

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ ПОЙМЕННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ р.САМАРА

Розглядаються закономірності зміни різних аспектів екологічної різноманітності педобіонтів у залежності від умов мешкання тварин у ґрунті. Встановлено закономірності зміни трофічної структури мезофауни і розмаїтості в заплавних лісах степової зони України.

Среди почвенных животных представлены все основные трофические группы голозойных животных - фитофаги, сапрофаги, хищники и некрофаги. Важнейшая особенность экологии почвенных беспозвоночных состоит в том, что их пищевые отношения гораздо менее стабильны и менее облигатны, чем у обитателей верхних наземных ярусов биогеноценозов. Многие виды и группы почвенных животных характеризуются весьма сложными и непостоянными пищевыми отношениями. При классификации почвенных животных по типу питания чаще приходится иметь дело со смешанными и промежуточными вариантами, чем со строго определенными пищевыми связями. Мобильность трофических связей и потенциальная взаимосвязь компонентов могут рассматриваться как важнейший механизм работы многовидового функционального комплекса [10].

При выделении трофических групп почвенных беспозвоночных мы исходили из принципа оптимальности для решения вопроса зоологической диагностики почв. Характеристики животного населения, которые используются в диагностических целях должны удовлетворять некоторым условиям. Во-первых, применение этих характеристик должно быть теоретически обосновано. Во-вторых, эти характеристики должны быть достаточно просты и доступны в практике не только научного исследования, но и хозяйственной деятельности. Точность диагностики требует определенного уровня детализации признаков животного населения, а практичность требует обратного их укрупнения. Целью настоящей работы является показать, что предлагаемая система трофических групп почвенных животных достаточно полно и информативно может отражать некоторые почвенные свойства.

Трофические связи почвообитающих хищников выявить весьма сложно, что требует специализированных исследований [7, 8, 9]. Облигатные фитофаги имеют тесную связь с их пищевыми объектами, поэтому для зоодиагностики их ценность гораздо ниже, чем прочих групп беспозвоночных [3]. Особенности экологии в большей степени определяются их пищевыми объектами, а не свойствами почв. Исходя из этого, можно считать вышеуказанные группы достаточно однородными и не проводить дальнейшую детализацию в рамках решаемой задачи.

В комплексе сапрофильных беспозвоночных можно выделить несколько функциональных групп, играющих различную роль в детритных пищевых цепях - фитосапрофаги, микрофитофаги и детритофаги [9].

Сапрофильные беспозвоночные различаются также по результатам воздействия на растительные остатки в процессе их переработки, в соответствии с чем могут быть выделены группы карболиберантов и нитролиберантов [4, 5, 6]. Карболиберанты оказывают сильное воздействие на миграцию углерода в биогеоценозе, а нитролиберанты - на миграцию азота. Эти группы можно рассматривать как аналоги минерализаторов и гумификаторов [9].

Система трофических групп, которая использовалась нами для характеристики мезофауны почв Присамарья представлена в табл. 1.

Система включает хищников, некрофагов, облигатных фитофагов и сапротрофный блок. Сапротрофный блок состоит из двух групп: первичных разрушителей мертвых растительных остатков и вторичных разрушителей мертвых растительных остатков. Каждая группа включает подгруппы - нитролиберантов и карболиберантов. В группу карболиберантов входят животные с широким трофическим спектром. Карболиберанты-первичные разрушители подстилки соответствуют фито-сапрофагам по Б.Р.Стригановой [9]. Карболиберанты-вторичные разрушители мертвых растительных остатков близки по функциональной значимости к сапро-фитофагам. Обе эти подгруппы довольно близки и трофический спектр их зависит от гидротермических условий [2].

Таблица 1. Трофические группы мезофауны.

