

УДК 634. 0.15+631.46

АНАЛИЗ БИОМОРФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МЕЗОФАУНЫ В ДИАГНОСТИКЕ ПОЧВ

А.В. Жуков

Днепропетровский государственный университет

Показана целесообразность анализа экоморфической структуры животного населения для диагностирования основных типов зональных и лесных почв степного Приднепровья. Подчеркнуто диагностическое значение комплексов почвенных беспозвоночных для определения специфики генезиса почв.

При диагностике почв следует опираться на её свойства, отражающие специфику генезиса. Допустимо оперирование двумя группами параметров, которые характеризуют комплексы почвенных беспозвоночных – фаунистическими и синэкологическими. Следует учитывать, что фаунистический облик населения почв имеет гораздо меньшее диагностическое значение, так как зависит не только от современной экологической обстановки, но и от исторического фактора, и что длительность фауногенезиса значительно превышает длительность генезиса почв. Типологический облик комплексов беспозвоночных почв, выраженный в понятии животное население (Чернов, 1975б) является специфической характеристикой определенного почвообразовательного процесса и может служить основанием для надежной диагностики почв. Всестороннюю характеристику биогеоценоза обеспечивает концепция экоморфического анализа по А.Л.Бельгарду (1971). Этот подход является основой содержательной интерпретации различных аспектов взаимосвязи почвенного покрова и животного населения. М.П.Акимов (1954) писал: "Причисляя организм к данной жизненной форме, мы характеризуем его экологически со стороны отношения его к абиотическим и биотическим факторам среды, а также в отношении места и роли его в биогеоценозе".

Возможность диагностики почв зоологическим методом обусловлена тесной взаимосвязью почвы и населяющих ее животных (Гиляров, 1965). Приспособляемость беспозвоночных к жизни в почве находит свое отражение в различии их морфологических и физиологических особенностей. Различные аспекты адаптаций к конкретным условиям почвы как среды обитания приводят к формированию сходных морфологических признаков (понятие биоморфы). Поэтому диагностика почв на основании анализа

спектров биоморф является одним из самых продуктивных и корректных направлений (Бельгард, Травлеев, 1980).

В основу выделения цено- и гигроморф почвенной мезофауны положена схема экоморф А.Л.Бельгарда (1950). Ценоморфы демонстрируют приспособление вида к конкретному биогеоценозу, в соответствии с чем различают лесные (Sil), степные (St), луговые (Pr), болотные (Pal) и другие виды. Почва является весьма специфичной средой обитания (Гиляров, 1949), поэтому связь типа биогеоценоза и особенностей распределения почвенных беспозвоночных проявляется не всегда ясно и отчетливо (Чернов, 1975а). Многие из почвенных животных в большей степени отражают не особенности почвы в целом, а лишь информацию об отдельных почвенных горизонтах (Мордкович, 1979). Ценоморфа указывает на роль, которую выполняет животное в соответствующем типе круговорота веществ. Следовательно, лесные виды животных наиболее активно участвуют в лесном типе круговорота, степные - в степном и т.д. Тип круговорота веществ в биогеоценозе обладает целым рядом особенностей (Бельгард, 1971), и активное участие в нем требует разнообразных морфо-экологических приспособлений, которые характеризуют аутоэкологические параметры вида, а построение классификационных систем экоморф, понимаемых в данном аспекте, ограничена конкретными систематическими группами. Такие системы отмечаются для целого ряда групп животных и могут быть использованы для познания закономерностей адаптивных преобразований как в филогенезе, так и в градиенте экологических условий. Однако применение спектров таких экоморф для характеристики экосистем вряд ли правомерно, так как они относятся к аутоэкологическим показателям и рассматривать их как синэкологические неверно. Популяции видов являются одновременно самостоятельными системами и подсистемами другой системы - биоценоза. В соответствии с принципом эквипотенциальности системы, которые рассматриваются в качестве подсистем, не тождественны при этом самим себе (Петрушенко, 1971). Поэтому для анализа процессов, происходящих на биогеоценозическом уровне, могут применяться экоморфы, выделенные на основе принципов М.П.Акимова (1954).

Гигроморфы могут использоваться для индикации увлажнения эдафотопов. Эта группа экоморф представлена ксеро- (Ks), мезоксеро- (MsKs), ксеромезо- (KsMs), мезо- (Ms), мезогигро- (MsHgr), гигро- (Hgr) и ультрагигрофилами (Uhgr). При отнесении вида к той или иной экоморфе нами учитывались особенности его распределения и специфика биологии в биогеоценозах Присамарья.

