

ГИГРОМОРФЫ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ И ИХ ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ УСТАНОВЛЕНИЯ ГИГРОТОПОВ

Днепропетровский национальный университет; 49050, г. Днепропетровск, ул. Научная, 13, корп. 17. e-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

Жуков А. В. Гигроморфы почвенных животных и их диагностическое значение для установления гигротопов. – В работе обсуждается процедура характеристики почвенных животных с точки зрения предпочтения ими условий влажности почвы. Эта процедура позволяет выделить экологические группы почвенной мезофауны – гигроморфы. Показано, что спектры гигроморф являются эффективным диагностическим признаком позволяющим выделять гигротопы биогеоценозов.

Ключевые слова: почвенная фауна, экологические группы, гигроморфы, гигротоп.

Водный почвенный режим является важнейшим экологическим фактором, определяющим особенности жизнедеятельности почвенных организмов и свойства сообществ почвенных животных. Почвенные животные имеют ряд специфических приспособлений к особенностям водного режима почвы. Эти особенности почвенных животных имеют промежуточное положение между адаптациями водных и наземных животных, что показано в работах М. С. Гилярова (1949). С точки зрения стациального распределения животных можно отнести к определенным экологическим группам – гигроморфам. Гигроморфы почвенных животных выделяются по признаку тесной связи в пространственном распределении с определенными гигротопами. Гигротоп является категорией, которая участвует в выделении типов наземных биогеоценозов и наиболее часто применяется в типологии лесной растительности.

Александр Люцианович Бельгард (1971) указывает, что основу предложенной им типологической схемы положен тип леса, представляющий собой единство трофо- и гигротопа и связанный с фактором поемности. Далее следует определение: «Тип леса – понятие довольно широкого объема, охватывающее все участки растительности, объединенные экологической общностью эдафотопа, и характеризующееся общим набором сходных трофо- и гигроморф. Следовательно, в один и тот же тип леса можно включить коренные и производные ценозы, формирующиеся на местообитаниях более или менее равноценных с экологической точки зрения. Это равноценность в первую очередь определяется условиями увлажнения и почвенного плодородия. ... тип леса определяется принадлежностью к тому или иному трофо- и гигротопу; кроме того, учитывается еще поемность данного местообитания».

При выделении гигротопов и трофотопов прежде всего опираются на фитоиндикационную информацию: «В определении свойств экотопа ведущее место принадлежит растительности, наиболее полно отражающей всю многогранность жизненной обстановки. ... Сравнивая индикаторную значимость древесных и травянистых растений на основе многочисленных экологических анализов, можно сделать такие выводы, что травы, мхи и лишайники в первую очередь реагируют на изменение условий увлажнения; определенное сочетание древесных организмов чаще всего определяет качество того или иного трофотопа» (Бельгард, 1971).

Гигротоп как она из характеристик эдафотопа может быть установлена с помощью фитоиндикации. Виды почвенных животных предпочитают сообщества в пределах одного гигротопа и избегают сообщества в пределах другого гигротопа. Совокупность адаптаций, которыми обладают виды, предпочитающие один гигротоп, могут быть совершенно различными. Эти адаптации могут быть морфологическими, экологическими,

биохимическими, физиологическими и т.д. (Гиляров, 1949; 1970). Но, подобно тому, как растения группируются в экологические группы по признаку предпочтения определенного гигротопа – гигроморфы, среди животных также могут выделяться гигроморфы. Гигроморфу следует рассматривать как синэкологическую категорию в противоположность такой аутэкологической категории, как морфо-экологический тип адаптаций к условиям увлажнения. Поэтому для установления принадлежности вида почвенных животных к конкретной гигроморфе необходимо учитывать два аспекта: аутэкологический – распределение вида вдоль ординаты увлажнения и синэкологический – относительное участие вида в сообществе в пределах определенного гигротопа. На основе этих принципов нами предложен следующий алгоритм определения принадлежности видов почвенных животных к конкретным гигроморфам. Этот алгоритм может быть применен к другим группам живых организмов. Естественно, что полученные результаты экологической классификации справедливы для сообществ в пределах исследованного региона.

По результатам почвенно-зоологических исследований зональных, аazonальных и интразональных сообществ в пределах степной зоны в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей нами установлено распределение 471 вида почвенных животных в сообществах, которые относятся к различным грациям увлажнения.

Характеристика граций увлажнения приведена по А. Л. Бельгарду, 1971.

Сухие (ксерофильные 0-1) местообитания к которым относятся вершины песчаных дюнных всхолмлений, смытые почвы так называемых лбов в балках и плакорные дренированные эдафотопы черноземной степи. Так как грунтовые воды здесь находятся очень глубоко, то единственным источником влаги являются атмосферные осадки, которые лишь на короткий промежуток времени способны смочить верхние, обычно пересыхающие горизонты почвы. Из древесных растений, входящих в качестве эдификаторов ценозов и обитающих на подобных гигротопах, можно указать на такой факультативный ксерофит, как сосна (на песках). Кустарники представлены более разнообразно и слагаются из таких степных видов, как кустарниковая дереза, городчатая и зверобоелистная таволга, степной миндаль, раkitники (разные виды), шиповники (разные виды) и т. д. В травянистом покрове – лишайники и настоящие ксерофильные элементы травянистой степной флоры, как например ковыли, типчаки, келерия, чебрецы и т. д.; на меловых и известковых обнажениях в аналогичных гигротопах имеется в наличии ясно выраженное ядро ксерофитов-кальциефилов (эфедра двухколосковая, гвоздика карбонатная, рута пахучая и т. д.).

Суховатые (мезоксерофильные 1) местообитания отличаются от предыдущей категории гигротопов несколько меньшей сухостью, что дает возможность поселяться здесь, помимо эуксерофитов, мезоксерофитам, а также ксеромезо- и даже мезофитам. В древостое, кроме сосны, наблюдается присутствие дуба, береста и даже ясеня. Среди кустарников в соответствующих условиях произрастают шелюга, терн, степная вишня, крушина слабительная, боярышники, барбарис и др. В травянистом покрове мы встречаем так называемое суховатое степное разнотравье, слагающееся из большого числа ксерофильных видов, куда вкраплены такие мезоксерофиты, как тимофеевка степная.

Свежеватые (ксеромезофильные 1-2) местообитания находятся в лучших условиях увлажнения, чем предыдущие гигротопы. В засушливые годы, в условиях степного климата, довольно заметно чувствуется недостаток влаги. На ксеромезофильных гигротопах в составе древесно-кустарниковых ценозов наблюдается значительное количество видов. Кроме сосны, здесь можно встретить большинство лиственных пород, входящих в состав степных лесов. В травянистом ярусе преобладают ксеромезофиты – вейник наземный, кирказон, ежа сборная, осока опушенная, буквица лекарственная, а среди кустарниковых ценозов ксеромезофильного типа наблюдается наличие степного разнотравья, слагающегося из ксеромезофитов с примесью мезофитов, мезоксерофитов и редко ксерофитов.

Свежие (мезофильные 2) местообитания, в которых увлажнение приближается к оптимальному. Дефицит влаги ощущается в исключительно засушливые годы. Древесно-кустарниковый ярус слагается из тех же видов, что и типы предыдущего гигротопа. Для

травянистого покрова характерно преобладание мезофитов: костер безостый, будра плющелистная, звездчатка лесная, орляк, мятлик лесной. Сюда нередко вторгаются в соответствующих эдафотопх представители гигромезофильного дубравного широколиственного (копытень, медуница неясная, ландыш и т. д.); среди кустарниковых ценозов формируется мезофильное (свежее) лугово-степное разнотравье (зверобой пронзеннолистный, перловник высокий, лапчатка прямая, костер безостый, хатьма, гранатник сибирский и т. д.). Мезофильный моховой покров встречается в борах, где он представлен такими зелеными мхами, как *Dicranum*, *Pleurozium* и т. д.

