

## ОЦЕНКА ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА И РАЗНООБРАЗИЯ АССАМБЛЕЙ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В ПРОИЗВОДНЫХ СЕРООЛЬХОВЫХ ЛЕСАХ (*ALNETUM INCANAE AEGORODIOSUM*) С РАЗЛИЧНЫМ ПРОЕКТИВНЫМ ПОКРЫТИЕМ *SOLIDAGO CANADENSIS*

© 2026 Сушко Г.Г.\*, Лакотко А.А.\*\*\*, Ткаченко А.С.\*\*\*, Литвенкова И.А.\*\*\*\*

Витебский государственный университет имени П.М. Машерова, г. Витебск, 210015, Беларусь  
e-mail: \*[gennadis@rambler.ru](mailto:gennadis@rambler.ru); \*\*[anatoly.lakotko@yandex.by](mailto:anatoly.lakotko@yandex.by); \*\*\*[updown9700@gmail.com](mailto:updown9700@gmail.com);  
\*\*\*\*[inna.litvenkova@yandex.ru](mailto:inna.litvenkova@yandex.ru)

Поступила в редакцию 13.04.2026. После доработки 19.07.2026. Принята к публикации 13.08.2026

Представлены результаты сравнительного анализа альфа- и бета-разнообразия ассамблей жуужелиц производных сорооольховых лесов в местообитаниях с различной степенью распространения *Solidago canadensis* L. s.l. (абсолютное доминирование, около 50% проективного покрытия и минимальное (<5% в покрытии) присутствие). Исследования выполнены в 2025 г. в условиях севера Республики Беларусь. Отмечено низкое видовое разнообразие ( $H' = 0.73 - 1.86$ ) жуужелиц, которое значимо ( $F = 145.8$ ;  $p < 0.01$ ) варьировало на участках с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. В ассамблеях преобладали характерные лесные виды жуужелиц *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *Carabus nemoralis*, относительное обилие которых варьировало в местообитаниях с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. Участки с абсолютным и умеренным доминированием золотарника канадского характеризовались отчётливыми различиями видового состава жуужелиц по сравнению с участками с минимальным присутствием инвайдера. Основными драйверами альфа-разнообразия жуужелиц местообитаний с разным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. были высота и видовое богатство растений травяного яруса, формирующие микроклиматические показатели на поверхности почвы и ширину трофических сетей, а также влажность почвы.

**Ключевые слова:** жуужелицы, *Solidago canadensis* L. s.l., биоразнообразие, Беларусь.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-208-221

### Введение

В настоящее время сформировалась точка зрения, что биологические инвазии входят в пятёрку основных угроз биоразнообразию во всём мире и часто являются причиной деградации различных экосистем и снижения продуктивности сельскохозяйственных культур [Прохоров, 2025]. Особое опасение в Республике Беларусь вызывает распространение золотарника канадского. В настоящее время на территории страны широкое распространение имеет не собственно золотарник канадский (*Solidago canadensis* L. s. str.), а промежуточная между *S. canadensis* s. str. и *Solidago altissima* L. s. str. форма – *Solidago canadensis* L. s.l. [Тихомиров и Ровенская, 2019].

Золотарник канадский появился в Беларуси в 1950-е годы как декоративный вид. В 2000-х годах произошло его неконтролируемое по-

всеместное распространение на территории страны. Вид широко распространился на пустырях, заброшенных сельскохозяйственных землях и приусадебных участках, землях под ЛЭП, а также на территории кладбищ и в других, преимущественно открытых местах. В таких открытых, хорошо прогреваемых и инсолируемых биотопах золотарник канадский формирует густые заросли высотой до 2 м и плотностью более 300 побегов на 1 м<sup>2</sup> [Виноградова и др., 2010; Парфёнов и Пугачевский, 2020]. В последние годы наблюдается тенденция проникновения золотарника и в биотопы с невысокой освещённостью, например под полог лесов различных типов, которые имеют разную степень сомкнутости (0,3–0,9). К 2020 годам в Беларуси сформировались лесные фитоценозы, в которых в травяном ярусе доминировал *Solidago canadensis*. Втор-

жению подвергались в первую очередь леса с высокой антропогенной трансформацией, расположенные вблизи территорий с зарослями *Solidago canadensis* [Гусев и Шпилевская, 2021]. В числе таких фитоценозов – сероольховые леса, наиболее широко распространённые на севере Беларуси. В основном это производные леса, которые формируются на месте вырубок, заброшенных сельскохозяйственных земель и в результате естественного зарастания лугов [Юркевич и др., 1963]. Благодаря аллелопатическим свойствам травостой *Solidago canadensis* способен подавлять естественное возобновление местных деревьев и кустарников, замедляя сукцессионные процессы [Gusev, 2019; Прохоров, 2025]. В результате формируются весьма специфические фитоценозы.

Исследования, выполненные на территории Белорусского Полесья, показали, что леса с *Solidago canadensis* имеют высокую степень антропогенной трансформации флоры, которая выражается в увеличении представительства синантропных и чужеродных растений [Гусев и Шпилевская, 2021]. Как видно, внедрение *Solidago canadensis* в растительные сообщества различных типов сопровождается изменениями их фитоценотического состава и снижением доли видов специализированных растений, приуроченных к определённым комплексам экологических условий. Это может оказать влияние на видовой состав и в целом на структуру зооценозов в местах распространения золотарника канадского, так как изменяются микроклиматические условия в напочвенном ярусе вследствие увеличения высоты и плотности травяного яруса, а также разнообразия кормовых растений фитофагов. Также это может сопровождаться упрощением трофических сетей, в том числе и за счёт исчезновения многих зоофагов.

Имеется ряд исследований, демонстрирующих видовой состав насекомых, регистрируемых на инвазионных растениях, включая фитофагов и антофилов, а также их трофические связи [Maron and Vilà, 2001; Keane and Crawley, 2002; Liu et al., 2006; Кривошеина, 2009; Пестов и Филиппов, 2014; Лысенков и Устинова, 2019; Ustinova and Lysenkov, 2020;

Ustinova et al., 2021; Устинова и др., 2022; Кушлина и др., 2024].

В Беларуси внимание уделялось собственным чужеродным видам насекомых различных таксонов, а также насекомым-фитофагам, посещающим фитоценозы с участием чужеродных растений [Буга и Мелешко, 2014; Жоров, 2013; Сауткин, 2021; Гляковская, 2018]. Однако до настоящего времени исследования видового состава и разнообразия наземных беспозвоночных животных в местообитаниях, трансформированных инвазионными видами растений, в Беларуси не выполнялись. В связи с этим изучение зооценозов, ассоциированных с местообитаниями, трансформированными в ходе расселения чужеродных видов растений, представляет серьёзный научный интерес. Одним из наиболее чувствительных и признанных биоиндикаторов экологических условий в напочвенном ярусе наземных экосистем являются жесткокрылые семейства Жужелицы. Это обусловлено их высокой численностью и разнообразием, а также относительно невысокой мобильностью (большинство видов брахиптерны, т.е. не способны к полёту) [Rainio and Niemelä, 2003; Nolte et al., 2019].