Трофические группы		Систематические группы
Хищники		Aranea, Lithobiomorpha, Geophilomorpha, Carabidae, Staphilinidae, Tabanidae, Dolichopodidae, Asilidae
Облигатные фитофаги		Curculionidae, Cerambycidae, Birrhidae
Некрофаги		Silphidae, Elateridae, Carabidae
Сапрофаги-первичные разрушители растительных остатков	Нитролиберанты	Lumbricidae
	Карболиберанты	Mollusca, Isopoda, Diplopoda, Scarabaeidae, Elateridae
Сапрофаги-вторичные разрушители растительных остатков	Нитролиберанты	Enchytreidae, Lumbricidae, Tipulidae, Bibionidae
	Карболиберанты	Scarabaeidae, Elateridae, Carabidae, Tenebrionidae, Alleculidae

В пойменно-лесных почвах в прирусловой части поймы р.Самары весьма велика биомасса хищников - 0,98-2,42 г/м². Динамика соотношения трофических групп в этом биогеоценозе очень не стабильна. Ярко выраженных доминантов определить трудно. Биомассы нитролиберантов и карболиберантов находятся примерно на одном уровне, а биомасса облигатных фитофагов по отношению к этим группам не велика (0,07-0,39 г/м²). Тенденция к фитофагии рассматривается как адаптация почвенных беспозвоночных к дефициту влаги [2]. В связи с тем, что значение недостатка влаги как лимитирующего фактора

уменьшается от степных ценозов к лесным, то и биомасса облигатных фитофагов меньше в лесу, чем в степи. Относительно высокий уровень карболиберантов в прирусловье свидетельствует о высокой интенсивности процессов минерализации растительных остатков в пойменно-лесных почвах. Гумусонакопление выражено не сильно, поэтому эти почвы относятся к малогумусным. Среди трофических групп животного населения прирусловой поймы важную роль имеют формы с не специализированным трофическим режимом и широким трофическим спектром, что следует рассматривать как адаптацию к нестабильности среды обитания. Прирусловая часть является довольно динамичным участком поймы. Здесь сильно выражены факторы поемности и аллювиальности, уровень грунтовых вод изменяется в широких пределах в течении сезона [1, 11]. Все эти особенности отражаются в специфике трофической структуры мезофауны пойменно-лесных почв прирусловья.

Эдафические условия в центральной пойме весьма благоприятны для педобионтов, что способствует увеличению биомассы различных трофических группировок. Так, биомасса хищников в лесо-луговых почвах центральной поймы выше ($2,89-7,11 \text{ г/м}^2$), чем в любом другом биоценозе Присамарья. Доминирующей трофической группой являются нитролиберанты ($13,73-87,27 \text{ г/м}^2$). Первичные разрушители подстилки. преобладают как среди нитролиберантов, так и среди карболиберантов. Очень незначительна биомасса облигатных фитофагов ($0,19-1,13 \text{ г/м}^2$). Доминирование нитролиберантов свидетельствует об активизации процессов гумусонакопления. Количество гумуса в лесо-луговых почвах центральной поймы находится в пределах 4-9%. Заторможенный круговорот веществ способствует росту биомассы первичных разрушителей подстилки [12].

В болотно-луговых пойменных лесных почвах притеррасья наблюдается специфичная структура трофических групп мезофауны. Практически отсутствуют облигатные фитофаги. Биомасса карболиберантов и нитролиберантов-вторичных разрушителей подстилки значительно уступает биомассе первичных разрушителей. Биомасса нитролиберантов в целом выше, чем карболиберантов. Таким образом, избыток влаги и связанные с этим анаэробные условия, имеющие место уже на небольшой глубине в почвах притеррасья приводят к затуханию процессов минерализации растительных остатков. Гумусонакопление весьма значительно и сопряжено с торфообразованием.

Основу комплекса почвенной мезофауны бересто-липовой дубравы составляют сапрофаги (49% по численности). Почти равные доли имеют фитофаги и хищники (25 и 24% соответственно). Некрофаги имеют весьма незначительный процент (не более 2%). В липовой дубраве со звездчаткой наблюдается значительный рост доли хищников (до 61%) за счет сапрофагов (28%) и фитофагов (9%). Процент некрофагов остается на прежнем уровне (2%). Такая трофическая структура не является нарушением правила трофической пирамиды Элтона, согласно которому численность более низких трофических уровней (консументов первого порядка) должна быть выше численности более высоких трофических уровней. Количественный учет мезофауны позволяет выявить численность почвенных животных только определенной размерной группы. Мелкие животные, которые выступают как трофические объекты хищников из

числа мезофауны не учитываются. Поэтому, такая структура животного населения свидетельствует о сдвиге в сторону более мелких размерных групп, или г-стратегов.

