



УДК 631.468

МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА СОСТАВА И СТРУКТУРЫ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ СООБЩЕСТВ КОРЕННОЙ ТЕРРАСЫ ИРТЫША¹

С.П. Бухкало, Е.В. Сергеева

*Тобольская комплексная
научная станция УрО РАН,
Россия, 626150, г. Тобольск,
ул. Академика Осипова, 15
E-mail: spbukhalo@mail.ru*

Проведен сравнительный анализ многолетней динамики почвенных беспозвоночных на коренной террасе Иртыша в подзоне южной тайги Западной Сибири. Показано, что межгодовые изменения количественных показателей более устойчивы в таежных сообществах, а видовое разнообразие выше в травянистых.

Ключевые слова: Западная Сибирь, многолетняя динамика, почвенные беспозвоночные, коренная терраса.

Введение

Природная зональность – важнейшая характеристика, определяющая состав, структуру и биологическую продуктивность сообществ. Понятие природной зональности было сформулировано А. Гумбольдтом, В.В. Докучаевым, Л.С. Бергом и нашло широкое применение в геохимии, почвоведении, геоботанике, зоогеографии и других науках о Земле. Ведущими факторами, определяющими зональность, являются распределение количества солнечной радиации достигающей поверхности и особенности климата территории. Принято считать, что зональные сообщества формируются на относительно ровных поверхностях водоразделов (плакоров).

Существуют различные подходы к классификации природно-климатических зон и их внутренней организации. Подробный анализ различных взглядов на природную зональность приводится в монографии Ю.И. Чернова [1]. В настоящей работе при выделении внутризональных разностей мы придерживались позиции В.В. Алехина [2], который внутри зон выделял экстразональные сообщества.

Беспозвоночные, обитающие в почвенном и растительном ярусах экосистем, играют важную роль в распределении потока энергии через формирование трофических цепей, контролируя величину первичной продуктивности и темпы ее деструкции. Показатели продуктивности и разнообразия не стабильны во времени и пространстве. Мониторинговые исследования сообществ наземных беспозвоночных важны для выявления критериев устойчивости и оценке динамики экосистем, происходящих под влиянием естественных и антропогенных факторов.

Материал и методы

Исследования почвенной мезофауны проводились на протяжении 6 лет, что позволяет оценить состав, динамику таксономического разнообразия и пространственно-временную организацию животного населения. В основу анализа легли данные осенних учетов 2006-2011 гг., полученные методом ручной разборки почвенно-зоологических проб, размером 1/16 м².

Исследованные биотопы расположены на коренной террасе Иртыша, на расстоянии не более 3 км друг от друга. Это позволяет считать, что погодные условия оказывали одинаковое влияние на состав и структуру животного населения, а выявленные различия связаны с особенностями растительного покрова. Вариантом типично зональной растительности является елово-пихтовый зеленомошно-кисличный лес. Березово-осиновое сообщество, представляет аналог подтаежных лесов, распространенных полосой к югу от таежной зоны шириной около 100 километров. В свою очередь, подтаежные леса граничат с мезофитными разнотравными лугами степной зоны, аналог которых представлен суходольным лугом. На этом основании два последних сообщества мы относим к экстразональным. Параметры устойчивости состава и структуры животного населения оценивали по признакам количественного соотношения ключевых групп, трофической структуры и таксономического разнообразия беспозвоночных. Ниже приводится описание исследованных сообществ.

Пихтарник кислично-зеленомошный на коренной террасе Иртыша, рельеф ровный. Сомкнутость древостоя 0.8-0.9. Подрост разреженный, подлесок из шиповника, рябины, жи-

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президиума РАН «Живая природа» № 12-17-4-1074



молости, березы и др. Проективное покрытие напочвенного яруса 40%. Из 38 видов доминирует кислица. Почва серая лесная умеренно длительно промерзающая со вторым гумусовым горизонтом высококиспяющая мощная на карбонатных лессовидных суглинках. Подстилка, преимущественно из хвои и шишек, толщиной до 4 см.