Цель представленных исследований – дать оценку видового состава и разнообразия жужелиц в условиях производного мелколистного леса, подверженного инвазии золотарника канадского.

## Материалы и методы

Исследования проводились в северной части Республики Беларусь (Белорусское Поозерье) на территории Витебской области в 2025 г. в сероольшаниках снытевых (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с наличием в травяном ярусе *Solidago canadensis* s.l (координаты 55°18' с.ш.; 29°72' в.д.). Данный тип леса широко распространён в Белорусском Поозерье. Биотопы, выбранные в качестве стационаров исследований, являются производными и сформированы на месте бывших агроценозов. В настоящее время золотарник канадский занимает различную долю в проективном покрытии травяного яруса сероольшаников снытевых, вытесняя аборигенные виды. Возраст древостоя исследованных се-

роолюшаников варьирует от 35 до 40 лет. Его сомкнутость составляет 0,5–0,8. Сборы материала осуществлялись в локалитетах 3 типов:

1) участки с абсолютным доминированием *Solidago canadensis* s.l (80–100% проективного покрытия);

2) участки с умеренным доминированием *Solidago canadensis* s.l (около 50% проективного покрытия);

3) участки с минимальным присутствием *Solidago canadensis* s.l (менее 5% проективного покрытия).

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%-ная уксусная кислота. Для установки ловушек было выбрано по 5 учётных площадок 10×10 м со сходным проективным покрытием золотарника канадского (80–100%, около 50% и менее 5% соответственно). На каждой площадке устанавливалось по 3 ловушки на расстоянии 2 м друг от друга, что было принято за выборочную совокупность. Идентификация жужелиц выполнена с использованием ключей [Freude et al., 2004].

На каждой из площадок на выбранных участках были измерены основные фитоценоотические показатели (3 раза в течение сезона) и абиотические показатели (во время каждого съёма ловушек). Фитоценоотические показатели травяного яруса измеряли в 5 квадратах 1×1 м на местах установки ловушек на каждой учётной площадке. Подсчитано число видов и видовой состав травянистых растений, высота травяного яруса и его общее проективное покрытие (%). На площадках 10×10 м подсчитано количество деревьев без учёта полеска и их высота для расчёта средних показателей по древесному ярусу в целом. Высоту деревьев определяли с помощью лазерного оптического дальномера RGK D 1500. Проективное покрытие травяного яруса оценивали методом фотоплощадок [Бузук и Созинов, 2014]. Проективное покрытие отдельных видов растений исследованных локалитетов определяли по шкале: (+) – менее 1%; 1 – менее 5%; 2 – 6–15%; 3 – 16–25%; 4 –

26–50%; 5 – более 50% [Миркин и др., 2002; Гусев и Шпилевская, 2021].

Для измерения абиотических показателей, таких как влажность почвы (%) на глубине 5 см, pH и электропроводность (для оценки общего содержания минеральных солей) почвы, использованы pH-метр Hanna Instruments 981030, кондуктометр Hanna Instruments 98331 и измеритель влажности Aqua-Lab AQ-M20SO1.

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 измеренными экологическими переменными и показателями альфа-разнообразия использовался дисперсионный анализ (ANOVA) и апостериорный тест Тьюки, в противном случае – непараметрический критерий Краскела – Уоллиса и апостериорный тест Дана [McCune and Grace, 2002].

Для оценки альфа-разнообразия применены индексы Шеннона (H') и Пиелу (J'). Дополнительно были построены кривые разрежения и экстраполяции, являющиеся графическим отображением чисел Хилла: q0 – соответствует видовому богатству, q1 – экспоненциальному индексу Шеннона и q2 – инверсному индексу Симпсона. Данная методика с использованием трансформированных индексов позволяет не только выявить основные тренды альфа-разнообразия, но и проводить асимптотическую оценку ожидаемого числа видов и видового разнообразия, которая основана на двух подходах. Первый подход основан на построении кривых по минимальной выборке (разрежение), второй – на удвоении выборки (экстраполяция) [Magurran, 2004; Chao et al., 2014]. Для построения кривых использовано по 50 псевдореplikаций.

Бета-разнообразие ассамблей жужелиц исследовано с помощью непараметрического теста ANOSIM (analysis of similarity), выявляющего сходства или различия видового состава. Визуализация 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 жуужелиц и уровень их приуроченности, к участкам с различным проективным покрытием золотарника канадского применена статистическая процедура Ind Val (Indicator Value) [Dufrêne and Legendre, 1997].

Для оценки влияния измеренных показателей среды на параметры альфа-разнообразия применён регрессионный анализ (обобщённая смешанная модель множественной регрессии Generalized Linear Mixed Models – GLMM). Для выявления возможной мультиколлинеарности объясняющих переменных был проведён анализ главных компонент (Principal Component Analysis, PCA). Для корректировки мультиколлинеарности при построении моделей рассчитан фактор инфляции дисперсии (Variation Inflation Factor – VIF). В случае  $VIF > 5$  переменные исключены из анализа [Crawley, 2007; Zuur et al., 2007].

Для выявления наиболее важных предикторов было проведено усреднение моделей на основе информационно-теоретического подхода с использованием функции dredge (пакет R MuMIn) методом пошагового исключения переменных на основе информационного критерия Акаике (Akaike Information Criterion – AIC). В анализ были включены только модели с наивысшим рейтингом в пределах  $\Delta AIC < 3$  [Bartoń, 2020; Bates et al., 2015].

Анализы выполнены с использованием статистической среды R 4.4.3 [R Core Team, 2025] и приложения PAST 4.16c [Hammer et

al., 2001]. Для расчёта показателей альфа- и бета-разнообразия использовались пакеты R vegan, indicpecies, factoextra и iNEXT. Для построения моделей использовались пакеты performance, lme4 и glmmTMB [Chao et al., 2014; Bates et al., 2015; Bartoń, 2020; Oksanen et al., 2025].

## Результаты

При сравнительном анализе эдафических условий местообитаний на участках с различным проективным покрытием золотарника канадского выявлены значимые различия ( $p < 0.05$ ) влажности почвы, тогда как электропроводность и pH не различались значимо ( $p > 0.05$ ) (табл. 1). При этом максимальная влажность отмечена в условиях умеренного доминирования *Solidago canadensis* s.l. Также отмечены значимые различия высоты ( $p < 0.05$ ) травяного яруса, которая возрастала по мере увеличения проективного покрытия золотарника канадского. Число видов растений травяного яруса, наоборот, снижалось. Однако средние значения данного показателя не были значимыми ( $p > 0.05$ ). Сходный тренд продемонстрировало проективное покрытие доминанта данного яруса *Aegopodium podagraria*. Кроме того, по мере возрастания покрытия золотарника снизилось представительство злаков, включая *Festuca ovina* и представителей рода *Poa*, а также *Oxalis acetosella* и чужеродного вида *Impatiens noli-tangere* (табл. 2).

