

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
FAR EASTERN BRANCH

Institute of Water and Ecological Problems

G.N. GANIN

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL  
ORGANIZATION OF MEZOPEDOBIONT  
COMMUNITIES OF THE SOUTHERN  
RUSSIAN FAR EAST



Vladivostok  
Dalnauka  
2011

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Институт водных и экологических проблем

Г. Н. ГАНИН

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ  
ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ  
МЕЗОПЕДОБИОНТОВ  
ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ



Владивосток  
Дальнаука  
2011

*ГАНИН Г.Н.* СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ МЕЗОПЕДОБИОНТОВ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ. – Владивосток: Дальнаука, 2011. – 380 с.  
ISBN 978-5-8044-1150-4

Проведена кадастровая оценка крупных почвенных беспозвоночных (мезопедобионтов), определены биомасса, трофическая структура их сообществ в основных фитоценозах юга Дальнего Востока России. Изучены функциональные связи этих животных в наземных экосистемах, биоресурсное значение, биоценотическая значимость, роль в круговороте элементов, почвообразовании, зоомикробных комплексах детритной пищевой цепи. Обсуждаются возможности использования полезных свойств геобионтов в эcobиотехнологии. Выявлены общие принципы устойчивости зоопедоценозов в критических состояниях. Показаны возможности почвенной фауны в экологическом контроле. Особое внимание уделяется закономерностям организации сообществ, экологической нише и факторам поддержания видовой избыточности мезопедобионтов.

Для специалистов по биологии почв, зоологов, экологов, а также преподавателей, аспирантов и студентов вузов соответствующего профиля.

Илл. 21, табл. 53, библи. 535, прил. 1.

**Ключевые слова:** беспозвоночные, мезопедобионты, фитосапрофаги, детритофаги, разложение опада, биотический круговорот, биогенные элементы, тяжелые металлы, ксенобиотики, биоиндикаторы, аминокислоты, вермикомпостирование, зоомикробные комплексы, биоремедиация, системный подход, организация сообщества, Дальний Восток.

*GANIN G.N.* STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF MEZOPEDOBIONT COMMUNITIES OF THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EAST. – Vladivostok: Dalnauka, 2011. – 380 p.

The cadastre survey of larger soil invertebrates (mesopedobionts) with biomass estimations and trophic structure description of their communities is based on main phytocenoses of the southern Russian Far East. Studies were focused on functional relations of these animals in terrestrial ecosystems, their bioresource value, biocenotic importance and role in the biotic element turnover, soil formation and zoomicrobial complexes of a detrital food chain. Potentials of geobiont beneficial application in ecobiotechnologies are discussed. General principles of zoopedoceneses stability in critical situations are assessed. Soil fauna capabilities for ecological control purposes are revealed. Special attention is given to organization regularities of mesopedobiont communities, their ecological niche and factors supporting species abundance.

For specialists in soil biology, zoology, ecology and lecturers, postgraduates and students of related topics.

Ill. 21, tabl. 53, ref. 535, suppl. 1.

**Key words:** invertebrates, mesopedobionts, phytosaprophages, detritophages, leaf litter decomposition, biotic turnover, biogenic elements, heavy metals, xenobiotics, bioindicators, amino acids, worm composting, zoomicrobial complexes, bioremediation, system approach, community organization, Far East.

Отв. редактор: д. б. н., профессор *Л.И. Никитина*  
Рецензенты: д. б. н. *Н. А. Рябинин*, д. б. н., профессор *Р. О. Бутковский*

Утверждено к печати Ученым советом Института водных  
и экологических проблем ДВО РАН

На 1-й и 4-й страницах обложки г. Шаман, хр. Скалистый, Северный Сихотэ-Алинь,  
Нижний Амур

На 4-й стр. обложки схема иерархической структуры различных пространственно-временных  
экосистем в почве (по: Покаржевский и др., 2000)

---

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ

---

Читателю предлагается монографический обзор состава и структуры животного населения почв Дальнего Востока, построенный на материале многолетних количественных учетов почвенной мезофауны. На Дальнем Востоке почвенно-зоологические исследования были начаты в 1960-х годах. В основном они были связаны с изучением разнообразия и антропогенной динамики лесных почв и направлены на оценку состояния их биологической активности, в частности активности зоогенных процессов. Однако до последнего времени отсутствовал комплексный сравнительный анализ пространственной структуры почвенной биоты для региона в целом. Данная книга восполняет этот пробел и представляет основу для развития мониторинговых исследований динамики современного разнообразия почвенной фауны и почвенных биотических сообществ.

Основные исследования автора были проведены в смешанных и широколиственных лесах Приамурья и Приморья, а также в луговых экосистемах лесостепи. Материал обследований более 30 типов лесных и луговых местообитаний в среднем и нижнем течении Амура и Северном Сихотэ-Алине, собранный в течение почти четверти века, позволил провести инвентаризацию почвенной мезофауны с указанием показателей обилия отдельных видов. Кадастр животного мезонаселения, приведенный в книге, является ценным обобщением фактического материала и представляет интерес не только для зоологов и почвоведов, но и для специалистов, занимающихся охраной природы в регионе.

В работе рассматриваются реакции животного населения почвы на нарушения почвенно-растительного покрова, в частности последствия рубок, пожаров, сельскохозяйственного освоения земель (луговых угодий), загрязнений среды выбросами тяжелых металлов.

Особый интерес представляет раздел, посвященный анализу формирования высокого современного разнообразия животного населения с подробным рассмотрением вопросов разделения экологических ниш видами со сходными требованиями в отношении пространственных и пищевых ресурсов. Приводятся данные по

плотности упаковки экологических ниш на основе расчета биомасс близких видов и запаса доступных ресурсов. К этим выкладкам можно относиться по-разному, но на фоне многочисленных работ с общими рассуждениями о разделении экологических ниш членами одного сообщества автор по крайней мере предложил свой количественный метод оценки связи между локальным разнообразием и запасом ресурса.

В книге уделено большое внимание экосистемным функциям разнообразия животного населения почв, в частности рассматриваются вопросы питания и участия почвенных животных в разложении и минерализации растительных остатков. Впервые для региона дана количественная оценка вклада зоогенных процессов в динамику деструкционных процессов.

Надо надеяться, что книга будет полезна для широкого круга читателей — почвенных зоологов, почвоведов, экологов.

*Член-корреспондент РАН  
Б.Р. СТРИГАНОВА*

---

---

## ВВЕДЕНИЕ

---

Современное представление о биологических ресурсах ставит задачи расширения их базы, развития биотехнологий, оптимизирующих природные и искусственно созданные биосистемы. Решение этих вопросов связано с кардинальными социально-экономическими аспектами дальнейшего развития. Поэтому разработка фундаментальных основ управления биоресурсами является одним из приоритетов отечественной биологической науки.

Выделяются три категории биологических ресурсов, каждая из которых требует формирования специфических подходов к их сохранению и использованию: 1) ресурсы, вовлекаемые в хозяйственную деятельность и представляющие собой важную часть сырьевого потенциала страны (продукты питания, лекарственные препараты, строительные материалы, сырье для промышленности и др.); 2) ресурсы, поддерживающие биосферный баланс и обеспечивающие стабильное существование человечества (биологические механизмы самоочищения природных вод, формирования почвенного плодородия, поддержания газового состава атмосферы); 3) ресурсы, имеющие оздоровительное и культурно-эстетическое значение для развития общества (особо охраняемые территории, памятники природы, рекреационные территории).

Ко второй и отчасти к первой категории биоресурсов относится почвенная биота. Девять десятых всей зоомассы суши приходится на беспозвоночных – обитателей почвенного яруса. Основными из них являются мезопедобионты – животные, к которым относятся крупные почвенные беспозвоночные, видимые невооруженным глазом, учитываемые ручной разборкой, жизненный цикл которых полностью или частично проходит в подстилке и почве (Гиляров, 1949, 1975). Важность исследований этой кладовой генофонда состоит в изучении биоразнообразия и роли организмов в процессе функционирования наземных экосистем. Подобные работы необходимы так-

же для полной инвентаризации биологических ресурсов, поиска их принципиально новых источников.

Для направленного регулирования биотической активности почвы необходимо знание видового разнообразия и количественного состава педофаунистических комплексов. Для выявления активных деструкторов и почвообразователей важно оценить вклад основных групп педобионтов в функционирование биогеоценозов. Для экологического контроля необходим отбор биоиндикаторов антропогенных и техногенных нагрузок, знание общих принципов динамики педобиотических сообществ в критических состояниях, закономерностей биоконцентрирования и биоаккумуляции тяжелых металлов и ксенобиотиков.

Одна из центральных проблем синэкологии – закономерности формирования надорганизменных систем. Почвенные деструкторы образуют один из важнейших блоков экосистемы, в изучении которого в последние десятилетия достигнут существенный прогресс. При этом ощущается и недостаток теоретических представлений о принципах разделения ресурсной базы педобионтами. Понимание закономерностей функционирования детритных пищевых цепей в почве открывает перспективы для развития экологического направления в агротехнике. Практическое использование полезных свойств вермиккультуры, эффекты от взаимодействий микроорганизмов и беспозвоночных реализуются в процессах самоочищения почв, деградации и минерализации органических остатков, круговороте биогенных элементов, в продуктивности растительных сообществ, образовании гумуса, в возможностях биоудобрений и биоремедиации.

Цель данной работы – изучение особенностей и выявление общих закономерностей структуры и функционирования сообществ мезопедобионтов в естественных и антропогенно измененных условиях юга Дальнего Востока России.

Предмет исследования – организация биологических сообществ с позиций системного подхода: закономерности сложения и функционирования. Объект исследования – сообщества крупных почвенных беспозвоночных (мезопедобионтов); детритная пищевая цепь наземных экосистем.

Задачи исследования:

1. Изучить видовой состав, численность, биомассу, биотопическую приуроченность, трофическую структуру, распределение по почвенному профилю мезонаселения в основных растительных сообществах региона.

2. Выявить роль крупных беспозвоночных в разложении опада и миграции биогенных элементов в фитоценозах Приамурья и сопредельных территорий.

3. Провести трофологические исследования почвенных зоомикробных комплексов. Показать их экобиотехнологические возможности.

4. Выяснить общие принципы структурной и функциональной перестройки сообщества мезопедобионтов, проявления его устойчивости под влиянием природных и антропогенных факторов.

5. Изучить содержание тяжелых металлов в почвенных беспозвоночных на заповедных и освоенных территориях, проанализировать определяющие факторы. Опробовать аборигенные виды в биоиндикации и экотоксикологическом нормировании загрязнения.

6. Выявить основные факторы организации сообществ и поддержания видовой избыточности мезопедобионтов.

Полученные данные существенно пополняют знания по экологии животного населения почв. В работе освещены закономерности функционирования детритной пищевой цепи наземных экосистем в гумидных условиях региона. Выявлены основные проявления устойчивости и типы динамики мезопедобионтов в критических состояниях. Внесен вклад в теорию организации биологических сообществ.

Педофаунистический кадастр служит основой для биоресурсной оценки и охраны животного населения почв (материалы вошли в Красную книгу Хабаровского края). Результаты по биоиндикаторам и биотестированию могут быть использованы при фоновом мониторинге и нормировании экотоксикологической нагрузки на почву. Разработаны технологии получения биогумуса и ускоренной ферментации остатков для дальнейшего вермикомпостирования, внедренные в горводоканале, теплицах, питомниках декоративных и лесных культур (патенты РФ).

Работа продолжает традиции научной школы академика Меркурия Сергеевича Гилярова. Искренне признателен специалистам-систематикам за идентификацию беспозвоночных, коллегам — за



помощь в проведении почвенно-зоологических раскопок, полевых и лабораторных экспериментов. Особо хотелось бы выразить благодарность д. б. н. Н.А. Рябинину, чл.-корр. РАН Б.А. Воронову, д. б. н. Тен Хак Муну (ИВЭП ДВО РАН), д. б. н. А.С. Лелею (БПИ ДВО РАН), чл.-корр. РАН Б.Р. Стригановой и, к сожалению, рано ушедшим из жизни д. б. н. А.Д. Покаржевскому и чл.-корр. РАН Д.А. Криволюцкому (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) за многолетнее научное сотрудничество и полезные советы при выполнении этой работы.



## ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

*Простой просмотр заголовков текущих научных работ показывает, что экологи не любят изучать экскременты, работать ночью или копать в земле.*

Р. Маргалеф. «Облик биосферы», 1992. С. 11

### **Мезопедобионты – биоресурс почв юга Дальнего Востока России**

Обитатели почвы, включаясь во многие трофические сети и поддерживая биосферный баланс, относятся к потенциальным биоресурсам, изучение которых всегда было ключевым направлением исследований. Для направленного регулирования биологической активности почвы необходимо знание видового разнообразия и количественного состава педофаунистического сообщества. Понятие биологического разнообразия (БР) и проблемы, связанные с его сохранением, определили одно из наиболее популярных движений экологов в 1990-е годы. До сих пор достоверно не известно общее число видов организмов, живущих на Земле. По некоторым данным, их более 1,4 млн, хотя в других исследованиях приводятся цифры 10 и даже 100 млн (Wilson, 1992; Лебедев, 1995).

