

Х. М. Хаберман

О СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ МЕЗОФАУНЫ НИЗИННЫХ БОЛОТ
ЭСТОНСКОЙ ССР[H. M. H A B E R M A N. ÜBER STRUKTUR UND DYNAMIK DER MESOFAUNA
VON NIEDERMOOREN ESTNISCHEN SSR]

В Эстонской ССР из числа природных ландшафтных комплексов широко распространены массивы болот, особенно в западных и северных частях республики (см. рисунок). Занимая до 20% территории (676 800—870 000 га по: Varep, 1953; Труу, 1956), они являются основным местным земельным ресурсом, использованию которого в настоящее время уделяется особое внимание.

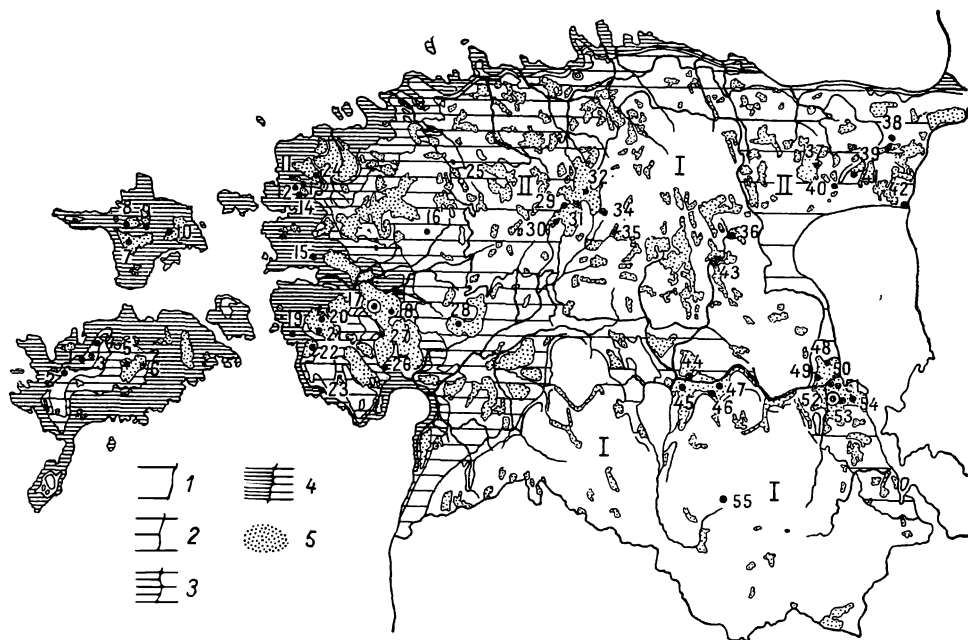
Из них низинные болота преимущественно расположены в пределах трансгрессии ледниковых озер и позднеледниковых морей (так называемая низменная часть Эстонии), являясь исторически молодыми образованиями, развитие которых началось только в раннем голоцене (Орвику, 1955). Мощность их торфяных залежей — от 0.3 до 4 м; pH колеблется в пределах от 5 до 6. Уровень грунтовых вод меняется от 25 см до затопления, в зависимости от осадков.

Растительный покров низинных болот Эстонии по исследованиям Липпмаа (Lippmaa, 1931, 1935), Сирго (Sirgo, 1935), Вареп (Varep, 1953), Вага (Vaga, 1953), Трасса (1955) и других сравнительно разнообразный. Вареп (Varep, 1953) различает 11 групп ассоциаций низинных болот. Из них особенно характерной является кальцифильная группа ассоциации *Schoenus ferrugineus* — *Pinguicula* с одиночными березами и кустарниками (крушины, ивы), в западной части территории — *Myrica gale*. Характерными являются также ассоциации осок: асс. *Carex elata*, асс. *C. lasiocarpa*, асс. *C. Hostiana*, асс. *C. inflata*, асс. *C. Oederi* — *Meynanthus trifoliata* и в западной части Эстонии асс. *Cladium Mariscus*. На кальцифильных болотах обычна асс. *Sesleria coerulea* — *Primula farinosa*. Часто встречаются на более сухих участках и кочки *Molinia coerulea*. Из мхов представлены в понижениях между кочками *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus intermedius*, *Campyllum stellatum* с примесью *Climacium dendroides*, *Acrocladium cuspidatum* и *Aulacomnium palustre*, особенно на болотах пойменного типа.

Фаунистические исследования подобных основных природных комплексов дают надежную фактическую основу для разработки вопросов состава и генезиса фауны, биогеографической характеристики и районирования территории, а также для разрешения ряда практических задач, связанных с сельскохозяйственным освоением болот. Поэтому Институтом зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР в 1948—1953 гг. проводились экспедиционные исследования 55 массивов низинных болот. Параллельно проводились стационарные наблюдения на болотных массивах Авасте (см. рисунок, 16) и в устье реки Эмайыги (45—54) в течение всего вегета-

ционного периода (IV—X). Материал собирался из мохового, травяного и кустарникового ярусов. Всего было взято 590 количественных анализов, из них 115 (1 м²) из мохового яруса, 451 (100 ударов кошением) из травяного и 25 (100 ударов кошением) из кустарникового. В стационарах применялся метод суточного кошения (100 ударов кошением через каждые 3 часа). Кроме того, имеется ряд качественных сборов.

Понятие «низинное болото» с фаунистико-экологической точки зрения пока расшифровано недостаточно. Отдельные работы советских авторов



Расположение исследованных болот. (По Орвику, 1955).

1 — граница максимального распространения разновозрастных местных приледниковых озер; 2 — граница максимального распространения Балтийского ледникового озера; 3 — граница максимального распространения анцилового озера; 4 — граница максимального распространения литоринового моря; 5 — болота. I — возвышенная часть Эстонии; II — низинная часть Эстонии. 1—55 — исследованные низинные болота; 17 — стационар Авасте; 52 — стационар пойменного болота.

относятся или к ограниченным болотным массивам (Кобахидзе, 1943), или к биотопам пойменного типа (Четыркина, 1926; Глобова, 1949; Крипшаль, 1936, 1949; Передельский, 1948, 1949). В большинстве работ рассматриваются только некоторые группы животного населения болот (Скадовский, 1928; Россолимо, 1927; Кузнецов и Шербаков, 1925; Кипенварлиц, 1953) или же некоторые общие вопросы (Берг, 1945; Киселев, 1950). Почти то же можно сказать об иностранных авторах, у которых, наряду с общими трактовками (Cheetham, 1942, 1943; Elgee, 1912; Harnisch, 1929; Pearsall, 1950), встречаются регионально ограниченные работы (Dampf, 1913; Enderlein, 1908; Kuhlitz, 1910) или же трактовки отдельных вопросов (Harnisch, 1924, 1925; Pearsall, 1938), а также сводки по некоторым группам болотных насекомых (Cooper, Perkins, Tottenham, 1928; Farsen, 1926; Grimshaw, 1910; Judd, 1953; Krogerus, 1939; Renkonen, 1938, 1950, и др.). Даже в таких сводных трудах, как «Животный мир СССР» (1953) или в работах по экологической зоогеографии (например: Hesse, Allee, Schmidt, 1951: 565—583) почти полностью отсутствуют попытки энтомологической характеристики фауны низинных болот.

По энтомофауне низинных болот Эстонии опубликованы за последние годы работы Вильбасте (Vilbaste, 1955) и Хабермана (Haberman, 1955); отдельные данные содержат также работы Дампфа (Dampf, 1924, 1924/25), Хабермана (Haberman, 1938, 1952, 1953, 1956) и некоторые систематические сводки (Альбрехт, 1953; Vilbaste, 1953; Kuskov, 1933, 1935; Maavara, 1953; Petersen, 1924; Remm, 1953, 1954, и др.).