Влажноватые (гигромезофильные 2-3) местообитания, характеризуются наиболее благоприятными условиями увлажнения на протяжении всего сезона вегетации. Такие гигротопы в пределах данного ряда гигрогенного замещения дают древесной максимальной продуктивности. Гигромезофильные гигротопы способствуют формированию лесов, включающих древесно-кустарниковые виды, свойственные гигротопу 2. Степные кустарниковые ценозы (F) в подобных позициях почти не встречаются. Травянистый покров слагается из преобладающего ядра гигромезофитов: осоки ранней, ландыша, а для дубрав (D) следует отметить синузию так называемого «дубравного широколиственного», слагающегося из гигромезофильных лесных видов: купены многоцветковой, медуницы неясной, фиалки удивительной, копытня, колокольчика крапиволистного и др.

Влажные (мезогигрофильные 3) местообитания по режиму увлажнения напоминают предыдущий гигротоп. Правда, в дождливые годы и в годы с сильным половодьем (для пойменных лесов) наблюдаются признаки перенасыщения влагой. Древесной в основном слагаются из пород, которыми характеризуются ценозы влажноватых местообитаний. В продолжительнопойменных лесах важно отметить появление вербы, тополя белого и серолоза. В борах часто встречается береза пушистая и осина. В кустарниково-травянистом покрове преобладают такие мезогигрофиты, как ежевика, молиния, сныть, чистец лесной и др.

Сырые (гигрофильные 4) местообитания принадлежат к гигротопам с избыточным увлажнением. В древесном и кустарниковом ярусах особого распространения достигают гигрофильные виды: верба белая, ольха черная, лозы, достигающие лучших бонитетов. Такие породы, как вяз, сосна, береза, в этих условиях отличаются снижением бонитета. Для травянистого яруса характерно наличие гигрофитов – так называемого сырого крупнотравья, нередко также именуемого плавневым разнотравьем. В состав такой синузии могут входить следующие виды: окопник лекарственный, чистец болотный, вербейник обыкновенный, вероника длиннолистная, молочай болотный, зюзники, алтейный корень и др. В борах характерно господство вейника ланцетолистного.

Гигротоп 5 характеризует мокрые (ультрагигрофильные) местообитания, где наблюдаются признаки заболачивания. В таких, сравнительно жестких, условиях жизни из древесных пород остаются гигрофиты – верба, ольха черная, лозы, причем и они нередко испытывают признаки угнетения. Сосна на торфяных болотах уступает свои позиции березе; при этом последняя под влиянием избыточного увлажнения значительно снижает свой бонитет. В травянистом ярусе – так называемое болотное разнотравье, в состав которого входят ультрагигрофиты: тростник, осока изящная, частухи, омежник, сусак, сфагновые мхи и другие.

Если число встреч некоторого вида почвенных беспозвоночных в пределах определенного гигротопа разделить на общее число встреч почвенных животных в пределах этого гигротопа, то мы частоту встречаемости вида (табл. 1). Для получения меры предпочтения видом определенного гигротопа необходимо каждую ячейку в строке разделить на сумму всех ячеек по строке. Каждому уровню увлажнения можно присвоить весовой коэффициент: $K_s - 1$, $M_s K_s - 2$, ..., $U H_g - 8$. Далее необходимо найти произведение меры предпочтения видом биотопа на весовой коэффициент соответствующей колонки, а результаты по каждой строке – сложить. Таким образом можно получить меру гигрофильности вида (МГ). Мера гигрофильности может изменяться от 1 до 8, указывая на положение оптимума вида в градиенте условий влажности. Малые значения меры

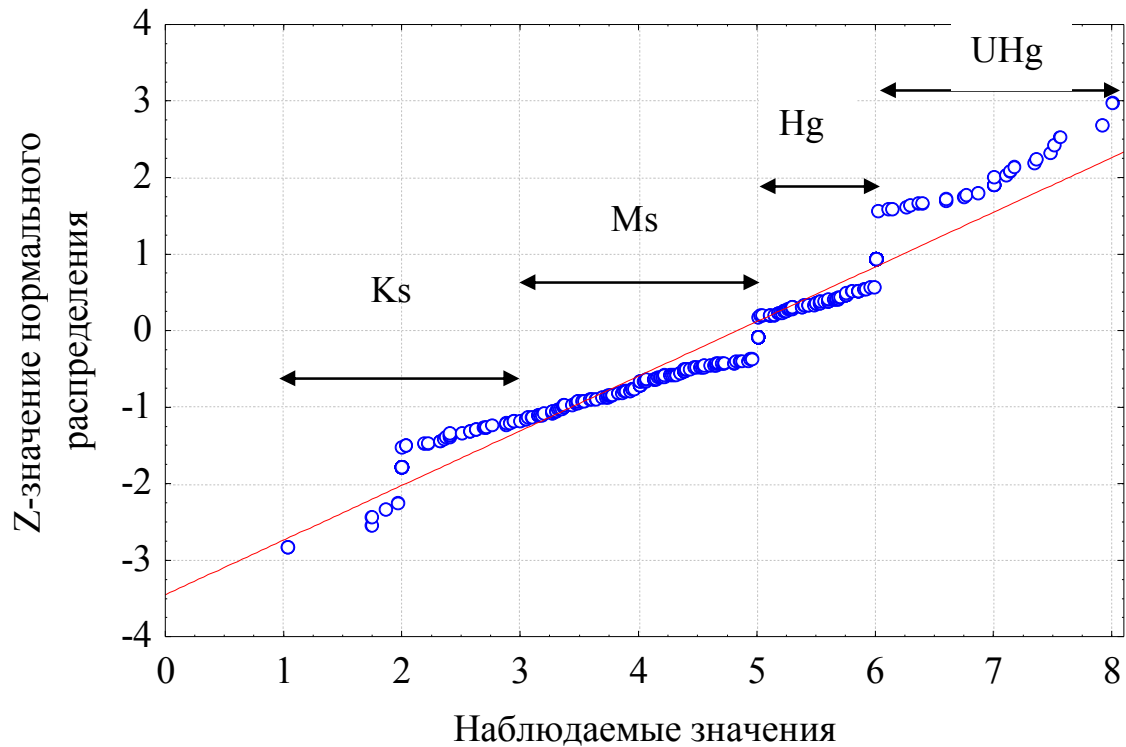
гигрофильности указывают на тяготение вида к ксерофильным стациям, а большие – к гигрофильным. Так, например, личинки шелкоуна *Agropygnus murinus* имеют меру гигрофильности 1,9, что свидетельствует о приуроченности вида к ксерофильным стациям (табл. 1). Действительно, этот вид встречается в степных сообществах, является фитофагом, что рассматривается как адаптация к дефициту влажности. Другой вид шелкоунов *Melanotus brunripes* (МГ=3,2) чаще встречается под пологом леса в более влажных стациях. Среди дождевых червей *Allolobophora c. caliginosa* и *Allolobophora r. rosea* первый является более влаголюбивым (МГ=5,5). Этот вид предпочитает луговые сообщества, в то время как дождевой червь *Allolobophora r. rosea* (МГ=3,3) часто может быть встречен в степных сообществах. Дождевой червь *Eiseniella t. tetraedra* (МГ=7,4) является амфибионтом и может обитать в сильно увлажненных почвах и переносить долгое время существование в водной среде.

Табл. 1.