Проблема БР – всегда проблема глобального уровня, хотя его сохранение и поддержание осуществляется в регионах. Разработаны базовые принципы в рассмотрении ценности разнообразия в природе (Соколов, 1995). Многоуровневая система поддержания БР требует исполнения соответствующих процедур, основанных в настоящем в большинстве своем на характеристиках альфа- и бета-разнообразия (Уиттекер, 1980; Миркин, 1985). В самом общем случае используется логарифмический ряд (альфа-разнообразие) или видовое богатство.

Современная научно-методологическая основа инвентаризации БР основана на геоинформационных технологиях (Биоразнообразие..., 2004) и включает хорошо разработанную систему ресурсных оценок лесных компонент и животного мира по видам и способам природопользования.

История оценок ресурсов в бывшем СССР начинается с 1920-х годов, и за десятки лет были созданы различные инвентаризационные системы. В период советской власти была проведена практически полная ресурсная инвентаризация громадных пространств на территории страны. Например, в системе охотничьего хозяйства, на базе бывшей Главохоты РСФСР, существовал специальный ресурсо-ведческий отдел, который занимался вопросами учета охотничьих животных. Не было в то время среди объектов учета ресурсов только почвенных животных.

В 1980-е годы были сделаны значительные шаги в интеграции методов учета и интерпретации получаемой информации для единых задач, что могло быть оформлено в виде различных кадастров (Всесоюзное совещание..., 1989). Предполагалось, что при составлении видового кадастра животного следует рассматривать все популяции, при территориальном подходе должны быть показаны площади обитания каждой видовой популяции. В некоторых работах по составлению кадастров предлагалось получение важных характеристик функционального БР – трофических связей, хищничества, других популяционных и экосистемных параметров. При составлении кадастров планировалось, помимо ресурсных подходов, широко использовать фаунистические и зоогеографические индексы – соотношение видов, доминанты, эдификаторы и др. Это в значительной степени создало фактическую базу для оценки и сохранения БР на основе современных ГИС-технологий (Биологические ресурсы..., 2007).

Обязательным этапом оценки БР является выбор модельной группы или объекта. Считается, что посредством крупных объектов изучаются масштабы воздействия на обширных пространствах, по мелким определяется глубина воздействия на локальных участках. В связи с этим именно педобионты являются удобным объектом экологического мониторинга почвенного покрова даже отдельно взятых лесных делянок, производственных территорий, полей орошения, испытательных полигонов, сельхозугодий и т. п. (Кривоуцкий, 1994).

Структура БР является продуктом долговременного эволюционного процесса. Выявление такой структуры и ее соответствующее рассмотрение являются важным условием успешного сохранения и поддержания его составляющих. Несмотря на свою самодостаточность, задача инвентаризации флоры и фауны определенного региона имеет бóльшую ценность в случае интеграции в более крупные проблемы, чем «...просто выяснение общего числа видов, встречающихся в определенном регионе» (Гиляров, 1996. С. 503).

В связи с этим, наряду с ресурсной оценкой, определение таксономического разнообразия конкретной территории позволяет выявить значимость территории для страны, континента или иного региона (Konoco, Ito, 2004). Ценотическое, популяционное и функциональное разнообразие можно рассматривать как элементы общего экологического разнообразия, включающего в себя почти бесконечные взаимоотношения между организмами и средой (Bardgett, 2002). Оценка функциональности вида включает идентификацию пищевых цепочек, выделение доминантов и ключевых, т. е. биоценотически значимых, видов сообщества (Wolters et al., 2006). Приоритетом считается также выбор эндемичных таксонов как показатель уникальности состояния БР. Стратегической целью сохранения БР является не спасение или восстановление видов и экосистем, а предотвращение перехода их в критические состояния, чему способствует организация системы особо охраняемых природных территорий (СООПТ) в России, в том числе и на юге Дальнего Востока (Экосистемы..., 1989; Стратегия сохранения..., 2000).

Животное население почв российской территории изучено неравномерно. Первые обстоятельные почвенно-зоологические исследования на Дальнем Востоке были выполнены московской экспедицией под руководством академика Меркурия Сергеевича Гилярова в 1966 г. После этого в печати появились сведения об отдельных видах и комплексах крупных почвообитающих беспозвоночных этого региона (Гиляров, Перель, 1973; Крыжановский и др., 1973; Молодова, 1973). К первой систематической сводке педобионтов относится монография Г.Ф. Курчевой [1977]. Начиная с этого времени здесь ведутся регулярные исследования этих животных.

Обобщенные за 30-летний период результаты по мезопедобионтам южной части дальневосточного региона (Рябинин, 1975, 1977;

Минеева, 1978; Курчева, 1979, 1985; Кожухова, Рябинин, 1981; Михалева, 1993; Филатова, 1983; Урсова, 1983; Громыко, 1985, 1990; Ганин, 1988, 1989а, б; Рябинин и др., 1987; Рябинин, Криволицкий, 1989; Рябинин, Ганин, 1989 и др.) представлены в монографии «Почвенные животные Уссурийского края» (Ганин, 1997). Тогда же предпринята попытка составления первого регионального Педофаунистического кадастра – свода сведений о животном населении почв заповедных и осваиваемых территорий. Обзор мезопедобионтов дан по фитоценозам растительных зон и подзон.

Для азиатской части России, и особенно Дальнего Востока, до сих пор остаются актуальными вопросы изучения биоразнообразия животного населения почв, структуры их сообществ. Подтверждение тому – более полусотни вышедших за последнее десятилетие обзорных региональных работ, затрагивающих разные размерные группы педобионтов: по почвенным инфузориям – Л.И. Никитиной, по ногохвосткам – Л.Т. Кутыревой, по орибатидным клещам – Н.А. Рябинина и А.Н. Панькова, по почвенным нематодам – Т.В. Волковой, по двупарноногим многоножкам – Е.В. Михалёвой, по наземным моллюскам – Л.А. Прозоровой, по комплексам мезопедобионтов севера – Д.И. Бермана и С.П. Бухкало, по подстилочным паукам – Д.К. Куренщикова и Ю.М. Марусика, по почвенным жужелицам и стафилинидам – Г.Ш. Лафера, а также по другим насекомым геоксенам и геофилам (Лелей и др., 2002; Определитель насекомых..., 1986–2003 и др.).

В данной работе, помимо итогов собственных 25-летних исследований, обобщены практически все на тот момент опубликованные коллегами сведения о мезопедобионтах. В новой редакции Педофаунистического кадастра (приложение) представлены более полные сведения о геобионтах – постоянных обитателях почвенного яруса. Беспозвоночные геофилы, у которых только ювенильная и / или ларвальная стадии связаны с почвой (некоторые пауки, жуки, бабочки, двукрылые), а также животные геоксены, лишь зимующие и укрывающиеся в ней, представлены в Кадастре в зависимости от их обилия в период учетов.

Оценка мезопедобионтов как потенциального биоресурса почв юга российского Дальнего Востока ранее не проводилась. Этому посвящена гл. 3 данной книги.

**Биоценотическая значимость мезопедобионтов  
в основных растительных сообществах***Биомасса почвенных беспозвоночных*

Одним из начальных этапов оценки биоценотической значимости как любого компонента экосистемы, так и мезопедобионтов является определение их биомассы. По подсчетам В.А. Ковды [1975], на зоомассу приходится около 1–3 % фитомассы суши, т. е. примерно  $10^{10}$  т. До 96–99 % этого количества, по разным оценкам, составляют почвенные беспозвоночные, на которых приходится почти пятая часть массы всех живых существ почвы (Чернов, 1975; Гиляров, Кривошукский, 1985). Ниже будут приведены имеющиеся в литературе данные по биомассе основных групп крупных сапрофагов, являющихся экологическими доминантами почвенного яруса, в разных растительных сообществах природных зон, присущих дальневосточному региону (Берман, Бухкало, 1985; Берман и др., 1984; Бухкало, 1989; Кривошукский и др., 1985; Ганин, 1997; Стриганова и др., 2002; Стриганова, Порядина, 2005; Безкоровайная, 2009).

В горных *тундрах* хр. Большой Анначаг верховий Колымы основу населения почвенного яруса образуют личинки мух, среди которых доминируют по биомассе (сырая) типулиды ( $0,04–0,6$  г/м<sup>2</sup>). В поясе редколесий здесь биомасса типулид достигает  $0,13–5,26$  г/м<sup>2</sup>. В южной тундре Западно-Сибирской равнины масса двукрылых составляет  $0,1–0,3$  г/м<sup>2</sup>, в лесотундре –  $0,01–0,6$  г/м<sup>2</sup>. Моллюски в поясе редколесий верховий Колымы составляют  $0,01–1,04$  г/м<sup>2</sup>. В южной тундре и лесотундре Западно-Сибирской равнины моллюски отсутствуют.

Энхитреиды в тундре относительно малочисленны. В горных тундрах хр. Большой Анначаг их биомасса  $0,3–16,2$  г/м<sup>2</sup>. В поясе редколесий верховий Колымы –  $0,05–7,7$  г/м<sup>2</sup>. В южной тундре и лесотундре Западно-Сибирской равнины энхитреиды составляют  $0,1–0,5$  и  $0,02–0,1$  г/м<sup>2</sup> соответственно. Масса этих олигохет сильно отличается в разных местообитаниях, составляя в пятнах голого грунта или куртинках камнеломов  $1–8,5$  г/м<sup>2</sup>. В луговых сообществах северной части подзоны типичных тундр она может достигать  $14–26$  г/м<sup>2</sup>.

Масса люмбрицид в горных тундрах хр. Большой Анначаг по четырем биотопам меняется от  $0,4$  до  $4,25$  г/м<sup>2</sup>. В поясе редколесий верховий Колымы их биомасса  $0,347,72$  г/м<sup>2</sup>. В тундровой зоне на Ямале масса эйзении составляет  $1,2–19,4$  г/м<sup>2</sup>. В интразональных группи-

ровках на дерново-луговых почвах масса червей достигает 60 г/м<sup>2</sup>. В южной тундре и лесостепи Западно-Сибирской равнины биомасса люмбрицид составляет по биотопам 0,01–35 и 1–8 г/м<sup>2</sup> соответственно с минимумом в моховой тундре и максимумом в ольшанике.

Другие представители крупных сапрофагов в тундре не обитают. Общая масса почвенных животных увеличивается от арктических тундр к южной части подзоны типичных тундр почти в 10 раз и главным образом за счет олигохет. Среди трофических групп мезопедобионтов в тундре и лесотундре часто доминируют сапрофаги, доходя по биомассе до 50–90 %, при этом в моховой тундре и лиственничниках этот показатель может быть около нуля.

В *хвойных лесах* диплоподы немногочисленны. В континентальном климате в сосновых насаждениях Швеции их масса 0,003 г/м<sup>2</sup>, в сосновых лесах Южного Урала – 0,02–0,04, там же в сосново-березовых лесах – 0,01–0,06 г/м<sup>2</sup>. В почвах северной тайги Западно-Сибирской равнины диплоподы отсутствуют, в южной тайге – 0,01–0,26 г/м<sup>2</sup>. Однако на юге Дальнего Востока в темнохвойных лесах масса диплопод составляет уже 0,28–2,06 г/м<sup>2</sup>. В посадках белой сосны Северной Америки диплоподы доминируют, их масса около 9,34 г/м<sup>2</sup>.

Масса моллюсков в ельниках Карпат составляет около 0,1 г/м<sup>2</sup>. В северной и средней тайге Западно-Сибирской равнины их нет, в южной – 0,01–0,17 г/м<sup>2</sup>, в европейской части – 0,5 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока масса моллюсков в темнохвойниках по долинным и горным биотопам составляет 0,1–2,2 г/м<sup>2</sup>.

Масса ювенильных двукрылых в сосново-березовых лесах Южного Урала достигает 0,02–0,04 г/м<sup>2</sup>, в ельниках Финляндии – 0,03–1,04 г/м<sup>2</sup>, в северной и средней тайге Западно-Сибирской равнины – 0,01–0,07 и 0,01–0,03 г/м<sup>2</sup>, в экосистемах южной тайги – 0,3–0,4 г/м<sup>2</sup>. Личинки двукрылых в среднетаежных ельниках умеренного пояса являются субдоминантами, их масса около 1 г/м<sup>2</sup>. В ельниках южной тайги европейской части – 3 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в темнохвойниках – 0,1–0,4 г/м<sup>2</sup>.