Основной задачей при характеристике экологической специфики фауны любого природного комплекса является раскрытие ведущих условий жизни составляющих ее видов, в их взаимоотношениях со средой, в их историческом развитии. Фактические же наши знания об экологии основной массы видов энтомофауны болот явно недостаточны. Разрешение этой задачи путем детального исследования аутоэкологии всех ведущих видов непосильно для ограниченной группы исследователей. Поэтому для общей характеристики всей мезофауны низинных болот автором избран практически доступный путь количественного анализа. Этим, наряду со вскрытием основных закономерностей образования структуры и динамики фауны, внимание направляется и на взаимоотношения и

Т а б л и ц а 1

Систематические единицы	Низинная Эстония		Ост. Хийума	Ост. Сааремаа	Болото Авасте			Пойменные болота	Общее среднее	
	зап. часть	вост. часть			профиль	точка наблюд.	осуш. участок		ММ ¹	% из общего числа особей
	N 20	N 9	N 6	N 4	N 25	N 14	N 2	N 17	N 95	
Oligochaeta	1.3	4.2	1.5	3.0	3.2	33.1	164.5	1.0	6.8	7.1
Mollusca	14.4	18.9	16.7	32.5	11.3	12.0	14.0	16.4	17.5	18.3
Isopoda	1.2	0.1	4.0	5.5	0.5	—	—	—	—	—
Chilopoda	0.2	—	0.7	1.0	—	0.4	14.5	—	—	—
Diplopoda	1.9	2.6	0.7	7.3	0.4	5.8	18.5	0.4	2.7	2.8
Pseudoscorpionida	0.1	0.6	0.2	—	0.2	0.4	—	—	—	—
Opiliones	—	0.6	0.2	—	0.4	0.2	—	0.2	—	—
Araneida	9.5	21.4	12.3	23.5	10.9	23.5	15.0	32.1	19.0	19.9
Acarida	7.9	9.3	0.5	8.3	4.0	16.1	39.5	2.6	6.9	7.1
Collembola	0.8	0.8	—	2.0	2.0	1.8	—	5.7	1.9	2.0
Dermaptera	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—	—
Blattaria	0.1	—	—	—	—	1.4	—	0.9	—	—
Psocoidea	0.2	—	—	—	—	0.4	—	0.1	—	—
Thysanoptera . . .	0.7	0.9	0.2	—	—	—	0.5	0.3	—	—
Heteroptera	1.5	9.9	2.2	2.0	3.3	3.4	4.5	2.5	3.5	3.7
Homoptera { Cicadina	1.8	5.6	7.0	3.5	1.0	3.0	19.5	3.1	4.5	4.7
{ Psyllina	—	—	—	—	0.1	0.1	0.5	—	—	—
Hymenoptera	0.8	0.9	0.8	2.8	1.5	3.1	—	2.2	—	—
Formicidae	5.9	4.4	6.5	4.0	15.6	13.9	16.5	14.6	10.7	11.2
larvae	1.7	6.0	4.8	3.8	3.2	4.3	44.0	7.4	4.5	4.7
Coleoptera { pupae	—	—	—	—	0.2	0.3	2.5	—	—	—
imagines	13.8	21.3	9.2	7.0	9.6	16.8	60.5	20.9	14.1	14.8
Lepidoptera larvae	0.2	0.3	0.2	—	0.3	1.6	—	0.9	—	—
Diptera { Nematocera	0.2	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—
Brachycera	0.9	0.7	—	1.3	0.2	1.4	—	2.8	—	—
larvae	6.5	5.3	0.5	1.5	3.2	7.4	23.0	1.2	3.7	3.8
pupae	0.3	0.3	—	0.2	0.1	0.7	5.0	0.1	—	—
В с е г о	69.0	89.2	70.2	102.5	70.9	151.7	453.5	115.2	95.5	93.1

¹ ММ (среднее из средних показателей) вычислено без учета осушенных участков.

удельное значение отдельных групп животных, которые требуют более детальных последующих исследований.

Общая картина структуры и динамики мезофауны низинных болот вырисовывается из сводных данных, представляемых в табл. 1—6.

Табл. 1 дает в среднегодовых (V—X) показателях количество особей на 1 м² в моховом ярусе в разных типах болот (*N* — количество анализов).

Средняя плотность населения (95.5) не высока. Ведущими группами являются пауки, жесткокрылые, моллюски и муравьи, к которым принадлежит 69% всех особей. Пауки представлены 20 видами, жесткокрылые 204, моллюски 22 и муравьи 8 видами. 29% особей составляют клещи, олигохеты, цикады, личинки двукрылых и настоящие полужесткокрылые, — всего около 60 видов. Остальные группы образуют примерно 2% из всех особей и представлены 70 видами. Из общего числа видов мохового яруса (примерно 390) насекомые составляют около 80%, из насекомых жесткокрылые 65%, являясь, таким образом, самой типичной частью популяции.

Сезонную динамику численности в средних числах особей на 1 м² в моховом ярусе болота Авасте (*N* 17) иллюстрирует табл. 2. Сезонный максимум населения мохового яруса наблюдается в VII. Колебания численности не так резко выражены, как в травяном ярусе. Это обуславливается в значительной мере ярко выраженными осенними максимумами популяции олигохет и моллюсков, а также малочисленностью хоботных. Характерен также незначительный спад численности осенью и относительно высокая численность весной, что свидетельствует о сравнительно хороших условиях зимовки животных этого яруса.

Таблица 2

	V	VI	VII	VIII	IX	X	<i>E</i> ¹ (сум- ма) N 14	<i>M</i> (сред- нее)
Oligochaeta	1	2.3	15.0	53.3	243	8	464	33.1
Mollusca	9	5.0	16.3	19.3	52	10	193	13.8
Chilopoda	—	—	1.0	—	—	—	5	0.4
Diplopoda	6	4.0	9.2	2.7	2	7	83	5.9
Pseudoscorpionidae	—	2.0	—	—	—	—	6	0.4
Opiliones	—	—	0.2	—	—	—	1	0.1
Araneida	13	23.0	30.2	14.0	13	25	319	22.8
Acarida	16	7.0	24.0	14.0	14	17	223	15.9
Collembola	1	2.0	2.6	1.0	—	2	25	1.8
Dermaptera	—	—	0.2	—	—	—	1	0.1
Blattaria	3	2.7	1.8	—	—	—	20	1.4
Psocoidae	—	—	0.6	0.7	—	—	5	0.4
Heteroptera	2	1.0	2.6	4.7	9	6	47	3.4
Homoptera { Cicadina	9	1.3	4.4	1.0	—	4	42	3.0
{ Psyllina	—	—	0.2	—	—	—	1	0.1
Hymenoptera	5	3.0	4.6	1.3	—	3	44	3.1
Formicidae	5	6.3	31.6	2.3	—	—	195	13.9
Coleoptera { larvae	1	1.0	4.8	6.7	8	4	59	4.2
{ pupae	—	—	—	0.7	—	—	2	0.1
{ imagines	10	29.3	12.2	11.7	27	14	236	16.9
Trichoptera larva	—	—	0.2	—	—	—	1	0.1
Lepidoptera larva	1	1.3	0.6	1.7	—	9	22	1.6
Diptera { Nematocera	1	1.0	—	1.0	—	—	7	0.5
{ Brachycera	1	3.0	1.0	—	2	2	19	1.4
larvae	28	4.3	3.6	3.0	21	8	83	5.9
pupae	6	0.7	—	0.3	—	—	9	0.6
Всего	118	308	770	417	391	121	2125	151.8

¹ *E* и «Всего» даны в абсолютных цифрах.

Заселенность мохового яруса низинных болот выше на острове Сааре-маа и на расположенных в восточной части территории болотах, в основном за счет моллюсков и пауков. В болотах пойменного типа заселенность мохового яруса превышает общую среднюю примерно на 20%, в основном за счет пауков и жесткокрылых.