Для снижения размерности данных и создания набора наиболее важных переменных (главных компонент), а также выявления

**Таблица 1.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) измеренных переменных среды исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis* s.l

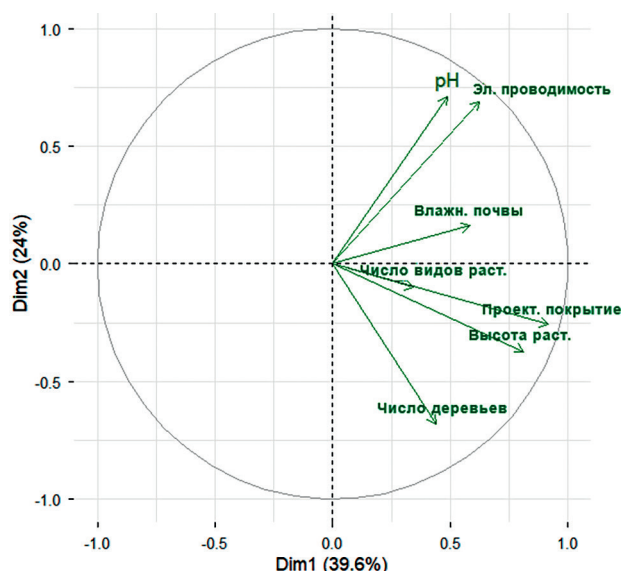
| Переменная                                   | Участок 1<br>(абсолютное<br>доминирование) | Участок 2<br>(умеренное<br>доминирование) | Участок 3<br>(минимальное<br>присутствие) | p      |
|----------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------------|--------|
| Электропроводность почвы (mS/cm)             | 0.02 $\pm$ 0.004                           | 0.02 $\pm$ 0.008                          | 0.01 $\pm$ 0.002                          | 0.11   |
| pH                                           | 3.77 $\pm$ 0.42                            | 3.96 $\pm$ 0.50                           | 3.43 $\pm$ 0.08                           | 0.98   |
| Влажность почвы (%)                          | 29.74 $\pm$ 2.25                           | 37.56 $\pm$ 1.86                          | 21.2 $\pm$ 2.00                           | 0.003  |
| Высота травяного яруса (см)                  | 98.04 $\pm$ 4.93                           | 85.54 $\pm$ 7.59                          | 63.76 $\pm$ 4.30                          | <0.001 |
| Количество деревьев (на 100 м <sup>2</sup> ) | 76.80 $\pm$ 6.34                           | 73.40 $\pm$ 8.30                          | 60.60 $\pm$ 5.95                          | 0.06   |
| Проективное покрытие травяного яруса (%)     | 87.80 $\pm$ 2.85                           | 48.40 $\pm$ 4.89                          | 4.00 $\pm$ 0.71                           | 0.001  |
| Число видов растений травяного яруса         | 9 $\pm$ 0.81                               | 10 $\pm$ 0.66                             | 12 $\pm$ 0.40                             | 0.65   |

Таблица 2. Видовой состав и проективное покрытие растений исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis* s.l

| Вид                                             | Участок 1 (абсолютное доминирование) | Участок 2 (умеренное доминирование) | Участок 3 (минимальное присутствие) |
|-------------------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| Древесный ярус                                  |                                      |                                     |                                     |
| <i>Alnus incana</i> L.                          | 5                                    | 5                                   | 5                                   |
| <i>Betula pendula</i> Roth                      | 2                                    | 2                                   | 2                                   |
| Подлесок                                        |                                      |                                     |                                     |
| <i>Quercus robur</i> L.                         |                                      | +                                   | +                                   |
| <i>Acer platanoides</i> L.                      |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Picea abies</i> L.                           | +                                    |                                     | +                                   |
| <i>Salix</i> sp.                                | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Sorbus aucuparia</i> L.                      |                                      | +                                   |                                     |
| <i>Frangula alnus</i> Mill.                     | +                                    | +                                   | +                                   |
| Травяной ярус                                   |                                      |                                     |                                     |
| <i>Solidago canadensis</i> L.                   | 5                                    | 4                                   | 1                                   |
| <i>Aegopodium podagraria</i> L.                 | 2                                    | 3                                   | 1                                   |
| <i>Rubus idaeus</i> L.                          | 1                                    | 1                                   | +                                   |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> L.                | 2                                    | 1                                   | +                                   |
| <i>Urtica dioica</i> L.                         | 2                                    | 2                                   | 1                                   |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> L.                  |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Achillea millefolium</i> L.                  |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Poa</i> sp.                                  | +                                    | +                                   | 3                                   |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> (L.) Hoffm.          | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Geum rivale</i> L.                           |                                      | +                                   | +                                   |
| <i>Lythrum salicaria</i> L.                     |                                      | +                                   |                                     |
| <i>Festuca ovina</i> L.                         | +                                    | +                                   | 2                                   |
| <i>Oxalis acetosella</i> L.                     | 1                                    | 1                                   | 2                                   |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.        | +                                    | +                                   |                                     |
| <i>Humulus lupulus</i> L.                       | +                                    | +                                   |                                     |
| <i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.              | +                                    | +                                   |                                     |
| <i>Lamium album</i> L.                          | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Campanula patula</i> L.                      |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott.        | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth ex Mert. | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Rumex acetosa</i> L.                         |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Chelidonium majus</i> L.                     | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.               |                                      | +                                   | +                                   |

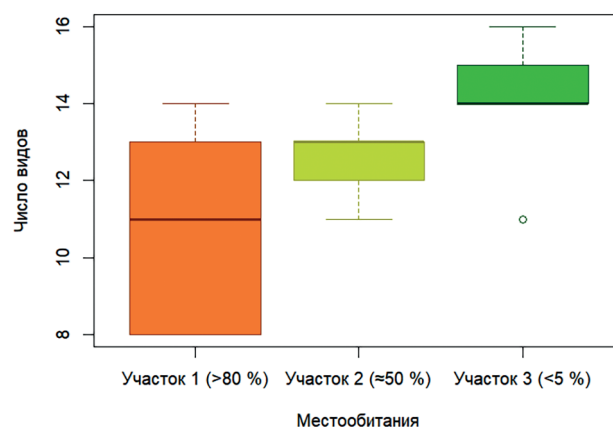
корреляции между измеренными экологическими факторами использована ординация (РСА) (рис. 1). Первая главная компонента (РС 1) объясняет 39.6% общей дисперсии, вторая (РС 2) – 24%. Первые две оси РСА вместе объясняют приблизительно 63.7% вариации. Векторы факторов, соответствующих влажности почвы и проективного покрытия травяного яруса, расположены ближе всего к РСА1, что указывает на их ведущую

роль в дисперсии переменных. РСА 2 показала положительную корреляцию с влажностью почвы, тогда как проективное покрытие – отрицательную корреляцию. С другой стороны, ординация выявила высокую корреляцию ряда измеренных переменных, в частности: числа видов растений и проективного покрытия травяного яруса, а также рН и электропроводности, проективного покрытия и высоты травяного яруса.



**Рис. 1.** Диаграмма PCA ординации (анализ главных компонент) измеренных переменных среды исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis*.