Масса энхитреид в сосновых насаждениях Швеции достигает 1 г/м<sup>2</sup>, составляя около 20 % массы всех педобионтов, в сосняках Финляндии – 6,5 г/м<sup>2</sup>. В среднетаежных ельниках масса энхитреид около 2 г/м<sup>2</sup>. На Западно-Сибирской равнине в северной тайге энхитреиды составляют 0,03–0,05, в средней и южной тайге – 0,1–0,2 и 0,03–0,14 г/м<sup>2</sup> соответственно. На юге Дальнего Востока в темнохвойниках – 0,3–3,6 г/м<sup>2</sup>.

Дождевые черви в целом доминируют в хвойных лесах по биомассе. В сосняках Подмосковья она составляет 0,01–4,45 г/м<sup>2</sup>, в сосняках Среднего Поволжья – 3,5–4,3 г/м<sup>2</sup>. На Западно-Сибирской равнине в северной тайге масса червей достигает 0,3–20 г/м<sup>2</sup>, в средней тайге – 1,2–4,7, в ельниках южной тайги – 0,04–6, в европейской части – до 50 г/м<sup>2</sup>. В еловых насаждениях Финляндии – 0,02–8,7 г/м<sup>2</sup>. Высокие значения (5,6–22 г/м<sup>2</sup>) получены для предгорий хвойных лесов Ильменского заповедника. В ельниках Карпат биомасса червей достигает 33 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в темнохвойниках – 0,1–10 г/м<sup>2</sup>.

Среди трофических групп мезопедобионтов северной, средней, южной тайги Средней и Западной Сибири, а также юга Дальнего Востока доминируют сапрофаги – до 40–90 % общей зоомассы. Для сравнения, в северной и средней тайге европейской части более половины биомассы всего животного населения почвы составляют хищники, и преимущественно формы, питающиеся представителями микрофауны.

В *смешанных хвойно-широколиственных лесах* биомасса моллюсков в Прикамье – 1,14–1,17 г/м<sup>2</sup>, а в смешанных лесах из ели, пихты и бука в Карпатах – 0,5–1,2 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в кедрово-широколиственных лесах их масса достигает по биотопам 0,2–32 г/м<sup>2</sup> с минимумом в кедровниках Среднего Сихотэ-Алиня и максимумом в горных лесах низовий Уссури.

Диплоподы в елово-широколиственных лесах Прикамья составляют 0,14–0,30 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в кедрово-широколиственных лесах их масса достигает по биотопам 0,2–19 г/м<sup>2</sup> с минимумом в кедровниках низовий Уссури и максимумом в горных лесах Приморья.

Примечателен факт взаимного экологического викаривания по биомассе моллюсков и диплопод в этой части горной страны.

Двукрылые составляют в елово-широколиственных насаждениях Прикамья, как и в экосистемах хвойной тайги, 0,3–0,4 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в кедрово-широколиственных лесах их масса достигает по биотопам 0,03–0,4 г/м<sup>2</sup> с минимумом в долинных лесах на Среднем Сихотэ-Алине и максимумом в кедровниках низовий Уссури.

Энхитреиды составляют в елово-широколиственных лесах Прикамья 3,5–5,6 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в кедрово-широколиственных лесах их масса достигает по биотопам 0,02–2,8 г/м<sup>2</sup>



с минимумом в долинных лесах на Среднем Сихотэ-Алине и максимумом в кедровниках низовий Уссури.

Земляные черви мегадрилиды составляют в елово-широколиственных лесах Волжско-Камского заповедника 3,5–6,7 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в кедрово-широколиственных лесах их масса достигает по биотопам 4,2–28 г/м<sup>2</sup> с минимумом в долинных лесах Южного Сихотэ-Алиня и максимумом в кедровниках низовий Уссури и Амура.

В *широколиственных лесах* европейской части биомасса моллюсков максимально достигает 0,4–2,5 г/м<sup>2</sup>, в дубравах Северной Америки она составляет 0,3 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в дубовых и широколиственных лесах на буроземах их масса достигает по биотопам 1,5–7,5 г/м<sup>2</sup> с минимумом в Чёрных горах Южного Сихотэ-Алиня и максимумом на Среднем Сихотэ-Алине.

Биомасса диплопод в широколиственных лесах европейской части страны достигает 0,4–1,9 г/м<sup>2</sup>. В реликтовом дубово-грабниниковом лесу на буроземах Абрауского полуострова Черноморского побережья Западного Кавказа диплоподы достигают 5,25 г/м<sup>2</sup>, что составляет 60 % зоомассы педобионтов, и наряду с мокрицами являются экологическими доминантами почвенного яруса (Гонгальский и др., 2002; Покаржевский и др., 2007). В пойменных и байрачных дубравах Присамарья на Днепропетровщине масса диплопод составляет 3–7 г/м<sup>2</sup> (Пилипенко и др., 1983), в низовьях Дона – 12,5–16 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в дубовых и широколиственных лесах на буроземах их масса достигает по биотопам 0,3–32,5 г/м<sup>2</sup> с максимумом в горных дубовых лесах на Южном Сихотэ-Алине и минимумом на Среднем Сихотэ-Алине.

Биомасса двукрылых в буковых лесах Западной Европы почти 1,9 г/м<sup>2</sup>, в широколиственных лесах европейской части России она составляет 0,5–8 г/м<sup>2</sup>. В реликтовом дубово-грабниниковом лесу на буроземах Абрауского полуострова Черноморского побережья Западного Кавказа двукрылые достигают 0,1 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в дубовых и широколиственных лесах на буроземах их масса достигает по биотопам 0,04–0,6 г/м<sup>2</sup> с минимумом на Среднем Сихотэ-Алине и максимумом в южной его части.

Энхитреиды в широколиственных лесах имеют несколько меньшую массу, чем в таежных, – 0,8–0,9 г/м<sup>2</sup>, хотя в буковом лесу может достигать 7,5 г/м<sup>2</sup>. В реликтовом дубово-грабниниковом лесу на буроземах Абрауского полуострова Черноморского побережья Западного

Кавказа энхитреиды не отмечены. На юге Дальнего Востока в дубовых и широколиственных лесах на буроземах их масса достигает по биотопам 0,04–2,72 г/м<sup>2</sup> с минимумом в горных лесах Среднего Сихотэ-Алиня и максимумом в долинных лесах на юге хребта.

Дождевые черви в европейских широколиственных лесах, по данным разных авторов, составляют 5–129 г/м<sup>2</sup>. В реликтовом дубово-грабинниковом лесу на буроземах Абрауского полуострова черноморского побережья Западного Кавказа их масса достигает лишь 0,56 г/м<sup>2</sup>, приближаясь в этом к реликтовым темнохвойникам Приохотья на юге Сахалина. На юге Дальнего Востока в дубовых и широколиственных лесах на буроземах масса мегадрилид (включая тропическое семейство) достигает по биотопам 9–25 г/м<sup>2</sup> с минимумом в лесах на Среднем Сихотэ-Алине и максимумом в южной части.

Во всех биотопах среди трофических группировок доминируют сапрофаги: на их долю приходится более 90 % всей зоомассы широколиственных лесов.

В *травянистых сообществах* моллюски немногочисленны. На послелесном разнотравном лугу и на влажных горных лугах в Карпатах их масса около 0,1–1 г/м<sup>2</sup>. Отношение продукции к биомассе ( $P/B$ ) для шести видов слизней – 3,5–7,1. На лугах Тянь-Шаня их масса незначительна по сравнению с другими группами почвенной мезофауны. На пойменных лугах Западной Сибири моллюски составляют около 0,02 г/м<sup>2</sup>. На пойменных лугах юга Дальнего Востока моллюски достигают 0,4 г/м<sup>2</sup>, а на суходольных – 2 г/м<sup>2</sup>.

Диплоподы в нетронутых луговых степях по массе – вторая группа среди мезопедобионтов после дождевых червей. На влажных лугах в высокогорьях Тянь-Шаня их масса составляет 0,06 г/м<sup>2</sup>. На заброшенном поле в Швеции – 0,09 г/м<sup>2</sup>. На пойменных лугах и полевых местообитаниях Западной Сибири диплоподы отсутствуют. На суходольных лугах юга Дальнего Востока они достигают 0,05–0,08 г/м<sup>2</sup>, на остепненных лугах, затронутых в хозяйственном обороте, встречаются крайне редко, на пойменных эти многоножки отсутствуют.

Личинки двукрылых – субдоминирующая группа среди насекомых почвы. На высокогорных влажных лугах биомасса типулид – 0,1–0,15 г/м<sup>2</sup>, других двукрылых – 0,02–0,16 г/м<sup>2</sup>. На заброшенных полях в Скандинавии – 3–6 г/м<sup>2</sup>. На пойменных лугах и полевых местообитаниях Западной Сибири личинки двукрылых достигают лишь

0,002–0,007 г/м<sup>2</sup>. На остепненных лугах Дальнего Востока их масса 0,5–1 г/м<sup>2</sup>, на суходольных – 0,05–0,2, на пойменных – 0,1 г/м<sup>2</sup>.

Энхитреиды в травянистых сообществах менее многочисленны, чем в лесных. В холодных и сухих степях Тянь-Шаня они практически отсутствуют, на остепненных участках их масса 0,04–0,21 г/м<sup>2</sup>, на влажных лугах – 0,8–1,2 г/м<sup>2</sup>. В луговых степях Канады биомасса энхитреид в среднем около 0,8 г/м<sup>2</sup>, в умеренно-засушливых степях Черноземья – 1,2 г/м<sup>2</sup>. Их биомасса в почвах заброшенных полей Скандинавии – 3–4,5 г/м<sup>2</sup> (или около 6 %) общей зоомассы почвенных животных. На пойменных лугах и полевых местообитаниях Западной Сибири энхитреиды достигают 0,002–0,12 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока масса энхитреид в почвах под сенокосом и пастбищем на остепненных лугах составляет 0,1–0,5 г/м<sup>2</sup>, на суходольных лугах – 3,24, на пойменных лугах – 0,4, на пойменных гетеротрофных болотах – 0,2 г/м<sup>2</sup>.

Дождевые черви – почти всегда одна из доминирующих групп в травянистых сообществах. Однако на целинных участках в заволжско-казахских степях, на юге Западно-Сибирской равнины, в Центрально-Азиатских степях дождевые черви не обнаружены. В сухих степях Тянь-Шаня их биомасса составляет 0,3–1,4 г/м<sup>2</sup>, на влажных – 26–50 г/м<sup>2</sup>. На лугах в Польше масса люмбрицид около 25–50 г/м<sup>2</sup>, в Аскания-Нова около 4 г/м<sup>2</sup>. На субальпийских лугах Центрального Кавказа биомасса червей колеблется от 1,8 до 10 г/м<sup>2</sup>, на суходольных лугах Подмосковья – 27, на пойменных лугах – 112 г/м<sup>2</sup>. На пастбище во Франции с разным режимом выпаса этот показатель колеблется от 15 до 132 г/м<sup>2</sup>. В зоне южной тайги Западной Сибири люмбрициды достигают на пойменных лугах и полевых местообитаниях под агроценозами – 0,4–0,6 г/м<sup>2</sup>, в зоне лесостепи масса люмбрицид на суходольных лугах – 2,3, под вырубками – 0,1–0,9, под выпасом – 0,03, под картофелем – 2,5 г/м<sup>2</sup>. На юге Дальнего Востока в зоне лесостепи масса мегадрилид на суходольных лугах – 2,6 г/м<sup>2</sup>, в почвах под сенокосом и пастбищем составляет 2–11, на пойменных лугах – 17, на пойменных гетеротрофных болотах – 12 г/м<sup>2</sup>.

Среди трофических групп в травянистых сообществах умеренного пояса в более влажных местообитаниях преобладают сапрофаги, среди которых доминируют черви мегадрилиды – до 80–85 % общей зоомассы. По мере уменьшения влажности доля сапрофагов снижается, и в сухих степях она доходит до 30 %, а ведущее значение переходит к фитофагам. Доля хищников в зоомассе не превышает 3–5 %.

Таким образом, наряду с зональными закономерностями изменения общей зоомассы, очевиден существенный разброс ее значений в пределах зоны в одной группе педобионтов между конкретными биотопами и микростациями. Также примечательно экологическое викарирование по биомассе моллюсков и диплопод в реликтовых буроземах Черноморского побережья Западного Кавказа и буроземах Сихотэ-Алиня. Биомасса земляных червей мегадриид имеет минимальные значения в реликтовых буроземах Кавказа и юга Сахалина, в то же время достигая значительных величин в развитых буроземах Сихотэ-Алиня. Такое положение обусловлено, как нам представляется, количеством доступного для мезопедобионтов кормового ресурса, в первую очередь микробного протеина и незаменимых аминокислот.