Структуру населения травостоя в среднегодовых показателях (IV—X) в процентах от всего улова и в средних на один улов по разным типам болот иллюстрирует табл. 3. Средняя плотность населения травостоя в болоте Авасте в постоянной точке наблюдения 222.1 на профилях по массиву равна 214.3 (N 54), в контрольных сборах в различных растительных сообществах 219.1 (N 11), в болотах низменной Эстонии 222.2, несколько выше на пойменных болотах 226.7 и переходных болотах 315.6.

Т а б л и ц а 3

	Болото Авасте	Низменная Эстония	Пойменные болота	Переходные болота
	N 130	N 64	N 61	N 8
Homoptera Cicadina	24.5%	37.1%	24.6%	16.6%
Araneida	24.9	14.9	21.0	8.1
Diptera {Brachycera	16.2	10.7	11.5	18.1
{Nematocera	9.1	5.2	14.0	24.0
Hymenoptera Terebrantes	7.7	3.9	3.1	7.7
Heteroptera	5.3	5.1	4.4	9.4
Lepidoptera larvae	4.6	0.9	2.1	1.3
Coleoptera	2.9	4.3	7.7	7.3
Orthoptera	1.7	1.3	0.5	1.4
Gastropoda	0.4	2.2	5.4	—
Hymenoptera Formicidae	1.2	1.2	1.4	1.6
Thysanoptera	0.3	7.5	0.7	2.1
Cetera	1.2	5.7	3.6	2.4
В с е г о	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%
В среднем особей на 100 ударов сачком	222.1	222.2	226.7	315.6

В травостое ведущую группу образуют цикадовые, пауки и двукрылые (от 68—75% всего числа особей). От 24 до 30% всей популяции дают паразитические перепончатокрылые, настоящие полужесткокрылые, жесткокрылые, гусеницы бабочек, прямокрылые, моллюски, муравьи и трипсы. На все остальные группы остается в среднем 3% особей. Таким образом, население травостоя имеет количественно и качественно достаточно устойчивую структуру. На пойменных и переходных болотах заметно возрастает количество комаров и жесткокрылых, для пойменных болот характерна более высокая численность улиток и частая встречаемость ручейников. Переходные болота беднее пауками и богаче двукрылыми; характерно для них полное отсутствие моллюсков.

По видовому составу население травостоя примерно в $2\frac{1}{2}$ раза богаче населения мохового яруса и состоит примерно из 900 видов. Из них к ведущей группе — цикадовые (70 видов), пауки (40 видов) и двукрылые (250 видов) — относится примерно 360 видов, к остальным группам примерно 540 видов. Преобладают насекомые, образующие около 95% (862 вида) всего видового состава; из них в свою очередь жесткокрылые

(407 видов) составляют примерно 46%, являясь доминирующей группой и в населении травостоя.

Сезонную динамику численности популяции травостоя иллюстрирует табл. 4.

Сезонный максимум падает на 2-ю половину июля и 1-ю половину августа в первую очередь за счет быстро возрастающего количества цикад и двукрылых. Особенно на маленьких болотцах (например острова Сааремаа) количество цикад возрастает стремительно. Так, 14 VIII количество цикад в одном улове из болота 2С (см. рисунок) достигало 6990 особей (из общего количества 7914), из них 6899 особей вида *Megamelus notula* Germ. Остальные 10 видов цикад были представлены 1—37 особями. Наиболее преуспевающие в условиях болот цикады, двукрылые, настоящие полужесткокрылые и наездники имеют четко выраженный позднелетний максимум численности, типичный для видов, зимующих в фазе яйца или личинки.

Зимующие преимущественно во взрослой фазе группы, как пауки, жесткокрылые и др., имеют весенний и осенний максимумы. Из-за позднего таяния болот, весенних паводков и связанного с этим запаздывания начала вегетационного периода, в сравнении с другими местообитаниями открытого ландшафта на минеральных почвах, ти-

Таблица 4

Динамика численности популяции травостоя по месяцам (в 1-й и во 2-й половине) в точке наблюдения болота Авасте (среднее количество особей суточного кошения на улов)

	IV		V		VI		VII		VIII		IX		X	
	2-я п.		2-я п.		1-я п.		1-я п.		1-я п.		1-я п.		1-я п.	
Gastropoda	0.2	—	—	—	0.6	1.2	1.4	3.1	1.0	1.4	0.8	0.1	0.1	—
Araneida	45.9	39.1	39.1	39.1	30.5	37.1	48.8	53.0	56.3	107.5	98.5	82.4	82.4	—
Diplopoda	0.2	—	—	—	0.3	—	0.5	2.2	0.1	0.1	0.7	0.4	0.4	—
Saltatoria	0.2	0.1	0.1	0.1	0.5	4.4	8.4	6.3	5.6	3.3	1.3	5.7	5.7	—
Blattaria	0.4	0.2	0.2	0.2	0.3	2.7	2.3	1.1	0.4	0.4	0.5	0.3	0.3	—
Thysanoptera	3.7	5.1	5.1	5.1	1.5	0.2	0.6	0.1	1.3	2.0	0.8	—	—	—
Heteroptera	2.1	1.0	1.0	1.0	0.6	17.8	41.8	26.1	22.3	10.3	5.8	1.6	1.6	—
Homoptera Cicadina	0.4	0.3	0.3	0.3	0.8	35.0	132.8	140.5	115.5	90.9	33.7	29.4	29.4	—
Hymenoptera Terebrantes	0.9	1.5	1.5	1.5	3.2	10.2	25.5	27.1	19.9	26.6	8.0	3.6	3.6	—
Formicidae	1.2	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	8.7	4.4	6.4	4.3	4.1	0.9	0.9	—
Coleoptera	11.2	5.4	5.4	5.4	14.6	6.9	5.3	7.6	13.8	8.4	7.1	2.9	2.9	—
Lepidoptera larvae	21.9	4.6	4.6	4.6	12.0	5.2	9.0	2.6	13.8	12.0	13.0	10.6	10.6	—
(Nematocera	18.4	8.0	8.0	8.0	6.1	16.2	5.1	5.7	9.3	24.7	68.3	61.6	61.6	—
Diptera (Brachycera	15.1	15.1	15.1	15.1	12.0	51.2	97.1	109.9	44.5	22.9	11.8	12.1	12.1	—
Всего	121.8	77.0	77.0	77.0	83.6	188.3	387.3	389.5	299.5	314.8	254.4	210.7	210.7	—

пично запаздывание наступления максимума численности особей примерно на две-три недели. Характерен также сравнительно медленный спад численности осенью и резкое уменьшение (примерно на 45%) численности всех зимующих в травостое видов к весне, что свидетельствует о недостаточной адаптации многих видов к суровым условиям зимовки. Спад численности продолжается и весной, с конца IV до VI.

Структура и динамика населения древесного (кустарникового) яруса иллюстрируется табл. 5 и 6. Учитывая ненадежность метода кошения в древесном ярусе, следует все же отметить более высокую плотность его населения по сравнению с травостоем, которая в среднегодовых показателях колеблется от 230—254. Примерно 83% всех особей дают жесткокрылые, пауки, двукрылые, перепончатокрылые, цикады и листоблошки; около 15% — комариные, гусеницы бабочек, настоящие полужесткокрылые и сеноеды. Остальные группы составляют примерно только 2% от всех особей. Заметно возрастает по сравнению с другими группами число жесткокрылых, перепончатокрылых и листоблошек. К ведущей группе из всего количества видов (около 340) принадлежат 286 видов (84%), в том числе 157 видов жесткокрылых; к остальным — 54 вида. 92% (313 видов) всего видового состава составляют насекомые, из них жесткокрылые — 50%. Такая структура популяции явно указывает на хорошую специализацию основной массы входящих в нее видов.