Осинник высокотравный на коренной террасе Иртыша. Подрост из черемухи, липы, пихты и сосны, подлесок – смородина, шиповник, жимолость, липа и др. Сомкнутость крон 0.8. Проективное покрытие травянистого яруса 50%. Из 54 видов доминирует сныть обыкновенная. Почва серая лесная грунтово-глееватая со вторым гумусовым горизонтом мощная на карбонатных лессовидных суглинках. Подстилка из листьев осины до 2 см.

Разнотравно-злаковый суходольный луг на коренной террасе Иртыша. Используется в качестве сенокоса. Древесные виды представлены всходами и стелющимися формами. Проективное покрытие 95%. Из 34 видов доминирует полевица гигантская. Почва светло-серая лесная умеренно-длительно промерзающая слабосмытая легко-среднесуглинистая на карбонатных лессовидных суглинках. Подстилка представлена незначительным слоем ветоши.

Таким образом, основными отличиями между исследованными сообществами является растительный покров.

Обсуждение

Динамика таксономического разнообразия, в ряду исследованных биотопов, рассмотрена, в основном, на примере полностью обработанного отряда жесткокрылых. За время исследований на разнотравном лугу нами отмечено 113 видов жуков из 26 семейств. Почти такое же видовое разнообразие зарегистрировано в елово-пихтовом лесу – 118, но они представлены 19 семействами. Самым низким показателем таксономического разнообразия характеризуется лиственный лес. Здесь выявлено 85 видов из 17 семейств.

Существенные различия наблюдаются при анализе видового состава и эколого-биотопической приуроченности жуков. На суходольном лугу более половины видового разнообразия составляют жужелицы (27 видов) и стафилиниды (32 вида). Здесь заметно выше разнообразие фитофагов и особенно долгоносикообразных жуков, которые представлены 23 видами. Довольно высокую численность имеют личинки щелкунов – от 10 до 34 экз./м². Кроме того, на лугу отмечено самое высокое разнообразие клопов – 16 видов из 5 семейств. Видовой состав фитофагов в значительной мере зависит от флористического разнообразия [3].

В видовом составе жужелиц отсутствуют специфические виды, пространственное распространение которых ограничено только этим биотопом. Он сформирован, преимущественно, обитателями открытых пространств и ни один вид не встречается постоянно [4]. Чаще других зарегистрированы *Poecilus versicolor* (Sturm.) и *Amara aenea* (Deg) в количестве от 2 до 10 экз./м², но эти виды широко распространены от поймы до коренной террасы [5]. К категории редких, отмеченных только однажды и, как правило, в единственном экземпляре относятся 17 видов.

Из числа стафилинид только 2 вида встречались постоянно и с высокой численностью. Это *Amischa analis* (Grav.) и *Heterothops quadripunctatus* (Grav.) Оба вида отмечены во всех биотопах от террасы до поймы. К редким, одиночным относятся 12 видов. Самым многочисленным был род *Tachyporus* – 8 видов. В лиственном и таежном сообществах, этот род представлен 4 и 6 видами соответственно. Достаточно редким является *Tachyporus quadriscopulatus* Pand. За весь период исследований кроме суходольного луга он встретился лишь однажды в единственном экземпляре в средней пойме [5].

Довольно высоким разнообразием характеризуются апиониды и долгоносики, представленные 8 и 14 видами соответственно. Из них только *Protapion apricans* (Herbst) и *Sitona sulcifrons* (Thunb.) встречались постоянно и в значительном количестве. Остальные виды долгоносикообразных жуков были редки.

Видовое разнообразие прочих семейств жуков насчитывало не более 3 видов, они имели низкую численность и встречались не регулярно.