#### *Оценка участия в биотическом круговороте*

О закономерностях разложения и трансформации растительного опада, об участии отдельных групп сапрофагов в его деструкции имеется немало сведений (Курчева, 1971; Насекомые – разрушители древесины..., 1974; Разложение..., 1985; Криволицкий и др., 1985; Ганин, 1997; Кохия, 2000; Евдокимова и др., 2002; Терехова, Семенова, 2002; Безкороваяная, 2009; Tomoko, Nobuhiro, 2000; Zhang et al., 2001), которые детально описывают биодинамику процесса, показывают положительное влияние биоты на этот процесс. Взаимодействие групп беспозвоночных, реализующих биотическую деструкцию органического материала, изучено также достаточно обстоятельно (Всеволодова-Перель и др., 1991; Heneghan et al., 1998; Scheu et al., 1999; Громыко, Громыко, 2005; Мордкович и др., 2006; Takeda, Abe, 2002; Gartner, Cardon, 2004; Wardle et al., 2002, 2006 и др.).

Обзор работ показывает, что в широколиственных лесах центрально-черноземной зоны величина разложения листового опада колеблется в пределах 30–100 % от величины ежегодного опада при участии всех групп сапрофитного комплекса, в сухих субтропических лесах Австралии – в пределах 50 % от величины ежегодного опада, в тропических равнинных лесах – 90–420 % от массы листовой подстилки, в предгорных – 70–120 % и в высокогорных – 43–46 %. В травянистых экосистемах величина разложения – 30–60 % от величины ежегодного растительного опада. В прерии после года разложения остается 75 % листьев, 85–90 % стеблей и лишь 50 % корней.

Травянистые остатки разрушаются животными несколько хуже, чем листовой опад.

Длительные экспериментальные исследования в лесостепной зоне привели Г.Ф. Курчеву [1971] к выводу о том, что в степных экосистемах, в отличие от лесных, в разрушении травянистых остатков основную роль играют микроорганизмы. Если в лесных биогеоценозах беспозвоночные-педобионты непосредственно принимали участие в деструкции растительных остатков, то в степных сапрофаги в силу своей малочисленности лишь стимулируют деятельность микроорганизмов. В работах А.Д. Покаржевского [1985 и др.] приводятся данные из той же центрально-черноземной зоны по изучению скорости деструкции войлока и мертвых корневых остатков в вейниково-прямокостровой ассоциации луговой степи. Было показано, что при участии в разложении всех групп сапротрофного комплекса с мая по октябрь убыль веса надземного опада составила 35 %, а корневых остатков – 61 %; при исключении крупных сапрофагов разложилось от исходного 31 и 46 % соответственно, без участия всех беспозвоночных – 13 и 29 %. Установлено, что корневые остатки играют в питании крупных сапрофагов гораздо большую роль, чем надземный опад, а мелкие почвенные животные, вероятно, в равной степени используют и то и другое. На долю микроорганизмов приходится около трети в разложении надземного опада и половина в случае с корневыми остатками.

В лабораторных условиях произведена оценка вклада микроартропод в суммарную интенсивность дыхания биоты (10–30 %) и показано, что беспозвоночные многократно снижают биомассу микроорганизмов без уменьшения их активности (Паников, Семёнов, 1986).

Изучение взаимоотношений почвенных членистоногих и микробного населения в процессах поступления *C*, *N* и минеральных веществ из разлагающегося листового опада привели Андерсона и Инесона [1987] к следующим выводам. Почвенные животные в лесах умеренной зоны не вносят прямого вклада в процессы минерализации и иммобилизации азота опада, а оказывают косвенное влияние на уровень чистой минерализации благодаря взаимодействию с грибным и бактериальным населением. Простейшие и нематоды способствуют регуляции бактериальных популяций. Микроартроподы не вносят существенного вклада в процессы размельчения подстилки, а влияют на мобилизацию питательных веществ посредством выеда-

ния грибной биомассы. Пищевая активность крупных сапрофагов влияет на характер этих взаимоотношений благодаря измельчению опада, изменению физических условий роста грибов.

На разных этапах разложения растительных остатков животные и микроорганизмы сменяют друг друга в сукцессионном ряду либо образуют пищевые цепи (Чернова, 1966; 1977; Козловская, 1976, 1985; Штина, 1985; Стриганова, 1980). Исходя из литературных данных, можно представить сукцессионный ряд заселения опада в следующей очередности: микромицеты—микофаги—бациллы—первичные хищники (простейшие, нематоды, микроартроподы)—первичные сапрофаги—вторичные сапрофаги—детритофаги.

Микрофитофаги и первичные хищники (а среди них и детритофаги) составляют второй гетеротрофный трофический уровень и оказывают косвенное воздействие на темпы деструкции растительных остатков, способствуя смене фаз разложения опада.

Позиционирование процессов деструкции органики в почвообразовании и определение в нем места педобионтов изучается также давно и обстоятельно (Курчева, 1971; Shuster et al., 2002; Jimenez, Decaens, 2004; Bruneau et al., 2005; Регуляторная роль почвы..., 2002; Терещенко, Наплекова, 2002; Росликова, 2006; Битюцкий, Кайдун, 2008 и др.).

Проблемой выведения элементов из разлагающегося опада занимались еще в начале XX столетия (Кравков, 1911; цит. по: Покаржевский, 1985). Количество зольных элементов в подстилке является величиной балансовой. Опыты в естественных условиях с использованием лизиметров при изоляции растительного опада показали, что среди зольных элементов в наибольшей степени вымываются  $K$  — до 80–90 %, затем  $Mg$  — 30–60 и далее  $Ca$  — 14–44 % в первый год разложения (Зражевский, 1957; Ремезов, 1961; Коковина, 1967; цит. по: Покаржевский, 1985). При этом отмечалось, что при прохождении осадков через подстилку некоторые элементы задерживаются ею, и количество золы, определяемое на основе разности, часто возрастает. Увеличение количества золы и отдельных элементов указывает на то, что получаемая разность является величиной балансовой.

Участием беспозвоночных в процессе выведения биогенов из подстилки занялись относительно недавно. Для изучения влияния диплопод и мокриц на потери катионов ( $Ca^+$ ,  $K^+$ ,  $Na^+$ ) и аммония из разлагающегося опада дуба был проведен ряд экспериментов (Андерсон, Инесон, 1987). Результаты опытов показали, что беспозво-

ночные увеличивают скорость вымывания катионов, влияют на минерализацию и мобилизацию азота (Умаров и др., 2008). В присутствии микроартропод, личинок двукрылых наблюдалось увеличение концентраций ряда элементов в опаде (Seastedt, Crossley, 1980; цит. по: Покаржевский, 1985). В тундровых сообществах влияние членистоногих сказывается на удержании главным образом фосфора в растительных остатках. В ряде работ была проведена оценка абиотического вымывания, влияния микрофлоры и сапрофагов на выведение элементов из подстилки. Показано, что биотическое разложение составляет в ольшанике 95 % от общего, из них около 70 % приходится на животных и 30 % на микроорганизмы. Доля беспозвоночных сапрофагов составляет 35 % от начального количества углерода, около 10 % кальция, калия и магния. Участие разных групп сапротрофного комплекса в этом процессе в лесостепных биогеоценозах изучал А.Д. Покаржевский [1985, 1993]. Установлено, что крупные сапрофаги способствуют выведению химических элементов из лесного опада, а совместно играют ключевую роль в потоках азота.

Роль разных групп сапротрофного комплекса в разложении многопородного лесного опада и луговой растительности на юге Дальнего Востока показана в работах ряда исследователей (Курчева, 1985; Рябинин и др., 1987, 1988; Ганин, 1987, 1988, 1989а, б, 1997; Тен, Имранова, 1989; Тен и др., 1989; Громыко, Громыко, 2005 и др.). Оценке биоценотической значимости мезопедобионтов в основных растительных сообществах Приамурья и сопредельных территорий до наших исследований не уделялось должного внимания. Ей посвящена гл. 4 этой книги.

### **Сообщества мезопедобионтов в критических состояниях**

Весь ход эволюции биосферы с синергетической точки зрения состоит из формирования новых структур, которые характеризуются как открытые системы, находящиеся на «удалении» от равновесия и постоянно флуктуирующие. Классические исследования в области термодинамики и современной синергетики показали, что главенствующую роль в природе играют не порядок, стабильность и равновесие, а неустойчивость и неравновесность (табл. 1.1). Чем сложнее система, тем более многочисленны различные типы флуктуаций. К неравновесным относятся все системы живой природы, в том числе и экосистемы.

**Характеристика состояния различных систем**  
**[по: Потапов, 2000; цит. по: Кондратьева, 2003]**

Неравновесные системы	Равновесные системы
1. Система «адаптируется» к внешним условиям, изменяя свою структуру	1. Для перехода одной структуры к другой требуются сильные возмущения или изменения граничных условий
2. Множественность стационарных состояний	2. Одно стационарное состояние
3. Чувствительность к флуктуациям (наибольшие влияния приводят к значительным последствиям)	3. Нечувствительность к флуктуациям
4. Все части системы действуют согласованно	4. Молекулы могут вести себя независимо друг от друга
5. Фундаментальная неопределенность	5. Поведение системы определяют линейные зависимости

Устойчивость есть внутренняя способность экологической системы противостоять возмущающим факторам, которые в избытке предоставляет внешняя среда. Стабильность – это способность выдерживать параметры в определенных пределах. Она отражает временной аспект организации сообщества и может быть оценена, исходя из полевых данных по длительному наблюдению за сообществом или по результатам пертурбационных экспериментов (Свирижев, Логофет, 1978; Тен, 1983; Воробейчик и др., 1994, 2001).

С принципом стабильности тесно связан второй закон термодинамики (Одум, 1986). Согласно этому закону, любая естественно замкнутая система с проходящим через нее потоком энергии склонна развиваться в сторону устойчивого состояния, и в ней вырабатываются саморегулирующие механизмы. В случае кратковременного воздействия на систему извне механизмы обеспечивают возврат к стабильному состоянию. Когда устойчивое состояние достигнуто, перенос энергии обычно идет в одном направлении и с постоянной скоростью, что соответствует принципу стабильности. Чем выше уровень организации и зрелости сообщества и чем стабильнее внешние условия, тем ниже его энтропия и меньше амплитуды флуктуации плотности составляющих популяций.



В работах Пригожина с соавт. [2000] было показано, что система может находиться в большом числе устойчивых областей (теория Холинга, 1973; цит. по: Одум, 1986) и неустойчивых режимов вблизи точек бифуркации. В этой зоне основную роль играют флуктуации компонентов. Сложные системы типа сообществ должны иметь эффективные связи между частями, тогда они способны гасить внутренние флуктуации или внешние возмущения.

Были предприняты попытки адаптировать концепцию Пригожина для описания возможной реакции экосистем на изменения среды: 1) система не сдвигается с исходной точки оптимального действия; 2) система смещается с исходной точки оптимального действия, но возвращается к ней (например, колебания численности особей и количества видов) – два первых состояния зависят от упругости системы, т. е. силы ее внутренних связей; 3) система постоянно удаляется от исходной точки оптимального действия (меняется численность, исчезают или появляются новые виды). В последнем случае могут быть четыре пути: а) коллапс; б) сохранение на исходной термодинамической ветви; в) бифуркация к новому термодинамическому уровню; г) движение к новой термодинамической ветви (Свирижев, Логофет, 1978; Экосистемы..., 1989; Жирмунский, Кузьмин, 1990; Воробейчик и др., 1994; Гладышев, 1995).

Согласно теории Мэя об устойчивости экосистем (Мэй, 1981), сообщество из двух видов организмов, численность которых в детерминированных условиях изменяется в виде осцилляции, под действием различных случайных возмущающих факторов подвергается стохастической флуктуации вокруг равновесного состояния. Амплитуда колебаний числа этих организмов зависит от силы возмущения. В природе всегда существуют случайные возмущающие факторы нерегулярного характера, под действием которых популяция может покинуть окрестность устойчивого равновесия или перейти из нетривиального равновесия в тривиальное. А это приводит к гибели или, наоборот, к бурному росту, что согласуется с законом флуктуации В. Вольтерра [1976]. Сообщество считается устойчивым, если число составляющих его видов не меняется в течение достаточно длительного времени. Сообщество устойчиво, или стабильно, если численности составляющих его популяций не испытывают резких колебаний. В термодинамике система считается стабильной, если малы вероятности больших флуктуаций, которые могут увести ее далеко от равновесного состояния (Свирижев, 1976).

