лесные террасные озера и смешанные насаждения		Озера и открытые участки ландшафтов		Болота и смешанные насаждения	
	Кол-во видов	Кол-во экз.	Кол-во видов	Кол-во экз.	Кол-во видов	Кол-во экз.	Кол-во видов	Кол-во экз.
1. Ceratocombidae	-	-	-	-	-	-	1	15
2. Saldidae	6	202	6	65	2	8	-	-
3. Veliidae	-	-	1	14	-	-	-	-
4. Hebridae	1	1	1	47	-	-	-	-
5. Hydrometridae	-	-	1	1	-	-	-	-
6. Nabidae	9	188	11	327	7	78	6	73
7. Anthocoridae	8	195	7	242	3	86	3	34
8. Miridae	66	2416	67	3703	44	567	33	289
9. Tingidae	18	158	19	180	9	75	9	20
10. Reduviidae	2	2	2	25	1	1	1	2
11. Aradidae	1	1	2	12	-	-	-	-
12. Piesmatidae	3	74	2	14	1	4	2	3
13. Berytidae	3	8	3	19	1	4	1	1
14. Lygaeidae	36	592	35	1945	18	221	19	126
15. Pyrrhocoridae	1	10	1	17	1	2	1	3
16. Stenocephalidae	2	23	2	5	-	-	-	-
17. Coreidae	7	483	6	247	5	46	4	63
18. Alydidae	2	2	1	1	1	1	-	-
19. Rhopalidae	8	368	10	651	6	172	6	50
20. Plataspidae	1	17	1	57	1	20	-	-
21. Acanthosomatidae	1	2	3	14	-	-	1	6
22. Cydnidae	6	42	3	56	-	-	3	5
23. Thyreocoridae	1	79	1	4	-	-	-	-
24. Scutelleridae	3	199	4	585	3	57	2	5
25. Pentatomidae	24	1960	26	2305	17	252	12	143
Всего	209	7022	215	10536	120	1594	104	838

Следует отметить, что доминант и все указанные субдоминанты являются достаточно экологически пластичными видами, с широкой экологической валентностью по отношению к степени увлажненности биотопов и их инсоляции и способны заселять как увлажнённые, так и достаточно ксерофитные стадии. Кроме

того, часть указанных видов (*Eurygaster testudinarius*, *Coreus marginatus*) отчетливо тяготеет к увлажненным местообитаниям.

#### **4.2. Особенности таксономической структуры комплексов полужесткокрылых прибрежных экотонов различных типов**

Как показал сравнительный анализ состава комплексов обследованных нами четырех типов прибрежных экотонов, в каждом из них представлены почти все выявленные семейства. Каждый из них имеет свои особенности на уровне таксонов родового и видового рангов в качественном и количественном отношении. В частности, только в экотонах сфагнового болота обнаружены редкие виды *Ceratocombus coleoptratus*, *Acalypta nigrina* (Fall.), *A. platycheila* (собственные сборы) и *Cryptostemma pusillum* (Sahlb.) (Golub, 2004). Только в экотонах типа река–луг были собраны редкие виды *Nabis lineatus* Dahlb., *Pygolampis bidentata* (Gz.) и *Podops inunctus* (F.). Другой редкий вид (*Derephysia longispina* (Golub)) был обнаружен в экотонах двух типов: в прибрежных участках на границе рек и лугов и на границе озер и открытых ландшафтов. Редкие виды *Reduvius personatus* (L.) и *Eurygaster austriaca* (Schrk.) были собраны в участках лесных террасных озер на границе со смешанными насаждениями.

В экотонах, разграничивающих террасные озера и участки смешанных насаждений, в отличие от экотонов лугового типа, представлен дендробионтный элемент (8,37 % видов данного типа экотона), который в значительной мере обогащает экотонный комплекс полужесткокрылых. Во всех исследованных типах прибрежных экотонов большое количество видов трофически связано со злаками и осоками. В то же время, экотонный комплекс лугового типа обогащен видами, связанными со сложноцветными и бобовыми.

Исходя из полученных в ходе исследования данных, можно сделать вывод о том, что прибрежные экотоны выступают в качестве резерватов в засушливый период, и особенно во время пожаров. В данных биотопах сохраняется практически неизменным уровень влажности, и поэтому прибрежные экотоны привлекают многие виды полужесткокрылых во второй половине лета, когда высыхает травянистая растительность. При этом в период засухи в околородных экотонах увеличивается численность и количество видов не только мезофильных, но и мезо-ксерофильных и ксерофильных видов, которые заселяют достаточно хорошо инсолированный верхний уровень травянистого яруса. Так после пожара 2010 года численность ряда видов в прибрежных экотонах Усманского бора не уменьшилась, а, наоборот, возросла. Именно в околородных экотонах в экстремальные периоды сохраняются жизнеспособными яйца полужесткокрылых.

Таким образом, по результатам сборов конкретной группы насекомых доказана роль прибрежных экотонов в качестве резерватов, сохраняющих свое значение и в пирогенных сукцессиях благодаря высокому разнообразию по таксономическому, трофическому и ярусному признакам и высокой численности ряда видов.

### 4.3. Трофические связи

Преобладающей группой среди полужесткокрылых всех типов прибрежных экотонных биотопов по типу питания в видовом отношении и с учётом численности является группа фитофагов (рис. 1), объединяющая 206 видов, или 75,74 % (из них узкими олигофагами считаются 22,32 % от общего количества растительноядных видов, широкими олигофагами – 38,84 %, полифагами – 38,84 %). Группа зоофагов составляет 19,85 % (рис. 2), группа зоофитофагов – 2,94 %, группа мицетофагов – 1,10 %.