Таблица 5

Структура населения древесного яруса в среднегодовых показателях на один улов (100 у. к.) в процентах от общего количества особей

	Болото Авасте			Остальные болота N 13
	болотный массив N 4	осушен. участки N 8	среднее	
Gastropoda	—	—	—	2.1%
Opiliones	0.3%	0.9%	0.8%	0.8
Araneida	19.0	27.4	24.6	6.8
Orthoptera	0.7	0.2	0.4	0.4
Psocoidae	3.6	3.1	3.3	0.1
Heteroptera	0.7	2.0	1.6	3.4
Homoptera Cicadina	7.8	4.9	5.9	17.6
Psyllina	20.1	4.4	9.5	10.8
Hymenoptera	4.6	12.1	11.0	6.2
" larva	3.1	3.5	3.4	1.6
" Formicidae	4.0	1.3	2.2	2.1
Coleoptera { larva	0.5	2.6	2.0	2.2
imagines	9.3	16.8	14.4	18.5
Lepidoptera larvae	6.9	4.1	5.9	2.3
Diptera { Nematocera	11.6	3.9	6.4	8.8
Brachycera	7.3	14.1	11.9	17.1
Среднее число особей на улов	230.5	254.2		235.2

В сезонной динамике населения древесного яруса (табл. 6) характерно раннее наступление летнего максимума уже в VI, чем эта популяция отличается от ранее рассмотренных, и сравнительно незначительный спад числа особей в течение трех летних месяцев.

Сравнение общих данных анализа состава популяции отдельных ярусов низинных болот (табл. 7) указывает на некоторые основные закономерности образования этих популяций.

Т а б л и ц а 6

Динамика численности популяции древесного яруса по месяцам в средних показателях числа особей на один улов

	V N 4	VI N 3	VII N 14	VIII N 3	X N 1
Болото Авасте: массив	192.0	—	280.0	170.0	—
осушенные участ- стки	104.0	313.0	254.0	312.5	168
Остальные болота .	61.0	285.0	262.9	—	—
Общее среднее .	119.0	299.0	265.3	241.2	168

Т а б л и ц а 7

Ярусы	Количе- ство особей (в %)	Видов		Разные виды		Виды насекомых		Из насеко- мых жестко- крылые	
		число	%	число	%	число	%	число	%
Моховой	—	390		69	20	321	80	204	86
Ведущая группа . . .	69	254	65	42	17	212	83	204	80
Сопутствующая группа	29	66	17	12	18	54	82	—	—
Редкие виды	2	70	18	15	21	55	79	—	—
Травяной	—	900		38	5	862	95	407	46
Ведущая группа . . .	71	360	40	40	12	320	88	—	—
Сопутствующая группа	27	517	57	4	1	513	99	407	79
Редкие виды	2	25	3	4	16	21	84	—	—
Кустарниковый . . .	—	340		27	8	313	92	157	50
Ведущая группа . . .	83	286	84	20	7	266	93	157	59
Сопутствующая группа	15	43	12	—	—	43	100	—	—
Редкие виды	2	11	4	7	64	4	36	—	—

В популяциях всех ярусов четко различаются три основные группы животных: ведущая, сопутствующая и группа редких видов. К ведущей группе причислены группировки животных, представители которых образуют 10 и больше процентов от общего количества особей в улове, к сопутствующей — от 2 до 10%, к группе редких видов — до 2%. Пропорция числа особей двух первых групп уже в известной мере характеризует степень дифференциации населения, которая возрастает от мохового к древесному ярусу (2.4, 2.6, 5.5).

В видовом составе популяции преобладают насекомые, удельное значение числа видов которых самое высокое в травяном ярусе (95%) и самое низкое в моховом ярусе (80%). Среди насекомых, в свою очередь, доминируют жесткокрылые, удельное значение числа видов которых самое высокое (86%) в моховом и самое низкое (46%) в травяном ярусах.

Ведущие группы, за исключением населения травостоя, самые богатые видами. К ним принадлежит от 65 до 84% всех видов насекомых мохового и древесного яруса и 40% видов травяного яруса. Характерным для мохового яруса является преобладание моллюсков и жесткокрылых, для травяного яруса — цикадовых и двукрылых, для кустарникового яруса — жесткокрылых и листоблошек. Из сопутствующих групп отмечены в моховом ярусе олигохеты и клещи, в травяном — жесткокрылые, количество видов которых здесь достигает 407, прямокрылые и настоящие полу-

жесткокрылые; в кустарниковом ярусе — настоящие полужесткокрылые и сеноеды. Вообще же удельное значение насекомых возрастает с мохового к кустарниковому ярусу, хотя количество видов насекомых выше всего в популяции травяного яруса. В итоге население мохового яруса характеризуется как наиболее примитивное и генетически более старое. Население травяного яруса является наиболее развитым и характеризуется обилием разносторонне адаптированных видов. Население древесного яруса имеет наиболее специализированный характер, сравнительно бедно видами, но адаптация этих видов позволяет наиболее интенсивно использовать весь вегетационный период для их жизнедеятельности.

Для более детальной характеристики фауны низинных болот рассмотрим вкратце итоги анализа видового состава наиболее типичных групп насекомых — жесткокрылых и хоботных. Жесткокрылых в фауне низинных болот Эстонии установлено всего 585 видов, принадлежащих к 48 семействам и 256 родам. 80% всех видов принадлежит к 9 семействам, что видно из табл. 8.

Т а б л и ц а

Систематический состав жесткокрылых болот Эст. ССР

Семейства	Низинные болота		Зона побережья		Вся территория	
	число видов	% от всех видов	число видов	% от всех видов	число видов	% от всех видов
<i>Staphylinidae</i>	146	24.7	322	25	500	18
<i>Chrysomelidae</i>	94	16.1	126	9	233	9
<i>Curculionidae</i>	93	16.0	150	10	342	12
<i>Carabidae</i>	51	8.7	174	13	270	10
Итого по 4 семействам	384	65.6	772	57	1395	49
<i>Coccinellidae</i>	23	3.9	31	2	40	1
<i>Elateridae</i>	18	3.1	29	2	64	2
<i>Dytiscidae</i>	16	2.7	62	5	106	4
<i>Cantharidae</i>	15	2.6	27	2	41	1
<i>Hydrophilidae</i>	14	2.5	65	5	86	3
Итого по 5 семействам	86	14.7	214	16	337	11
<i>Cetera</i> (39)	111	19.7	348	27	1038	39
Всего (48)	585	100.0	1334	100	2770	100

По сравнению со всей фауной страны и с фауной побережья видовой состав жесткокрылых низинных болот сильно обеднен. К ней принадлежит только около 21% видов местной фауны, вдвое меньше, чем в прибрежной фауне (44%). Удельное значение видов семейств *Chrysomelidae*, *Curculionidae* и *Staphylinidae* по сравнению с составом всей фауны повышается на 8—4%, первых же двух семейств в сравнении с фауной побережья — на 6—7%. Примерно на 1—2% повышается относительное количество видов семейств *Coccinellidae*, *Elateridae* и *Cantharidae* и на такой же процент снижается у семейств *Carabidae*, *Dytiscidae* и *Hydrophilidae*. Характерно преобладание растительноядных видов за счет хищников, что видно из следующего сопоставления:

Тип питания	Низинные болота	Зона побережья
Фитофаги	48.20%	19.7%
Схизофаги	16.2	17.1
Хищники	33.5	63.2
Смешанный	2.1	—

При этом количество схизофагов наиболее высокое в моховом ярусе, фитофагов и хищников — в травяном и кустарниковом ярусах. Подавляющее большинство жесткокрылых зимует во взрослой фазе (301 вид). В фазе личинки зимуют 30 видов (в основном виды семейств *Cantharidae*, *Dasytidae*, *Elateridae* и некоторые *Carabidae*), в фазе куколки или личинки — 10 видов. Больше всего видов, зимующих в фазе личинки, имеется в составе населения травостоя.

Резко преобладают гигрофильные виды — примерно 47% (275 видов), в том числе большинство видов населения мохового яруса. Мезофилов примерно 43% (250 видов), в том числе основные виды травостоя и кустарникового яруса, а также некоторые схизофаги и мирмекофилы. Гидрофилов 7% (40 видов); к ксерофилам (2%, т. е. 9 видов) принадлежат некоторые случайные виды: *Carabus arvensis* Hbst., *Harpalus smaragdinus* Dft., *Charopus flavipes* Pk., *Melanimon tibiale* F. и др. Преобладают морозостойкие виды (в пропорции к теплолюбивым 59 : 41), причем количество морозостойких видов на 5% превышает их число в фауне побережья. Из теплолюбивых видов 27 (4%) достигают в Эстонии северной границы распространения.