Сообщества более сложные по своей структуре и более богатые по числу входящих в них видов являются также и более устойчивыми сообществами, поскольку различные виды по-разному приспособлены к изменениям окружающей среды. Поэтому широкий набор неродственных видов может реагировать на разнообразные изменения внешней среды успешнее, чем сообщество, состоящее из малого числа видов или видов близкородственных, а следовательно, первое устойчивее, стабильнее второго.

Этим и обусловлено использование различных мер видового разнообразия (в частности, информационной энтропии или некоторых ее аналогов) в качестве характеристик устойчивости сообщества. Устойчивость в смысле сохранения числа видов – экологическая стабильность. Неограниченное возрастание численности одного или нескольких видов можно рассматривать как нарушение (снижение) устойчивости сообщества.

Уделяется также немало внимания разного рода нарушениям среды как фактору организации сообществ. Джиллер [1988] так описывал реакцию биоценоза на разный характер антропогенного воздействия: 1) видовое разнообразие достигает максимальных значений при средней силе или частоте действия нарушающих факторов; 2) при частых нарушениях или сильных стрессовых воздействиях характерна простая структура и низкое разнообразие; 3) если нарушения возникают редко и мелко, они не оказывают серьезного влияния на видовое разнообразие.

Например, реакция сообщества педобионтов на фумигацию сернистым ангидридом с различными дозами и частотой воздействия в полевом эксперименте полностью описывается обобщением Джиллера (Рябинин и др., 1988; Ганин, 1997). Показано, что постоянное и частое появление свободных участков (в результате умеренного выпаса, выкоса, вытаптывания, выгорания, выедания и т. п.) способствует поддержанию видового разнообразия на высоком уровне (Бигон и др., 1989 и др.). Изолированность участков леса, возникающая после крупных пожаров, служит фактором формирования педоценозов (Гонгальский, 2006), приводит к ужесточению конкуренции среди подстилочных обитателей образовавшихся рефугиумов вследствие понижения темпов эмиграции, а также иммиграции, что, вероятно, влияет на микроэволюционные процессы (Емец, 1987; Ганин, 2009).

При использовании энтропийной формулы Шеннона в качестве меры разнообразия величина  $H$  достигает максимума, если общее

число особей в данных условиях максимально и доля каждого из видов в сообществе одинакова. Исходя из этого, наиболее разнообразным следовало бы считать сообщество, в котором все виды представлены в равных количествах. Однако в природе так не бывает.

Как справедливо отмечает Ю.М. Свирижев [1976], энтропийная мера применима лишь для характеристики ансамбля, в котором все объекты не связаны или слабо связаны между собой, и не пригодна для оценки биологического сообщества, в котором существует иерархия видов и проявляются самые разные формы межвидовых взаимоотношений, особенно характерных для педоценозов. Как показано нами, индекс Шеннона информативен и в случае характеристики сообщества популяций одного трофического уровня, одной функциональной группы или гильдии, связанных между собой конкурентными отношениями. По этой причине полезно применение данного индекса для оценки устойчивости, например, блока крупных сапрофагов, а не сообщества мезопедобионтов в целом (Ганин, 1997).

Следует еще раз отметить, что экологические факторы в почве многочисленны и их влияние неопределенно, поэтому динамику популяций педобионтов можно рассматривать как случайный процесс, непрерывный во времени и дискретный в пространстве (Тен, 1983).

Взаимоотношения видов внутри одного и того же трофического уровня порождает задачу определения областей устойчивости для параметров конкурентной модели, иными словами, определение такой структуры перекрывания экологических ниш, так называемой видовой упаковки Макартура, которая обеспечивает устойчивое сосуществование конкурентов (Свирижев, Логофет, 1978). Одно из проявлений этого — принцип конкурентного исключения Гаузе.

Важное место в синэкологии занимает концепция иерархии (Сетров, 1971). Сообщество представляется в виде нескольких уровней, и высшие из них не являются простой суммой низших, так называемое неаддитивное соподчинение, или принцип эммерджентности (Преображенский, 1982). Например, лесной биогеоценоз — это совокупность фитоценоза, зооценоза, педобиоценоза, каждый из которых также многоуровневый. Концепция иерархии показывает, как нарушающий фактор на одном уровне может быть стабилизирующим на другом, включаясь в структуру системы (Allen, Starr, 1982). Данная концепция привлекла особое внимание к проблеме пространственно-временных шкал и их соподчинению, когда обнаруживаемые свойства системы целиком зависят от принятых

пространственно-временных рамок наблюдений (Розенберг, Смельянский, 1997).

Это нашло свое отражение в экотоксикологии почвенных организмов (Покаржевский и др., 2000, 2003, 2007). Несоответствие ответов популяций различных размерных групп беспозвоночных на загрязнение среды их физиологической устойчивости выявило существование в почве иерархической структуры экосистем различного пространственно-временного масштаба, относительно независимых друг от друга (Филимонова и др., 2000; Покаржевский и др., 2007).

Неустойчивость отдельного блока / уровня стабилизируется блоком, расположенным иерархически выше. Поведение высшего блока определяет общее поведение низших; в свою очередь поведение высшего блока определяется факторами, внешними по отношению ко всей системе. Снижение интегрированности, по Шмальгаузену [1968], или низкий уровень системности, по Шварцу [1973], у сообществ (т. е. рост подвижности, взаимозаменяемости компонентов, викаривания) ведет к росту устойчивости всей системы к внешней среде.

Известны и другие обобщения на эту тему. Например, гипотеза промежуточных нарушений Коннелла описывает изменения видового разнообразия сообщества по градиенту любого нарушающего фактора. Или так называемый закон четности: при четном числе звеньев трофической цепи начальное возмущение усиливается за счет опосредованных эффектов, возникающих вследствие межвидовых взаимодействий, при нечетном числе звеньев трофической цепи начальное возмущение нивелируется (Kabayashi, Tainaka, 1997).

Сообщество мезопедобионтов в критических состояниях и его устойчивость к внешним воздействиям впервые в регионе освящено нами, чему и посвящена гл. 5 данной книги.

### **Почвенная фауна в экологическом контроле**

Реакция биосистем на нарушения может быть специфической и общей неспецифической. Реакция второго типа получила название стресс-реакции. С развитием биоиндикационных исследований нарушающие факторы стали называть стресс-факторами (Мэннинг, Федер, 1985; Бурдин, 1985; Биоиндикация и биомониторинг..., 1991; Воробейчик и др., 1994; Зейферт и др., 2000). Среди принципиаль-

ных достижений биоиндикации отмечается идея смены подходов к экологическому контролю за состоянием окружающей среды. Вместо химического базирующегося на ПДК подхода предложен биотический, связанный с концепцией экологической толерантности индикаторов (Радиоэкология почвенных животных, 1985; Безель, 1987; Биоиндикация загрязнений..., 1988; Соколов и др., 1989; Криволицкий, 1994; Straalen van, 1998; Zhon et al., 2003; Zhang, Xu, 2004; Никитина, 2004; Бескровная, 2007; Гонгальский и др., 2009).

Экологический контроль включает в себя три главных направления: биоиндикация, биомониторинг и биотестирование. Биоиндикация (обнаружение загрязнений / нарушений в окружающей среде) и биомониторинг (изучение движения токсических веществ по цепям питания, определение их скорости накопления-выведения в биокomпонентах экосистемы), отличаясь по временной шкале друг от друга, оперируют с биоценозами и популяциями. Однако это сопряжено с дополнительными методологическими сложностями в связи с тем, что сопутствующие факторы могут порождать ложную связь между биоиндикатором и статусом загрязнения (Nahmani, Rossi, 2003). Биотестирование (основной метод экотоксикологии новых синтезируемых веществ-ксенобиотиков) работает на уровне организма и ниже (тест-объекта), изучая при этом в лабораторных условиях связи доза-эффект в показателях жизнеспособности (репродуктивность, продолжительность жизни и т. п.).

Свое место в экологическом контроле занимают и мезопедобионты. Они являются удобными для этой цели объектами по многим показателям. Не последним аргументом является то, что педобионты покидают среду обитания человека последними, часто выступая единственными представителями дикой фауны в крупных индустриальных и городских агломерациях. Почвенные беспозвоночные отражают фактическую степень загрязнения экосистем, так как поглощают лишь подвижные формы элементов и пассивно не загрязняются.

Экспериментальное исследование процессов нарушения биогеохимических циклов и трофических связей привело к созданию целого научного направления в изучении загрязнения – почвенной экотоксикологии, объектом которой являются как отдельные виды педобионтов, так и лабораторные и полевые искусственно изолированные биоценозы (микрокосмы). Проблема влияния на биоту различных поллютантов – тяжелых металлов, радионуклидов и других (Pokarzhevskii, Zhulidov, 1995; Ганин, 1992, 1993а, б, 1995б, 1997;

2008a; Ganin, 1993, 1998; Ganin et al., 1995; Straalen van, 1998; Butovsky et al., 1999; Bartosova, Povolny, 2000; Филимонова и др., 2000; Homstrum et al., 2000; Bruns et al., 2001; Liu Xianghui et al., 2001; Gomot-de, Pihan, 2002; Davies et al., 2002; Lock, Janssen, 2002; Kohler, 2002; Гонгальский, Криволуцкий, 2003; Yu, Cheng, 2003; Kapusta et al., 2003; Покаржевский и др., 2003; Boyd, Williams, 2003; Черников, Соколов, 2004; Новиков, Кузнецов, 2004; Бутовский, 2005; Гонгальский, 2005; Somogyi et al., 2005; Покаржевский и др., 2005; Li, Jiang, 2006), а также ксенобиотиков – различной химии пестициды, полихлорированные бифенилы, хлорфенолы, полиароматические углеводороды, трихлорэтилен, ацетохлор и другие техногенные соединения (Römbke, Moltmann, 1996; Holmstrup, 2000; Sanjat, Smeeta, 2000; Ganin, 2001, 2002, 2003; Wang, 2002; Miyazaki et al., 2002; Sverdrup et al., 2002; Petrauskiene, 2003; Методы ... детритных пищевых цепей, 2003; Ананьев и др., 2005; Бутовский, 2004; Römbke et al., 2005; Kong Jun-miao, 2005; Amorim et al., 2005a, b; Andrea-de, Papini, 2005; Карташев и др., 2006; Römbke et al., 2006; Petric et al., 2007; Ганин, 2008б) – активно разрабатывается в ведущих научных центрах мира.

*Биоиндикация* – это обнаружение и определение биологически и экологически значимых антропогенных нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ (Криволуцкий, 1994). Биоиндикацию определяют и как метод качественной оценки абиотических и биотических факторов среды при помощи биологических систем (Rabe, 1982; цит. по: Биоиндикация загрязнения..., 1988). Каждый организм обладает в отношении любого действующего на него фактора генетически детерминированным, филогенетически приобретенным, уникальным физиологическим диапазоном толерантности, в пределах которого этот фактор является для него переносимым. Верхняя пороговая концентрация для различных групп организмов, например, при хроническом загрязнении низкими концентрациями способного аккумулироваться поллютанта, будет отличаться. То есть эффект воздействия нельзя зарегистрировать одновременно для всех представителей трофической цепи или сети. Поэтому оценить риск для всей экосистемы будет крайне трудно, корректнее говорить о риске для конкретного более чувствительного, или индикаторного, вида как представителя того или иного трофического уровня (Кондратьева, 2003).

Биоиндикатор является химическим сенсором, который может обнаружить в окружающей его среде присутствие поллютанта,

признаки повреждения у которого появляются при воздействии на него токсичной концентрации одного загрязняющего вещества или их смеси. Различают два типа биоиндикаторов: аккумулятивные и чувствительные. Они могут быть полезны при идентификации устойчивых физических или химических изменений в почве. В условиях хронических антропогенных нагрузок беспозвоночные могут реагировать даже на относительно слабые их проявления вследствие эффекта кумуляции дозы. Эти реакции проявляются при накоплении некоторых критических значений суммарных дозовых нагрузок. Присутствие толерантных индикаторных организмов в виде высоких плотностей популяций или отсутствие чувствительных индикаторных групп также может служить показателем загрязнения почвы.

Различные сочетания факторов могут вызывать сходные эффекты, снижать или усиливать влияние друг друга, хотя их полной взаимозамещаемости не происходит. Поэтому в природе существуют отличающиеся по реализованности от физиологических (потенциальных) диапазонов толерантности экологические диапазоны, отражающие фактическую реакцию организма при воздействии всех факторов среды (Schubert, 1984; цит. по: Биоиндикация загрязнения..., 1988). Физиологическая и экологическая толерантности организма определяют его индикаторную ценность.