В целом, по типу питания значительную роль в комплексе полужесткокрылых всех типов прибрежных экотонов среднерусской лесостепи играют полифитофаги, в число которых преимущественно входят представители семейств Lygaeidae и Miridae (рис. 3).

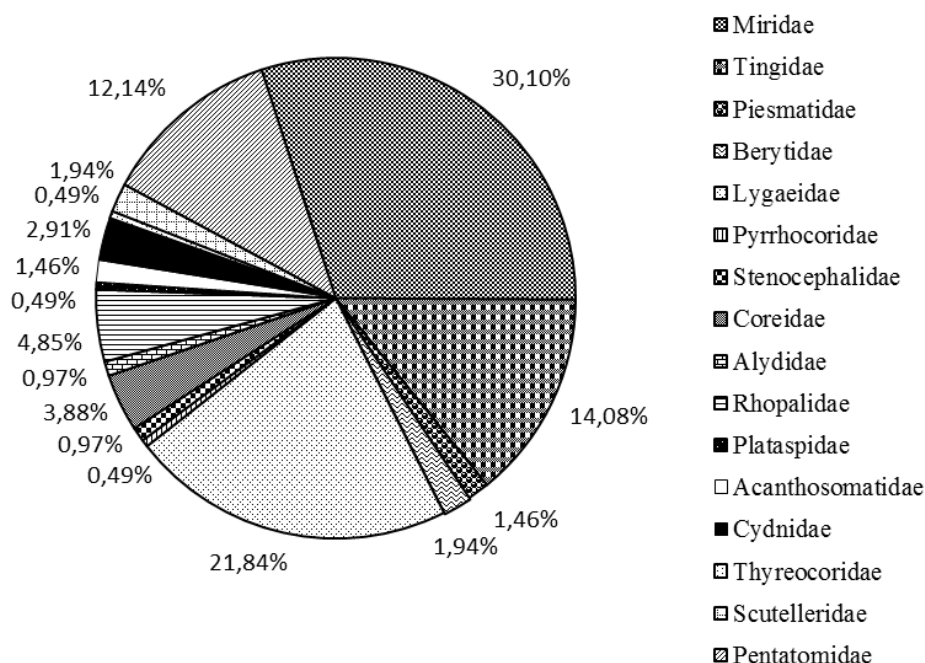
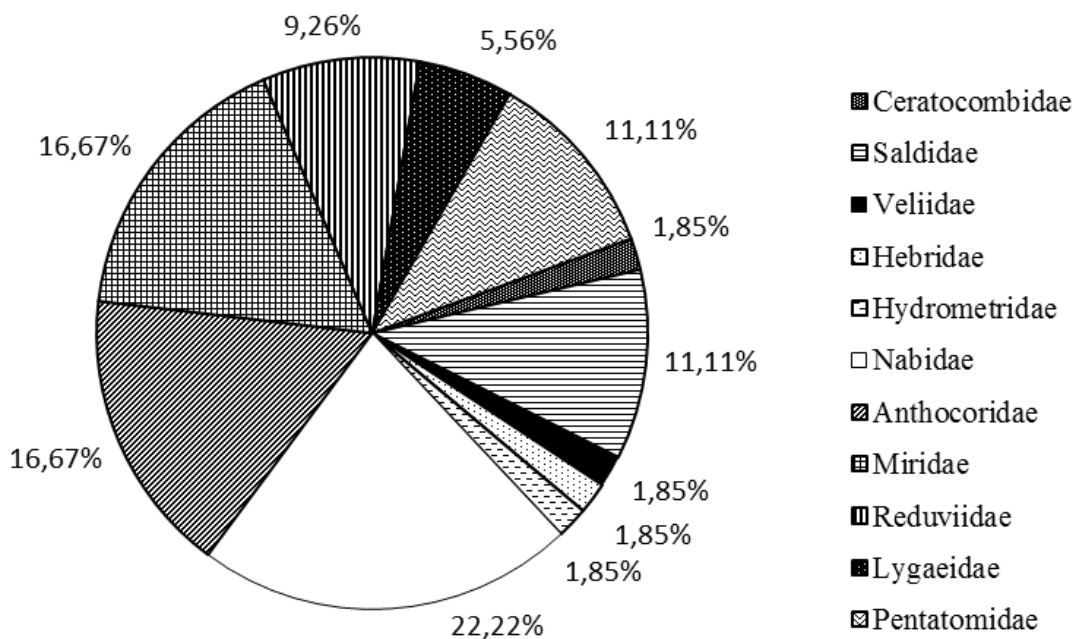
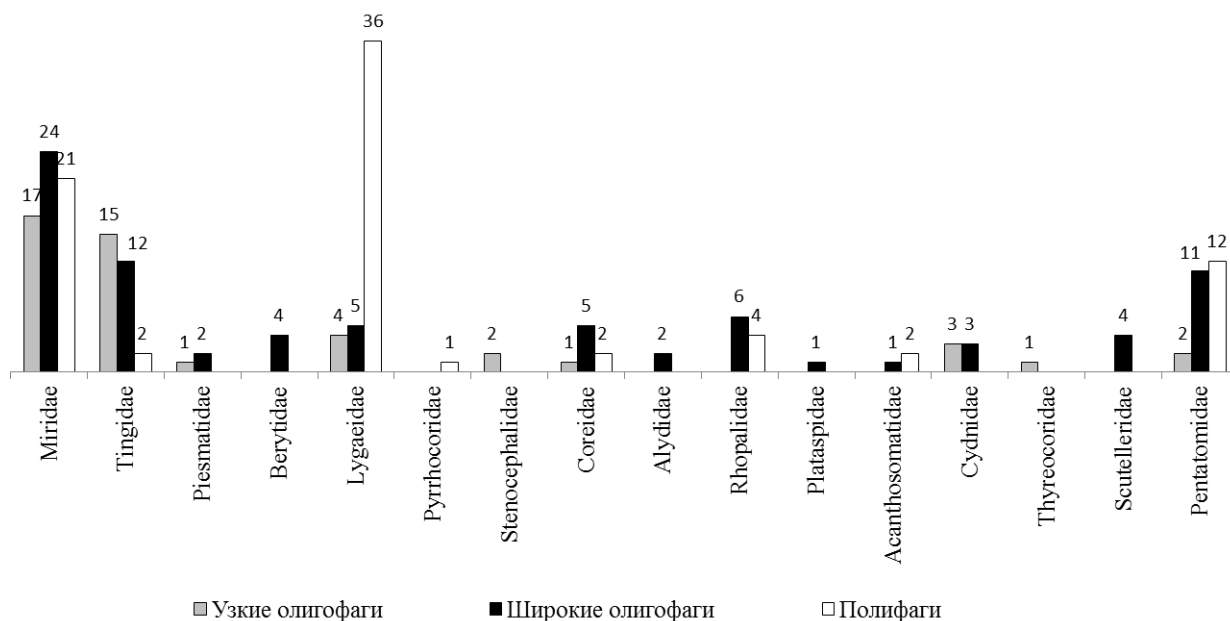