Частота встречаемости видов почвенных животных в различных градациях увлажнения экотопов степного Приднепровья (фрагмент таблицы, которая включает 471 строку).

| № | Вид почвенных животных | Ks | MsKs | KsMs | Ms | HgMs | MsHg | Hg | UHg | МГ |
|-----|-------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| 34 | <i>Agropygnus murinus</i> | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 1,9 |
| | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | |
| 37 | <i>Allolobophora c. caliginosa</i> | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,02 | 0,02 | 0,01 | 0,03 | 0,02 | 5,5 |
| 38 | <i>Allolobophora r. rosea</i> | 0,07 | 0,03 | 0,03 | 0,03 | 0,02 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 3,2 |
| | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | |
| 78 | <i>Arctogeophilus macrocephalus</i> | 0,00 | 0,01 | 0,02 | 0,02 | 0,02 | 0,01 | 0,03 | 0,03 | 5,3 |
| | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | |
| 211 | <i>Eiseniella t. tetraedra</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,03 | 7,4 |
| | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | |
| 293 | <i>Megaphyllum kievense</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,02 | 0,01 | 0,00 | 0,02 | 0,02 | 5,8 |
| 294 | <i>Megaphyllum rossicum</i> | 0,00 | 0,03 | 0,02 | 0,02 | 0,01 | 0,01 | 0,02 | 0,01 | 4,4 |
| 295 | <i>Megaphyllum sjaelandicum</i> | 0,00 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,02 | 5,2 |
| 296 | <i>Melanotus brunripes</i> | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 3,2 |
| 297 | <i>Melolontha melolontha</i> L. | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 2 |
| | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | |
| | Всего | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | |

На основании приуроченности почвенных животных к градациям увлажнения эдафотоп – гигротопу – могут быть установлены гигроморфы почвенных животных. Гигроморфа – это совокупность живых организмов, предпочитающих определенный режим увлажнения. Если речь идет о почвенных животных, то это режим увлажнения почвенного покрова. Гигротоп является основой при установлении гигроморф, но по своей природе гигротоп является категорией, которая в первую очередь применяется для типологии лесных биогеоценозов. Механический перенос типологических единиц растительного покрова на процесс выделения экологических групп почвенных (и, впрочем, других групп) животных не является правомочным. Гигроморфы почвенных животных являются синэкологическими единицами, которые отражают особенности организации именно сообществ почвенных животных. Только исходя из этого принципа можно ожидать от такого методического подхода дополнительной информации об особенности организации комплексов почвенных животных и индикационной и диагностической ценности полученных синэкологических единиц. Гигроморфа как экологическая группа должна обладать свойством однородности и относительной дискретности. Предложенная мера гигрофильности позволяет ранжировать



виды

Рис. 1. Ранжированные значения меры гигрофильности почвенных беспозвоночных и их z-трансформированные значения, а также разбиение на гигроморфы.

почвенных животных в градиенте условий влажности от тех видов, которые предпочитают более ксерофильные условия до тех, которые предпочитают наиболее гигрофильные условия. Для выделения дискретных и однородных группировок животных может быть применена следующая процедура. Численные данные о мере гигрофильности почвенных животных могут быть преобразованы в виде z-значений. Для вычисления z-значения необходимо ранжировать отклонения изучаемой величины от среднего в порядке возрастания. После этого z-значение рассчитывается:

$$z_j = \Phi^{-1}[(3 * j - 1)/(3 * N + 1)],$$

где Φ^{-1} – обратная кумулятивная функция нормального распределения, j – ранг, N – число элементов в выборке.

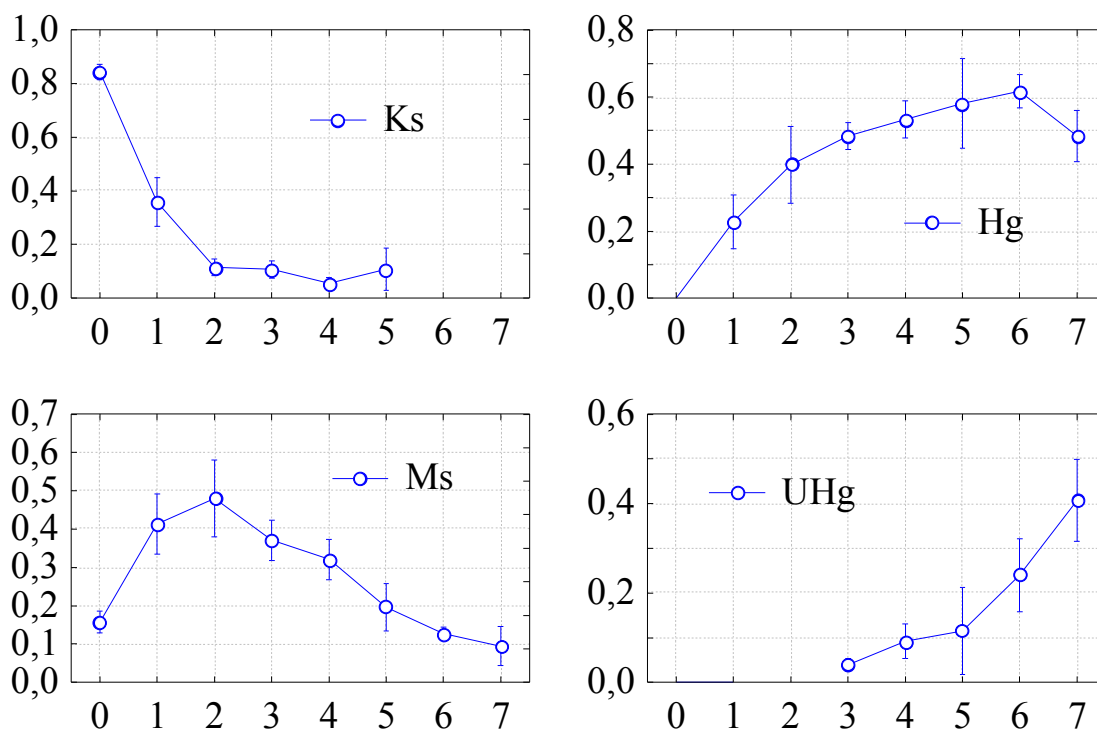


Рис. 2. Долевое участие гигроморф в комплексе почвенных беспозвоночных (среднее и доверительный интервал 95%) в градиенте условий влажности. По оси абсцисс гигротопы: 0 – ксерофильные; 1 – мезоксерофильные; 2 – ксеромезофильные; 3 – мезофильные; 4 – гигромезофильные; 5 – мезогигрофильные; 6 – гигрофильные; 7 – ультрагигрофильные. По оси ординат – долевое участие.

Наблюдаемые значения необходимо разместить как ординаты точек, а z-значения – как абсциссы. Если распределение случайной величины подвержено нормальному закону, то все точки на рисунке должны ложиться на прямую линию. Нормальное распределение возникает тогда, когда на случайную величину не оказывает действие какая-либо сила, либо действующих сил много и среди них нет ведущей. На рис. 1 мы видим, что линия состоит из трех изолированных отрезков, каждый из которых близок к прямой линии. Это дает нам основание предполагать, что в отношении условий влажности изученные виды почвенных животных могут быть отнесены к трем дискретным и однородным группам. Первая группа охватывает диапазон значений меры гигрофильности от 1 до 5, вторая – от 5 до 6, третья – от 6 до 8. Очевидно, что диапазон покрытия первой группой очень широк, он занимает пять градаций влажности эдафотопы. Кроме того, в эту группу входит существенное число видов – 169. Поэтому помимо критериев однородности и дискретности для выделения гигроморф следует ввести критерий соразмерности. На основании этого критерия первая группа может быть разбита на две подгруппы – от 1 до 3 и от 3 до 5. Виды почвенных животных, которые характеризуются мерой гигрофильности от 1 до 3 могут быть отнесены к гигроморфе ксерофилов. К группе ксерофилов относится 57 видов (12,1%) из числа изученных в данном исследовании. Почвенные животные с мерой гигрофильности от 3 до 5 могут быть отнесены к группе мезофилов – их 112 видов (23,7%). Гигрофилы имеют меру гигрофильности в пределах от 5 до 6. Таких видов обнаружено 170 видов (36%). Если мера гигрофильности вида находится в интервале от 6 до 8 то такой вид является амфибионтом – ультрагигрофилом. К числу этой гигроморфы относятся 133 вида (28,2%).