Такая тенденция свидетельствует о ужесточении условий обитания животных, так как в нестабильных условиях предпочтение получают формы с коротким жизненным циклом и, соответственно, с малыми размерами.

Высокий процент хищных форм (35%) в липовой дубраве с ежей в прирусловой пойме также свидетельствует об экстремальности условий в этом биотопе.

В центральной пойме во всех биогеоценозах доля сапрофагов больше 50%. В бересто-чернокленовом дубняке доля хищников максимальна из всех биогеоценозов в центральной пойме (37%). Данный биогеоценоз относится к трофотопу E, где имеет место засоление почвы. Поэтому в условиях избыточной минерализации почвенного раствора наблюдается явление физиологической сухости [1]. Это явление оказывает влияние как на растения, так и на почвенных животных. Более благоприятные условия оказываются для подстилочных форм, среди которых важное место занимают хищные герпетобионты (пауки, жуужелицы, стафилиниды, косянки и т.д.). Кроме того, в сравнении с почвой подстилочный ярус является более динамичным местообитанием. Как следствие, в трофической структуре наблюдается увеличение доли хищных форм.

Для болотно-луговых лесных почв в притеррасье характерно животное

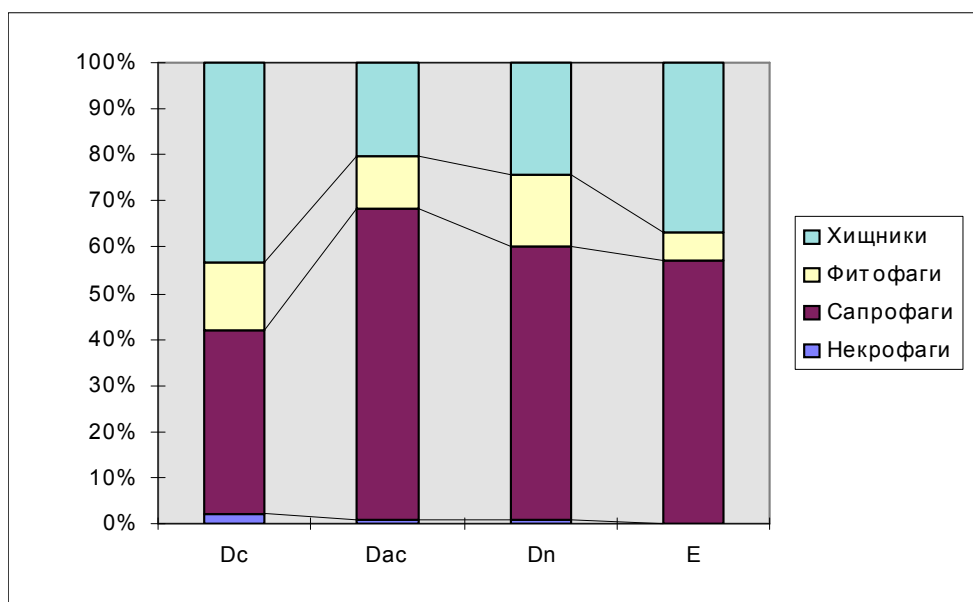


Рисунок 1. Трофическая структура почвенной мезофауны пойменных почв в зависимости от трофности биогеоценоза.

население с преобладанием сапрофагов. В более влажном биотопе - ольс с болотным крупнотравьем происходит снижение доли фитофагов. Это связано с тем, что большей частью фитофаги - это собственно почвенные формы, а в условиях избыточного увлажнения такие формы сильно элиминируются.

Был проведен анализ структуры животного населения пойменных почв в зависимости важнейших типологических характеристик лесного биогеоценоза - трофности и влажности. Результаты приведены на рис. 1 и 2.