В березово-осиновом лесу преобладают стафилиниды – 45 видов. Из них только три *Geostiba circellaris* (Grav.), *Atheta fungi* (Grav.) и *Gabrieus austriacus* Scheer. встречались ежегодно и с высокой численностью от 6 до 48 экз./м². Большинство видов (23) отмечены лишь однажды в количестве 1-2 экземпляров. Жужелицы и коровки представлены 6 редкими видами. Разнообразие прочих семейств не превышало 3 видов. Отметим постоянно высокую численность в осенних учетах трясинок (Scirtidae): *Cyphon variabilis* (Thunb.) и *C. Padi* (L.). Эти жуки собираются в лесных сообществах на зимовку и уже ранней весной покидают свои убежища.

В елово-пихтовом лесу жуки представлены 118 видами из 19 семейств. Абсолютное большинство составляли стафилиниды – 73 вида, а их плотность за время исследований изменялась от 200 до 450 экз./м². Кроме трех массовых и регулярно встречающихся в березово-



осиновом лесу видов к этой категории относятся *Tachinus laticollis* (Grav.), *Stenus ludyi* Fauv., *Rugilus rufipes* Germ. Все перечисленные виды являются массовыми (кроме последнего – 14 экземпляров) и имеют широкое пространственное распространение. Более половины – 40 видов стафилинид встречались лишь однажды в количестве 1-2 экземпляра.

Из 14 видов жужелиц только *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) встречался на протяжении 4 лет в количестве от 2 до 10 экз./м² и еще два вида – *Agonum dolens* (C. Sahlb.), *A. piceum* (L.) были отмечены трижды. Все они имеют бореальные ареалы. Остальные виды жужелиц встречались единично.

Как и березово-осиновом лесу, в ельнике постоянно с высокой численностью встречались два вида трясинок, причем их общая численность в 2007 году после высокого уровня половодья достигала 282 экз./м². В следующие годы наблюдалось снижение уровня половодья и количества жуков до 38 экз./м². Прочие семейства жуков были малочисленны, как по количеству видов, так и по численности.

Говоря об особенностях таксономического разнообразия сравниваемых биотопов, отметим несколько различий. На суходольном лугу среди жужелиц по видовому разнообразию преобладают представители рода *Amara* – 7 видов, а род *Agonum* полностью отсутствовал. В ельнике напротив, *Agonum* представлен 6 видами, а *Amara* не встречались. Наблюдаются особенности и в хорологической структуре жужелиц, на лугу преобладали полизональные (12 видов) и суббореальные (11), а бореальная группа была представлена только 4 видами. В ельнике бореальных видов 9, полизональных – 2, а суббореальных – 3 вида. В последние годы наблюдается увеличение доли бореальных видов в фауне жужелиц низовой Иртыша [6]. Такое соотношение вполне оправдывает отнесение суходольного луга к экстразональным сообществам, аналоги которых представлены северными степями, а ельник является южным вариантом таежной зоны.

Еще одной особенностью является более высокое видовое разнообразие стафилинид в лесных сообществах по сравнению с травянистым. Но это связано не столько со спецификой флористического состава, сколько с увеличением объема жизненного пространства – наличием лесной подстилки, особенно мощной в таежном биотопе. В суходольном лугу существенно выше видовое разнообразие фитофагов, причем, не только среди жуков, но и других таксонов беспозвоночных.

Достаточно отчетливо исследованные биотопы различаются по составу многоножек. В суходольном лугу они представлены единственным видом землянки *Geophilus proximus* Koch, количество которой увеличивалось с 12 до 60 экз./м² в 2006-09 гг., после чего снизилось до уровня 45 экз./м². В березово-осиновом лесу кроме землянки, количество которой преимущественно было на уровне 10 экз./м², встречались два вида косянок – *Lithobius curtipes* C.L. Koch, и *L. proximus* Seliv., их численность изменялась от 4 до 48 экз./м². В елово-пихтовом лесу многоножки представлены только двумя видами косянок, плотность которых поддерживалась на уровне 14-20 экз./м².