За период исследований на всех участках выявлено 1055 особей жесткокрылых семейства Carabidae, принадлежащих к 23 видам 14 родов. Наименьшее число видов отмечено на участках с максимальным покрытием золотарника (17 видов), на участках со средним и минимальным покрытием наблюдалось по 20 видов (табл. 3). Средние значения видового богатства по выборкам отражают данную тенденцию. Однако значимые различия данного показателя не выявлены ( $F = 3.09$ ;  $p = 0.08$ ) (рис. 2). Выполненная прогностическая оценка видового богатства с помощью числа Хилла  $q_0$  показала высокую вероятность обнаружения других видов в исследованных



**Рис. 2.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) видового богатства жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

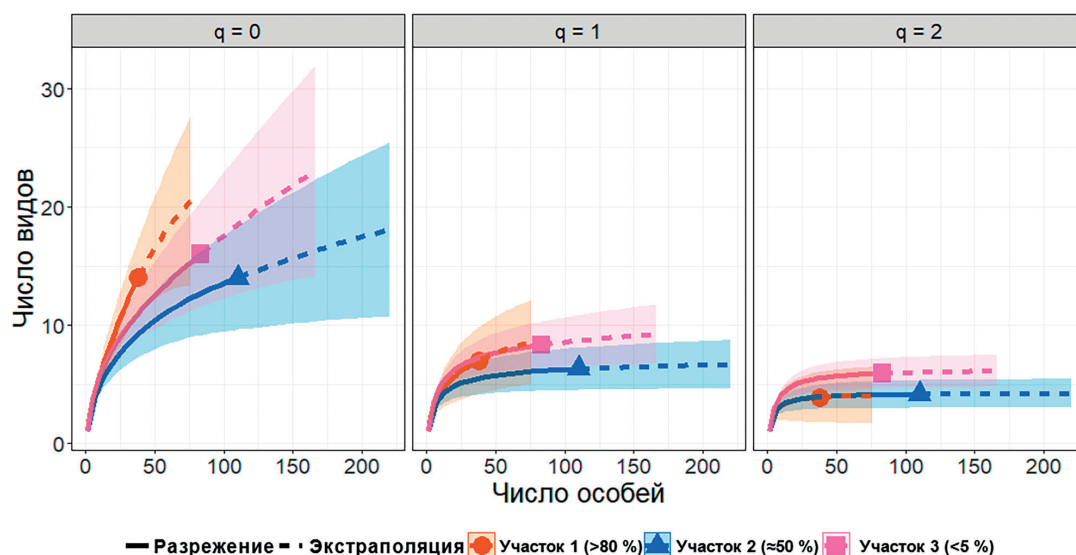
биотопах, так как построенные кривые разрежения и экстраполяции видового богатства не соответствуют асимптоте (рис. 3). В наибольшей степени это демонстрирует кривая, характеризующая ассамблеи жуужелиц на участках с максимальным покрытием золотарника канадского.

Среднее число особей по выборкам на исследуемых участках различалось значимо ( $\chi^2 = 8.01$ ;  $p = 0.02$ ) (см. табл. 3). При этом обнаружен тренд к увеличению обилия жуужелиц на участках со средним проективным покрытием золотарника канадского и к его снижению по мере возрастания проективного покрытия последнего. На участке с минимальным покрытием золотарника зафиксировано промежуточное обилие жуужелиц (рис. 4).

Видовое разнообразие было невысоким ( $H' = 0.73 - 1.86$ ) и продемонстрировало зна-

**Таблица 3.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) измеренных переменных среды исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis* s.l

| Параметр биоразнообразия                                      | Участок 1 (абсолютное доминирование) | Участок 2 (умеренное доминирование) | Участок 3 (минимальное присутствие) | p     |
|---------------------------------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------|
| Общее выявленное число видов                                  | 17                                   | 20                                  | 20                                  |       |
| Среднее число видов в выборках ( $\pm$ ст. ошибка)            | $10.80 \pm 1.24$                     | $12.60 \pm 0.51$                    | $14.00 \pm 0.84$                    | 0.08  |
| Среднее число особей в выборках ( $\pm$ ст. ошибка)           | $50.20 \pm 5.68$                     | $94.20 \pm 10.90$                   | $66.60 \pm 4.92$                    | 0.02  |
| Среднее значение индекса Шеннона ( $H'$ ) ( $\pm$ ст. ошибка) | $1.86 \pm 0.08$                      | $0.73 \pm 0.02$                     | $0.85 \pm 0.03$                     | <0.05 |
| Среднее значение индекса Пielу ( $J'$ ) ( $\pm$ ст. ошибка)   | $0.63 \pm 0.06$                      | $0.48 \pm 0.01$                     | $0.70 \pm 0.06$                     | 0.03  |

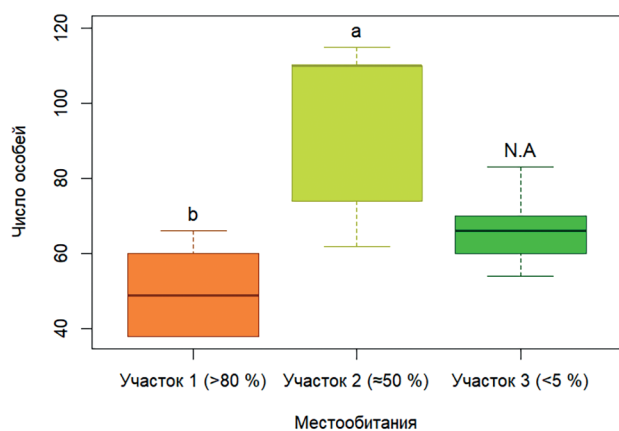


**Рис. 3.** Кривые разрежения (сплошная линия) и экстраполяции (пунктирная линия) на основе чисел Хилла ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

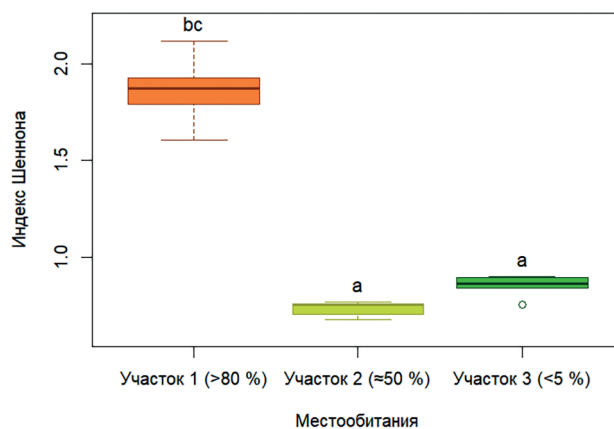
чимые ( $F = 145.8$ ;  $p < 0.01$ ) различия на исследуемых участках с разным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. (см. табл. 2, рис. 5). Максимальное значение индекса Шеннона отмечено на участке с максимальным покрытием золотарника, тогда как минимальное – на участке со средними показателями проективного покрытия. Прогностическая оценка видового разнообразия с помощью методов разрежения и экстраполяции определила, что кривые ( $q1$  и  $q2$ ), соответствующие двум индексам разнообразия (экспоненциальному индексу Шеннона и инверсному индексу Симпсона), выходят на плато. Следовательно, наблюдаемое разнообразие согласно

числам Хилла  $q1$  и  $q2$  в высокой степени соответствует реальному (см. рис. 3).