Характерных видов, установленных в наших условиях только в низинных болотах, всего 50 (8%). Факультативных — завершающих весь цикл развития в низинных болотах и достигающих на них значительного количества особей, — 174 (30%). Из характерных видов установлено: в низинных болотах 38, в пойменных 24, общих для обоих типов 9 видов: *Stenus proditor* Er., *St. incrassatus* Er., *St. glabellus* Thms., *St. opticus* Grav., *Euaesthetus laeviusculus* Mannh., *Lathrobium rufipenne* Gyll., *Cymnusa brevicollis* Pk., *Hygronoma dimidiata* Grav., *Meotica exiliformis* Joy. Из мохового яруса известно 33 характерных вида, из травяного 30, из кустарникового 3. Из встречающихся только в низинных болотах характерных видов отмечены: *Trechus rivularis* Gyll., *Demetrias monostigma* Sam., *Hydroporus piceus* Steph., *Hydrochus carinatus* Germ., *Nargus anisotomoides* Spence., *Anthobium lapponicum* Mannh., *Stenus circularis* Grav., *St. pseudopubescens* A. Strand, *Euaesthetus ruficapillus* Bsd., *Quedius fulvicollis* Steph., *Bryoporus rugipennis* Pand., *Tachyporus scutellaris* Rey, *Lamprinodes saginatus* Grav., *Hypocyptus seminum* Er., *Dasytes fuscus* Ill., *Dryops anglicanus* Edw., *Airaphilus elongatus* Gyll., *Longitarsus jacobaeae* Wat., *Cassida vittata* Waltl, *Bagous frit* Hbst., *Phytonomus elongatus* Pk., — всего 21 вид, преимущественно мохового яруса. Только на пойменных болотах установлены: *Trechus obtusus* Er., *Chlaenius sulcicollis* Pk., *Agonum micans* Nic., *Stenus sylvester* Er., *St. melanarius* Steph., *St. atratulus* Er., *St. glabellus* Thoms., *Tachyporus ruficollis* Grav., *Notaris aethiops* F., *Grypus brunnirostris* F., *Rhynchaenus foliorum* Müll., — всего 11 видов. Большинство характерных видов принадлежит к впервые у нас установленным (17) или вообще редким видам (15). 7 видов (*Hydrochus carinatus* Germ., *Lathrobium punctatum* Zett., *Tachyporus ruficollis* Grav., *Coraeus sinuatus* Creutz., *Dryops anglicanus* Edw., *Bagous frit* Hbst. и *Phytonomus elongatus* Pk.) достигают у нас северной границы ареала, 1 вид (*Anthobium lapponicum* Mrsh.) — южной границы. *Bryoporus rugipennis* Pand. является бореоальпийским видом. 6 характерных видов (*Stenus lustrator* Er., *St. proditor* Er., *St. opticus* Grav., *Euaesthetus laeviusculus* Mannh., *Hygronoma dimidiata* Grav. и *Longitarsus nigerimus*

Gyll.) являются более распространенными (от 10—41 % болот) и обильными (от 5—21 особей на улов).

Из факультативных видов установлено в низинных болотах в моховом ярусе 132, в травостое 131, в пойменных болотах соответственно 57 и 80, в кустарниковом ярусе 23 вида. Из них только в травостое встречается 51 вид, только в моховом ярусе 18 видов, только в кустарниковом 4 (*Microcara testacea* L., *Phyllodecta vitellinae* L., *Chalcoides fulvicornis* F. и *Deporaus betulae* L.).

В числе факультативных видов преобладают виды травостоя, в основном из семейств *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Cantharidae* и *Coccinellidae*, виды мохового яруса принадлежат в основном к семействам *Staphylinidae* и *Carabidae*. Из наиболее преуспевающих факультативных видов отмечаем: в моховом ярусе — *Pterostichus minor* Gyll., *Pt. diligens* Strm., *Hydroporus notatus* Strm., *Coelostoma orbiculare* F., *Chaetarthria seminulum* Hbst., *Stenus argus* Grav., *St. carbonarius* Gyll., *Euaesthetus bipunctatus* Ljungh, *Paederus riparius* L., *Lathrobium terminatum* Grav., *Cryptobium fracticorne* Pk., *Actobius cinerascens* Grav., *Philonthus pennatus* Shp., *Myllaena intermedia* Er., *Astilbus canaliculatus* F., *Pselaphus heisei* Hbst., *Cyphon ochraceus* Steph. и др.; в травяном ярусе — *Lampyrus noctiluca* L., *Cantharis figurata* Mnnh., *C. bicolor* Hbst., *Malthodes fuscus* Waltl., *Cyphon coarctatus* Pk., *C. padi* L., *Phalacrus substriatus* Gyll., *Corticarina fuscula* Gyll., *Coccidula rufa* Hbst., *Scymnus redtenbacheri* Muls., *Lagria hirta* L., *Plateumaris sericea* L., *Cryptocephalus labiatus* L., *Galerucella calmaricensis* L., *Lochmaea capreae* L., *Aphthona lutescens* Gyll., *Haltica palustris* Wse., *Apion seniculus* Kirby, *Sitona sulcifrons* Thnbg., *S. hispidulus* F., *Phytonomus adpersus* F., *Limnobaris pilistriata* Steph., *Coeliodes rubicundus* Hbst., *Nanophyes marmoratus* Gyll.; в кустарниковом ярусе (кроме уже упомянутых): *Trachys minuta* L., *Scirtes haemisphaericus* L., *Phyllodecta vitellinae* L., *Luperus longicornis* F., *Rhynchaenus testaceus* Müll., *Rh. stigma* Germ., *Rhamphus pulicarius* Hbst.; из более характерных факультативных видов для низинных болот — *Carabus menetriesi* Humm., *Pterostichus vernalis* Pz., *Agonum moestum* Dft., *Hydroporus melanarius* Strm., *Stenus cicindeloides* Schall., *St. flavipes* Stph., *Bolitobius thoracicus* E., *Tachyporus solutus* Er., *Hypocypus laeviusculus* Mannh., *Amischa analis* Grav., *Atheta obtusangula* Joy, *Paratinus femoralis* Er., *Dolichosoma lineare* Rossi, *Corymbites sjælandicus* Müll., *Donacia obscura* Gyll., *Crepidodera nigritula* Gyll., *Anoplus plantaris* Naes и *Rhynchaenus jota* F., которые не встречаются на болотах пойменного типа; из свойственных только болотам этого последнего типа факультативных видов отметим *Chlaenius costulatus* Motsch., *Oodes helopoides* F., *Microcara testacea* L. и *Phytonomus rumicis* L.

Из факультативных видов, кроме политопных и убиквистов, 55 % (96 видов) встречаются и в околотовдных биотопах, 31 % (55 видов) и в разных типах лесов и кустарников, 27 % (48 видов) и в верховых болотах, 13 % (24 вида) и на лугах. Таким образом, по происхождению фауна низинных болот наиболее тесно связана с околотовдными биоценозами, а также с моховыми болотами, лугами и лесами.

Из факультативных видов встречаются только на острове Сааремаа и в южной части материка или же достигают у нас северной границы распространения 5 видов: *Cantharis bicolor* Hbst., *Agrilus viridis* L., *Phalacrus caricis* Strm., *Stilbus testaceus* Pz. и *Galerucella pusilla* Dft. Только в западной части территории встречается *Rhagonycha testacea*, только в восточной — *Chlaenius costulatus* Motsch. и *Agonum piceum* L.