Рис. 1. Распределение количества видов-фитофагов экотонных биотопов среднерусской лесостепи по семействам.

Роль хищников в составе экотонных комплексов разного типа различна. В экотонах лугового типа представлены виды *Orius* spp., *Nabis* spp. и несколько видов Miridae (*Dicyphus globulifer*, *Deraeocoris ventralis* Reut.). В экотонах же лесного типа добавляются представители рода *Anthocoris* spp., некоторые виды семейства Miridae (*Cyllecoris histrionicus* (L.), *Deraeocoris lutescens* (Schill.), *Pilophorus* spp.), дендробионтные хищные виды семейства Pentatomidae (*Arma custos* (F.), *Picromerus bidens* (L.), *Pinthaeus sanguinipes* (F.), *Rhacognathus punctatus* (L.), *Zicrona coerulea* (L.)). Ряд видов отмечен во всех типах прибрежных экотонов (хищные герпетобионтные виды рода *Geocoris*, *Orius minutus* (L.), *O. niger* (Wolff), *Nabis pseudoferus* Rem., *N. rugosus* (L.), *Deraeocoris ruber* (L.), *Rhynocoris annulatus* (L.)).



**Рис. 2.** Распределение количества видов-зоофагов экотонных биотопов среднерусской лесостепи по семействам.



**Рис. 3.** Пищевая специализация видов-фитофагов экотонных биотопов среднерусской лесостепи (с указанием количества видов для каждой группы).

По типу питания, как с учетом численности, так и по количеству видов в комплексе полужесткокрылых всех типов околоводных экотонов отчетливо преобладают фитофаги. При этом освоение прилегающих экосистем возможно благодаря доминированию в группе растительноядных видов широких олигофагов и полифагов. Хищные виды и виды со смешанным питанием регулируют численность насекомых в прилегающих экосистемах.

#### 4.4. Ярусное распределение

Полужесткокрылые прибрежных экотонов среднерусской лесостепи были разделены на 11 групп в зависимости от заселяемого ими яруса (рис. 4).

Среди полужесткокрылых прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи по количеству видов и численности резко доминирует группа хортобионтов (148 видов и 84,61 % всего собранного материала). Семейство Miridae преобладает в этой группе по численности. Наиболее многочисленными из хортобионтных видов в этом семействе являются *Lygus rugulipennis* (3,24 % от всего объема собранного материала), *Stenodema calcarata* (3,20 %), *Stenodema laevigata* (2,93 %), *Lygus pratensis* (2,41 %) и *Polymerus unifasciatus* (2,04 %).

Большой численностью также обладают виды-хортобионты из семейства Pentatomidae: *Aelia acuminata* (5,71 % от всего объема собранного материала), *Eurydema oleracea* (3,18 %), *Dolycoris baccarum* (2,92 %), *Neottiglossa leporina* (2,79 %). К многочисленным также относятся хортобионтные виды *Eurygaster testudinarius* (2,90 %) из семейства Scutelleridae и *Rhopalus parumpunctatus* (2,73 %) из семейства Rhopalidae.

Далее по количеству видов следуют группы дендробионтов, герпетобионтов и герпето-хортобионтов; 25 видов (9,23 % от всего объема собранного материала) и по 28 видов (10,29 %) соответственно.