Исследования были проведены в период 1991-1996 гг. на территории Присамарского биосферного стационара Днепропетровского университета, расположенного в с. Андреевка Новомосковского района. В пределах мониторингового профиля стационара представлены все основные типы лесных биогеоценозов и почв региона. Данные о количественных характеристиках почвенной мезофауны получены путем ручной разборки проб почвы размером 50x50 см. Учет беспозвоночных проводился до глубины встречаемости (40-50 см).

Результаты ценоморфического анализа животного населения почв Присамарья показан на рис. 1. Комплекс почвенных беспозвоночных чернозема обыкновенного на плакоре представляет собой моноценоз. В нем отмечены исключительно степанты. Луговые и лесные виды, которые спорадически встречаются в степи, следует рассматривать как временных и случайных вселенцев из близлежащих лесополос. Спектр гигроморф животного населения степных ценозов гораздо более разнообразен (рис. 2) и может быть описан формулой:

$$Ks(6) + MsKs(1,5) + KsMs(2) + Ms(0,4).$$

Эта формула, с одной стороны, отражает в общем ксерофильный облик животного населения степи, а с другой стороны - существование ксеромезофильного ядра. Некоторое увеличение последней жизненной формы в спектре гигроморф можно объяснить контрастностью гидротермических условий в степи, где периоды высокого увлажнения ранней весной в период таяния снежного покрова сменяются летней засухой. Такой режим обеспечивает специфические условия, способствующие гумусонакоплению и формированию черноземов (Травлеев, 1976).