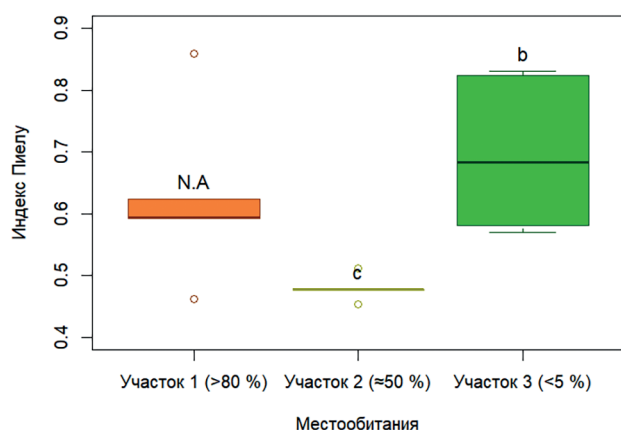
Выравненность видов в ассамблеях по обилию на исследуемых участках варьирует в диапазоне между 0.48–0.70 (см. табл. 2). Различия между участками по значению индекса Пielу были статистически значимыми ( $F = 4.99$ ;  $p = 0.02$ ) (рис. 6). Показатели выравненности напрямую связаны с числом и относительным обилием доминирующих видов. На участке с максимальным покрытием золотарника канадского преобладали *Pterostichus niger* (45.42%), *Carabus nemoralis* (13.15%), *Pterostichus oblongopunctatus* (10.76%), *Carabus granulatus* (9.16%) и *C. hortensis* (5.51%).



**Рис. 4.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) обилия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.



**Рис. 5.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) видового разнообразия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.



**Рис. 6.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) выравненности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

Сходный состав группы доминантов выявлен на участках со средним покрытием *Solidago canadensis*: *Pterostichus niger* (43.74%), *Carabus nemoralis* (21.23%), *P. oblongopunc-*

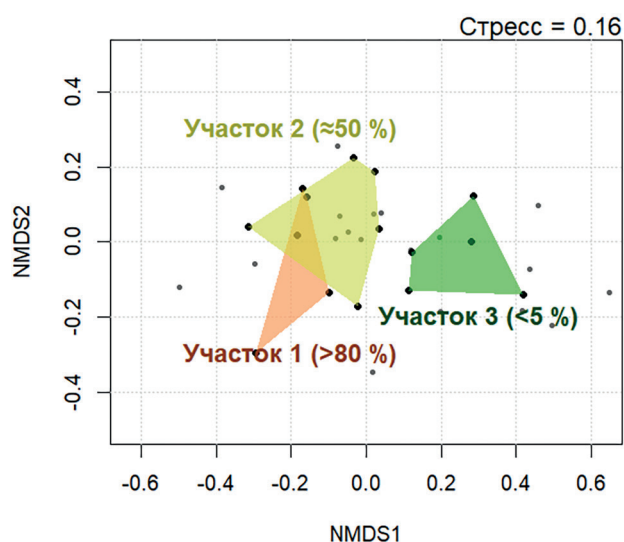
*tatus* (8.49%) и *Carabus granulatus* (6.58%). На участке с минимальным покрытием золотарника канадского преобладали *Pterostichus niger* (25.83%), *Carabus nemoralis* (13.81%), *Pterostichus melanarius* (13.51%), *P. oblongopunctatus* (12.91%), *Carabus granulatus* (5.41%) и *C. hortensis* (5.11%) (табл. 4).

Анализ бета-разнообразия выявил значимые различия (ANOSIM;  $R = 0.46$ ;  $p < 0.001$ ) видового состава жуужелиц во всех изученных биотопах. Ординация NMDS показала сходство видового состава жуужелиц участков с абсолютным и умеренным доминированием золотарника канадского в проективном покрытии. Тогда как участок с минимальным покрытием золотарника по видовому составу жуужелиц в наибольшей степени отличался от остальных (рис. 7).

Тест IndVal позволил выявить виды, в наибольшей степени приуроченные к участ-

**Таблица 4.** Видовой состав и относительное обилие жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

| Вид                                                  | Участок 1<br>(абсолютное<br>доминирование) | Участок 2<br>(умеренное<br>доминирование) | Участок 3<br>(минимальное<br>присутствие) |
|------------------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------------|
| <i>Leistus terminatus</i> Panzer, 1793               | 1.99                                       | 0.85                                      | 0.30                                      |
| <i>Noctiophilus palustris</i> Duftschmid, 1812       | 0.80                                       | 0.21                                      | 3.30                                      |
| <i>Carabus nemoralis</i> Müller, 1764                | 13.15                                      | 21.23                                     | 13.81                                     |
| <i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758             | 9.16                                       | 6.58                                      | 5.41                                      |
| <i>Carabus hortensis</i> Linnaeus, 1758              | 5.58                                       | 3.40                                      | 5.11                                      |
| <i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798             | 0.80                                       | 1.91                                      | 1.20                                      |
| <i>Cychrus caraboides</i> Linnaeus, 1758             | 0                                          | 0                                         | 0.60                                      |
| <i>Epaphius secalis</i> Paykull, 1790                | 0                                          | 0.42                                      | 1.50                                      |
| <i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt, 1828           | 0.80                                       | 1.06                                      | 1.20                                      |
| <i>Harpalus rufipes</i> DeGeer, 1774                 | 0                                          | 0.85                                      | 4.20                                      |
| <i>Badister bullatus</i> Schrank, 1798               | 0                                          | 0                                         | 0.60                                      |
| <i>Platynus assimilis</i> Paykull, 1790              | 0.40                                       | 0.21                                      | 0                                         |
| <i>Oxypselaphus obscurus</i> Herbst, 1784            | 0.40                                       | 0.21                                      | 0                                         |
| <i>Poecilus cupreus</i> Linnaeus, 1758               | 1.59                                       | 1.06                                      | 2.70                                      |
| <i>Poecilus versicolor</i> Sturm, 1824               | 2.79                                       | 4.67                                      | 1.80                                      |
| <i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787 | 10.76                                      | 8.49                                      | 12.91                                     |
| <i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798         | 3.19                                       | 2.55                                      | 13.51                                     |
| <i>Pterostichus strenuus</i> Panzer, 1796            | 1.59                                       | 1.27                                      | 3.00                                      |
| <i>Pterostichus niger</i> Schaller, 1783             | 45.42                                      | 43.74                                     | 25.83                                     |
| <i>Calathus micropterus</i> Duftschmid, 1812         | 0                                          | 0.21                                      | 0                                         |
| <i>Synuchus vivalis</i> Illiger, 1798                | 0.40                                       | 0.85                                      | 0.30                                      |
| <i>Synuchus</i> sp.                                  | 0                                          | 0                                         | 2.40                                      |
| <i>Amara communis</i> Panzer, 1797                   | 1.20                                       | 0.21                                      | 0.30                                      |



**Рис. 7.** Диаграмма NMDS ординации (неметрическое многомерное шкалирование) ассамблей жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

кам с различным проективным покрытием золотарника канадского. К местообитаниям с минимальным покрытием золотарника

приурочены *Pterostichus melanarius* (IndVal = 0.85;  $p = 0.002$ ), *Notiophilus palustris* (IndVal = 0.79;  $p = 0.008$ ) и *Harpalus rufipes* (IndVal = 0.63;  $p = 0.02$ ). Участок с умеренным доминированием золотарника характеризуется приуроченностью *Pterostichus niger* (IndVal = 0.73;  $p = 0.01$ ) и *Carabus nemoralis* (IndVal = 0.61;  $p = 0.04$ ). На участке с максимальным покрытием золотарника канадского видов с высокой степенью приуроченности не обнаружено.