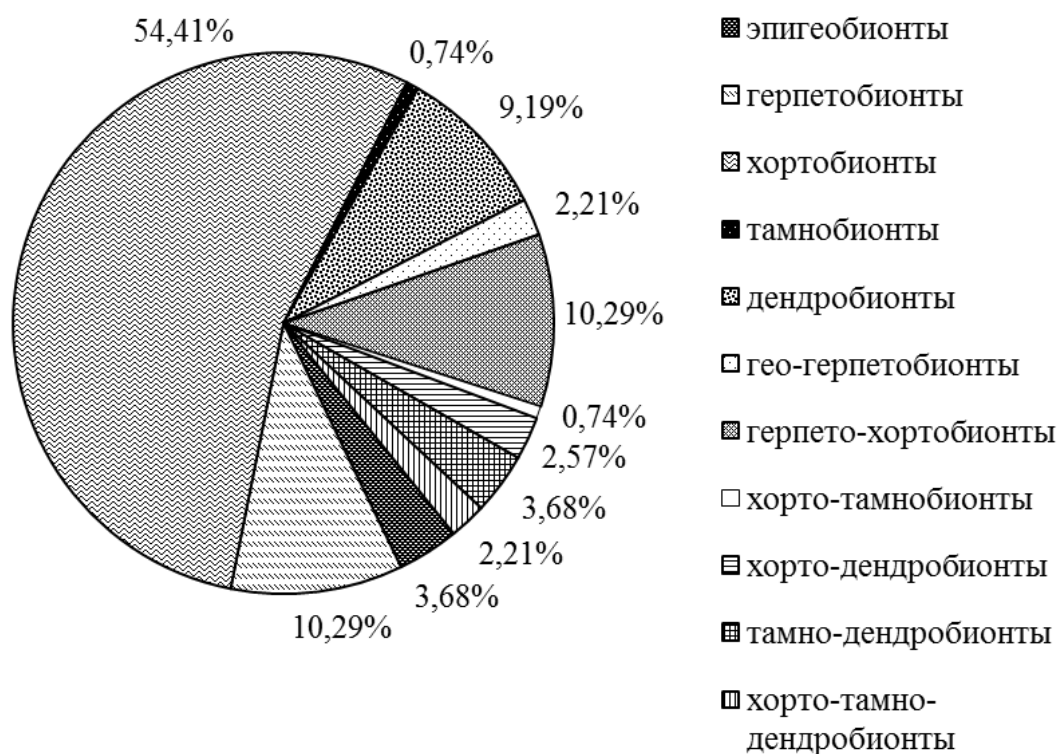


Рис. 4. Распределение видов полужесткокрылых прибрежных экотонов среднерусской лесостепи по ярусам растительности.

В группе хорто-тамно-дендробионтов всего 6 видов, но при этом она занимает второе место по численности особей (5,51 % от всего объема собранного

материала), главным образом, за счет *Palomena prasina* (4,79 % от всего объема собранного материала).

В целом, в составе фауны полужесткокрылых прибрежных экотонов среднерусской лесостепи большинство видов относится к хортобионтам (главным образом, за счёт представителей семейства Miridae). При этом доля остальных групп существенна, что говорит о заселении клопами всех ярусов растительности.

Итак, во всех типах прибрежных экотонов среднерусской лесостепи преобладают виды, заселяющие травянистый ярус растительности и трофически связанные со злаками и осоками, при этом на первом месте по количеству хортобионтов стоят прибрежные участки озер на границе с открытыми участками ландшафтов и составляют 73,33 % видов данного типа экотона. В экотонах типа река–луг и экотонах на границе лесных водоемов и смешанных насаждений (в более увлажненных смежных экосистемах) заметно выше, чем в других типах экотонов, доля эпигеобионтов. В прибрежных экотонах на границе с лесом добавляются еще и дендробионтные виды, значительно обогащающие экотонный комплекс полужесткокрылых, среди которых много хищников.

#### **4.5. Экологическая структура комплекса по отношению к степени увлажненности биотопов**

На основе собственных наблюдений и данных, содержащихся в работах многих авторов (Пучков, 1961г, 1962, 1966, 1969, 1974, 1986; Кержнер, 1981 и др.), виды полужесткокрылых прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи были разделены на пять групп в зависимости от предпочтения ими местообитаний с различной степенью увлажненности.

Анализ фауны комплекса полужесткокрылых прибрежных экотонов среднерусской лесостепи показал преобладание мезофильных видов (68,75 % от всех выявленных видов). К этой группе относится большая часть видов из семейства Miridae (93,75 % видов в семействе), 75,0 % видов семейства Nabidae, все виды семейства Anthocoridae, 55,17 % видов семейства Tingidae, *Empicoris vagabundus* (L.), *Reduvius personatus*, *Pygolampis bidentata* (Reduviidae), все Aradidae, виды рода *Piesma* spp. (Piesmatidae), *Berytinus clavipes* (F.), *B. minor* (H.-S.) (Berytidae), 47,92 % видов семейства Lygaeidae, *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Pyrrhocoridae), 60,0 % видов семейства Rhopalidae, *Dicranocephalus agilis* (Stenocephalidae), 87,50 % видов семейства Coreidae, 33,33 % видов семейства Cydnidae, *Thyreocoris scarabaeoides* (L.) (Thyreocoridae), *Coptosoma scutellatum* (Geoffr.) (Plataspidae), *Eurygaster maura* (L.) (Scutelleridae), 70,97 % видов семейства Pentatomidae.

Следующей по числу видов идет группа мезо-ксерофилов (20,96 % от всех выявленных видов). В эту группу входят 34,48 % видов семейства Tingidae, виды рода *Rhynocoris* spp. (Reduviidae), *Berytinus crassipes* (H.-S.), *Neides tipularius* (L.) (Berytidae), 45,83 % видов семейства Lygaeidae, 30,0 % видов семейства Rhopalidae, *Dicranocephalus albipes* (F.) (Stenocephalidae), 12,5 % видов семейства Coreidae, все Alydidae, 66,67 % видов семейства Cydnidae, *Eurygaster austriaca*, *Eu. integriceps* Put. (Scutelleridae), 25,81 % видов семейства Pentatomidae.