К видам-индикаторам промышленных загрязнений наземных экосистем выдвигается ряд требований (Новакова, 1980; цит. по: Соколов и др., 1989; Кривоуцкий, 1994):

- обширный ареал, позволяющий вести наблюдения за его популяциями в широком диапазоне климатических и ландшафтных условий;
- четко установленный таксономический статус;
- встречаемость как в естественных, так и в антропогенных экосистемах;
- вид-индикатор не должен быть синантропным;
- не должен быть связан с определенными растениями, типом почв или экосистемами, т. е. должен быть достаточно эвритопным;
- чувствительность к изучаемому фактору;
- высокая численность и ее незначительные флуктуации;
- многолетний жизненный цикл;
- хорошо изученная видовая экология и морфология;
- оседлость;
- легкость определения и сбора массового материала;
- стандартные методы количественного учета.

Для *биомониторинга* в большей степени характерна не качественная, а количественная оценка. Поэтому вид-монитор должен позволить количественное определение относительных уровней загрязнения среды в наблюдаемом временном интервале путем измерения концентраций загрязняющих веществ в его биомассе (Мэннинг, Федер, 1985).

Для получения информации посредством мониторинга существует три основных способа: 1) сопоставить степень вызванного загрязняющим веществом повреждения с известной концентрацией поллютанта в окружающей среде; 2) использовать организм как живой коллектор; 3) измерить количество загрязняющего вещества или связанного с ним метаболита, появляющегося в живых тканях после воздействия этого вещества, и соотнести полученное значение с концентрацией поллютанта в окружающей среде.

Ниже приводятся требования, которые предъявляются к видам-мониторам (Бурдин, 1985):

- накопление загрязняющих веществ до определенного уровня не должны приводить к гибели;
- оседлый образ жизни;
- численность особей в изучаемом районе должна быть достаточной для отбора проб без ущерба для их воспроизводства;
- в случае долгосрочных наблюдений используемые виды должны быть многолетними;
- достаточные для анализа размеры организмов;
- влаго- и засухоустойчивость;
- легкость взятия проб и адаптации к лабораторным условиям;
- высокий коэффициент концентрирования поллютанта;
- безбарьерный тип накопления;
- наличие известной и однозначной корреляции между содержанием поллютанта в теле и средней его концентрацией в окружающей среде (относительная независимость накопления поллютантов в организме от внешних условий).

Экологическая токсикология как научное направление представляет собой результат слияния токсикологии, экологии и химии (Römbke, Moltmann, 1995). Термин «экотоксикология» был введен Truhaut в 1969 г., когда при Международном научном комитете по проблемам окружающей среды (СКОПЕ) была организована специальная Рабочая комиссия по экотоксикологии, сформулировавшая основные направления работ и принявшая первое официальное



определение. В 1978 г. на конференции СКОПЕ было принято ее уточненное определение, применяемое до сих пор. Экотоксикология – междисциплинарное научное направление, связанное с токсическими эффектами химических веществ на живые организмы, преимущественно на популяции организмов и биоценозы, входящие в состав экосистем. Она изучает источник поступления вредных веществ в окружающую среду, их распространение и превращение в среде, действие на живые организмы. Человек, несомненно, является наивысшей ступенью в ряду биологических мишеней (Резолюция СКОПЕ, 1978; цит. по: Кривоуццкий, 1994).

Цель экотоксикологии заключается в обеспечении научного основания для решения, какие вещества могут быть выпущены в окружающую среду сами или в составе других и в каких количествах.

Основным методом решения почвенных экотоксикологических задач является *биотестирование*. Для выбора тест-объектов в почвенной экотоксикологии предложены следующие критерии (Методы... детритных пищевых цепей, 2003):

- экотоксикологическое сходство между таксономически связанными видами (близкородственные виды могут по-разному реагировать на один и тот же ксенобиотик);

- должно быть представительство разных функциональных группировок сапрофильного комплекса и других трофических групп (бактериофаги, сапротрофы, хищники, паразиты и паразитоиды, а также опылители);

- должны быть представительные виды от каждого из трех иерархических уровней неаддитивных почвенных экосистем: бактериально-водорослево-протозойных, фунгиально-микроартроподовых, биогеоценологических, для которых характерны различные способы контакта с загрязнителями и разные типы питания;

- пригодность вида для культуры в лаборатории.

Задача экотоксикологии состоит в оценке, контроле и прогнозировании судьбы (деградации / трансформации) новых веществ и их воздействия на окружающую среду. Применение системного подхода является важным условием эффективного решения сложных многоступенчатых задач экотоксикологии.

Приоритетные научные направления экотоксикологии:

1. Исследование источников поступления ксенобиотиков – веществ, для которых отсутствуют природные биогеохимические циклы, и изучение их судьбы в абиотических компонентах экосистем.

2. Исследование биодоступности экотоксикантов, биоаккумуляции и метаболизма в живых организмах.

3. Изучение токсического действия экотоксикантов и продуктов их трансформации в окружающей среде.

4. Прогнозирование опасности загрязнения окружающей среды.

Возможности мезопедобионтов для целей экологического контроля в регионе не были освещены вовсе, и этому посвящена глава 6 данной книги.

### **Зоомикробные комплексы: обоснование и возможности**

Технологии живых систем соответствуют приоритетным направлениям основ политики в области науки, а также перечню критических технологий РФ.

Одним из примеров использования живых организмов и биологических процессов в производстве может быть техническая энтомология – отрасль прикладной энтомологии, ставящая своей задачей изучение теоретических и прикладных аспектов воспроизводства культур насекомых с заданными свойствами. Она базируется, прежде всего, на фундаментальных знаниях физиологии, генетики, экологии и этологии насекомых, а также на сопряженных дисциплинах, таких как экофизиология, физиологическая экология, экологическая и популяционная генетика, селекция (Злотин, 1989).

Биотехнология – это использование живых организмов и биологических процессов в производстве (Биологический энциклопедический словарь, 1986).

Европейская биотехнологическая федерация определяет биотехнологию как совместное использование биохимии, микробиологии и химической технологии для технологического (промышленного) применения полезных качеств микроорганизмов и культур тканей (Экологическая биотехнология, 1990). Есть и другие, более расширенные толкования этого направления. Биотехнология – пограничная между биологией и техникой научная дисциплина и сфера практики, изучающая пути и методы изменения окружающей природной среды в соответствии с потребностями человека (Реймерс, 1990).

*Экологическая биотехнология* – это специфическое применение биотехнологии для решения проблем окружающей среды, включая такие, как переработка отходов, борьба с различными загрязнениями и соединение биотехнологических методов с небιологическими технологиями.

В России, как и во многих странах мира, возрастает научно-практический интерес к вермикультивированию – разновидности биотехнологии, центральным объектом которой являются земляные черви *Oligochaeta*, позволяющей из органических отходов разного происхождения получать высокогумифицированные удобрения (Морев, 1990; Покровская, 1991; Игонин, 2004). Продукты переработки, полученные по данным технологиям (биогумус, гуматы), являются альтернативой минеральным удобрениям и позволят успешно решать одну их острейших современных проблем сельского хозяйства – сохранение и повышение плодородия почв посредством экологического земледелия (Штина, 1991; Тен, 2004; Артемьева, 1989, 2005).

Как всякая новая технология, вермикультивирование является результатом фундаментальных научных исследований (Ивлева, 1969; Кокова, 1982; Перель, 1987; Ганин, 1994а, б и др.). Для его совершенствования необходимы как конструкторские и технологические разработки (Ганин, 2003, 2005, 2006а; Демин и др., 2006; Ганин и др., 2004, 2007; Тен, Кириенко, 2007; Технологии производства..., 2006; Патенты РФ 2213080; 2296732; 2299872; 2369586), так и дальнейшие научные исследования (Ганин, 2004, 2007; Тен, 2004, 2009; Тен и др., 2004, 2006а, б; Дождевые черви..., 2004; Вермикомпостирование..., 2007).

Основными из исследований являются фундаментальные достижения биологии почв, включающие знания из области экологии, физиологии и трофологии педобионтов, генетики, понимание принципов и механизмов межвидовых взаимодействий зоомикробных комплексов – центрального звена детритной пищевой цепи наземных экосистем (Гиляров, 1985; Lee, 1985; Стриганова, 1980; Стриганова и др., 1988; Звягинцев и др., 1987; Гельцер, 1991; Кодолова и др., 1993; Третьякова и др., 1996; Полянская, Тиунов, 1996; Ганин, 1994а, 1997; Тиунов и др., 1997; Pokarzhevskii et al., 1997; Зинин и др., 1999; Мамилов и др., 2000; Тиунов, Кузнецова, 2000; Тиунов, 2003; Бызов, 2001, 2006; Jimenez et al., 2001; Schen et al., 2002; Верховцева и др., 2004; Кураков и др., 2005; Wardle, 2006; Хомяков и др., 2007; Оразова и др., 2005; Кутовая, Василенко, 2007).

***Взаимодействия микроорганизмов и почвенных беспозвоночных***

Трофодинамическая концепция, выдвинутая Р.Л. Линдеманом [1943; цит. по: Бызов, 2001], подчеркивает тесную связь пищевых и энергетических отношений в пределах элементарного сообщества с процессом сукцессии. В состав биотического сообщества почвы входят зоомикробные комплексы, составляющие трофические сети со сложной и до конца не понятной системой взаимодействий. По размеру (ширине) почвенные организмы-разлагатели подразделяются на микроорганизмы (грибы и бактерии), нано-, микро- и мезофауну (или микро-, мезо- и макрофауну в англоязычных источниках) (табл. 1.2).

Размеры отражают масштаб, которым ограничена активность организма и в котором организм способен модифицировать окружающую среду. Например, простейшие и нематоды, питающиеся бактериями и грибами, ограничены размерами почвенных пор (<100–200 мкм), в которые они могут проникнуть. Дождевые черви, многоножки и другие животные из-за крупных размеров не способны выбирать в пищу микробные клетки отдельных видов, но известно, что микроорганизмы, преобразуя субстрат, влияют на выбор пищи животными (Стриганова, 1980; Anderson, 2000).

*Таблица 1.2*

**Функциональные группы почвенных организмов [по: Anderson, 2000]**

Группа	Микрофлора	Микрофауна	Мезофауна	Макрофауна
Размер Ø	<100–200 мкм		> 200 мкм	2–20мм
Функция:	Катаболизм→Хищничество→Пастьба→Измельчение→ →Перемешивание			
метаболическая	←Прямой вклад в метаболизм сообщества			
модулирующая	Косвенное влияние на микробные и физические процессы →			

Мелкие организмы (бактерии, грибы, простейшие) имеют более высокую удельную скорость метаболизма, чем крупные (дождевые черви, многоножки и др.). Поэтому основные потоки углерода, энергии и питательных элементов проходят по трофическим связям между бактериями, грибами, простейшими и нематодами и в значительно меньшей степени связаны с активностью популяций микро- и мезофауны. Рассчитано, что вся почвенная фауна участвует в метабо-

лизме только 10–15 % углеродного потока (Macfadyen, 1963; цит. по: Бызов, 2001). Однако за счет высокого уровня потребления по причине невысокой ассимиляции микробов животные способны оказывать непропорционально большее влияние на микробные процессы. Кроме того, беспозвоночным принадлежит ведущая роль в потоках азотсодержащих соединений (Покаржевский, 1993).

Вклад организмов в процессы может быть прямым и косвенным (табл. 1.2). Принципиальная разница между метаболическими и модулирующими функциями состоит в том, что первые прямо пропорциональны плотности и физиологическому состоянию организмов, а вторые создают долговременные кумулятивные эффекты, такие как почвенная структура, микроразнообразие, структура микробного сообщества, влияющие на активность других организмов. С увеличением размеров тела организма связан переход от метаболических функций к модулирующим.

Если у микроорганизмов и животных по отдельности можно выделить и метаболические, и модулирующие функции, то результатом зоомикробных взаимодействий могут быть только модулирующие эффекты. Они очень разнообразны: от увеличения скорости минерализации до увеличения продукции растений. Механизмы модулирующих эффектов, возникающих в результате взаимодействий в почве, в большинстве случаев остаются неизвестными (Anderson, 2000; Бызов, 2001, 2006).

По способу питания среди почвенных животных можно выделить как минимум пять трофических группировок (Стриганова, 1980). Большинство исследователей признает, что суммарная численность, биомасса и активность бактерий увеличиваются в направлении пища→экскременты. В то же время показано, что при потреблении субстрата беспозвоночные селективно выедают одни бактерии, стимулируют рост других или предоставляют местообитание (кишечник) третьим (Козловская, 1976; Стриганова и др., 1988; Бызов, 2001). Например, численность граммотрицательных аэробных стрептомицинустойчивых штаммов бактерий *Pseudomonas* sp., бактерии актиномицетной линии *Promocromonospora citrea*–*Oerskovia* и стрептомицеты в экскрементах диплопод *Pachyiulus flavipes* и червей *Eisenia fetida* в 2–30 раз выше, чем в корме. Это именно те организмы, которые получают преимущественное развитие в результате прохождения пищи через пищеварительный тракт беспозвоночных мезопедобионтов (Третьякова и др., 1996; Бызов, 2006).