По закону минимума-максимума экстремальными условиями влажности являются условия сухости или избыточного увлажнения. Поэтому именно среди гигроморфы ксерофилов, с одной стороны, и среди гигроморфы ультрагигрофилов, с другой, следует

ожидать представителей, обладающих выраженными адаптациями к специфическим условиям влажности.

Таблица 2

Гигроморфы почвенных животных

| Ks | Ms | Hg | UHg |
|--|--|---|--|
| Crustacea, Isopoda | | | |
| | Armadillidium vulgare | Trachelipus rathkii C.L. Koch | Protracheoniscus topcziewi Bor. |
| Oligohaeta, Lumbricidae | | | |
| | Dendrobaena veneta (Rosa, 1896), Dendrobaena auriculatus (Rosa, 1897), Helodrilus antipae tuberculatus (Cernosvitov, 1935), Dendrobaena schmidtii tellermanica Perel, Eisenia fetida (Savigny, 1826), Eisenia nordenskioldi nordenskioldi (Eisen, 1879), Allolobophora rosea rosea (Savigny, 1826) | Eisenia intermedia (Michaelsen, 1901), Lumbricus terrestris Linnaeus, 1758, Eisenia uralensis Malevič, 1950, Perelia tuberosa (Svetlov, 1924), Lumbricidae sp. sp., Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874), Octolasion lacteum (Oerley, 1885), Allolobophora caliginosa caliginosa (Savigny, 1826), Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884), Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826). | Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843, Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny, 1826). |
| Myriapoda (Diplopoda, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha) | | | |
| Hessebius multicalcaratus Folk., Cryptops (C.) hortensis hortensis, Pachimerium ferrugineum C.L. Koch. | Monotarsobius crassipes L.K., Schendyla nemorensis (C.L. Koch, 1837), Lithobius forficatus L., Escarius retusidens Att., Rossiulus kessleri (Lohmander, 1927), Megaphyllum rossicum (Timotheew, 1897), Monotarsobius curtipes C.K. | Schizotaenia ornata Folk., Brachyiulus jawlowskii (Lohmander, 1928), Megaphyllum kievense (Lohmander, 1928), Megaphyllum sjaelandicum (Meinert, 1868), Monotarsobius aeruginosus L.K., Schizothuranius dmitriewi (Timotheew, 1897), Geophilus proximus C.L. Koch, Arctogeophilus macrocephalus Folkmanova, Dobroruka, 1960. | Lithobius lucifugus L.K., Lithobius mutabilis L.K. |

| Ks | Ms | Hg | UHg |
|--|---|---|---|
| Mollusca | | | |
| Chondrula tridens (Mull.), Cochlicopa lubrica (Mull.) | Cepaea hortensis (Mull.), Cochlodina laminata (Mont.), Merdigera obscura (Mull.), Euomphalia strigella (Drap.) | Aegopinella nitens (Gm.), Discus ruderatus (Fer.), Zonitoides nitidus (Mull), Mollusca sp. sp., | Coretus corneus (L.), Euconulus fufvus (Mull.), Succinea pfeifferi Rssm., Vallonia pulchella (Mull.), Limax sp., Pseudotruchia rubiginosa (A. Schm.), Nesovitrea petronella (L. Pfr), Vitrina pellucida (Mull.), Succinea oblonga (Drap.). |
| Insecta | | | |
| Alleculidae | | | |
| Gonodera sp., Isomira sp., Omophlus sp., | | | Prionychus melanarius Germ. |
| Diptera | | | |
| Petauristidae sp. sp., Scatopsidae sp. sp., Diptera sp. sp., Asilidae sp. sp., | Empididae sp. sp., Dolichopodidae sp. sp., Rhagionidae sp. sp., Tabanidae sp. sp., Therevidae Stratiomyidae sp. sp., | Muscidae sp. sp., Bibionidae sp. sp., Limoniidae sp. sp., | Tipulidae sp. sp., |
| Elateridae | | | |
| Athous hirtus (Hbst.), Lacon punctatus (Hbst.), Selatosomus latus F., Agriotes brevis Cand., Agriotes gurgistanus Fald., Agriotes sputator L., Melanotus brunnipes Germ., Elateridae sp. sp., Agrypnus murinus, Cardiophorus rufipes Goeze., Prosternon tesselatum L. | Cardiophorus cinereus (Hbst.), Ectinus aterrimus (L.), Aeloides bicarinatus (Reitt.), Agriotes obscurus (L.), Ampedus sinuatus Germ., Cidnopus minutus L., Cidnopus parvus Panz., Adrastus limbatus F., Selatosomus cruciatus (L.), Anostrius globicollis (Germ.), Selatosomus nigricornis Panz., Athous haemorrhoidalis F. | Agriotes lineatus L., Aeloides rossii (Germ.), Lacon querceus (Hbst.), Athous vittatus, Limonius parvulus Panz., Selatosomus melancholicus, Athous niger L., Ampedus balteatus (L.), Athous subfuscus Mull, Selatosomus aenus L. | Idolus picipenis, Dalopius marginalis, |

| Ks | Ms | Hg | UHg |
|---|--|--------------|------------|
| Scarabaeidae | | | |
| Lethrus apterus Laxm., Miltotrogus aequinoctialis Hrbst., Melolontha melolontha L. | Amphimalon assimilis Hrbst., Cetonia aurata L., Anoxia segetum, Polyphylla fullo L., Anomala dubia Scop., Onthophagus sp., Scarabaeidae sp. sp., Geotrupes stercorarius L., Amphimalon solstitialis Hrbst., Serica brunnea L., Miltotrogus vernus Germ., Rhizotrogus aestivus Ol., | | |
| Tenebrionidae | | | |
| Alphitophagus bifasciatus Say, Crypticus quisquilius L., Oodescelis polita Sturm, Tentyria nomas Pall., Uloma culinaris L., Helops coeruleus L., Tenebrionidae sp. sp., Asida lutosa Sol., Cylindronotus brevicollis Kust., | Blaps galophila Fisch. | Halictus sp. | |

Изменение условий влажности почвы приводит к изменению экологической структуры сообщества почвенных животных. Прослеживается отчетливая динамика трофической (рис. 4) и топической структур (рис. 5) комплексов почвенной мезофауны в градиенте условий влажности.

Соотношение гигроморф почвенных животных можно использовать для индикации условий влажности почвы и диагностики гигротопов. Диагностика гигротопов на практике может осуществляться с помощью дихотомического ключа, подобно тому, как это делается для видовой диагностики при определении видов животных и растений. Дихотомический ключ представляет собой набор вербальных правил, с помощью которых можно идентифицировать интересующий объект и отличить от других подобных объектов.

Для получения диагностического ключа был проведен статистический анализ с применением процедуры классификационных деревьев (Жуков, Пилипенко, 2001). Результатом анализа стало классификационное дерево диагностики гигротопов лесных биогеоценозов степного Приднепровья по гигроморфам почвенных животных (рис. 3). Классификационное дерево содержит правила разбиения объекта на два новых подчиненных объектов. Так как от каждого узла дерева возникают две ветви, указывающих на новые объекты, дерево является дихотомическим.