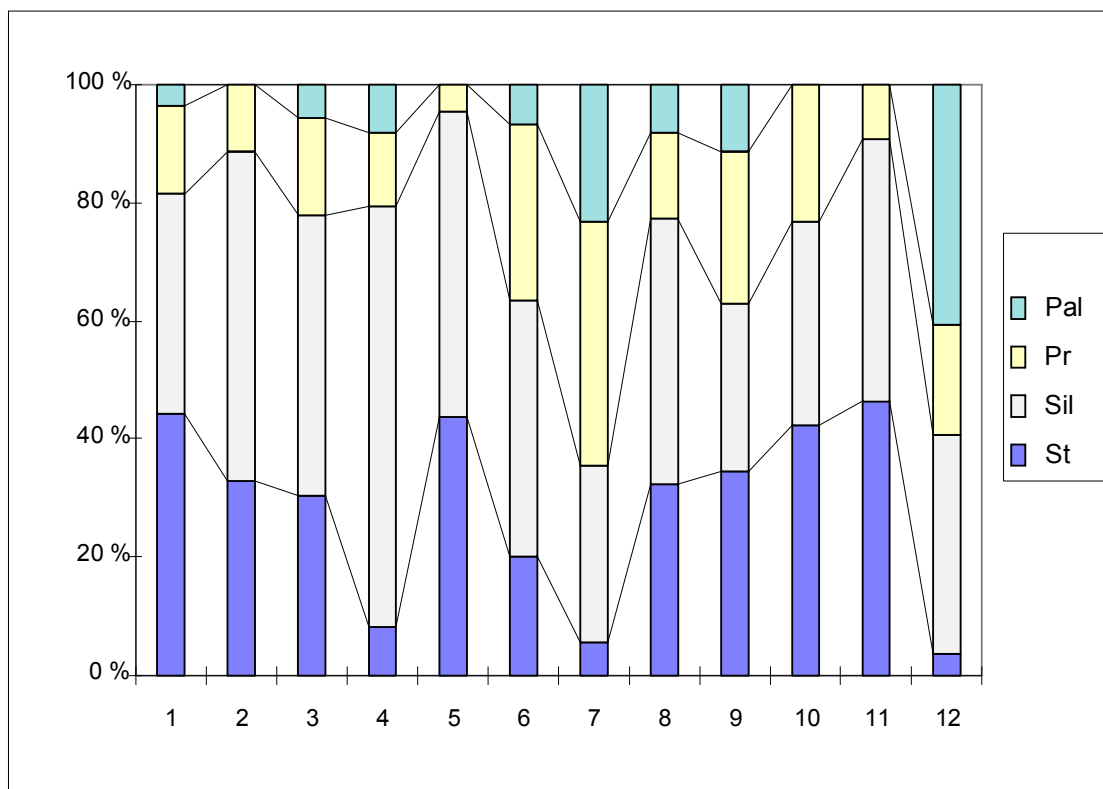


Рис. 1. Спектр ценоморф форм почвенных беспозвоночных Присамарья: 1 - чернозем обыкновенный; 2 - чернозем обыкновенный лесоулучшенный; 3 - чернозем лесной, верхняя треть пристена; 4 - чернозем лесной, средняя треть пристена; 5 - чернозем лесной луговой, нижняя треть пристена; 6 - пойменно-лесная почва, прирусловая пойма; 7 - лугово-лесная пойменная почва, центральная пойма; 8 - лугово-болотная лесная пойменная почва, притеррасье; 9 - лугово-болотная лесная почва, арена; 10 - болотно-луговая лесная почва, арена; 11 - дерново-боровая супесчаная почва, суборь на арене; 12 - дерново-боровая песчаная в суховатом бору на арене

В искусственном насаждении акации белой создаются условия для вселения лесных и луговых форм, что свидетельствует о тенденции смены степного типа биологического круговорота лесным (Бельгард, 1971). Населения беспозвоночных почвы под насаждением акации белой имеет следующую ценоморфическую структуру:

$$\text{St}(5) + \text{Sil}(3) + \text{Pr}(1).$$

Таким образом, животное население почвы акациевого насаждение может быть охарактеризовано как псевдомоноценоз. Сильватизирующее влияние лесной растительности отмечено

появлением в насаждении лесных видов почвенных беспозвоночных и некоторого количества луговых, однако доминантной ценоморфой (53,33%) остаются степанты. Соотношение гигроморф в лесополосе напоминает в общих чертах таковое в степи: имеет место доминирование двух гигроморф - ксерофилов (35,48%) и ксеромезофилов (29,03%). Однако под пологом лесной растительности ксерофилы значительно уступают ксеромезофилам и мезофилам:

$$Ks(3,5) + MsKs(1,5) + KsMs(3) + Ms(2).$$

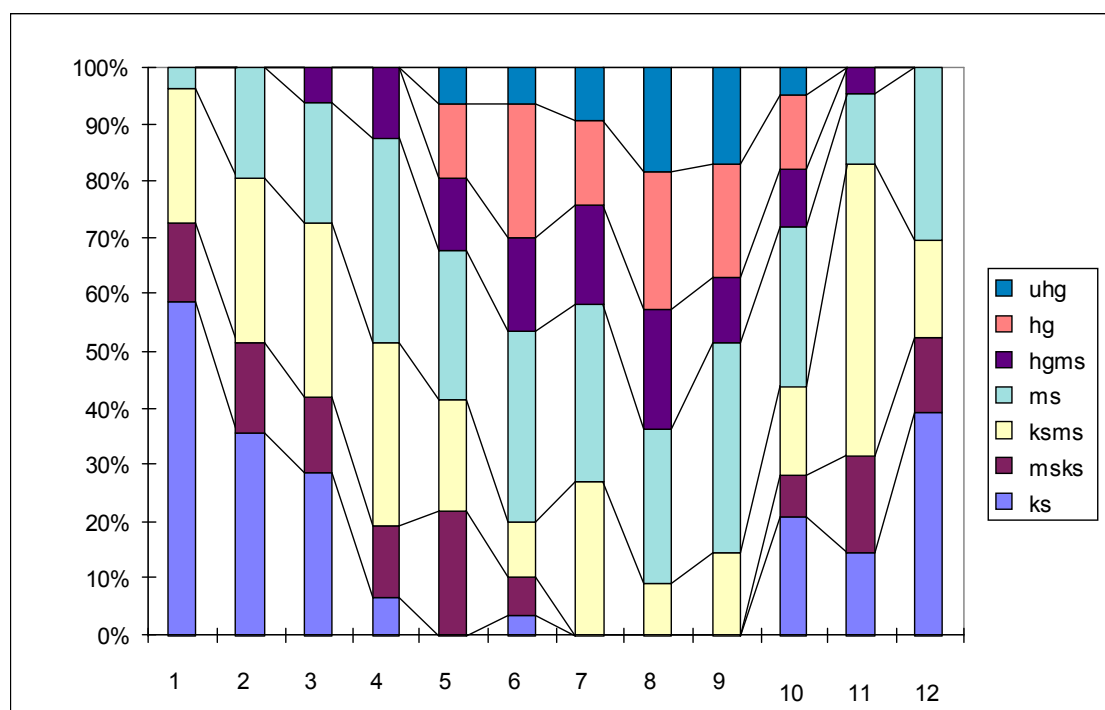


Рис. 2. Спектр гигроморф почвенных беспозвоночных Присамарья (условные обозначения рис. 1)