Зоогеографический характер видового состава жесткокрылых низинных болот по основным типам распространения (Хаберман, 1953; Haberman, 1953, 1956) хорошо соответствует закономерностям образования местной фауны, как видно из нижеследующего сравнения:

Типы ареалов	Бореальный	Паратетический	Транстетический
Фауна побережья	36.2	61.4	2.4
Фауна низинных болот	34.0	62.9	3.1
Факультативные виды	35.6	60.3	4.0
Характерные виды	26.0	74.0	0.0

Характерно резкое возрастание значения паратетического типа распространения у характерных видов, в частности европейского подтипа, примерно на 11% в сравнении со всей фауной. Взаимоотношение морозостойких и теплолюбивых видов возрастает в пользу морозостойких на 6% у факультативных, в пользу теплолюбивых на 13% у характерных видов.

На основе анализа циклов размножения массовых факультативных видов следует отметить подавленное состояние их популяций на низинных болотах в сравнении с популяциями верховых болот. Так, например, у *Malthodes fuscus* Waltl. взрослые появляются

Низинные болота	Морозостойкие виды	Теплолюбивые виды
Все виды	59%	41%
Факультативные	65	35
Характерные . .	46	54

в верховых болотах в VI, в низинных же болотах только в VII, при этом число особей на улов значительно меньше в низинных болотах, как и у видов *Cantharis figurata* Mannh., *C. paludosa* Fall., *Coccinella hieroglyphica* L., *Chilocorus renipustulatus* Scriba, *Ch. bipustulatus* L., *Lochmaea caprea* L. (2 генерации в год). *Luperus longicornis* F. и *Aphthona lutescens* Gyll.; последний в низинных болотах имеет только одно поколение в год, а в верховых болотах 2 поколения. В единичных экземплярах встречаются в низинных болотах и некоторые массовые виды верховых болот, как *Haltica britteni* Shp. и *Lochmaea suturalis* Thoms. Более многочисленные популяции имеют в низинных болотах в сравнении с верховыми *Cryptocephalus labiatus* L., *Chaetocnema sahlbergi* Gyll. и *Coeliodes rubicundus* Hbst.

Характер низинных болот, как убежищ для некоторых теплолюбивых видов, сказывается и в наборе факультативных видов. Так, только на западных островах и в западной и южной частях территории встречаются на болотах *Galerucella pusilla* Dft., *Apion astragali* Pk., *Polydrosus pterygomalus* Boh., *Anoplus roboris* Suffr. и другие или же виды, достигающие у нас северной границы ареала, — *Sitona tibialis* Hbst. *Bagous frit* Hbst., *Grypus brunneirostris* F. и др.

Настоящих полужесткокрылых в низинных болотах установлено всего 87 видов из 15 семейств, цикадовых 103 вида из 5 семейств, листоблошек 15 видов, всего 205 видов. По количеству особей хоботные в широком смысле (Homoptera + Heteroptera) являются наиболее многочисленной группой, со средней доминантностью за весь вегетационный период — 33.1%, в том числе цикады 27.2%, клопы 5.7%, листоблошки 0.2% (Vilbaste, 1955).

Хоботные заселяют преимущественно травяной и кустарниковый ярусы; в моховом ярусе встречается только 20 видов цикад, из клопов *Hebrus ruficeps*, *H. pusillus*, *Micracanthia fennica*, *Saldula saltatoria*, *S. opa-*

cula, *Phymata crassipes* и др.; в низинных болотах установлено 50 видов цикад и 59 видов клопов; в пойменных болотах 55 видов цикад и 31 вид клопов. Цикады и листоблошки являются без исключения фитофагами, из клопов примерно 23% зоофагов. Характерных видов среди хоботных всего 12: цикадовых 8 видов — *Metalimnus formosus* (Boh.), *Palus caudatus* (Fl.), *P. edwardsi* (Lindb.), *P. panzeri* (Fl.), *Limotettix atricapilla* (Boh.), *Cicadula 5-notata* (Boh.), *Calligypona albocarinata* (Stal), *C. pullula* (Boh.); клопов 2 вида — *Nabis lineatus* Dahb. и *Strongylocoris niger* (H. S.); листо-блошек 2 вида — *Trioza reuteri* Šulc и *Tr. bohémica* Šulc. Кроме *Cicadula 5-notata* (Boh.), все они встречаются в незначительном количестве. Из массовых факультативных видов отмечаем *Lepyronia coleoptrata* (L.), который встречается преимущественно на западе в зависимости от распространения *Myrica gale*, и также *Neophilaenus lineatus* (L.), который питается на *Phragmites* и *Trichophorum*.

Более широко распространены *Cicadella viridis* (L.), *Philaenus leucophthalmus* (L.), *Cicadula 4-notata* F., *Myrmus miriformis* (Fall.) и др. Эти, преимущественно транспалеарктические виды благодаря широкой экологической пластичности успешно заселяют и болота. Основная масса хоботных зимует в фазе яйца; во взрослой фазе зимует из цикад только *Delphacodes pilosus* (Hрт.) и 5 видов клопов. Как массовые виды, хоботные хорошо характеризуют сезонные аспекты энтомофауны, которых мы различаем три: в е с е н н и й а с п е к т начинается с таяния снега и характеризуется активностью зимующих во взрослой фазе видов (*Delphacodes pilosus*, *Nabis fesus*, *N. brevis*, *Serentia laeta femoralis*, *Cymus glandicolor*, *Lygus rugulipennis*); в VI появляется *Macustus grisescens* и пропадают *Delphacodes pilosus* и *Nabis fesus*; л е т н и й а с п е к т начинается с появления массовых видов — *Lepyronia coleoptrata* (L.) и *Neophilaenus lineatus* (L.) в начале VII, к которым в конце этого месяца и в начале VIII прибавляется *Cicadula quadrinotata*; наступление о с е н н е г о а с п е к т а отмечает появление видов *Kelisia ribauti* W. Wagn., *K. vittipennis* J. Sahlb., *Calligypona fairmairei* (Perr.) и уже упомянутых зимующих во взрослой фазе видов.

Осушение низинных болот сопровождается резким изменением состава фауны. Уже в более сухих краевых частях болотных массивов, протяжением до 500 м, плотность населения по сравнению с центральной частью примерно вдвое выше. В моховом ярусе примерно в 10 раз увеличивается плотность популяции малощетинковых червей (табл. 1), вдвое — пауков, жесткокрылых и личинок двукрылых. В травяном ярусе увеличивается число особей массовых видов цикад. На осушенных же участках плотность населения мохового яруса возрастает в 5 раз, в основном за счет олигохет, жесткокрылых, клещей и личинок двукрылых. Плотность населения травяного яруса возрастает в среднем в 2½ раза (максимум до 1400 особей на 1 улов), в основном за счет двукрылых. Резко снижается численность пауков. Наиболее сильное преобразование структуры населения отмечается на участках, используемых под сельскохозяйственные культуры. Замена природных биоценозов на осушенных участках новыми комплексами животных сказывается, в первую очередь, на видовом и количественном составе моно- и олигофагов и питающихся ими хищников и паразитов. Увеличение численности популяции обусловливается проникновением видов, характерных для минеральных почв, в их числе всех основных вредителей. При этом число болотных видов непрерывно уменьшается до полного исчезновения их в местах закладывания на осушенных участках сельскохозяйственных культур. Видовой и количественный состав фауны резко меняется в зависимости от применяемой агротехники и состава культур и не имеет определенного устойчивого характера.