Максимальное участие сапрофагов в комплексе почвенных беспозвоночных наблюдается в наиболее продуктивных лесных экосистемах, что соответствует трофотопу D_{ac} . Как при увеличении трофности, так и при ее уменьшении происходит снижение доли сапрофагов.

Участие фитофагов в комплексе почвенных беспозвоночных тесным образом зависит от минерализованности почвенного раствора. По мере нарастания количества солей в почвенном растворе доля фитофагов уменьшается.

Некофаги в целом не являются группой, которая может быть точно количественно учтена методом, который применялся в данной работе. Это связано с особенностями экологии и пространственного размещения животных, относящихся к данной группе, что весьма сильно отличает от других представителей мезофауны. Поэтому полученные данные следует рассматривать как приближительную оценку обилия некофагов. Тенденция изменения обилия некофагов такова, что их представительство в комплексе уменьшается в ряду трофотопов $D_c \rightarrow D_{ac} \rightarrow D_n \rightarrow E$.

Если относительное обилие хищников рассматривать как показатель неустойчивости условий обитания, то по этому критерию трофотопы распределены следующим образом. Наибольшей стабильностью условий обитания и оптимальностью трофической структуры животного населения почв характеризуется трофотоп D_{ac} . Трофотоп D_n весьма близок по структуре к предыдущему. Повышенная минерализованность почвенного раствора (трофотоп E) пониженная (трофотоп D_c) приводят к росту обилия хищников.

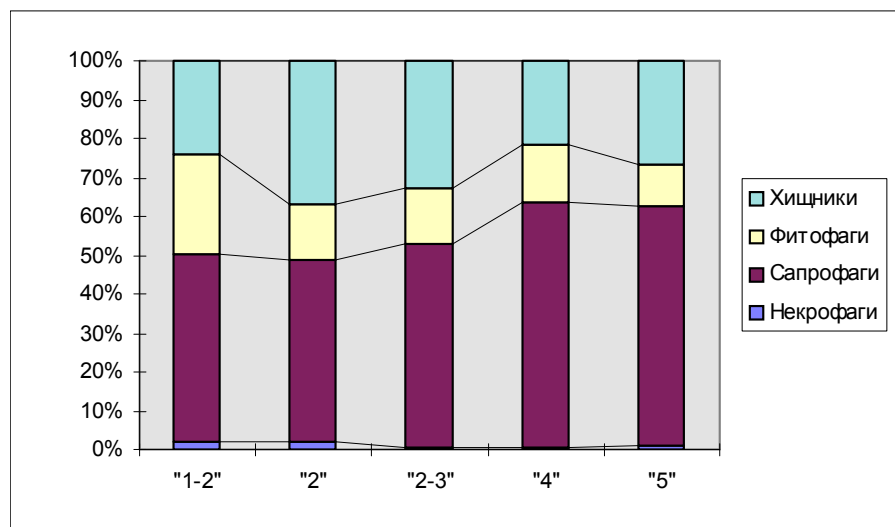


Рисунок 2. Трофическая структура почвенной мезофауны пойменных почв в зависимости от влажности биогеоценоза. Цифрами указаны уровни увлажнения почвы (гигротопы).

Условия увлажнения почвы являются одним из важнейших лимитирующих факторов, который определяет формирование мезофауны в условиях степной зоны. Поэтому изменение трофической структуры почвенной мезофауны в различных гигротопах достаточно легко интерпретируется.

Основная тенденция изменения - это рост обилия сапрофагов с увеличением влажности почвы и уменьшение обилия фитофагов.

В процессе изучения почвенной мезофауны в пойменных биогеоценозах р. Самара удалось выявить 128 видов почвообитающих беспозвоночных. Наибольшее количество видов отмечено для прирусловой поймы - 97 видов, несколько меньше видов обнаружено в центральной - 71. В притеррасье список видов составляет 69 наименований.