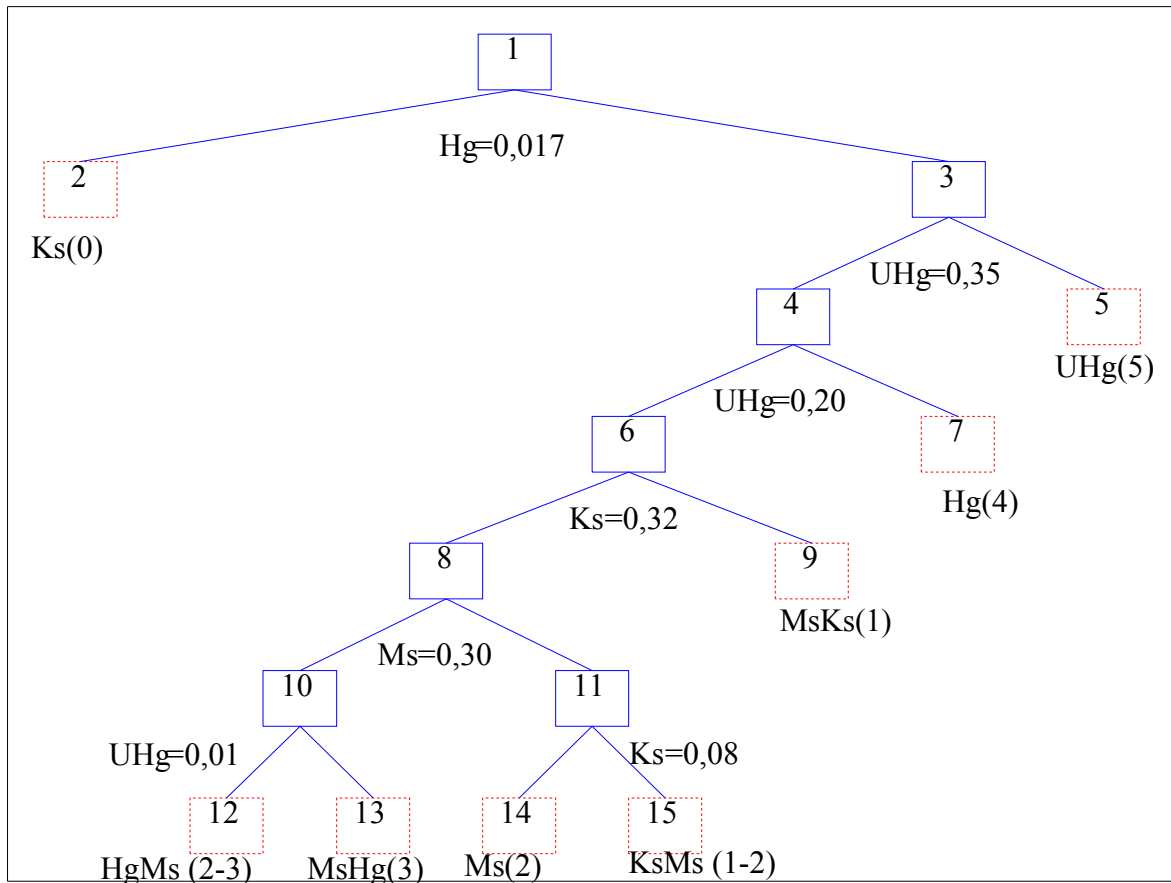


Рис. 3. Классификационное дерево диагностики гигротопов лесов степной зоны по гигроморфам (комментарии в тексте).

Так, изначально целостный объект (1) может быть разбит на два новых – (2) и (3). Объект (2) объединяет сообщества почвенных животных, которые формируются в ксерофильных условиях увлажнения; объекту (3) соответствуют все остальные сообщества. Критерием разделения объекта (1) на объекты (2) и (3) является доля в сообществе гигрофилов: если в сообществе доля гигрофилов менее 0,017, то такое сообщество может быть отнесено к таковым, которые формируются в ксерофильных условиях увлажнения. В противном случае сообщество относится к прочим. Таким образом, мы получаем вербальное диагностическое правило: в ксерофильных гигротопах среди почвенных животных доля гигрофилов не более 0,017. При дальнейшем изложении материала будут показано, что ультрагигрофилов не бывает больше гигрофилов. Поэтому в ксерофильных стациях ультрагигрофилов еще меньше 0,017. Примем во внимание, что порог 0,017 сам является очень низким, поэтому количественная норма 0,017 может быть охарактеризована как «пренебрежительно мало». Таким образом вербальное диагностическое правило может быть перефразировано в положительное утверждение: в ксерофильных гигротопах сообщество почвенных животных состоит из ксерофилов и мезофилов.

Критерием для разбиения объекта (3) на объекты (4) и (5) является доля в сообществе ультрагигрофилов: если их доля меньше 0,35, то это объект 4, а если больше – то это объект 5. Объект (5) соответствует ультрагигрофильным стациям. Таким образом, мы получаем следующее диагностическое правило: если в сообществе доля ультрагигрофилов более 0,35, то это сообщество формируется в условиях мокрого гигротопа. С помощью правила можно установить сырые гигротопы: если в сообществе ультрагигрофилов больше 0,20 (но не больше 0,35), то такое сообщество почвенных животных формируется в сырых гигротопах.

При дальнейшем продвижении вниз по классификационному древу можно продолжить выведение вербальных правил, но их сложность будут постоянно увеличиваться, что не совсем удобно. Более приемлемым способом можно считать использование дихотомического диагностического ключа, который приводится ниже.

Ключ для диагностики гигротопов лесов степной зоны Украины по гигроморфической структуре животного населения почв (мезофауна):

- 1(2) Ксерофилы составляют большинство комплекса (более 0,8). Гигрофилы практически не встречаются (их доля меньше 0,017).....Ks(0);
2(3) Ультрагигрофилов больше 0,35UHg(5);
3(4) Ультрагигрофилов больше 0,20Hg(4);
4(5) Ксерофилов больше 0,32MsKs (1);
5(8) Мезофилов больше 0,30
6(7) Ксерофилов больше 0,08KsMs(1-2);
7(6) Ксерофилов меньше 0,08Ms(2);
8(5) Мезофилов меньше 0,30
9(10) Ультрагигрофилов меньше 0,01Hg(2-3);
10(9) Ультрагигрофилов больше 0,01MsHg(3).

Почвенно-зоологическая характеристика гигротопов лесов степной зоны Украины.

Сухие (ксерофильные 0-1) местообитания характеризуются существенным доминированием ксерофильных почвенных животных (их доля составляет не менее 0,8 в комплексе). Остальную часть комплекса формируют мезофилы. Представители других гигроморф в ксерофильных стадиях практически не встречаются.

В трофическом отношении преобладают фитофаги (0,61–0,76) и зоофаги (0,14–0,27). Эндогейные почвенные животные (0,77–0,90) преобладают на эпигейными, норники в сухих условиях отсутствуют (рис. 4).

В таксономическом отношении наиболее обычными обитателями сухих местообитаний являются насекомые – Scarabaeidae (*Melolontha melolontha*), Elateridae (*Agrypnus murinus*, *Cardiophorus rufipes*, *Prosternon tessellatum*), Curculionidae, Carabidae, Tenebrionidae, Diptera) и пауки. Редко встречаются многоножки (*Geophilomorpha* – *Pachimerium ferrugineum*) и очень редки малощетинковые черви – Enchytraeidae при ручной разборке проб не встречаются, дождевые черви представлены единственным видом *Allolobophora g. rosea*.