Регрессионный анализ выявил, что измеренные факторы среды не оказали значимого ( $p > 0.05$ ) влияния на видовое богатство жуужелиц. На обилие жуужелиц значимо ( $p < 0.05$ ) влияли влажность почвы и число видов растений травяного яруса. Основными факторами, влияющими на видовое разнообразие, были влажность почвы и высота травяного яруса. При этом разнообразие с повышением влажности снижалось (табл. 5).

**Таблица 5.** Влияние измеренных переменных среды на число особей, видовое богатство и разнообразие жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с участием золотарника канадского (результаты построения обобщённых смешанных моделей множественной регрессии GLMM)

| Переменная среды                     | Коэффициент (Estimate) | Стандартная ошибка (Standard. Error) | Значения критериев Вальда (z) и Стьюдента (t) | p-уровень   |
|--------------------------------------|------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------------------|-------------|
| Видовое богатство                    |                        |                                      |                                               |             |
| Свободный член (Intercept)           | 3.21                   | 0.63                                 | 5.03                                          | <0.001      |
| Высота травяного яруса (см)          | −0.17                  | 0.16                                 | −1.09                                         | 0.17        |
| Число особей                         |                        |                                      |                                               |             |
| Свободный член (Intercept)           | 5.32                   | 0.51                                 | 3.66                                          | <0.001      |
| pH                                   | 0.32                   | 0.51                                 | 0.64                                          | 0.51        |
| Электропроводность почвы (mS)        | 5.16                   | 6.55                                 | 0.78                                          | 0.43        |
| Влажность почвы (%)                  | 0.31                   | 0.11                                 | 2.83                                          | 0.004       |
| Высота травяного яруса (см)          | −0.02                  | 0.15                                 | −1.43                                         | 0.15        |
| Количество деревьев                  | −0.12                  | 0.24                                 | −0.49                                         | 0.61        |
| Число видов растений травяного яруса | 0.67                   | 0.34                                 | 1.93                                          | <b>0.05</b> |
| Видовое разнообразие (H')            |                        |                                      |                                               |             |
| Свободный член (Intercept)           | −1.65                  | 1.45                                 | −1.13                                         | 0.25        |
| pH                                   | −0.48                  | 0.53                                 | −0.91                                         | 0.36        |
| Электропроводность почвы (mS)        | 10.81                  | 7.44                                 | 1.45                                          | 0.14        |
| Влажность почвы (%)                  | −0.47                  | 0.12                                 | −3.65                                         | <0.001      |
| Высота травяного яруса (см)          | 0.52                   | 0.16                                 | 3.22                                          | 0.001       |
| Количество деревьев                  | 0.39                   | 0.27                                 | 1.41                                          | 0.15        |
| Число видов растений травяного яруса | 0.11                   | 0.37                                 | 0.27                                          | 0.78        |

## Обсуждение

Ряд исследований продемонстрировали, что *Solidago canadensis* s.l. является видом, который можно отнести к экологическим инженерам и который в значительной степени изменяет экологические условия, на чьих территориях он распространяется [Гусев, 2015; Гусев 2016; Гусев и Шпилевская, 2021; Gusev, 2021]. Выявлено, что инвазия золотарника канадского в аборигенные растительные сообщества изменяет их облик, нарушает сукцессионные связи, образуя значительные по площади одновидовые сообщества, что негативно сказывается на биоразнообразии [Прохоров, 2025].

Представленные результаты исследований демонстрируют отклик параметров биоразнообразия беспозвоночных животных, обитающих на поверхности почвы, на примере жесткокрылых семейства Жужелицы, в местообитаниях, трансформированных *Solidago canadensis* s.l. Исследования вызывают интерес в связи с тем, что такие местообитания соответствуют промежуточной стадии зарастания неэксплуатируемого агроценоза, с одной стороны, и подвержены сукцессионным процессам, которые сопутствуют распространением *Solidago canadensis* s.l., – с другой.

Выявлено, что с увеличением проективного покрытия золотарника канадского общее число видов жужелиц снижается. Однако различия среднего числа видов на участках были незначимыми ( $p < 0.05$ ). Тогда как обилие жужелиц продемонстрировало тенденцию к возрастанию на участках с умеренным доминированием золотарника и к снижению на участках с абсолютным доминированием последнего. Прогнозная оценка возможного видового богатства исследованных ассамблей жужелиц показала высокую вероятность обнаружения других видов и вариабельность видового богатства, что в целом характерно для нестабильных демулационных комплексов, формирующихся в ходе вторичной сукцессии [Brose, 2003].

Предыдущие исследования показали, что сероольховые леса характеризуются наиболее высоким разнообразием и выравненностью жужелиц среди мелколиственных лесов в Бе-

лорусском Поозерье [Солодовников, 2008]. Видовое разнообразие, выявленное в ходе наших исследований, в целом было невысоким, что продемонстрировали значения индекса Шеннона ( $H' = 0.73–1.86$ ). Следует отметить, что оно возрастало на участках с абсолютным доминированием *Solidago canadensis* s.l. по сравнению с участками с его минимальным присутствием. Повышение видового разнообразия жужелиц на таких участках, по всей видимости, обусловлено снижением обилия отдельных видов, которое способствовало большей выравненности в ассамблеях на участках с абсолютным доминированием золотарника канадского.

Наибольшим относительным обилием во всех ассамблеях отличался *Pterostichus niger*. Причём на участках с высоким и средним проективным покрытием доля золотарника канадского составляла не менее 40%. В условиях Беларуси данный вид приурочен как к лесам различных типов, а также к открытым биотопам с умеренным режимом влажности [Хотько, 1993; Солодовников, 2008; Александрович, 2014]. Второй по обилию вид *Carabus nemoralis* обитает в лесах различных типов, садах, парках, скверах и на полях [Александрович, 2014]. Раннее выполненные исследования указывают на некоторые отличия в структуре доминирования сероольшаников по сравнению с полученными нами. В частности, основным доминантом в таких лесах являлся *Pterostichus oblongopunctatus*, а доля *Pterostichus niger* и *P. melanarius* была невысока [Солодовников, 2008]. В целом группа доминантов на всех участках представлена в основном мезофильными лесными видами, широко распространёнными в мелколиственных лесах [Хотько, 1993; Солодовников, 2008; Александрович, 2014]. Вопреки ожиданиям обилие эвритопных видов, представленных в основном *Poecilus cupreus* и *P. versicolor*, было невысоким.