Межгодовые колебания численности в исследованных сообществах коренной террасы не имеют общей направленности и особенно велики в экстразональных сообществах. В 2010 году плотность почвенных беспозвоночных на суходольном лугу была близка к минимальному значению, а в березово-осиновом лесу характеризовалась максимумом.

Средняя плотность и состав почвообитающих беспозвоночных в исследованных сообществах год от года изменяются в широких пределах в зависимости от растительного покрова. Значительные (более чем в 4 раза) отклонения межгодовых значений численности мезофауны от среднееголетних отмечены на лугу 440-1944 экз./м² при среднем количестве 1165 и в березово-осиновом лесу 760-5336 экз./м² при среднем 1840 экз./м². В елово-пихтовом лесу этот показатель более устойчив и составляет около трети, а межгодовые колебания изменяются в пределах от 666 до 1170 экз./м² при среднееголетнем значении 850 экз./м² (рис. 1).

Флуктуации численности в значительной мере вызваны межгодовыми изменениями плотности популяций олигохет (энхитреиды, дождевые черви), реже существенным ростом других групп беспозвоночных. За время исследований на лугу экстремальные значения у олигохет варьировали от 100 до 1410 экз./м², в березняке от 116 до 540, а в елово-пихтовом лесу от 16 до 290 экз./м² (рис. 2). Несмотря, на большой масштаб изменений количества червей в елово-пихтовом лесу, в структуре населения они составляют не более 10%.

Межгодовые колебания численности малощетинковых червей в значительной мере определялись изменением плотности популяций энхитреид, количество которых в свою очередь зависит от множества факторов, в том числе и влажности почвы. Осенью 2010 года влажность почвы на суходольном лугу составляла 24,4%, а плотность энхитреид была близка к минимальному, за весь период исследования, значению – 60 экз./м². В 2011 году влажность почвы составляла 27,5%, а численность энхитреид достигала абсолютного максимума – 1142 экз./м². В лесных сообществах численность энхитреид так же изменялась в широких пределах, но экстремальные значения были существенно ниже – от 44 до 384 экз./м² в лиственном лесу и от 2 до 242 экз./м² в таежном сообществе.

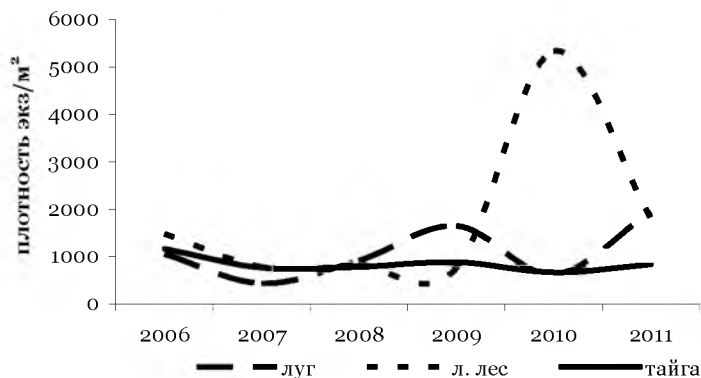


Рис. 1. Межгодовая динамика плотности почвенных беспозвоночных в сообществах коренной террасы Иртыша