Количество видов в сообществе не дает полного представления о разнообразии комплекса, так как не учитывает соотношения численностей животных. Оба эти параметра являются определяющими при вычислении энтропийного индекса Шеннона. Этот показатель разнообразия зависит от числа элементов в выборке (в данном случае от числа видов) и от соотношения их численностей. Если численности элементов равны, то индекс принимает максимальное значение. Биологический смысл последнего свойства весьма условен, так как в реальных экосистемах равенства численностей всех видов не существует. Однако, для целей сравнения различных комплексов индекс Шеннона является достаточно удобным инструментом.

Таблица 2 Изменение разнообразия комплексов почвенной мезофауны (индекс Шеннона) в зависимости от типологических характеристик лесного биогеоценоза

Гигротоп	Трофотоп			
	Dc	Dac	Dn	E
"1-2"	3,72			
"2"	5,28	5,03		
"2-3"	2,45	4,23		3,77
"4"			4,98	
"5"			4,01	

В таблице 3 представлены значения индекса Шеннона в различных типах пойменных лесов. Из таблицы следует, что наибольшим разнообразием характеризуются мезофильные свежие гигротопы. При увеличении или уменьшении влажности почвы происходит снижение разнообразия почвенных беспозвоночных. Наименьшие показатели разнообразия наблюдаются в биогеоценозах с физической (D_c 1-2) и физиологической (E 2-3) сухостью - 3,72 и 3,77 соответственно. Оба эти фактора являются экстремальными и приводят к снижению разнообразия комплексов почвенных беспозвоночных.

В выщелоченных почвах (D_c) наблюдается максимальное разнообразие, однако стабильным его признать нельзя. Уже в ксеромезофильных и мезогигрофильных условиях при указанной трофности эдафотопов наблюдается резкое снижение разнообразия.

ВЫВОДЫ

1) Максимальное участие сапрофагов в комплексе почвенных беспозвоночных наблюдается в наиболее продуктивных лесных экосистемах, что соот-

ветствует трофотопу D_{ac} . Как при увеличении трофности, так и при ее уменьшении происходит снижение доли сапрофагов.

2) Участие фитофагов в комплексе почвенных беспозвоночных тесным образом зависит от минерализованности почвенного раствора. По мере нарастания количества солей в почвенном растворе доля фитофагов уменьшается.

3) Основная тенденция изменения трофической структуры почвенных беспозвоночных в градиенте влажности - это рост обилия сапрофагов с увеличением влажности почвы и уменьшение обилия фитофагов.

4) Наибольшим разнообразием характеризуются мезофильные свежие гигротопы. При увеличении или уменьшении влажности почвы происходит снижение разнообразия почвенных беспозвоночных.

Библиографические ссылки и примечания

1. Бельгард А.Л. Степное лесоведение. М. 1971.
2. Гиляров М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М. 1970. 275 с.
3. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв, М. 1965. 276 с.
4. Козловская Л.С. Почвенные беспозвоночные как фактор формирования почвенного биогеоценоза // Проблемы почвенной зоологии. Киев. 1981. С. 101.
5. Козловская Л.С. Взаимоотношения почвенных беспозвоночных и микрофлоры в лесоболотных биогеоценозах. // Бот. журн. 1967. №2. С. 25 - 34.
6. Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л. 1976. 211 с.
7. Сергеева Т.К. Методы и современное состояние изучения трофических связей хищных почвенных беспозвоночных: серологический анализ питания // Зоол. журн. 1982. Т. 62. Вып. 2. С. 109-119.
8. Сергеева Т.К., Грюнталь С.Ю. Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 4. С. 548-557.
9. Сергеева Т.К., Грюнталь С.Ю. Связи жужелиц рода *Pterostichus* с кормовыми ресурсами // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 3. С. 42-54.
10. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М. 1980. 243 с.
11. Стриганова Б.Р., Чернов Ю.И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М. 1980. С. 269-288.
12. Травлев А.П. Взаимоотношения растительности с почвами в лесных биогеоценозах степной зоны Украины // Лесоведение. 1976. №6. С. 21 - 26.
13. Цветкова Н.Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах Степной Украины. Днепропетровск. 1992. 236 с.