ЛИТЕРАТУРА

- А л ь б р е х т З. 1953. Прямокрылые Эстонской ССР и их распределение по местобитаниям в ландшафтах. Вопросы фаунистических и флористических исследований в Эстонской ССР.
- Б е р г Л. С. 1945. Соображения о происхождении морской, пресноводной и сухопутной флоры и фауны. Реф. работ учрежд. Отд. биолог. наук АН СССР за 1944 г.: 116.
- Г л о б о в а Н. Д. 1949. Жуки листоеды (Chrysomelidae, Coleoptera) долины среднего Дняпра. Київски Держ. унів. им. Т. Г. Шевченко. Тр. Канівського біогеографічного заповідника, № 7 : 73—85.
- К а с к М. К. 1955. Экологические условия и растительный покров глубоких низинных болот западной Эстонии. Автореф. диссерт.
- К и п е н в а р л и ц А. Д. 1953. Об изменении почвенной фауны болот под влиянием мелиорации. Зоолог. журн., 32, № 3 : 348—357.
- К и с е л е в И. А. 1950. Жизнь в болотах и болотные отложения. Жизнь пресных вод, 3 : 623—682.
- К о б а х и д з е Д. Н. 1943. Анализ наземных биоценозов центральной части Колхидской низменности. Тр. Зоолог. инст. АН Грузинской ССР 5 : 1—188.
- К р и ш т а л ь О. П. 1936. Анализ энтомофауны грунтів долины Дняпра. Наукові записки Київського державного університету, 2, № 2 : 283—315.
- К р и ш т а л ь О. П. 1949. Матеріали до вивчення энтомофауны долины среднего Дняпра I. Вид. Київск. Держ. унів. : 1—249.
- К у з н е ц о в С. Н. и А. П. Щ е р б а к о в. 1925. К вопросу о распределении болотных микроорганизмов в зависимости от физико-химических свойств болотной воды. Тр. Гидробиолог. ст. на Глубоком озере, 6 (2—3).
- М а а в а р а В. Ю. 1955. Энтомофауна верховых болот Эстонской ССР и ее изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека. Автореф. диссерт.
- Н е й ш т а д т М. И. 1950. Советское болотоведение. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., нов. сер., отд. биолог., 55, 1.
- О р в и к у К. К. 1955. Основные черты геологического развития территории Эстонской ССР в антропогеновом периоде. Изв. АН Эстонской ССР, 4, 2 : 233—243.
- П е р е д е л ь с к и й А. А. 1948. Поймы рек как арена, а паводки как фактор эволюционного процесса. Изв. АН СССР, № 3 : 674—683.
- П е р е д е л ь с к и й А. А. 1949. Экспериментальное исследование приспособлений насекомых к паводкам. Докл. АН СССР, нов. сер., 65, 5 : 761—764.
- Р е м м К. Я. 1955. Фауна кровососущих двукрылых Эстонской ССР. Автореф. диссерт.
- Р о с с о л и м о Л. 1927. Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях. Жизнь и знание.
- С к а д о в с к и й С. Н. 1928. Наблюдения над фауной коловраток и ракообразных в Луцинском болоте. Сб. «Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод».
- Т р а с с Х. Х. 1955. Флора и растительность низинных болот западной Эстонии. Автореф. диссерт.
- Т р у у А. Ю. 1956. Торфяные месторождения Эстонской ССР в области ордовикских отложений и перспективы использования их в сельском хозяйстве. Автореф. диссерт.
- Х а б е р м а н Х. М. 1953. Послеледниковое заселение территории Эстонской ССР иммиграционной фауной и вопросы зоогеографического районирования. Тр. научн. сесс. по вопр. биолог. и с/х. в Риге, Изд. АН СССР, М.
- Ч е т ы р к и н а И. 1926. Почвенно-зоологический профиль левого берега р. Камы. Изв. Биолог. научно-иссл. инст. и Биолог. ст. при Пермск. Гос. унив., 5, 2 : 61—92.
- B e r t s c h K. 1947. Sumpf und Moor. Otto Meier Verlag, Ravensburg.
- C h e e t h a m. 1942, 1943. Heather-Moor Ecology. Naturalist, 1942 : 162, 1943 : 72.
- C o o p e r J. O., G. L. P e r k i n s, C. F. T o t t e n h a m. 1928. The Coleoptera of Wicken Fen. The Natural History of Wicken Fen, 4, 25 : 267—297.
- D a m p f A. 1913. Die faunistische Erforschung der Moore Ostpreussens. Schr. Phys.-ökon. Ges. Königsberg, 53 : 95—108.
- D a m p f A. 1924, 1925. Zur Kenntnis der estländischen Hochmoorfauna, I, III. Beiträge z. Kunde Estlands, 10 : 33—49, 127—176.
- D a m p f A. 1924. Zur Kenntnis etc., II. Sitzungsber. Naturf. Gesellschaft. Univ. Tartu, 31.
- E l g e e F. 1912. The Moorlands of North-eastern Yorkshire. London.
- E n d e r l e i n G. 1908. Biologisch-faunistische Moor- und Dünenstudien. Ber. Westpr. Bot.-Zool. Ver. Danzig, 54 : 238.
- F a r s e n W. 1926. A List of Lepidoptera of Wicken and the Neighbouring Fens. The Natural History of Wicken Fen, 3, 24 : 258—266.
- G r i m s h a w P. 1910. The Insect Fauna of Grouse Moor. Ann. Scot. Nat. Hist. : 149.
- H a b e r m a n H. 1938. Loomariik. Selgrootud. Koguteos Eesti, VIII, Läänemaa. Tartu.

- H a b e r m a n H. 1952. Eesti NSV mardikaliste (Coleoptera) süstemaatiline nimestik, I. Röövmardikalised (Adephaga). LUS Eesti NSV TA juures. Abiks Loodusvaatlejale, № 8.
- H a b e r m a n H. 1953. Eesti NSV ala pärastjääaegsest asustamiskäigust immigratsioonifaunaga ja zoogeograafilisest rajoneerimisest. Eesti NSV fauna ja floora uurimise küsimusi : 111—124.
- H a b e r m a n H. 1955. Avaste soo rohurinde entomofauna struktuurist ja dünaamikast. Eesti NSV Teaduste Akadeemia j. o. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 48 : 85—102.
- H a b e r m a n H. 1956. Mõtšurinlike ideede rakendamisest ökoloogilises zoogeograafias. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised, seeria A. № 1.
- H a r n i s c h O. 1924. Studien zur Ökologie der Moorfauna. Biol. Centralbl., 44, № 3 : 110—127.
- H a r n i s c h O. 1925. Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore. Zool. Jahrb., Abt. Syst., 51, № 1 : 1—166.
- H a r n i s c h O. 1929. Die Biologie der Moore. Die Binnengewässer, 7.
- H e s s e R., W. C. A l l e e, K. P. S c h m i d t. 1951. Ecological Animal Geography. 2nd Ed. New York, London.
- J u d d W. W. 1953. A study of the population of insects emerging as adults from the Dundas Marsh, Hamilton, Ontario, during 1948. Amer. Midl. Naturalist, 49, № 3 : 801—824.
- K o n t k a n e n P. 1937. Quantitative Untersuchungen über die Insektenfauna der Feldschicht auf einigen Wiesen in Nord Karelien. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 3, № 4 : 1—86.
- K r o g e r u s R. 1939. Zur Ökologie nordischer Moortiere. Verh. VII Intern. Kongr. f. Entomol., 2.
- K u h l g a t z Th. 1910. Über das Tierleben in dem von der Staatsforstverwaltung geschützten Zwergbirkenmoor in Neulinnen. Ber. Westpr. Bot.-Zool. Ver., 32 : 80—90.
- K u s k o v D. 1933. Falterfauna der estländischen Hochmoore. Beitr. z. Kunde Estlands, 18 : 118—167.
- K u s k o v D. 1935. Die im Imago-Stadium überwinterten Falterarten Estlands. Beitr. z. Kunde Estlands, 20; № 3/4 : 100—122.
- L i p p m a a T. 1931. Pflanzensoziologische Betrachtungen. Ann. Soc. Reb. Nat. Investig. Univ. Tartuensis, 38, 1—2.
- L i p p m a a T. 1935. Eesti geobotaanika põhihooni. Acta et Comm. Univ. Tartuensis, A, 28, 4 : 1—151.
- M a a v a r a V. 1953. Eesti NSV sipelgad LUS Eesti NSV TA juures. Abiks Loodusvaatlejale, № 10.
- P e a r s a l l W. H. 1938. The Soil Complex in Relation to Plant Communities, III. Moorland and Bogs. Journ. Ecol., 26 : 298.
- P e a r s a l l W. H. 1941. The «Mosses» of the Stainmoore District. Journ. Ecol., 29 : 161.
- P e a r s a l l W. H. 1950. Mountains and Moorlands. London.
- P e t e r s e n W. 1924. Lepidopteren-Fauna von Estland (Eesti), I, II. Tallinn.
- R e m m H. 1953. Eesti NSV parmlased (Tabanidae). LUS Eesti NSV TA juures. Abiks Loodusvaatlejale, № 13.
- R e m m H. 1954. Sääsklased (Culicidae) Eesti NSV-s ja võitlus nende vastu. LUS Eesti NSV TA juures. Abiks Loodusvaatlejale, № 17.
- R e n k o n e n O. 1938. Statistisch ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Ann. Zool.-Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 6.
- R e n k o n e n O. 1950. Zur Autökologie einiger Stenus-Arten im Lichte synökologischer Beobachtungen. Proc. 8-th int. Cong. Entomol. 1948 : 58—64.
- S c h u b e r t K. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt des Moosebruches im Altvatergebirge (Ostsudeten). Zeitschr. f. Morph. Ökol. d. Tiere., 27, 2 : 325—372.
- S i r g o V. 1935. Emajõe alamjooksul Peipsiäärsel madalikul asuvaist taimeühinguist. Tartu ülik. j. o. LUS Aruanded, 42, 1—2 : 114—175.
- T h o m s o n P. W. 1933. Moorstratigraphische Notizen aus Estland. Beitr. z. Kunde Estlands, 18, 3 : 1—3.
- T h o m s o n P. W. 1939. Ülevaade Eesti soodest. Eesti Loodus, 2/3 : 90—98.
- V a g a A. 1953. Eesti NSV soode fütotsönoosidest. Eesti NSV fauna ja floora uurimise küsimusi. Tallinn.
- V a r e p E. 1953. Eesti NSV lääneosa soode geobotaaniline iseloomustus. Eesti NSV fauna ja floora uurimise küsimusi. Tallinn.
- V i l b a s t e J. 1953. Eesti NSV tuhatjalgsete (Diplopoda) määraja. LUS Eesti NSV TA juures. Abiks Loodusvaatlejale, № 12.
- V i l b a s t e J. 1955. Eesti NSV soode rohurinde nokaliste faunast. LUS aastaraamat, 48 : 104—121.