Несмотря на относительно стабильный состав группы доминантов на участках с разным проективным покрытием золотарника канадского, видовой состав жужелиц имел значимые различия по результатам теста ANOSIM. Эти различия обусловлены видами с невысоким обилием, а также вариациями

учётной плотности доминантов. Наибольшими отличиями характеризовались участки с минимальным покрытием золотарника, что подчёркивает его роль в изменении условий обитания жужелиц. С другой стороны, когда доля *Solidago canadensis* s.l. в травяном ярусе составляет около 50%, видовой состав жужелиц претерпевает значительные изменения и близок к ассамблеям участков с абсолютным доминированием данного растения. Дифференциация местообитаний в ходе захвата поверхности почвы золотарником отражается и на специфике приуроченности отдельных видов жужелиц к участкам с различным проективным покрытием, которая обнаружена с помощью теста IndVal. В данном случае следует обратить внимание на участки с минимальным покрытием золотарника канадского, где среди видов с наибольшей приуроченностью отмечен миксофитофаг *Harpalus rufipes*. Это, вероятно, обусловлено наибольшим представительством в таких местообитаниях в травяном ярусе злаков, которые входят в состав рациона видов рода *Harpalus* [Freude et al., 2004]. Следовательно, по мере вытеснения золотарником растений, характерных для определённого фитоценоза, повышается вероятность утраты экологических ниш жужелиц со смешанным типом питания. Если учесть, что такие виды (например, представители родов *Amara* и *Harpalus*) вследствие широты пищевой специализации и способности к полёту ассоциированы с ранними стадиями сукцессионного ряда [Brose, 2003], то можно констатировать изменение протекания сукцессионных процессов и в комплексах эпигейных беспозвоночных животных в местообитаниях с абсолютным доминированием золотарника. Изменение траектории восстановительной сукцессии производных фитоценозов с участием инвазионных растений уже продемонстрировано в ряде исследований. В частности, относительно густой травостой, сформированный золотарником канадским, способен задерживать дальнейшее развитие первичной сукцессии на неопределённо длительное время [Гусев, 2016; Gusev, 2019].

Число видов растений травяного яруса оказалось одним из драйверов обилия жуже-

лиц. Вероятно, снижение видового богатства растений по мере возрастания проективного покрытия *Solidago canadensis* s.l. обуславливает упрощение торфических цепей и снижение кормовой базы жужелиц. Высота травяного яруса, которая была максимальной на участках с абсолютным доминированием золотарника, также влияла на показатели альфа-разнообразия жужелиц. Это может быть связано с вариабельностью микроклиматических условий под покровом *Solidago canadensis* s.l.

### Заключение

Ассамблеи жужелиц, сформированные в производных сорооольховых лесах, широко распространённых в условиях севера Республики Беларусь, подвержены изменчивости в ходе распространения в их местообитаниях чужеродного растения *Solidago canadensis* s.l. Видовое разнообразие жужелиц было низким и варьировало на участках с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. В ассамблеях преобладали характерные лесные виды жужелиц. Но виды с наиболее высоким обилием *Pterostichus niger* и *Carabus nemoralis* могут населять и ряд открытых биотопов. Участки с абсолютным и умеренным (около 50% в проективном покрытии) доминированием золотарника канадского характеризовались отчётливыми различиями видового состава жужелиц по сравнению с участками с минимальным присутствием инвайдера. Основными драйверами альфа-разнообразия жужелиц местообитаний с разным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. были высота и видовое богатство растений травяного яруса, формирующие микроклиматические показатели на поверхности почвы и ширину трофических сетей, а также влажность почвы. В частности, на обилие жужелиц значимо ( $p < 0.05$ ) влияли влажность почвы и число видов растений травяного яруса. Тогда как основными факторами, влияющими на видовое разнообразие, были влажность почвы и высота травяного яруса.

### Благодарности

Авторы благодарны И.А. Солодовникову (ВГУ имени П.М. Машерова, Витебск, Беларусь) за помощь в определении трудно иден-

тифицируемых видов и О.В. Созинову (ГрГУ имени Я. Купалы, Гродно, Беларусь) за ценные советы и консультации по характеристике фитоценозов.

### Финансирование работы

Сбор, анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств авторов.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами.

### Литература

- Александрович О.Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины. Фауна, зоогеография, экология, фауногенез. LAMBERT Academic Publishing: Saarbrücken, 2014. 462 с.
- Буга С.В., Мелешко Ж.Е. Проблема инвазий беспозвоночных-фитофагов – вредителей растений в Беларуси: современное состояние и перспективы исследований // Актуальные проблемы биоэкологии: Междунар. науч. конф. (Минск, 23–25 октября 2014 г.). Минск: Изд-во БГУ, 2014. С. 30–32.
- Бузук Г.Н., Созинов О.В. Методы учёта проективного покрытия растений: сравнительная оценка с использованием фото площадок // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 1, № 5(5). С. 1644–1649.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гляковская Е.И. Состав комплекса инвазивных фитофагов-вредителей зелёных насаждений Гродненского Помеяня // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серія 5: Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. 2018. № 2. С. 19–26.
- Гусев А.П. Воздействие инвазии золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) на восстановительную сукцессию на залежах (юго-восток Беларуси) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 10–16.
- Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. №3. С. 10–14.
- Гусев А.П., Шпилевская Н.С. Золотарник канадский (*Solidago canadensis*) в лесных насаждениях Белорусского Полесья // Ekosistemy. 2021. Iss. 28. P. 70–75.
- Жоров Д.Г. Инвазивные виды тератформирующих членистоногих, повреждающие древесные растения в условиях придорожных лесополос Центрального региона Беларуси // Ломоносов – 2013: 20-я Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых учёных (Москва, 8–13 апреля 2013 г.) / отв. ред. А.И. Андреев [и др.]. М.: МАКС Пресс, 2013. С. 15.
- Кривошеина М.Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2009. Т. 114(1). С. 26–29.
- Куклина А.Г., Стогова А.В., Каштанова О.А., Виноградова Ю.К. Трофические связи фитофагов с инвазионными видами растений в Средней России // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 4. С. 92–109.
- Лысенков С.Н., Устинова Е.Н. Пространственно-временная изменчивость состава опылителей инвазионных видов рода *solidago* l. (asteraceae): на каком масштабе можно увидеть различия? // Изучение и сохранение биоразнообразия Тульской области и сопредельных регионов Российской Федерации. Вестник Тульского государственного университета: мат. Межрегиональной науч. конференции, посвященной 120-летию со дня рождения Геннадия Николаевича Лихачёва / под ред. О.В. Бригадирова, Е.В. Смирнова, Е.М. Волкова, О.И. Тищенко, С.А. Ковальчук. Тула: Изд-во ТулГУ, 2019. С. 47.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2002. 264 с.
- Парфёнов В.И., Пугачевский А.В. [ред.] Чёрная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения. Минск: Беларуская навука, 2020. 407 с.
- Пестов С.В., Филиппов Н.И. Фитофаги борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в условиях Республики Коми // Актуальные вопросы аграрной науки: теория и практика: Всероссийская науч.-практ. конференция, посвященная 70-летию агрономического факультета (Киров: 27–28 ноября 2014 г.). Киров: Вятская ГСХА, 2014. С. 149–151.
- Прохоров В.Н. Аллелопатический потенциал наиболее агрессивных инвазивных видов растений Беларуси. Минск: Беларуская навука, 2025. 323 с.
- Сауткин Ф.В. Членистоногие фитофаги – вредители робиний (*Robinia s.l.*) в условиях Беларуси // Труды БГТУ. Серия 1: Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 2021. № 2. С. 138–148.
- Солодовников И.А. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Белорусского Поозерья. С каталогом видов жужелиц Беларуси и сопредельных государств: монография. Витебск: ВГУ им. П.М. Машерова, 2008. 325 с.
- Тихомиров В.Н. Ровенская И.А. Внутри- и межпопуляционная изменчивость *Solidago canadensis* L. s.l. в Беларуси // Журнал Белорусского государственного университета. Серия: Биология. 2019. № 3. С. 67–78.
- Устинова Е.Н., Маслов М.Н., Лысенков С.Н., Тиунов А.В. Скорость деструкции и структура населения членистоногих опада инвазивного *Solidago gigantea* не подтверждают гипотезу «преимущества домашнего поля» // Экология. 2022. № 4. С. 312–318.