Группа гигро-мезофилов составляет 5,15 % от всех выявленных видов. К этой группе относятся все виды семейства Saldidae, 8,33 % видов семейства Nabidae, 2,50 % видов семейства Miridae, 3,44 % видов семейства Tingidae, 4,17 % видов семейства Lygaeidae, 10,0 % видов семейства Rhopalidae, *Eurygaster testudinarius* (Scutelleridae).

Группа ксерофильных видов составляет 3,68 % от всех выявленных видов. 16,67 % видов семейства Nabidae, 3,75 % видов семейства Miridae, 6,90 % видов семейства Tingidae, *Parapiesma quadratum* (Fieb.) (Piesmatidae), 2,08 % видов семейства Lygaeidae, 3,23 % видов семейства Pentatomidae.

Группа гигрофилов образована видами семейств Ceratocombidae, Veliidae, Hebridae, Hydrometridae и составляет 1,47 % от всех выявленных видов.

По численности особей полужесткокрылых в прибрежных экотонах среднерусской лесостепи на первом месте также стоит группа мезофильных видов, которая составляет 77,96 % от всего объема собранного материала. Доля мезо-ксерофилов – 15,81 % от всего собранного материала, гигро-мезофилов – 5,75 %.

Во всех типах прибрежных экотонов больше половины видов предпочитают увлажненные местообитания. При этом доля этих видов больше в прибрежных участках на границе лесных болот и смешанных насаждений (79,81 % видов, собранных в данном типе экотона), а доля мезо-ксерофилов выше в экотонах река-луг (22,01 % видов), главным образом, за счет обитателей верхнего яруса травянистой растительности.

#### 4.6. Жизненные циклы

Большинство видов клопов прибрежных экотонов среднерусской лесостепи зимуют на стадии имаго (65,81 % всех выявленных видов). Зрелые особи зимуют в различных лесонасаждениях и лесополосах в подстилке под снегом. При диапаузе на стадии имаго прекращается репродукция, питание; для некоторых видов свойственно появление миграционного синдрома (Саулич, Мусолин, 2007б). На стадии яйца зимует 26,10 % исследованных видов полужесткокрылых. Зимующие яйца находятся обычно в прикорневой части растений и непосредственно в почве под отмершими остатками растений. Зимняя диапауза в стадии яйца обеспечивает надежную защиту насекомым открытых биотопов. На стадии личинки зимуют 2,21 % выявленных видов. У некоторых видов зимуют как имаго, так и последние личиночные стадии (5,88 % всех выявленных видов). К ним относятся *Reduvius personatus* и *Pygolampis bidentata*, которые имеют двухлетний цикл развития и дважды уходят на зимовку (личинкой и имаго). Виды семейства Aradidae (1,10 % всех выявленных видов) имеют ациклический жизненный цикл, и в течение всего года можно встретить одновременно разные стадии развития.

#### 4.7. Последствия нарушений нормального развития

Описывается тератологическое строение усиков *Tingis cardui* (L.), которое можно отнести к достаточно редко наблюдающейся билатеральной олигомерии, или симфизомерии, усиков с несимметричным ее проявлением, так как редукцию претерпели разные членики на каждом из усиков. Подобное отклонение от нормы, вероятно, является следствием нарушения развития во время одной из личиночных



стадий. При дальнейшем развитии произошла частичная регенерация утраченного членика на правом усике. Причиной данной аномалии, скорее всего, послужил антропогенный фактор: развитие клопа происходило на чертополохе, который произрастает вблизи посевов сельскохозяйственных культур (на границе с экотоном пруда), каждый год подвергающихся обработкам различными ядохимикатами.

#### **4.8. Паразито-хозяйинные взаимоотношения полужесткокрылых с мухами-фазиинами в условиях экотонов**

В экотонах создаются условия, которые оказываются благоприятными не только для существования клопов, но оптимальными для жизнедеятельности паразитов. Благодаря сумме действия факторов окружающей среды в данных биотопах также увеличивается вероятность встречи полов потенциальных паразитов, а повышенная увлажненность местообитаний благоприятствует развитию пупариев паразитических двукрылых. По результатам собственных сборов и по литературным данным установлено, что клопы некоторых семейств, встречающиеся в прибрежных экотонных биотопах, являются хозяевами для ряда видов мух-фазиин (Tachinidae, Phasiinae) (Хицова, Голуб, 1970; Хицова, Подгорный, 1971; Аксёненко, Гапонов, 2011а, 2011б, 2011в, 2012; Aksenenko, Garonov, 2012). Большинство видов клопов, отмеченных нами в качестве хозяев, относятся к семейству Pentatomidae. На покровах *Coreus marginatus*, *Carpocoris purpureipennis* (Deg.), *Dolycoris baccarum*, *Chlorochroa pinicola* (M. R.) и *Palomena prasina* обнаружены яйца фазиин. В основном, обнаруженные яйца принадлежат фазиинам из родов *Ectophasia* и *Gymnosoma*.

### **ГЛАВА 5. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОТОННЫХ БИОТОПОВ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ**

Зоогеографический анализ полужесткокрылых насекомых экотонных биотопов играет большую роль, так как помогает рассмотреть возможные пути формирования фауны клопов отдельных территорий и её взаимосвязь с фаунами других территорий.

При классифицировании ареалов клопов прибрежных экотонов среднерусской лесостепи была использована, главным образом, зоогеографическая схема, предложенная А. Ф. Емельяновым (Емельянов, 1974; Кривохатский, Емельянов, 2000).