ZUSAMMENFASSUNG

Als Resultat der Bearbeitung der in den Jahren 1948—1953 aus 55 Niedermooren Estlands gesammelten 560 quantitativen Ansammlungen und der Angaben von zweijährigen stationären Beobachtungen in je einem Niedermoor und Auenmoorkomplexe, wurde folgendes festgestellt.

Die Mesofauna der Niedermoore besteht aus einem qualitativ und quantitativ ziemlich beständiger Auswahl von Wirbellosen, die in bestimmten Verhältnissen in der dreischichtigen Biozönose verteilt sind. In ihrer Zusammensetzung dominieren die Arten der offenen wassernahen Biozönosen unter Beimischung von Arten aus den Wiesen- und Waldbiozönosen, sowie einiger ubiquistischer Schizophagen. Der Anteil der für die Niedermoore charakteristischen Arten gleicht ca 9%, der fakultativen Arten — 30%, der Arten welche im Gebiet die Nordgrenze ihrer Verbreitung finden — 4%.

Im Vergleich mit der Fauna der wassernahen Biozönosen ist der Anteil der kältebeständigen Arten um 5% höher. Der zoogeographischen Angehörigkeit nach unterliegt die Zusammensetzung der Fauna sehr deutlich den Gesetzmässigkeiten, denen nach die ganze regionale Fauna aufgebaut ist.

Die Besiedelungsdichte von Populationen der Mooschicht (Individuen pro 1 M²) in den Jahresmittelwerten (V—X) gleicht 96. 69% der ganzen Besiedelung besteht aus Spinnen, Käfern, Mollusken und Ameisen, übrige 29% aus Milben, Oligochaeten, Cicaden, Fliegenmaden und Wanzen. Die Besiedelung der Auenmoore und Niedermoore der Insel Saaremaa ist um ca 5% höher. Die Besiedelung der Krautschicht (Individuen pro 100 Schläge mit dem Kötcher) der Niedermoore in Jahresmittelwerten (IV—X) gleicht 222, der Auenmoore — 227. Ca 70% aller Individuen besteht aus Cicaden, Fliegen und Spinnen, 25% aus Blasenfüßlern, Wanzen, Käfern, Schlupfwespen, Larven der Hautflügler und Raupen. Von den übrigen Gruppen sind Geradflügler, Mollusken und Ameisen mehr beständig vertreten. Auf den Auenmooren steigt die Anzahl der Spinnen, Mücken, Käfer und Mollusken (um ca 20%), fällt die Anzahl der Cicaden, Fliegen und Blasenfüßler (um ca 30%). Die Besiedlungsdichte der Waldschicht (Gebüschschicht) in gleichen Werten beträgt 254. 75% der Besiedlung besteht aus Spinnen, Fliegen, Käfern, Psylliden und Schlupfwespen, 20% fällt auf die Cicaden, Raupen, Larven der Hautflügler, Psociden und Ameisen.

Die Randzone der Moore (ca 500 M) ist im Vergleich mit dem Zentralgebiete ca zweimal intensiver besiedelt. In der Mooschicht steigt die Anzahl der Oligochaeten bis zehnmal, die der Spinnen, Käfer und Fliegenmaden ca zweimal. In der Krautschicht vermehrt sich die Anzahl der Vertreter von Massenarten der Cicaden. Die Häufigkeit der Spinnen wächst in den Zentralteilen.

Saisonale Maxima der Besiedelungsdichte der Moos- und Waldschicht wurden im Juli und Juni ausgebildet, die der Krautschicht in der ersten Hälfte von August (bis zu 7314 Ex. Ex. pro Fang). Gut ausgeprägte Herbstmaxima zeigen die Populationen der Oligochaeten und Mollusken, Frühjahrs- und Herbstmaxima (V, X) diejenigen der Spinnen, Käfer, Mücken, Fliegenmaden und Blasenfüßler. Den Moorbedingungen am meisten angepasste Arten von Cicaden, Fliegen, Wanzen und Schlupfwespen zeigen ein ausgeprägtes spätsommerliches Häufigkeitsmaximum. Der ganzen Fauna ist eine charakteristische jährliche Dynamik der Anzahl eigen in deren Bereich sich die saisonalen Frühlings-, Sommer- und Herbstaspekte hervortretend begrenzen lassen.

Die Fauna der Niedermoore ist durch die geringe Anzahl der typischen Arten als historisch jung zu charakterisieren. Die meisten mooreigenen Arten besiedeln nämlich die Mooschicht. Im Vergleich mit den Biozö-

nosen der Mineralböden prägt sich die Einwirkung der extremen Lebensbedingungen in scharfer Begrenzung der Arten- und Individuenzahlen der meisten Gruppen aus.

Die Entwässerung der Niedermoore bedingt starke Veränderungen in der Zusammensetzung der Fauna. Die Besiedelungsdichte der Moosschicht erhöht sich fünfmal, hauptsächlich hinsichtlich der Oligochaeten, Käfer, Milben, Tausendfüßler und Fliegenmaden, diejenige der Krautschicht ca 2.5 mal (hauptsächlich Fliegen). Die Anzahl der Spinnen fällt beträchtlich. Die Steigerung der Besiedelungsdichte wird durch das Eindringen der Arten von Mineralböden bedingt. Die Anzahl der Moorarten vermindert sich bis zum völligen Schwinden derselben beim Anlegen der landwirtschaftlichen Kulturen auf den entwässerten Gebieten.

Institut der Zoologie und Botanik
der Akademie der Wissenschaften
der Estnischen SSR,
Tartu.