- Хотько Э.И. Почвенная фауна Беларуси. Минск: Навука і тэхніка, 1993. 252 с.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Парфёнов В.И. Серо-ольховые леса и их хозяйственное использование. Минск: Изд-во Академии наук БССР, 1963. 142 с.
- Bartoń K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.48.11. 2020. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> (accessed on 20.01.2026).
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4 // Journal of Statistical Software. 2015. Vol. 67. P. 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Brose U. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? // Oecologia. 2003. Vol. 135. P. 407–413. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1222-7>
- Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C., Sander E.L., Ma K.H., Colwell R.K., Ellison A.M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies // Ecological Monographs. 2014. Vol. 84. P. 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Crawley M.J. The R Book. Chichester: Wiley, 2007. 950 p. <https://doi.org/10.1002/9780470515075>
- Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997 Vol. 67. P. 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067)
- Freude H., Harde K., Lohse G.A. Die Käfer Mitteleuropas. Band 2. Adephaga 1. Carabidae (Laufkäfer). Heidelberg-Berlin: Spektrum-Verlag, 2004. 521 s.
- Gusev A.P. Invasive Plant Species as Inhibitors of Restorative Successions // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, no. 3. P. 213–219.
- Gusev A.P. Effect of *Solidago canadensis* on the Species Diversity of Phytocenoses in Belarusian Polesye // Russian Journal of Ecology. 2021. Vol. 52, no. 4. P. 312–315.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // Trends in Ecology & Evolution. 2002. Vol. 17, no. 4. P. 164–170.
- Liu H., Stiling P., Pemberton R.W., Peña J. Insect herbivore faunal diversity among invasive, non-invasive and native *Eugenia* species: implications for the enemy release hypothesis // Florida Entomologist. 2006. Vol. 89, no. 4. P. 475–484.
- Magurran A.E. Measuring Biological Diversity. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
- McCune B., Grace J.B. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach: MjM Software Design, 2002. 98 p.
- Maron J.L., Vilà M. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses // Oikos. 2001. Vol. 95, no. 3. P. 361–373.
- Nolte D., Boutaud E., Kotze D.J., Schuldt A., Assmann T. Habitat specialization, distribution range size and body size drive extinction risk in carabid beetles // Biodiversity Conservation. 2019. Vol. 28. P. 1267–1283. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01724-9>
- Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R., Solymos P., Stevens M., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Borman T., Carvalho G., Chirico M., De Caceres M., Durand S., Evangelista H., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M., Lahti L., Martino C., McGlinn D., Ouellette M., Ribeiro Cunha E., Smith T., Stier A., Ter Braak C., Weedon J. (2025). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.8-0, <https://github.com/vegandevs/vegan> (accessed on 20.01.2026).
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2025. Available online: URL: <https://www.R-project.org/> (accessed on 20.01.2026).
- Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // Biodiversity Conservation. 2003. Vol. 12. P. 487–506. <https://doi.org/10.1023/A:1022412617568>
- Ustinova E., Schepetov D., Lysenkov S., Tiunov A. Soil arthropod communities are not affected by invasive *Solidago gigantea* Aiton (Asteraceae), based on morphology and metabarcoding analyses // Soil Biology and Biochemistry. 2021. Vol. 159. 108288. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108288>
- Ustinova E., Lysenkov S. Comparative study of the insect community visiting flowers of invasive goldenrods (*Solidago canadensis* and *S. gigantea*) // Arthropod-Plant Interactions. 2020. Vol. 14. P. 825–837. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09780-7>
- Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. Analyzing Ecological Data. New York: Springer, 2007. 672 p.

# ASSESSMENT OF VARIABILITY IN THE SPECIES COMPOSITION AND DIVERSITY OF GROUND BEETLE ASSEMBLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN DERIVATIVE GRAY ALDER FORESTS (*ALNETUM INCANAE AEGOPODIOSUM*) WITH VARIOUS COVER OF *SOLIDAGO CANADENSIS*

© 2026 Sushko G.G.\*, Lakotko A.A.\*\*\*, Tkachenko A.S.\*\*\*, Litvenkova I.A.\*\*\*\*

Vitebsk State University named after P.M. Masherov, Vitebsk 210015, Belarus

e-mail: \*[gennadis@rambler.ru](mailto:gennadis@rambler.ru); \*\*[anatoly.lakotko@yandex.by](mailto:anatoly.lakotko@yandex.by); \*\*\*[updown9700@gmail.com](mailto:updown9700@gmail.com);

\*\*\*\*[inna.litvenkova@yandex.ru](mailto:inna.litvenkova@yandex.ru)

The article presents the results of a comparative analysis of the alpha and beta diversity of ground beetle assemblages in derivatives of alder forests, in habitats with varying degrees of *Solidago canadensis* distribution (absolute dominance, about 50% of the cover and minimal (< 5% in cover) presence). The studies were carried out in 2025 in the northern part of the Republic of Belarus. Low species diversity ( $H' = 0.73 - 1.86$ ) of ground beetles was recorded, which varied significantly ( $F = 145.8$ ;  $p < 0.01$ ) in sites with different cover of *Solidago canadensis*. The assemblages were dominated by characteristic forest ground beetle species: *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, and *Carabus nemoralis*. Their relative abundance varied in habitats with different *Solidago canadensis* cover. Sites with absolute and moderate dominance of *Solidago canadensis* were characterized by distinct differences in ground beetle species composition compared to the sites with minimal presence of the invader. The main drivers of ground beetle alpha diversity in habitats with different *Solidago canadensis* coverage were the height and species richness of herbaceous plants, which shape microclimatic parameters on the soil surface and the width of trophic webs, as well as soil moisture.

**Keywords:** ground beetles, *Solidago canadensis*, biodiversity, Belarus.