При описании ареалов, в основном, использовались данные о распространении полужесткокрылых, включенные в Каталог полужесткокрылых Палеарктики (Catalogue of the Heteroptera ..., 1995, 1996, 1999, 2001, 2006) и Каталог полужесткокрылых Азиатской части России (Винокуров, Канюкова, Голуб, 2010) (табл. 2).

По секторному принципу выделено 7 типов ареалов. Ареалы ряда видов относятся к очень широким типам, выходящим за пределы Голарктики вследствие их завоза в Ориентальное, Неотропическое или Эфиопское биогеографические

царства (голарктическо-ориентальный, голарктическо-ориентально-неотропический, транспалеарктическо-эфиопский, транспалеарктическо-ориентальный, суператлантическо-эфиопский, суператлантическо-ориентальный, западно-эфиопский панатлантическо-ориентальный типы). Ареалы транспалеарктического типа охватывают все Палеарктическое царство, голарктического типа – Неарктическое и Палеарктическое царства. Виды с амфипалеарктическим типом ареала отсутствуют в Сибири. Ареалы видов субтранспалеарктического типа находятся вне атлантического и пацифического секторов Палеарктики. Виды с суператлантическим типом ареала распространены на территории Палеарктического царства от атлантического сектора до восточно-резкоконтинентального (на востоке доходят до р. Лена, Монголии или Северо-Восточного Китая). Ареалы западного типа охватывают Палеарктическое царство от восточноатлантического до западного эконтинентального сектора (на востоке – до Оби, Енисея или Центрального Казахстана). Виды с панатлантическим типом ареала заселяют Палеарктику от западного субконтинентального или субатлантического до западного субконтинентального сектора (на востоке доходят до Урала и Западного Казахстана).

Таблица 2

Количество видов полужесткокрылых прибрежных экотонных среднерусской лесостепи в поясных группах и секторных типах ареалов

Секторный тип \ Поясная группа	Субарктическо-суббореальная	Бореально-суббореальная	Суббореальная	Бореально-субтропическая	Суббореально-субтропическая	Всего видов
Голарктический	3	4	1	24	-	32
Транспалеарктический	-	10	-	72	-	82
Субтранспалеарктический	-	-	2	-	-	2
Амфипалеарктический	-	-	-	1	-	1
Суператлантический	-	11	2	45	4	62
Западный	-	2	2	27	9	40
Панатлантический	-	4	3	27	19	53
Всего видов	3	31	10	196	32	272

По поясному принципу выделено 5 групп ареалов: субарктическо-суббореальная, бореально-суббореальная, бореально-субтропическая, суббореальная, суббореально-субтропическая.

Большинство видов фауны экотонных среднерусской лесостепи относятся к группе с транспалеарктическим типом ареалов – 30,15 % видов (из них 87,81 %

бореально-субтропических видов). Голарктические ареалы характерны для 11,77 % видов (из них 75,0 % бореально-субтропических видов).

Виды с западнопалеарктическими типами ареалов составляют 42,27 % (22,79 % – суператлантический тип, 19,48 % – панатлантический тип). Видов с центральнопалеарктическими типами ареалов – 15,44 % (14,70 % – западный и 0,74 % – субтранспалеарктический). Амфипалеарктическим типом ареала обладает (0,37 %) *Orius majusculus* (Reut.), который встречается в западной части Палеарктики и на Дальнем Востоке и отсутствуют в Сибири. Дизъюнктивный ареал этого вида, вероятно, обусловлен предпочтением специфических условий местообитаний. Можно предположить, что этот вид расселялся в период климатических оптимумов межледниковий, что установлено для некоторых видов двукрылых (Городков, 1984). Узкие эндемики и субэндемики в фауне прибрежных экотонов среднерусской лесостепи не выявлены.

В меридиональном направлении большинство видов прибрежных экотонов среднерусской лесостепи (72,06 %) распространено от бореального пояса до субтропического (преимущественно за счёт видов с транспалеарктическим и суператлантическим типами ареалов). Это свидетельство того, что в экотонных биотопах преобладают виды с широкой экологической пластичностью.

Среди исследованных видов лишь небольшое количество охватывает одну–две зоны. При этом 10 видов (3,68 %) встречаются только в суббореальном поясе (*Nabis rugosus* (L.), *Dictyla rotundata* (H.-S.), *Tingis reticulata* H.-S.), 3 вида (1,10 %) распространены от субарктического пояса до суббореального (*Saldula saltatoria* (L.), *Nabis flavomarginatus* Scholtz, *Chlamydatus pullus*), 31 вид (11,40 %) – от бореальном и суббореальном поясах (*Labops sahlbergii* (Fall.), *Acalypta carinata* (Pz.), *Tingis ampliata* (H.-S.)); 30 видов (11,03 %) – в суббореального пояса до субтропического (*Plagiognathus fulvipennis* (Kirsch.), *Coriomeris denticulatus* (Scop.), *Dicranocephalus agilis*). Для большинства видов, распространённых от суббореального до субтропического пояса, характерен панатлантический тип ареала. Среди видов из бореально-суббореальной группы преобладают виды с суператлантическим и транспалеарктическим типами ареалов. В группах с западным и панатлантическим типами ареалов значительное место занимают бореомонтанные виды, распространённые в лесах равнин и гор.

В целом в прибрежных экотонных биотопах среднерусской лесостепи преобладают виды с широкими ареалами, как широтном, так и в долготном направлениях. Большинство видов с широкими ареалами относится к числу бореально-субтропических мезофилов, заселяющих травянистый ярус. Большая часть их ареалов располагается в пределах гумидной территории Палеарктики.