Физико-химические условия кишечной среды и биологические факторы формируют микробные сообщества, нетипичные для почвы. Выделяются два типа сообществ кишечных бактерий: пристеночное и полостное (Третьякова и др., 1996). Пристеночное сообщество имеет стабильную структуру, сохраняющуюся при смене режимов питания и голодании. В нем доминируют симбиотические грамотрицательные факультативно-анаэробные бактерии из семейства *Enterobacteriaceae* и *Vibrionaceae*; полостное сообщество представлено транзитными бактериями и определяется составом в пищевом субстрате. Из кишечника диплопод выделяются актиномицеты редких родов *Micromonospora*, *Actinomadura*, *Streptoverticillium*, *Streptosporangium* (Бызов и др., 1993; Третьякова и др., 1996). В состав симбионтов кишечника двупарноногих многоножек входят актиномицетовые дрожжи. Численность микроорганизмов возрастает от переднего отдела пищеварительного тракта к заднему в основном за счет грамотрицательных аэробных бактерий и достигает  $10^8$  КОЕ/г кишечных тканей, что на 1–2 порядка выше, чем на почвенных частицах (Бызов, 2001).

Именно эта способность беспозвоночных селективно стимулировать рост бактерий рода *Pseudomonas* и одновременно перемещать значительную бактериальную биомассу в пространстве имеет потенциальную ценность с точки зрения оптимизации микробиологических свойств вермикомпостов. Эффект обогащения биогумуса грамотрицательными аэробными бактериями следует учитывать при использовании вермикомпостов в качестве биоудобрения, поскольку известно, что именно среди грамотрицательных бактерий обнаруживаются антагонисты к фитопатогенам (Chaoni, Brickner, 2000; Gunadi et al., 2000).

В детритных пищевых цепях регуляция процессов может осуществляться и снизу (качественный состав растительного опада), и сверху (биотическая регуляция) (Anderson, 2000). Трофическая регуляция почвенной фауны принадлежит к разряду факторов обратной связи. Беспозвоночные педобионты (в основном нематоды и микроартроподы) регулируют уровень микробной биомассы, соотношение грибы–бактерии, общее и удельное дыхание, а также структуру популяций и микробную сукцессию. В зависимости от состава растительных остатков результатом трофической деятельности последних может быть как стимуляция, так и ингибирование роста микроорганизмов и их дыхательной активности (до 10–30 %). Стимулирование (положительная обратная связь) наблюдается при разложении

бедных, а ингибирование (отрицательная обратная связь) – при разложении богатых азотом органических веществ (Мамилов и др., 2000). Возрастание доли активной микробной биомассы в свою очередь приводит к увеличению скорости минерализации труднодоступных субстратов.

Компенсаторные реакции почвенных микромицетов на хищничество со стороны микро- и мезофауны во многом аналогичны такому у растений на поедание растительноядными животными (Бигон и др., 1989). Мицелиальные грибы принадлежат к так называемым модулярным организмам, развитие которых, в отличие от унитарных организмов (животных), не предопределено жесткой программой и сильно зависит от их взаимодействия с окружающей средой. Биомасса грибов плохо усваивается червями (Flaig, Hartenstein, 1984), а регулируется в основном за счет создаваемого качества среды. Установлена избирательность червей по отношению к отдельным видам грибов, выявлены формы, используемые в качестве пищевого ресурса (Стриганова и др., 1988). Обнаружено накопление мицелия и спор темноокрашенных грибов в экскрементах червей при обогащении ими почвы (меланиновые пигменты рассматриваются как возможные структурные единицы гумуса). Выявлен четко выраженный фунгистатический эффект в отношении *Ulocladium*, *Penicillium* и *Aspergillus*. Пеницилловые формы микромицетов относятся к видам, избегаемым червями.

Было показано прямое и опосредованное влияние пищеварительной активности дождевых червей и на актиномицетов (Стриганова, 1980; Звягинцев и др., 1985; Тен и др., 2006а).

### ***Земляные черви как объект биотехнологии***

Самым популярным и широко распространенным видом культивируемых олигохет в нетропических странах остается навозный червь *Eisenia fetida* (Savigny, 1826). «Красный калифорнийский червь» многими авторами трактуется как его бесполоый подвид *Eisenia fetida andrei*. Другие европейские виды – *Lumbricus rubellus* и *Dendrobaena veneta* – имеют существенно меньшую скорость роста и размножения и используются в вермикультуре довольно редко. В тропических странах, наряду с *E. fetida*, часто разводятся *Eudrilus eugeniae* и *Perionyx excavatus*, хотя культивируется еще около десятка других видов.

Генетическим исследованиям олигохет, как и особенностям их роста, посвящено достаточно много исследований (Кокова, 1982; Перель, 1987; Всеволодова-Перель, Сиземская, 1989; Болотецкий и др., 1994; Викторов, 1993, 1996; Болотецкий, Кодолова, 2002; Барне, 2005; Барне, Стриганова, 2008; Всеволодова-Перель, Булатова, 2008; Шепелева и др., 2008).

Дождевые черви используются в традиционной медицине Китая по крайней мере уже 2 300 лет. Результаты исследований Zhang [1990], Sun [2004] и других показали, что азотсодержащие вещества, экстрагированные из тканей дождевых червей, могут использоваться при лечении легочных заболеваний и бронхитов у человека, применяться в качестве антигистаминных препаратов при лечении астмы. С развитием современной науки некоторые физиологически активные компоненты дождевых червей, такие как люмбринин и террестролюмбролизин – ферменты, способные растворять тромбы, были выделены и изучены.

Дождевые черви содержат в себе такие вещества, как люмброфеврин (жаропонижающее), террестролюмбролизин, люмбринин, гипоксантин и другие пурины, пиримидины, холин и гуанидин. Жир дождевых червей содержит октадекановую (стеариновая), гексадекановую (пальмитиновую) кислоты, ненасыщенные жирные кислоты – линейные неразветвленные и разветвленные жирные кислоты, фосфатиды, холестерин и т. д. Желтые хлорогеновые клетки и органы *Lumbricus terrestris* содержат в больших количествах углеводы, липиды, протеины, пигменты и некоторые щелочные аминокислоты. Желтый пигмент, вероятно, состоит из рибофлавина или его аналогов.

В червях *Allolobophora caliginosa*, впадающих в спячку, содержатся белки, которые способны гидролизовать коллаген. Ученые Китая, Японии и Южной Кореи обнаружили и выделили из кишечника и тканевых жидкостей дождевых червей ферменты, растворяющие фибрин. Использование этих ферментов позволит поднять современную медицину на новый уровень развития в лечении церебральных тромбозов и инфаркта миокарда. Sun [2004] обнаружил и выделил кислый антибактериальный пептид (тетрадекапептид), который обеспечивает устойчивость к заболеваниям, а также получил препарат из дождевых червей, который может быть использован при выращивании и растений, и животных.



### *О продуктах вермикомпостирования*

Особый интерес представляют исследования влияния продуктов вермикомпостирования на рост, развитие и продуктивность различных сельскохозяйственных культур в полевых или лабораторных экспериментах (Chaoni, Brickner, 2000; Gunadi et al., 2000; Кузьмина, Верховцева, 2003; Витковская, Дричко, 2004; Тен и др., 2006а). Согласно недавнему обзору Шоя (Scheu, 2003), за период с 1982 по 2002 г. было опубликовано не менее 60 научных работ о влиянии дождевых червей на рост и продуктивность растений.

В подавляющем большинстве работ отмечено позитивное влияние вермикомпоста или его компонентов на рост и продуктивность растений (Short et al., 1999; Тен и др., 2006а; Бесчастнова, 2006а, б; Казадаева и др., 2007 и др.). Вермикомпост, произведенный из навоза, значительно снижал зараженность томатов фитотфторой, но вермикомпост на основе канализационных илов не только не снижал заражение, но и подавлял рост растений (Szczzech, Smolinska, 2001). То есть при всех своих положительных качествах вермикомпост не является универсальной «панацеей» и его эффективность зависит от технологии приготовления.

Несмотря на обширную литературу, касающуюся химических, физических и микробиологических свойств вермикомпоста и его компонентов, неосвоенными остаются механизмы положительного влияния биогумуса на растения. Лишь в немногих публикациях это влияние связывается только с высокой концентрацией или усвояемостью элементов питания растений. В большинстве случаев показано наличие более сложных механизмов, таких как гормональное действие вермикомпоста или содержащихся в нем гуматов, модификация микробной активности в ризосфере и т. п. (Vermilenium, 2000; Игонин, 2004; Тен, 2004; Тен и др., 2006а).

Продолжаются интенсивные исследования пригодности вермиккультуры в комплексе экобиотехнологий для утилизации все более широкого спектра муниципальных, сельскохозяйственных и промышленных отходов (Ганин, 2003; Киреева, 1995; Киреева и др., 1999; Ganin, 2000; Chaundhuri et al., 2000; Жариков и др., 2000, 2004; Стом и др., 2003; Орлова и др., 2007; Тен и др., 2008).

Исследованиям трофической активности основных средообразователей из числа аборигенных (дальневосточных) мезопедобионтов, их пищевой ценности, экобиотехнологическим возможностям зоомикробного комплекса посвящена в основном гл. 7 этой книги.

## Организация биотических сообществ

Никакой теории означает плохую теорию (Хейне, 1993). Главное различие в эмпирической и сугубо теоретической фазах создания теории заключается в подходах к объяснению: от частного к общему или от общего к частному. В первом случае идет накопление информации и ее обобщение со все большим абстрагированием от частных и погрешностей (идеализацией). Во втором случае под влиянием эмпирики сначала формулируется (конструируется) основная идея, объясняющая причины того или иного изменения. В дальнейшем эта идея объясняет и эмпирическое знание в идеальном отражении.

Отличия теоретического знания от эмпирического связывают с неполнотой теории, а также с погрешностями собранного материала или с воздействием иных закономерностей, которые ослабляют, усиливают или затушевывают влияние причин или отношений, высказанных в качестве основной гипотезы. Теория должна включать термины и понятия, аксиомы и теоремы, текст, формализацию и верификацию основных положений. Обязательным компонентом теории считается также наличие ее более или менее развернутого описания, состоящего из формулировки законов.

В.Г. Гептнер [1936; цит. по: Равкин, Ефимов, 2006] понимал, что формулировка непреложных законов формирования сообщества животных невозможна в силу известных причин варибельности внутренней и внешней среды. В этом случае возможны лишь стохастические закономерности и поэтому большая часть обобщений представлена в виде принципов и правил. Принципы являются основными исходными положениями теории формирования сообщества, а правила представляют собой отражения вероятностных закономерностей и являются эвристически полезными эмпирическими обобщениями. По этой причине на начальном этапе текст теории может быть представлен в таком виде, но следующим шагом должно быть сведение всех или части принципов и правил в единую систему взаимосвязанных утверждений.

### *Методология синэкологических исследований*

В современной синэкологии параллельно развиваются редукционистские и холистические подходы. *Редукционистский* (меро-

логический, механистический) подход зародился в экологии еще в конце XIX века. Биологические сообщества познают, исходя из индивидуально-экологических представлений либо популяционной динамики видов. С ним связаны попытки смоделировать реальное сообщество на основе данных о биологии отдельных видов и их парных взаимодействий, например концепция матрицы сообщества (Маргалеф, 1992). Трудности подхода связаны с возможными недоучетами косвенных межвидовых взаимодействий. Тем не менее этот подход важен, поскольку поддержание равновесия биогеоценоза достигается в том числе и популяционными механизмами (Шварц, 1973).

Противоположный – *системный* подход (как разновидность холистического), получивший широкое распространение в отечественном естествознании благодаря работам В.В. Докучаева, В.Н. Сукачева (Сукачев, 1964). Сообщества рассматривают как омникаузальные биосистемы с эмерджентными свойствами (Преображенский, 1982; Михайловский, 1984). Этот подход принят как методология исследования сложных надорганизменных систем. Он рассматривает сообщество как черный ящик, но информация о характере и силе взаимодействий видов может быть получена путем наблюдения за реакцией системы (выходом) на природно-антропогенные факторы (входы). Познавая сообщества через их макропараметры, системный подход ограничивает применение традиционных аналитических процедур и выявляет инвариантные принципы. Именно с распространением такого подхода активизировалось решение проблемы структурно-функциональной организации сообществ (Программа и методика..., 1974; Жерихин, 1997; Wolters, 2001; Стриганова и др., 2002; Кузнецова, 2005; Стриганова, 2006; Ганин, 2006; Жуков, 2009; Бухкало, 2009 и др.).