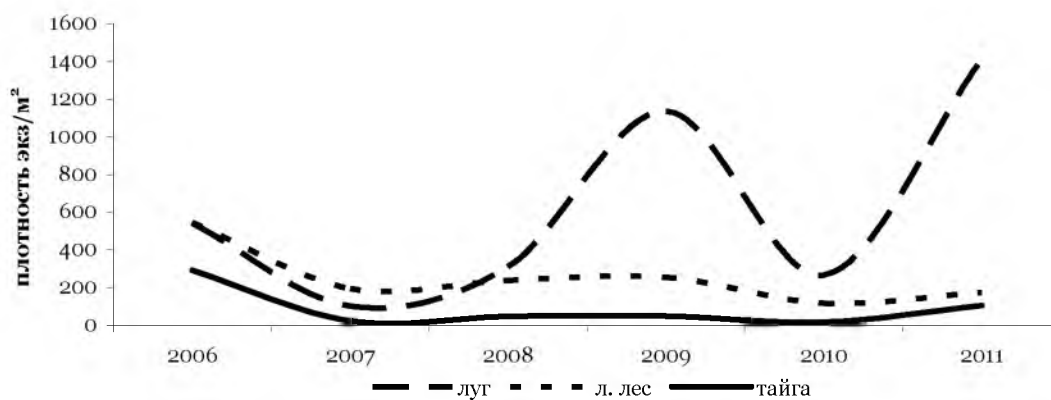


Рис. 2. Межгодовая динамика численности олигохет в сообществах коренной террасы Иртыша

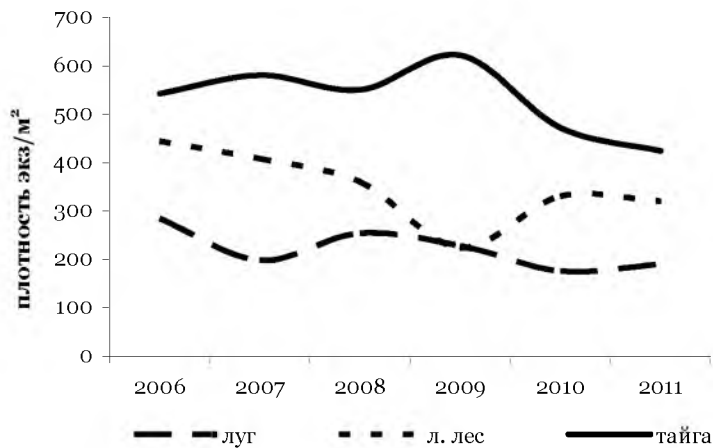


Рис. 3. межгодовая динамика плотности жуков в сообществах коренной террасы Иртыша

Дождевые черви представлены в основном двумя массовыми и широко распространенными видами – *Aporrectodea caliginosa* Sav., *Dendrobaena octaedra* Sav. Еще два вида – *Aporrectodea jassyensis* Mihc. и *Eisenia nordenskioldi* Eisen встречались не регулярно и в небольших количествах. Количество дождевых червей в исследованных биотопах было довольно значительным. Максимальная численность – 270 экз./м² отмечена в почвах суходольного луга. В их динамике наблюдается два выраженных противоположных направления. На лугу их численность увеличивается в направлении от 2006 года к 2011 с 34 до 270 экз./м², а в лиственном лесу в том же направлении наблюдается снижение со 160 до 58 экз./м². В таежном сообществе их численность была существенно ниже (не более 50 экз./м²), а межгодовые колебания не имели закономерности.

Жуки входят в состав доминантов во всех исследованных биотопах. В елово-пихтовом лесу только в 2006 г. они составляли 46% от общей численности беспозвоночных, в остальные годы – более 70%. Причем, межгодовые колебания численности зависели, главным образом, от плотности популяций двух семейств – стафилинид и трясинок, которые изменялись в пределах от 200 до 450 и от 40 до 280 экз./м² соответственно. На лугу их количество изменялось от 170 до 350 экз./м² и на них приходилось от 13 до 45%. В березово-осиновом лесу жуки составляли от 6 до 52%, при этом их численность не опускалась ниже 225 экз./м² (рис. 3).