Суховатые (мезоксерофильные 1) местообитания населены ксерофилами (0,26–0,45) и мезофилами (0,33–0,49). Представители гигрофилов встречаются реже и их доля в комплексе находится на уровне 0,15–0,31. Особенностью трофической структуры сообщества является практически равное участие в комплексе сапрофагов (0,34–0,50) и фитофагов (0,29–0,46). Зоофаги составляют 0,11–0,33 от суммарной численности

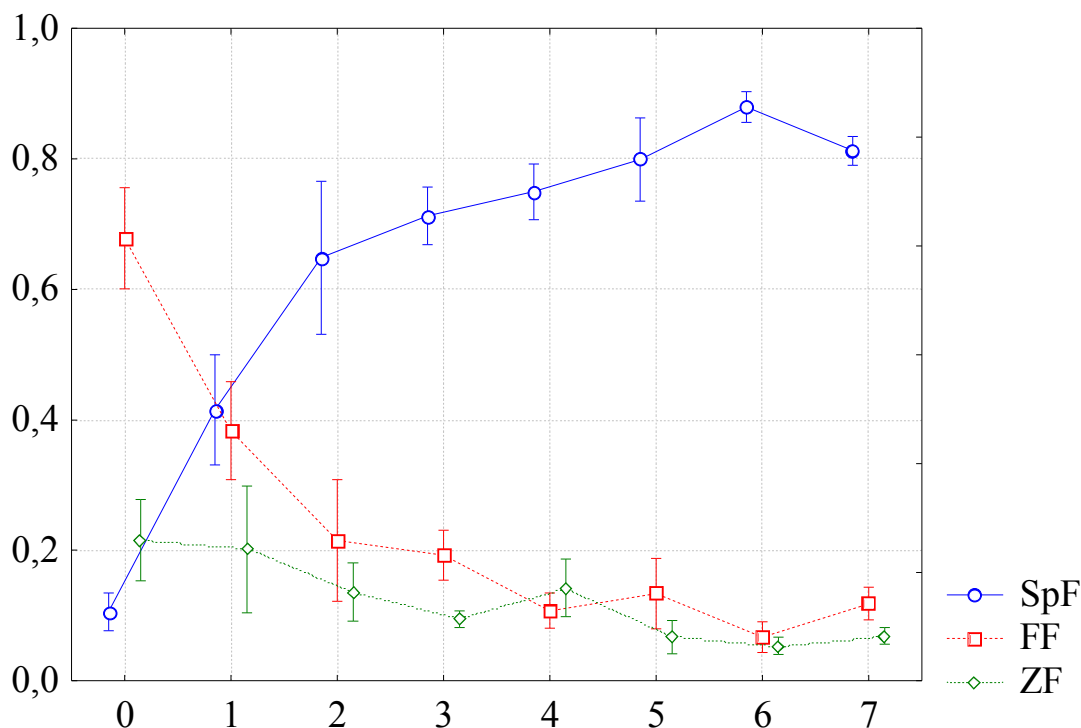


Рис. 4. Трофическая структура комплексов почвенных беспозвоночных гигротопов лесных биogeоценозов степной зоны Украины. По оси абсцисс – градации увлажнения (обозначения – рис. 1); по оси ординат – долевое участие трофоморф. SpF – трофоморфа сапрофагов; FF – трофоморфа фитофагов; ZF – трофоморфа зоофагов.

сообщества. Важную роль в сообществе играют собственно почвенные формы беспозвоночных (0,51–0,67). Доля эпигейных форм составляет 0,17–0,38, норников – 0,06–0,21.

Существенную часть комплекса суховатых гигротопов составляют личинки жуков-щелкунов (Elateridae) – *Agriotes gurgistanus*, *Agriotes brevis*, *Agriotes sputator*, *Selatosomus latus*, а также личинки пиллюльщиков (Birrhidae), пыльцеедов (Alleculidae) – *Isomira* sp., *Gonodera* sp., *Omophlus* sp. и чернотелок – *Cylindronotus brevicollis*, *Crypticus quisquilius*, *Oodescelis polita*. Обильны и разнообразны в видовом отношении представители личинок двукрылых (Asilidae, Rhagionidae, Therevidae и др.). Многообразны личинки пластинчатоусых жуков: *Miltotrogus vernus*, *Rhizotrogus aestivus*, *Amphimalon solstitialis*, личинок жуков-чернотелок: *Alphitophagus bifasciatus*, *Asida lutosa*, *Crypticus quisquilius*, *Cylindronotus brevicollis*, *Oodescelis polita*, *Tentyria nomas*, *Uloma culinaris*.

Моллюски представлены видами *Chondrula tridens*, *Euomphalia strigella* и *Merdigera obscura*. Встречается 5 видов многоножек-диплопод, наиболее многочисленными из которых являются *Rossiulus kessleri* и *Megaphyllum rossicum*. Геофилломорфные многоножки

представлены 4 видами, среди которых доминирует *Pachimerium ferrugineum*. Многоножки-костянки представлены *Monotarsobius aeruginosus* и *Monotarsobius curtipes*.

В суховатых гигротопах видовое богатство дождевых червей достигает 5 видов, среди которых важную роль играет *Allolobophora g. rosea*. Специфичным для этого гигротопа является червь *Dendrobaena auriculatus*. Численность *Enchytraeidae* находится на уровне 15,3 экз./м².

Свежеватые (ксеромезофильные 1-2) местообитания отличаются от суховатых местообитаний меньшей долей ксерофилов (0,08–0,15) и существенной ролью в комплексе мезофилов (0,38–0,58) и гигрофилов (0,28–0,51). Эпизодически встречаются ультрагигрофилы. Доминирующей трофической группой являются сапрофаги (0,52–0,76), которым уступают в своем значении фитофаги (0,12–0,31). Доля зоофагов в комплексе составляет 0,09–0,18, что несколько меньше доли хищников в суховатых гигротопах. Эпигейные формы составляют 0,24–0,48 от суммарной численности комплекса, эндогейные – 0,40–0,72. Доля норников в сообществе не велика – 0,02–0,14.

Ксеромезофильные условия влажности становятся доступными для дождевых червей *Octolasion lacteum*, *Helodrilus antipae tuberculatus*, *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi*, *Eisenia fetida*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Dendrobaena octaedra*. Всего в ксеромезофильных станциях в условиях степных лесов может быть встречено 9 видов дождевых червей. Численность *Enchytraeidae* находится на уровне 25,9 экз./м².

Значительного разнообразия и обилия достигают в ксеромезофильных станциях подстилочные многоножки – костянки. Их может быть встречено 5 видов. Наряду с весьма обычными в лесных ценозах *Monotarsobius curtipes* и *Monotarsobius aeruginosus*, необходимо отметить появление в ксеромезофильных станциях *Hessebius multicalcaratus* и *Lithobius forficatus*.

Обитателями минеральных почвенных горизонтов являются землянки, которые также обильны и разнообразны в ксеромезофильных гигротопах. Всего в ксеромезофильных условиях можно встретить 5 видов геофилид. Доминирующим видом является *Escarius retusidens*.

В ксеромезофильных станциях встречается 6 видов диплопод, из которых доминантами являются *Megaphyllum kievense* и *Rossiulus kessleri*.

Доминантом среди моллюсков является *Chondrula tridens*. Важную роль в комплексе занимают *Succinea oblonga*, *Nesovitrea petronella*, *Discus ruderatus*, *Cepaea hortensis*.

Среди личинок *Elateridae* типичными обитателями ксеромезофильных станций являются *Ampedus balteatus*, *Ampedus sinuatus*, *Athous haemorrhoidalis*, *Melanotus brunripes*, *Prosternon tessellatum* и *Selatosomus nigricornis*.

Обильным и разнообразным является комплекс личинок *Diptera*, обитающих в ксеромезофильных условиях. К наиболее обыкновенными можно отнести *Asilidae*, *Therevidae* и *Tabanidae*.

Мокрицы представлены двумя видами – *Armadillidium vulgare* и *Trachelipus rathkii*.