Воздействие лесной растительности в байраках и пристене приводит к формированию лесных черноземов (Травлеев,1971). В верхней части склона правого берега р. Самара в естественной чернокленовой свежевой дубраве с ежой (E₁₋₂) по сравнению с искусственными насаждениями происходит увеличение лесных и луговых видов, что придает сообществу амфиценоотичную структуру (Емшанов, 1992):

$$St(5) + Sil(4) + Pr(1,5).$$

В средней части пристена в липо-ясеновой свежей дубраве со звездчаткой (D_{ac2}) роль степных видов уменьшается, а лесные виды составляют больше половины от всего комплекса почвенных беспозвоночных (55,22%):

$$St(3) + Sil(5) + Pr(1).$$

В нижней части пристена в липо-ясеновой влажноватой дубраве с широколиственным (D_{ac 23}), по сравнению с предыдущим биогеоценозом, соотношение степных и лесных видов практически не изменяется. Происходит увеличение луговых и отмечается появление болотных видов:

St(3) + Sil(5) + Pr(2) + Pal(0,5).

В чернокленовой суховатой дубраве с фиалкой опушенной (E₁₋₂) в средней части склона правого берега р. Самары степной комплекс видов играет важную роль (43,90%) при преобладании лесных форм (51,21%), а значение луговой ценоморфы резко падает. Такая ценоморфическая структура животного населения почвы отражает весьма жесткие эдафические условия в чернокленовой дубраве (Емшанов, 1993).

Спектр гигроморф мезофауны пристена весьма широк. В верхней части пристена выделяются две преобладающие гигроморфы - ксерофилы и ксеромезофилы, а также в отличие от степных ценозов появляются гигромезофилы:

Ks(3) + MsKs(1) + KsMs(3) + Ms(2) + MsHgr(0,6).

В средней части склона вследствие резкого снижения доли ксерофилов доминирование переходит уже в мезофильную часть спектра. В этом биотопе исключительными доминантами являются мезофилы (35,96%), что свидетельствует о весьма благоприятных лесорастительных условиях. В нижней трети склона мезофилы сохраняют первенство (26,67%). Ксерофилы почти полностью исчезают, а комплекс беспозвоночных дополняется гигрофилами и ультрагигрофилами:

MsKs(2) + KsMs(2) + Ms(3) + MsHgr(1) + Hgr(1) + UHgr(0,6).

Таким образом, экоморфический анализ почвенной фауны пристена свидетельствует о том, что ценоморфическая структура характеризуется большей стабильностью, чем гигроморфическая. Степной компонент имеет важное значение во всех лесных биогеоценозах правого берега р. Самара. Сильватизация под пологом лесной растительности проявляется как в увеличении доли лесных ценоморф, так и в росте роли влаголюбивых видов в комплексах почвенной мезофауны склона правого берега р. Самары.

Ценоморфическая структура животного населения лесных черноземов байрачных лесов изменяется в зависимости от местоположения биогеоценоза на склоне байрака и от экспозиции этого склона. При продвижении вниз по склону доля степных видов в комплексах беспозвоночных уменьшается, а лесных - увеличивается. Этот процесс более сильно выражен на склоне северной экспозиции, чем южной. На первой процент степных видов

уменьшается с 32,26% в верхней трети до 25,92% в нижней трети, а на склоне южной экспозиции этот показатель составляет 42,31 и 17,24%. Такое соотношение показателей участия степных видов в сообществах почвенных беспозвоночных свидетельствует о большей контрастности условий на склонах южной экспозиции, чем северной.

Помимо степных и лесных видов, в состав почвенной мезофауны лесных черноземов входят луговые и болотные виды, процент которых увеличивается в нижних третях склонов.

Как отмечает А.Л.Бельгард (1971), наиболее благоприятные лесорастительные условия имеют биотопы в нижних третях склонов северной экспозиции. Ценоморфическая формула мезофауны в этом биогеоценозе имеет следующий вид:

$$\text{St}(2,5) + \text{Sil}(5) + \text{Pr}(1,5) + \text{Pal}(1).$$

В животном населении почвы липо-ясеновой дубравы в нижней трети склона северной экспозиции преобладают лесные виды беспозвоночных животных (46,29%), степные виды составляют 25,92%. Важное значение имеют луговые (14,82%) и болотные (12,96%) ценоморфы.