Личинки мух относительно стабильную численность имели в елово-пихтовом лесу – 40-120 экз./м² и на лугу – от 30 до 160 экз./м². В лиственном сообществе их количество изменялось на порядки от 36 до 4660 экз./м². Так, в 2010 году там была зарегистрирована рекордно высокая численность личинок Sciaridae – 4608 экз./м². В следующем году отмечено массовое размножение Bibionidae – 1124 экз./м². Представители этих семейств часто образуют компактные скопления (колонии), однако, в указанные годы они были равномерно распределены по площади биотопа. Массовое размножение двукрылых было отмечено впервые и отразилось на структуре населения почвенных беспозвоночных. В эти годы они составляли от 66 до 87% почвенной мезофауны. Численность прочих таксонов была существенно ниже, и они никогда не входили в состав доминантов.

Масса почвенных беспозвоночных зависит, главным образом, от плотности популяций крупных беспозвоночных (Рис. 4).

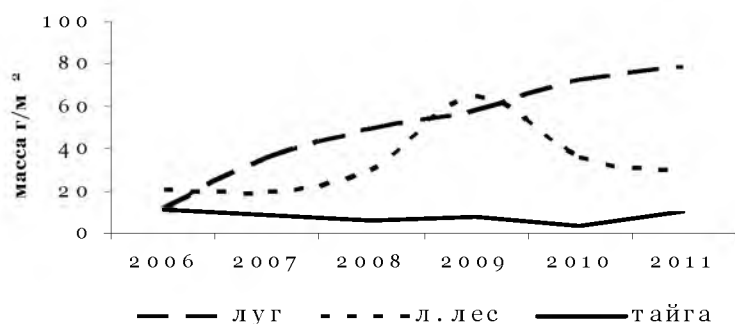


Рис. 4. Динамика массы почвенной мезофауны в сообществах коренной террасы Иртыша

Постоянное увеличение массы почвенных беспозвоночных на лугу, безусловно связано с ростом численности дождевых червей. Причем, в 2011г она выросла более чем в 6 раз по сравнению с 2006 г. – с 12,14 до 78,58 г/м². В лесных сообществах на массу беспозвоночных влияла численность не только дождевых червей, но жуков и личинок двукрылых

В трофической структуре беспозвоночных на лугу и в березняке прослеживаются довольно устойчивые соотношения

трофических уровней, начиная с 2007 года (табл.). Хищные беспозвоночные, как правило, составляли не более 10% от общей массы.

Таблица

Межгодовая динамика трофической структуры почвенных беспозвоночных в сообществах коренной террасы (в %% массы)

Суходольный луг						
Группы	2006	2007	2008	2009	2010	2011
Сапрофаги	64	92	94	92	77.5	92
Фитофаги	15	3	2.5	5	21	1.5
Хищники	17.5	4	3	2	1.5	5
прочие	3.5	1	0.5	1	-	1.5
Всего	100	100	100	100	100	100
Березово-осиновый лес						
Сапрофаги	72.5	65	82	88	83.5	89
Фитофаги	17.5	23	13.5	9	11.5	7
Хищники	10	11	4.5	2	5	4
прочие	-	1	-	1	-	-
Всего	100	100	100	100	100	100
Елово-пихтовый лес						
Сапрофаги	52	33	16	55	29	63.5
Фитофаги	28	35	37	20	29.5	11
Хищники	18	32	47	25	41.5	25.5
прочие	2	-	-	-	-	-
Всего	100	100	100	100	100	100

Межгодовые изменения трофической структуры в елово-пихтовом лесу не имеют общей направленности. Участие хищных беспозвоночных здесь значительно превышает значения принятые в классической экологии. Это связано, прежде всего, с тем, что не была учтена



масса почвенных микроартропод, а видовое разнообразие и масса хищных обитателей подстилки (стафилинид и пауков-пигмеев) была значительной – около 1/3 всех плотоядных беспозвоночных. По предварительной оценке (учеты были проведены осенью 2011 г.) масса клещей и коллембол в этом биотопе составляет около 2 г/м². На состав, структуру и пространственное распределение беспозвоночных большое влияние оказывают абиотические факторы – погодные условия, температура, влажность и прочие.