Свежие (мезофильные 2) местообитания, в которых увлажнение приближается к оптимальному (Бельгард, 1971). Основу комплекса почвенных беспозвоночных составляют мезофильные (0,32–0,42) и гигрофильные (0,44–0,53) гигроморфы. Ксерофилы составляют 0,07–0,14 от суммарной численности животного населения, а доля ультрагигрофилов составляет 0,02–0,05.

По сравнению с ксеромезофильными гигротопами в мезофильных станциях более высока доля сапрофагов (0,69–0,78), происходит снижение доли фитофагов (0,14–0,20) и хищников (0,08–0,11). Доля эпигейных почвенных животных в мезофильных условиях (0,37, 95% доверительный интервал – 0,31–0,43) практически равна доле этой топической группы в ксеромезофильных условиях (0,36, 95% доверительный интервал – 0,24–0,48). Перестройка в топической структуре животного населения почв при переходе от ксеромезофильных к мезофильным условиям происходит за счет снижения роли эндогейных форм (0,38–0,50) и увеличения доли животных-норников (0,16–0,23).

Видовой состав дождевых червей мезофильных гигротопов практически тождественен соседним в ряду гигрогенного замещения. Различия имеют количественный характер – в ксеромезофильных условиях обычно численность дождевых червей ниже, а в гигромезофильных условиях – выше, чем в условиях мезофильных. Четких доминантов среди дождевых червей выявить сложно. Наиболее часто встречаются *Allolobophora s. caliginosa*, *Allolobophora g. rosea*, *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia n. nordenskioldi* и *Octolasion lacteum*. Численность *Enchytraeidae* находится на уровне 62,9 экз./м².

Комплекс литобиоморфных многоножек обилен и разнообразен, мезофильные станции в наибольшей степени предпочитает *Hessebius multicalcaratus*. Эти же условия увлажнения наиболее оптимальны для геофилморфной многоножки *Escarius retusidens* и двупарноногой многоножки *Megaphyllum rossicum*.

Влажноватые (гигромезофильные 2-3) местообитания дают древостой максимальной продуктивности (Бельгард, 1971). В сравнении с мезофильными станциями в гигромезофильных происходит снижение доли мезофилов (0,27–0,37) и увеличение доли гигрофилов (0,48–0,59). Ксерофилы встречаются эпизодически (0,03–0,08). Ультрагигрофилы встречаются чаще (0,05–0,13).

В ряду гигрогенного замещения начиная с гигромезофильных станций трофическая

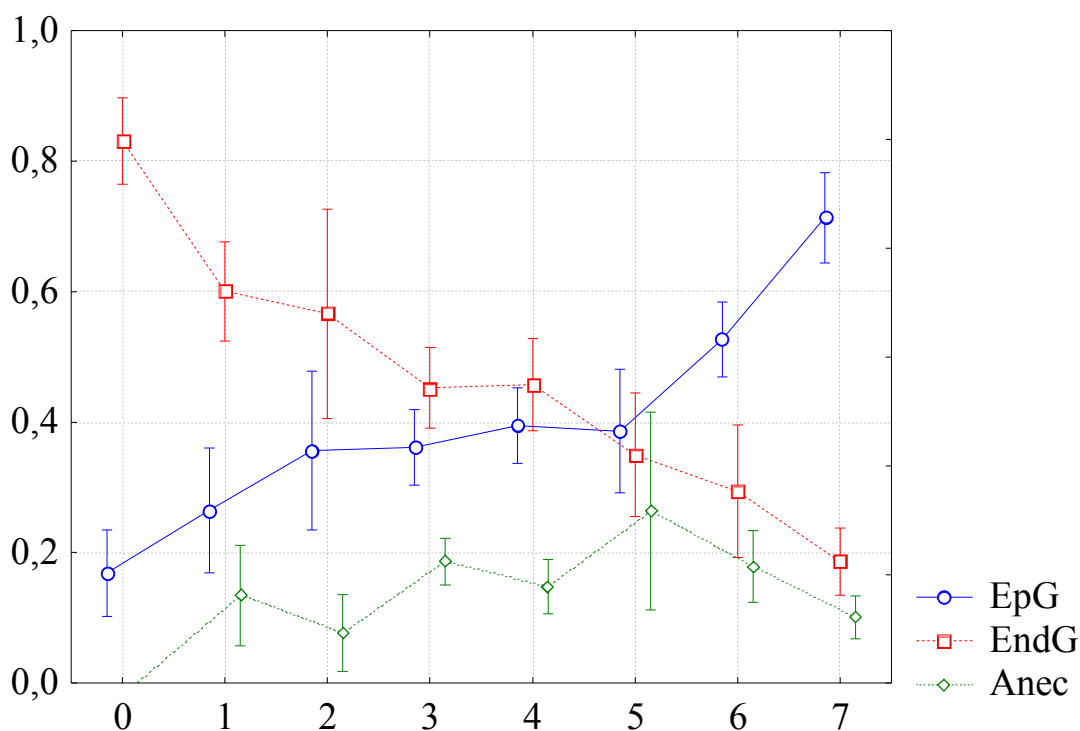


Рис. 5. Топическая структура комплексов почвенных беспозвоночных гигротопов лесных биогеоценозов степной зоны Украины. По оси абсцисс – градации увлажнения (обозначения – рис. 1); по оси ординат – долевое участие топоморф. EpG – топоморфа подстилочных животных; EndG – топоморфа собственно почвенных; Anec – топоморфа норников.

структура животного населения стабилизируется, а её изменчивость определяется случайными причинами. В целом для ряда гигромезофильные→мезогигрофильные→гигрофильные→ультрагигрофильные станции

характерно существенное доминирование сапрофагов (0,70–0,90) над хищниками (0,04–0,18) и фитофагами (0,04–0,25).

Топическая структура животного населения гигромезофильных гигротопов подобна той, которая характерна для мезофильных биотопов: эндогейных форм (0,30–0,49) несколько больше эпигейных (0,23–0,46); норники имеют долю 0,10–0,41 от суммарной численности населения почвенных животных.

Доминирующими видами дождевых червей гигромезофильных стадий являются *Lumbricus rubellus*, *Allolobophora r. rosea*, *Eisenia n. nordenskioldi* и *D. octaedra*. Численность *Enchytraeidae* находится на уровне 150,6 экз./м².

Необходимо отметить предпочтение гигромезофильных стадий губоногими многоножками *Schendyla nemorensis* и *Lithobius forficatus*, а также двупарноногими многоножками *Schizothuranius dmitriewi* и *Megaphyllum sjaelandicum*.

Обильной и разнообразной группой являются моллюски. Оптимальные условия обитания в гигромезофильных стадиях находят *Euomphalia strigella*, *Euconulus fufvus*, *Chondrula tridens*. Характерными обитателями этого гигротоба являются *Zonitoides nitidus*, *Vitrina pellucida*, *Succinea oblonga*.

Во влажноватых условиях высока численность личинок пластинчатоусых жуков, среди которых доминантом является *Miltotrogus aequinoctialis*; важна роль *Rhizotrogus aestivus* и *Cetonia aurata*.

Среди личинок жуков-щелкунов влажноватые стадии предпочитают *Prosternon tessellatum*, *Lacon querceus*, *Aeoloides rossii* и *Aeoloides bicarinatus*.

Из личинок двукрылых насекомых экологический оптимум соответствует влажноватым биотопам для *Stratiomyidae*, *Scatopsidae*, *Rhagionidae* и *Limoniidae*.

Личинки и имаго ухверток *Forficula auricularis* наиболее часто можно встретить во влажноватых сообществах.

Мокрицы представлены тремя видами, среди которых *Armadillidium vulgare* находится в условиях экологического оптимума.