По характеру распространения в долготном направлении в гемиптерокомплексе прибрежных экотонных биотопов среднерусской лесостепи преобладают виды, ареалы которых охватывают всю западную часть Палеарктики, с проникновением на восток, по крайней мере, до Оби, или даже всю Палеарктику. Большую долю видов (15,07 % видов) занимает европейский неморальный элемент, в состав которого входят виды, заселяющие повсеместно территорию Европы, а также виды с бореомонтанным характером распространения.

Происхождение части видов очевидно связано с более южными территориями, так как их современные ареалы охватывают преимущественно горные территории субтропического пояса или южную часть суббореального пояса. Их современные ареалы формировались, очевидно, на субаридных территориях бывшего Древнего Средиземноморья.

Большое число транспалеарктов и видов с широкими западнопалеарктическими ареалами мезофильного экологического облика в составе гемиптерокомплексов околородных экотонных биотопов обследованной территории отражает тот факт, что их гемиптерофауна формировалась, по большей части, за счет представителей гумидного экологического комплекса бореальной части Палеарктики в постплейстоценовый период. Виды с широкими бореальными и бореомонтанными ареалами, заселяющие околородные экотонные биотопы исследованной территории, встречаются и в других типах экотонов, достаточно удалённых от воды (опушки лесов) (Коринек, 1940; Бодренков, 1949; Пучков, 1964; Голуб, 1992) и обеспечивают значительное сходство фаунистических комплексов лесных экосистем разных природных зон и горных поясов, а, следовательно, являются связующим звеном между различными экосистемами. В формировании комплексов полужесткокрылых экотонных биотопов среднерусской лесостепи, кроме того, приняла участие субаридная степная фауна.

## ВЫВОДЫ

1. Состав комплекса полужесткокрылых прибрежных экотонов среднерусской лесостепи характеризуется большим биоразнообразием (272 вида из 161 рода и 25 семейств), высокой численностью многих видов и максимально возможным охватом экологических ниш. По числу видов и численности в нем доминирует семейство Miridae (46 видов, или 29,41 % от общего числа видов; 34,89 % от всего объема собранного материала). Вся совокупность его видов характеризуется разнообразием биотопической приуроченности, характера питания и трофических связей. Значительный вклад в состав комплекса вносят виды из семейств Lygaeidae (17,65 %), Pentatomidae (11,40 %) и Tingidae (10,66 %), которые в совокупности также занимают все ярусы растительности и имеют весь спектр типов питания.

2. Доминирующим видом в экотонных биотопах среднерусской лесостепи является фитофаг *Aelia acuminata* (5,71 % от всей выборки), живущий на злаковой растительности. Ряд видов-фитофагов можно отнести к субдоминантам: *Palomena prasina* (4,79 % всего собранного материала), *Coreus marginatus* (3,85 %), *Lygus rugulipennis* (3,24 %), *Stenodema calcarata* (3,20 %), *Eurydema oleracea* (3,18 %), *Stenodema laevigata* (2,93 %), *Dolycoris baccarum* (2,92 %), *Eurygaster testudinarius* (2,90 %), *Neottiglossa leporina* (2,79 %), *Lygus pratensis* (2,41 %), *Rhopalus parumpunctatus* (2,73 %), *Polymerus unifasciatus* (2,04 %). Их статус субдоминантов объясняется способностью заселять биотопы с различной степенью увлажненности и многоядностью. Все доминирующие виды

многочисленны и в смежных луговых и лесных экосистемах, имея в экотонах постоянные резервации.

3. По типу питания в видовом отношении и с учётом численности в комплексе полужесткокрылых всех типов прибрежных экотонов резко доминируют фитофаги, объединяющие 206 видов, или 75,74 %. Преобладание в этой группе широких олигофагов (38,84 % от общего количества растительноядных видов) и полифагов (38,84 %) дает возможность широко осваивать прилегающие экосистемы. Группы зоофагов (19,85 %) и зоофитофагов (2,94 %) обеспечивают прилегающие экосистемы регуляторами численности насекомых.

4. Во всех типах прибрежных экотонов по количеству видов и численности резко доминирует группа хортобионтов (148 видов и 84,61 % от всего собранного материала), трофически связанных со злаками и осоками. Больше всего видов этой группы в прибрежных участках озер на границе с открытыми участками ландшафтов, в которых доминантами в составе растительности также являются злаки. Группа дендробионтов насчитывает 25 видов (и 9,23 % от всего объема собранного материала) и выше в экотонах лесного типа. Группы герпетобионтов и герпето-хортобионтов включают по 28 видов (и по 10,29 % от всего объема собранного материала). Доля эпигеобионтов выше в экотонах типа река–луг и экотонах на границе лесных водоемов и смешанных насаждений, т. е. в более увлажненных смежных экосистемах.

5. Во всех типах прибрежных экотонов среднерусской лесостепи преобладают мезофильные виды (68,75 % от всех выявленных видов). Доля этих видов выше в прибрежных участках на границе лесных болот и смешанных насаждений, где составляет 79,81 %. Доля мезо-ксерофилов выше в экотонах река–луг, где составляет 22,01 % видов, за счет обитателей верхнего открытого яруса травянистой растительности. Группа гигро-мезофилов включает 5,15 % видов, ксерофилов – 3,68 %, гигрофилов – 1,47 %. Таким образом, состав экологических групп по отношению к фактору влажности тесно связан с характером смежного биотопа.