Анализ теплообеспеченности почвенного профиля свидетельствует о наличии существенных различий в ряду исследованных биотопов. Температурный режим самого насыщенного беспозвоночными 5-сантиметрового почвенного профиля позволяет провести сравнительный анализ теплообеспеченности исследованных биотопов. На террасе в елово-пихтовом лесу отмечена самая низкая среднегодовая температура – +3°C, сумма положительных температур составляла 1500°C, а эффективных (более 10°C) – 1000°C. В березово-осиновом лесу среднегодовая температура была выше на 1,6°C, а положительных и эффективных на 200°C и 120°C соответственно. На лугу среднегодовая температура 5,6°C, суммы положительных 2230°C, а эффективных 1860°C.

Заключение

Наши исследования подтверждают высокое таксономическое разнообразие почвенной мезофауны в сообществах подзоны южной тайги Западной Сибири [7]. Это связано с большими различиями растительного покрова и с широкой амплитудой термических условий, благоприятных для развития как бореальных, так и суббореальных видов беспозвоночных.

Собственно южно-таежные сообщества характеризуются более стабильными во времени количественными показателями беспозвоночных животных, что связано с большей стабильностью экологических условий (термического режима и растительного покрова), соответствующих природно-климатическим параметрам. Среди беспозвоночных значительную часть составляют виды, с бореальным ареалом, обитающие в подстилке.

Суходольный луг по флористическому составу и экологическим условиям представляет сообщество наиболее удаленное от зонального аналога. Таксономическое разнообразие беспозвоночных на нем имеет самый высокий показатель, но характеризуется отсутствием специфических видов и формируется, главным образом, из редких малочисленных таксонов, обитающих в смежных сообществах имеющих полизональный и суббореальный ареалы.

Список литературы

1. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
2. Алехин В.В. Теоретические проблемы фитопенологии и степеведения. – М.: Изд-во Москов. ун-та, 1986. – 216 с.
3. Галич Д.Е. Видовое разнообразие жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) на залежах южной тайги Западной Сибири // Материалы XI международ. конф. «Видовые популяции и сообщества в естественных и антропогенно трансформированных ландшафтах: Состояние и методы его диагностики». – Белгород, 2010. – С. 100-101.
4. Бухкало С.П. Мониторинг видового разнообразия жужелиц в суходольном лугу // Материалы VIII Всероссийской науч.-практич. конф. Тобольск научный – 2011, сост. 11-12 нояб. 2011. – Тобольск, 2011. – С. 11-12.
5. Бухкало С.П., Галич Д.Е., Сергеева Е.В., Алемасова Н.В. Конспект фауны жуков южной тайги Западной Сибири (бассейн нижнего Иртыша). – М: Т-во научных изданий КМК, 2011. – 267 с.
6. Бухкало С.П., Алемасова Н.В., Сергеева Е.В. Фауна и зоогеографическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) центральной части южной тайги Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 4. – С. 616-624.
7. Стриганова Б.Р. Широтно-долготные закономерности распределения разнообразных почвенных беспозвоночных в бореальных лесах Северной Палеарктики в зависимости от макро- и мезоклиматических условий // Изменение климата и биоразнообразие России. – М., 2007. – С. 63-74.

ANNUAL DYNAMICS COMPOSITION AND STRUCTURE OF SOIL INVERTEBRATE ON THE COMMUNITIES ROCK TERRACE OF THE IRTYSH RIVER

S.P. Bukhkalov, E.V. Sergeeva

*Tobolsk complex scientific station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Osipova Str., 15, Tobolsk, 626150,
Russia*

E-mail: spbukhkalov@mail.ru

A comparative analysis of long-term dynamics of soil invertebrates communities on the rock terrace of the Irtysh River in the subzone of southern taiga in Western Siberia was carried out. It is specified that interannual changes of quantitative indicators are more stable in the taiga communities, but species diversity is higher in grassy communities.

Key words: Western Siberia, interannual dynamics, soil invertebrate, rock terrace.