Влажные (мезогигрофильные 3) местообитания по режиму увлажнения напоминают предыдущий гигротоп (Бельгард, 1971). Во влажных условиях доминирующей гигроморфой являются гигрофилы (0,45–0,71). Наиболее существенным отличием влажных местообитаний от влажноватых является снижение доли мезофилов (0,14–0,26). Доли ультрагигрофилов – 0,02–0,21 и ксерофилов – 0,03–0,19 практически не отличаются от тех, которые характерны для влажноватых стадий.

Доли эпигейных форм (0,23–0,46) и эндогейных форм (0,30–0,49) свидетельствуют о паритете этих групп в сообществе животных. Отличительной особенностью топической структуры влажных местообитаний является высокий уровень присутствия животных-норников. В мезогигрофильных гигротопках норники находят свои оптимальные условия, где демонстрируют наибольшую долю в сообществе (0,10–0,42).

Оптимальными являются влажные местообитания для ряда видов дождевых червей – *Allolobophora s. caliginosa*, *Allolobophora r. rosea*, *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Lumbricus rubellus*, *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion lacteum*. Высока численность *Enchytraeidae* во влажных стадиях – 187,3 экз./м².

Типичным представителем губоногих многоножек мезогигрофильных гигротопов является *Geophilus proximus*, а типичными представителями двупарноногих многоножек являются *Brachyiulus jawlowskii* и *Megaphyllum sjaelandicum*.

Обильны и разнообразны моллюски. Основу комплекса моллюсков формируют *Seraea hortensis*, *Nesovitrea petronella*, *Succinea oblonga*, *Vitrina pellucida*.

Для личинок пластинчатоусых жуков влажные местообитания являются граничными их гигротического ареала. Несмотря на то, что фауна *Scarabaeidae* разнообразна, но численность этих животных не велика.

Среди личинок Elateridae обычными являются *Adrastus limbatus*, *Aeoloides rossii*, *Agriotes lineatus*, *Ampedus balteatus*, *Athous haemorrhoidalis*, *Dalopius marginalis*, *Selatosomus melancholicus* и *Selatosomus nigricornis*.

Характерными обитателями биогеоценозов в пределах влажных гигротопов являются такие личинки двукрылых, как Tipulidae, Therevidae, Stratiomyidae, Dolichopodidae, Bibionidae.

Высока численность мокриц во влажных биогеоценозах. Равноногие раки представлены двумя видами – *Trachelipus rathkii* и *Protracheoniscus topcziewi*; мокрица *Armadillidium vulgare* встречается эпизодически.

Сырые (гигрофильные 4) местообитания характеризуются преобладанием гигрофилов (0,57–0,67) и высокой долей ультрагигрофилов (0,16–0,32). Мезофильные виды занимают подчиненное положение (0,11–0,14), а ксерофилы встречаются эпизодически.

Из всех лесных биогеоценозов в степной зоне в сырых местообитаниях наблюдается наибольшая доля сапрофагов в трофической структуре почвенной мезофауны (0,82–0,90).

В топической структуре главнейшая роль принадлежит эпигейным формам (0,50–0,68). Это лидерство достигается за счет снижения доли эндогейных форм (0,12–0,29) в сравнении с влажными местообитаниями. Норники также демонстрируют тенденцию снижения роли в сообществе (0,16–0,24).

Важным компонентом сообщества дождевых червей сырых стадий являются *Dendrobaena octaedra*, *Lumbricus rubellus* и *Eiseniella tetraedra tetraedra*.

Численность Enchytraeidae в сырых стадиях находится на уровне 177,3 экз./м².

Из хищных многоножек существенно преобладают косянки, которые в основном представлены *Monotarsobius aeruginosus* и *Monotarsobius curtipes*. Землянки представлены *Arctogeophilus macrocephalus* и *Geophilus proximus*, реже встречается *Escarius retusidens*.

Разнообразен комплекс подстилочных обитателей – сапрофагов Diplopoda. Наиболее характерными для сырых местообитаний являются *Schizothuranius dmitriewi* и *Megaphyllum sjaelandicum*.

Доминирующими видами моллюсков являются *Succinea oblonga*, *Pseudotrichia rubiginosa* и *Vittrina pellucida*.

Личинки пластинчатоусых в сырых местообитаниях не встречаются. Крайне малочисленны личинки Lepidoptera.

Малочисленны личинки жуков-щелкунов, в основном представлены *Dalopius marginalis*, *Athous haemorrhoidalis* и *Ampedus balteatus*.

Из личинок двукрылых однозначными доминантами и по численности и по биомассе являются Tipulidae.

Важным компонентом комплекса почвенных беспозвоночных сырых местообитаний являются мокрицы, представленные *Trachelipus rathkii* и *Protracheoniscus topcziewi*.

Гигротоп 5 характеризует мокрые (ультрагигрофильные) местообитания, где наблюдаются признаки заболачивания. Комплекс почвенных беспозвоночных сформирован гигрофилами (0,36–0,57) и ультрагигрофилами (0,38–0,53). Из трофоморф преобладают сапрофаги (0,79–0,84). Фитофаги составляют 0,09–0,14, а хищники – 0,06–0,08 от суммарной численности мезофауны мокрых местообитаний.

Из топоморф наиболее часто встречаются представители подстилочных животных (0,64–0,78).

Среди дождевых червей типичными обитателями мокрых местообитаний являются *Eiseniella t. tetraedra*, *Lumbricus rubellus* и *Dendrobaena octaedra*. Высока плотность в мокрых местообитаниях энхитреид и их основных потребителей – подстилочных хищников *Monotarsobius aeruginosus* и *Monotarsobius curtipes*. Из землянок встречаются *Geophilus proximus* и *Arctogeophilus macrocephalus*, но мокрые стадии не являются обычными местами обитания этих видов.

Из кивсяков зоной экологического оптимума мокрые станции являются для *Megaphyllum sjaelandicum*. В этом гигротопе часто встречаются *Schizothuranius dmitriewi*, *Megaphyllum kievense* и *Megaphyllum rossicum*.

Высоким видовым разнообразием и высокой численностью характеризуется комплекс моллюсков ультрагигрофильных местообитаний. Основу комплекса составляют *Coretus corneus*, *Vitrina pellucida*, *Succinea pfeifferi*, *Succinea oblonga*.

Оптимальные условия для своего существования в мокрых местообитаниях находят личинки *Tipulidae*, реже из личинок двукрылых насекомых можно встретить *Stratiomyidae*, *Tabanidae* и *Therevidae*.

Важным компонентом сообщества почвенных животных мокрых гигротопов являются мокрицы – *Trachelipus rathkii* и *Protracheoniscus topcziewi*.

Список литературы

1. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1949. – 279 с.
2. Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
3. Жуков А. В., Пилипенко А. Ф. Идентификация пространственных группировок почвенной мезофауны на уровне микрорельефа // Вісник Дніпропетровського університету. – Сер. Біологія. Екологія, Вип. 9. – Т. 2. – 2001. – С. 159-165.

Жуков О. В. Гігроморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення гігротопів. – В роботі обговорюється процедура характеристики ґрунтових тварин з точки зору надання ними переваги умовам вологості ґрунту. Ця процедура дозволяє виділити екологічні групи ґрунтової мезофауни – гігроморфи. Показано, що спектри гігроморф є ефективною діагностичною ознакою, що дозволяє виділяти гігротопи біогеоценозів.

Ключові слова: ґрунтова фауна, екологічні групи, гігроморфи, гігротоп.

Zhukov A. V. Soil animals gygromorphs and their diagnostic importance for gygrotops indicating. – The soil animals characterize procedure in the view their preference of the soil humidity conditions has been discussed in the work. This procedure allows to differ soil macrofauna ecological groups – gygromorphs. The gygromorphs spectrum have been shown to be an effective diagnostic indicator that allows to find biogeocoenosis gygrotops.

Key words: soil fauna, ecological groups, gugromorphs, gygrotop.