6. Зоогеографическую основу комплексов полужесткокрылых экотонных биотопов исследованных территорий образуют виды с широкими западнопалеарктическими ареалами. В широтном направлении ареалы большинства видов простираются от бореального пояса до субтропического (72,06 % всех видов). Подчиненное, но значительное, место в среднерусской лесостепи занимает европейский неморальный зоогеографический элемент, включающий виды, заселяющие повсеместно территорию Европы в пределах зон широколиственных лесов и лесостепи, а также бореомантанные виды (15,07 %). Преобладание в прибрежных экотонах видов с широкими ареалами связано с трансзональным (боры, субори, судубравы) или азональным характером сопредельных экосистем. Присутствие большого числа транспалеарктов и видов с западнопалеарктическими ареалами мезофильного экологического облика в составе комплексов полужесткокрылых экотонов исследованных территорий отражает тот факт, что их фауна сформировалась, в значительной мере, за счет представителей гумидного экологического комплекса бореальной части

Палеарктики в постплейстоценовый период. В формировании комплексов полужесткокрылых экотонных биотопов среднерусской лесостепи приняла участие и субаридная степная фауна. Виды с широкими бореальными и бореомонтанными ареалами в экотонах обеспечивают значительное сходство и единство фаунистических комплексов лесных экосистем разных природных зон.

7. Высокое разнообразие по таксономическому, трофическому и ярусному признакам, а также высокая численность многих видов, обеспечивают значение экотонов в качестве резерватов. Комплексы насекомых в этих биотопах обогащают и стабилизируют лесные и смежные с ними открытые биоценозы. Мезофильные и гигрофильные виды играют большую роль в формировании фаун лесных экосистем и в качестве экологических коридоров в формировании сети лесных фаунистических комплексов. Экотонные экосистемы служат резерватами отдельных редких и реликтовых видов (*Ceratocombus coleoptratus*, *Cryptostemma pusillum*, *Acalypta nigrina*, *Derephysia longispina* и др.). Экотоны сохраняют свое значение как резерваты и в постпирогенных сукцессиях (например, после пожаров в 2010 году).

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Публикации из перечня российских рецензируемых научных журналов и изданий, рекомендованных для опубликования основных результатов диссертации

1. **Кондратьева А. М.** Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) прибрежных экотонов лесных озёр юго-западной части Усманского бора (Воронежская область) / А. М. Кондратьева // Проблемы региональной экологии. – 2012. – № 5. – С. 116–118.

2. Аксёненко Е. В. О паразитировании фазиины *Phasia pusilla* Meig. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) в хищном клопе *Prostemma aeneicolle* St. (Heteroptera, Nabidae) / Е. В. Аксёненко, С. П. Гапонов, Л. Н. Хицова, **А. М. Кондратьева** // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 2012. – Т. 117, вып. 5. – С. 69–71.

3. **Кондратьева А. М.** Полужесткокрылые семейства Rhopalidae (Heteroptera) прибрежных экотонов юго-востока среднерусской лесостепи / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб, Е. В. Аксёненко // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 10, ч. 14. – С. 3098–3101.

4. **Кондратьева А. М.** Аномалии усиков у клопа-кружевницы *Tingis cardui* (L.) (Heteroptera, Tingidae) / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб, Е. В. Аксёненко // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 2014. – Т. 119, вып. 1. – С. 25–27.

### Публикации в прочих журналах, трудах, сборниках и материалах научных конференций

5. Голуб В. Б. Состав фауны полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) прибрежных участков лесных озёр Усманского бора / В. Б. Голуб,

**А. М. Кондратьева** // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России: сб. науч. ст., посвящ. 70-летию Хоперского гос. природного заповедника. – Воронеж: ИПЦ Воронеж. гос. ун-та, 2005. – С. 318–321.

6. **Кондратьева А. М.** К изучению фауны полужесткокрылых насекомых прибрежных участков водоемов Усманского бора (Воронежская область) / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб // Вестн. Мордовского ун-та. Сер. Биологические науки. – Саранск, 2009. – № 1. – С. 32–35.

7. **Кондратьева А. М.** Видовой состав и структура комплекса полужесткокрылых экотонных биотопов Хоперского государственного заповедника / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб // Экология, эволюция и систематика животных: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, 17–19 ноября 2009 г. – Рязань, 2009. – С. 90–91.

8. **Кондратьева А. М.** К изучению фауны полужесткокрылых гигрофитных экотонных биоценозов Окского государственного заповедника / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб, Е. В. Аксёненко // Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. памяти А.И. Фомичева, 3–4 декабря 2009 г. – Борисоглебск, 2010. – С. 49–52.

9. **Кондратьева А. М.** К изучению видового состава и комплексов полужесткокрылых насекомых экотонных биотопов заповедника “Белогорье” / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб // XXIV Любимцевские чтения, 2010. Современные проблемы эволюции: сб. докл. – Ульяновск: изд-во УлГПУ, 2010. – С. 353–357.

10. **Кондратьева А. М.** К изучению фауны комплекса полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) прибрежных участков Липецкой области / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб // XXV Любимцевские чтения, 2011. Современные проблемы эволюции: сб. докл. – Ульяновск: изд-во УлГПУ, 2011. – С. 333–337.

11. **Кондратьева А. М.** К изучению численности некоторых видов полужесткокрылых (Heteroptera) островной фауны озера Кереть в северной части Карелии / А. М. Кондратьева, В. Б. Голуб, Е. В. Аксёненко // Труды Мордовского заповедника. – 2012. – Вып. 10. – С. 266–271.

12. **Кондратьева А. М.** Структура комплекса полужесткокрылых (Heteroptera) околородных экотонных биотопов среднерусской лесостепи / А. М. Кондратьева // Материалы XIV съезда РЭО. – СПб, 2012. – С. 203.