В тальвеге байраков формируются лесо-луговые почвы. Для почвенного населения этого типа характерно увеличение доли луговых (23,08%) и болотных (9,23%) ценоморф за счет некоторого снижения процента лесных ценоморф (30,77%). Степные зональные элементы имеют довольно стабильную долю в сообществе (26,92%):

$$\text{St}(2,5) + \text{Sil}(3) + \text{Pr}(2) + \text{Pal}(2).$$

Таким образом, ценоморфическая структура животного населения почв может довольно четко диагностировать тип почвообразовательного процесса. Несмотря на значительный уровень изменчивости соотношений ценоморфических элементов мезофауны лесных черноземов, можно выявить ряд специфических черт. Комплексы беспозвоночных лесных черноземов формируются в основном за счет лесных (34,61-51,61%) и степных (17,24-42,31%) ценоморф. Доля других ценоморф (луговых, болотных) увеличивается в нижних третях склонов пристена и байраков. Для лесо-луговых почв в тальвегах байраков характерно относительно более высокое участие луговых (23,08%) и болотных (19,23%) ценоморф.

Под пологом свежей вязо-ясеновой дубравы ($D''_{n 2}$) в прирусловой пойме формируются пойменные лесные почвы на аллювиальных отложениях. Для ценоморфической структуры животного населения этих почв характерно преобладание лесных видов беспозвоночных (70,83%) (рис 8). Роль других ценоморф

невелика. Доля луговых видов составляет 12,50%, а степных и болотных - 8,33%. Ценоморфическая формула имеет вид:

$$\text{St}(1) + \text{Sil}(7) + \text{Pr}(1) + \text{Pal}(1).$$

Гигроморфический спектр животного населения почв прирусловья очень широк - от ксерофилов до ультрагигрофилов, что отражает весьма контрастные условия увлажнения в этом биотопе. Мезофильные гигроморфы занимают ведущее положение в комплексе (33,33%), что характерно для лесных ценозов. Большая роль гигрофилов (23,32%) может рассматриваться как следствие адаптации сообщества к половодью в весенний период. Во второй половине лета уровень воды в реке сильно падает, и почвы на прирусловом валу находятся в отрыве от грунтовых вод. Такие условия благоприятствуют ксерофилам и мезоксерофилам. Высокие адаптационные способности видов беспозвоночных, населяющих почвы прирусловья, приводят к сосуществованию в одном биогеоценозе различных гигроморф:

$$\text{Ks}(0,3) + \text{MsKs}(1) + \text{KsMs}(1) + \text{Ms}(3) + \text{MsHgr}(1,5) + \text{Hgr}(2) + \text{UHgr}(1).$$

Для лесо-луговых почв центральной поймы характерно доминирование в комплексе почвенных беспозвоночных лесных (42,16%) и луговых (29,03%) ценоморф. Факторы зонального порядка проявляются в весьма значительной доле степных видов (19,35%). Это обстоятельство присуще краткочленным лесным сообществам, где степное зональное окружение сильно влияет на облик флоры и фауны (Бельгард, 1971):

$$\text{St}(2) + \text{Sil}(4) + \text{Pr}(3) + \text{Pal}(1).$$

Для мезофауны центральной поймы характерен мезофильный облик с тенденцией увеличения роли гигрофильных форм:

$$\text{KsMs}(3) + \text{Ms}(3) + \text{MsHgr}(2) + \text{Hgr}(1,5) + \text{UHgr}(1).$$

Ксерофильные и мезоксерофильные формы отсутствуют. Следовательно, из степных видов в пойму проникают не специализированные формы, а животные с широкими приспособительными возможностями.

В притерасье грунтовые воды залегают близко к поверхности почвы (Травлеев, 1976), что создает условия для протекания болотного и лугового процессов. Заболачивание может быть диагностировано по увеличению болотных видов (23,03%). Луговые виды занимают ведущее положение в комплексе почвенных беспозвоночных притерасья:

$$\text{St}(0,5) + \text{Sil}(3) + \text{Pr}(4) + \text{Pal}(3).$$

В пойменных лесных болотно-луговых почвах притерасья представители степных зональных группировок очень редки (5,41%), среди гигроморф - наибольшее значение имеют мезофильные виды

(27,27%), однако в сумме мезогигрофилов, гигрофилов и ультрагигрофилов - влаголюбивых форм - значительно больше, что характерно для биотопов с избыточным увлажнением:

$$KsMs(1) + Ms(3) + MsHgr(2) + Hgr(2,5) + UHgr(2).$$

Сходную гигроморфическую структуру имеет животное население лугово-болотных лесных почв, которые формируются в междюнных понижениях на арене. Анализ гигроморфического спектра свидетельствует о более контрастных условиях увлажнения на арене, чем в притерасье. Этот вывод следует из того, что уровень ксеромезофилов выше на арене (14,29%), а количество гигромезофилов ниже (11,43%), что ясно выделяет два блока гигроморф в данном типе почв (биполярность): ксеромезофилов и мезофилов с одной стороны, а гигрофилов и ультрагигрофилов - с другой:

$$KsMs(1,5) + Ms(3,5) + MsHgr(1) + Hgr(2) + UHgr(2).$$

Ценотическая формула четко вскрывает протекание болотного процесса со значительным олуговением под пологом осиново-березовых колков на арене:

$$St(0,5) + Sil(4) + Pr(2) + Pal(4).$$

Со снижением уровня грунтовых вод в березово-осиновых колках на арене болотный процесс уступает луговому, что подтверждается соотношением ценоморф:

$$St(3) + Sil(3) + Pr(2,5) + Pal(1).$$

Для животного населения лугово-лесной почвы в колках на арене характерно преобладание степных видов (34,29%) при значительном участии в комплексе лесных (28,57%) и луговых (25,71%) ценоморф. Соотношение гигроморф в этом биогеоценозе отражает ужесточение условий увлажнения. Тут также может быть констатирована биполярность, однако доминантные пики смещаются в сторону большей ксерофилизации - основная доля гигроморф в сообществе представлена ксеро- (20,51%) и мезофилами (28,21%). Спектр гигроморф животного населения лугово-лесных почв на арене весьма широк:

$$Ks(2) + MsKs(1) + KsMs(1,5) + Ms(3) + MsHgr(1) + Hgr(1) + UHgr(0,5).$$

В субори преобладающими являются две ценоморфы - лесная (44,90%) и степная (32,65%), что свидетельствует о сильном проникновении степантов под полог леса на арене. Наличие луговых видов (14,29%) вскрывает наличие процессов олуговения:

$$St(3) + Sil(4) + Pr(1,5) + Pal(1).$$

Среди гигроморф преобладают ксеромезофилы, а доля гигрофилов и мезофилов резко снижается:

$$Ks(1,5) + MsKs(2) + KsMs(5) + Ms(1) + MsHgr(0,5).$$

Это подтверждает результаты, полученные при анализе ценоморфической структуры растительности в данном биогеоценозе (Бельгард, Травлеев, 1980).

В суховатом бору полностью отсутствуют болотные виды. Процесс остепнения развивается еще глубже - доля степных видов достигает 44,19%, однако лесные виды составляют весьма значительную часть сообщества (44,19%). Ксерофильные формы образуют основу сообщества (39,13%). Как и в других лесных ценозах, в суховатом бору отмечено значительное обилие мезофильных видов (30,43%).

Таким образом, анализ соотношения ценоморф и гигроморф вскрывает важные аспекты приспособления сообществ почвенных беспозвоночных к условиям обитания. Спектры жизненных форм педобионтов обладают высокой информационной значимостью для характеристики почвы как среды обитания и отражают специфику почвообразовательного процесса в той или иной почве. Этот подход имеет непосредственное значение для диагностики почв.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

Акимов М.П. Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюл. москов. об-ва исп. природы. - 1954. Т. LIX (3). -С. 27-36.

Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР. - К., 1950. - 263 с.

Бельгард А.Л. Степное лесоведение. - М., 1971. - 336 с.

Бельгард А.Л., Травлеев А.П. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов // Пробл. и методы биол. диагностики и индикации почв. - М., 1980. - С. 155 - 163.

Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. - М.-Л., 1949. - 280 с.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. - М., 1965. - 276 с.

Емшанов Д.Г. Мониторинговые исследования бересточерноклёновых дубрав Приднепровья // Биомониторинг лесных экосистем степной зоны. - Днепропетровск, 1992. С. - 89-97.

Мордкович В.Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. - Новосибирск, 1979, - 110 с.

Петрушенко Л.А. Самодвижение материи в свете кибернетики. - М., 1971. - 292 с.

Травлеев А.П. Взаимоотношения растительности с почвами в лесных биогеоценозах степной зоны Украины // Лесоведение. - 1976. - N 6. - С. 21-26.

Чернов Ю.И. Факторы географического распространения почвенных животных // Проблемы почвенной зоологии. - Вильнюс. - 1975 а. - С. 36.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975б. - 222 с.

Поступила в редакционную коллегию 00.00.98