Синэкология изучает особый уровень организации живого (Бигон и др., 1989). С точки зрения критериев этих уровней биоценозы (сообщества) отличаются следующими общими особенностями.

*Дифференцированность.* Сообщества отличает высокий уровень дифференцированности, что проявляется в огромном их разнообразии (Чернов, 1984).

*Интегрированность.* Под интегрированностью понимается «степень единства данной формы организации, ее индивидуальности, силы взаимодействия и взаимосвязи частей и степень их облигатности для существования целого» (Чернов, 1984. С. 7). Биоценозы

относятся к низкоинтегрированным системам, которые сохраняют свойства даже при существенных нарушениях частей (Шмальгаузен, 1968). Близкие к нему термины – «системность» (Шварц, 1973) и «координированность» (Северцов, 2008, 2009). Высоко координированная организация не допускает автономной перестройки подсистем. Низкая координированность допускает более или менее автономные преобразования, нелинейный характер структурных изменений.

*Системность.* Степень единства взаимосвязанных структурных элементов. Биоценозы обладают низким уровнем системности по сравнению с другими формами организации жизни (Шварц, 1973). Это означает, что для них более характерны черты подвижности, विकарирования, взаимозаменяемости (экологического дублирования внутри системы), чем замкнутости, фиксированности структур. Проявляется это через низкую экологическую эффективность использования энергии на трофических уровнях.

*Регуляторные процессы.* На биоценологическом уровне регуляторные процессы в целом отличает низкая эффективность и слабый контроль элементов – видовых популяций, а стабильное состояние поддерживается совокупностью циклов авторегуляции (Чернов, 1984).

*Самоорганизация.* Биоценозы складываются из готовых взаимозаменяемых частей в ходе сукцессий (Тишлер, 1971). Начинаясь случайным образом, лишь затем сеть взаимоотношений сводится к определенному типу. Упаковка видов является результатом постоянной реорганизации. В процессе сукцессии наблюдается переход к системе с менее доступной энергией (Магралеф, 1992).

*Структурная единица.* Не выделена пока единая элементарная единица, а «есть иерархия категорий разного объема» (Чернов, 1984). В качестве таких единиц в разное время рассматривали гильдии, консорции, таксоцены, ассамблеи, горизонтальные и вертикальные сообщества, функциональные модули и т. д. (Беклемишев, 1951; Diamond, 1975 и др.).

Понятийный аппарат – важная составляющая любой методологии. Выделяют структурный, собственно ценологический (межвидовые взаимодействия) и энергетический (функциональный) аспекты сообществ, которые не сводимы друг к другу и требуют разных подходов, принципов и методов изучения (Чернов, 1984). Данная работа в целом затрагивает эти три аспекта. Ниже приведены определения отдельных понятий структурно-функциональной организации сообщества педобионтов, которым посвящена обширная литература,

в трактовке, используемой в этом исследовании (сгруппированы по смысловой близости).

*Таксоцен* – совокупность популяций крупного таксона в пределах биоценоза.

*Сообщество* – совокупность популяций всех таксоценов или рассматриваемой части почвенного населения, постоянно или временно находящихся в момент обследования на территории в пределах принятых границ.

*Близкородственные виды* – виды одного рода (Майр, 1968) с одинаковой экологической валентностью и близкими экологическими нишами, у педобионтов часто обитающие совместно.

*Структура* – порядок размещения взаимосвязанных материальных компонентов.

*Функционирование* – процесс участия видов / сообщества в проведении потоков энергии и биотическом круговороте (биогенные элементы, биогеохимические циклы); энергетический аспект биоценоза (Чернов, 1984), внешнее проявление биоценотической активности популяции, гильдии, трофической группы, сообщества.

*Организация сообщества (биоценоза)* – упорядоченность в связях и работе его материальных компонентов (Дылис, 1974), или порядок сложения и функционирования взаимосвязанных структурных элементов.

*Ресурсами* для животного населения служит то, что ими потребляется или присваивается / занимается.

*Условиями* считаются абиотические факторы внешней среды, от которых зависит существование животных, но, в отличие от ресурсов, они не потребляются и не присваиваются животными непосредственно.

*Среда обитания* – все условия плюс ресурсы, необходимые для существования животных. Условия и ресурсы образуют внешнюю среду сообщества, а внутринаселенческие отношения – внутреннюю; последнее одновременно является внешней средой для составляющих население видов.

*Структурообразующими факторами* считаются те из градиентов среды, включая внутринаселенческие отношения, которые значимо определяют структуру сообщества и, как следствие, его функции.

*Режимом* природным или природно-антропогенным называется совокупность структурообразующих факторов, определяющих структуру и функционирование конкретного сообщества в пределах принятых территориальных границ (Равкин, Ефимов, 2006).

*Разнообразие* — «это полезная мера того, как система распадается на подсистемы, важная мера интенсивности взаимодействий» (Маргалеф, 1992). Однако, как правило, понятие сужается до таксономического разнообразия, которое оценивают с помощью многочисленных показателей (индексы Шеннона, Симпсона, выравненности по Пиелу и др.).

*Иерархичность* — расчлененность сообщества на блоки, внутри которых взаимодействия сильные, а между ними — слабые (Тишлер, 1971). Иерархии могут быть построены по разным принципам (трофический, пространственный).

*Связность*, по Маргалефу [1992], — мера действительного числа связей между близко расположенными компонентами. Это важный показатель организации вертикальных сообществ (в том числе и в подстильно-почвенном ярусе), однако его количественная оценка вызывает вопросы.

*Ранговое распределение видов*. Виды могут быть ранжированы по численности, встречаемости, биомассе, размеру и т. д. Важное структурное свойство биоценоза — существование определенных количественных связей между многочисленными и редкими видами. Одну из них отражает закон частот Раункиера, применимый и к обилиям видов: в природных сообществах много редких и малочисленных видов, но мало обильных и часто встречающихся. Со временем анализ ранговых распределений видов привел к выделению нескольких основных его типов (Уиттекер, 1980): лог-нормальное, геометрический ряд и тип «разломанного стержня». Существуют попытки их биологической интерпретации, связанные с разной упаковкой экологических ниш в сообществе в зависимости от жесткости условий среды и доступности ресурсов. В качестве общей тенденции отмечено, что в стабильных природных условиях сообщества отличаются лог-нормальным распределением видов, в то время как в экстремальных — геометрическим (Одум, 1986).

*Значимость* — место в какой-либо иерархии; биоценотическая значимость — статус вида в сообществе, значение вида в биотическом круговороте и проведении энергии; группа оценок, с помощью которых виды в сообществе могут сравниваться друг с другом; выражается показателями численности, биомассы или продуктивности на единицу площади.

*Экологическая ниша*. Существует несколько дефиниций этого понятия. По Гриннеллу (Grinnel, 1917; цит. по: Одум, 1986), ниша — это

микроместообитание, свойство которого определяется его ресурсами и условиями. По Хатчинсону (Hutchinson, 1965; цит. по: Одум, 1986), ниша — это совокупность диапазонов экологических градиентов (гиперобъем), в которых вид существует, или внешнее проявление его требований к окружающей среде (т. е. свойство вида, близкое к понятию «экологический стандарт вида», по Гилярову, 1965), характеризуется шириной. Эти два определения ниши принципиально отличны друг от друга, поскольку апеллируют к свойствам среды и свойствам вида соответственно. Кроме того, экологическая ниша, по Элтону (Elton, 1927; цит. по: Одум, 1986), — это функциональная роль (трофическое положение) вида в сообществе.

Наше понимание данного понятия близко к «экологической нише», по Одуму [1986], включающей все три аспекта: физическое пространство, или топическую нишу, функциональный статус вида, или трофическую нишу, и положение вида относительно градиентов абиотических факторов, или многомерную нишу. Первые два аспекта относятся к ресурсам, последний — к условиям их использования. Топическая и трофическая ниши могут появиться или исчезнуть, например, в ходе сукцессии или катастрофы при достижении критических значений основных переменных. Трофическая ниша характеризуется как шириной, так и емкостью (Ганин, 2006, 2009). Другими словами, экологическая ниша — это физическое пространство плюс комплекс абиотических и биотических факторов, в которых вид существует. Для педобионтов это прежде всего лесная подстилка (или луговой войлок) и гумусированный слой почвы.

*Фундаментальная ниша* — наибольший «абстрактно заселенный гиперобъем», в котором данный вид может обитать в отсутствие биотических ограничений.

*Реализованная ниша* — меньший гиперобъем, в котором вид обычно существует.

*Частная ниша* — любой значимый градиент экологической ниши (Одум, 1986).

*Уровни топической ниши* — высший и низлежащие (по значимости адаптивной зоны); принцип матрешки, или почтового адреса: от первого самого обширного до  $i$ -го самого узкого, где обратная связь со средой обитания наиболее выражена (аналогия: город — район — улица — дом — подъезд — этаж — квартира). Ароморфоз порождается наличием ниши высшего порядка. Идиоадаптация — результат занятия новой ниши более низкого порядка.

*Размер экологической ниши* — произведение доступных диапазонов всех градиентов среды (Джиллер, 1988).

*Ширина ниши* — область, охватываемая кривой использования ресурсов, качественная характеристика ресурса, может отражаться размером особи вида или ее функциональной части (Одум, 1986). Относится к ценотическому аспекту организации сообществ.

*Емкость ниши* — количество доступных ресурсов, эксплуатируемых популяцией / гильдией в условиях конкретного биотопа, отражается значением биомассы / численности на единицу площади (Ганин, 2006, 2009). Близко к понятию «поддерживающей способности среды», но не ближе, чем «биогеоценоз» и «биотоп». Влияет на плотность упаковки ниши. Относится к функциональному аспекту организации сообществ.

*Принцип конкурентного исключения Гаузе* — два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут существовать совместно долгое время: один вид вытесняет другой.

*Принцип конкурентного исключения Вольтерры* — Гаузе (в современной трактовке) — количество видов одного трофического уровня, живущих вместе, не может превышать числа факторов, ограничивающих рост их популяций «сверху». То есть каждый вид должен быть ограничен своей пищей или своим хищником.

*Гипотеза нейтральности* — виды могут сосуществовать в одной нише, если в расчете на одну особь имеют примерно равные вероятности рождения, гибели, миграции и видообразования (Hubbell, 2001).

*Гильдия* — группа видов внутри таксоцена, использующих один и тот же ресурс функционально сходным образом и обладающие нишами одинакового размера; или функциональная единица сообщества со своей экологической нишей (Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Джиллер, 1988).

*Трофическая группа* — совокупность гильдий, функциональная единица сообщества.

*Экологические эквиваленты* — виды, выполняющие одну экологическую функцию в разных географических областях; относятся к одной трофической группе.

*Экологические дублиеры* — виды, выполняющие сходные функции в одном биоценозе; входят в одну трофическую группу, реализуют функциональную избыточность.



*Устойчивость.* Существует два толкования устойчивости: 1) отсутствие изменений в течение достаточно долгого периода – стабильность (Свирижев, Логофет, 1978), или резистентность (Маргалев, 1992); 2) способность возвращаться в исходное состояние равновесия после нарушения – упругость (Pimm, 1984).

Остальные термины используются в общепотребительном смысле (по Уиттекеру, Джиллеру, Одуму, Тишлеру, Пианки и др.).

***Формирование сообществ (филоценогенез): теории, принципы и правила организации***

В.А. Догель наметил принципы структурного анализа животного населения, а В.Н. Беклемишев в работах своих учеников развил эти принципы. Пути филоценогенеза выделяет Б.А. Быков: а) специогенез – постепенное превращение одного сообщества в другое; б) эзогенез – преобразование сообществ путем смены доминантов; в) трансгенез – преобразование сообществ путем инвазии одних видов и выпадения других (цит. по: Чернов, 1984). Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ рассматривали, в частности, Ю.И. Чернов [1984] и В.В. Жерихин [1997].

Теорий организации сообщества на сегодня существует несколько.

1. Теория природно-зональной организации: пространственная изменчивость животного населения определяется преимущественно зональными и провинциальными отличиями среды, что связано в основном с продуктивностью сообществ, которая, в свою очередь, определяется зональной (поясной) и внутризональной (внутрипоясной) тепло- и влагообеспеченностью территории (Чернов, 1975).

2. Теория режимно-ресурсной организации сообществ. Природно-зональный режим доступности ресурсов носит детерминированный характер и распространяется в основном на наземных животных. Факторы внутренней организации животного населения (конкуренция и т. п.), которые, как считают авторы, сводятся к значительной независимости распределения даже близких видов друг от друга, играют подчиненную и малозаметную роль по сравнению с прямым влиянием внешней среды на неоднородность населения в целом (Равкин, Ефимов, 2006). Опыт изложения результатов анализа формирования животного населения на основе этой теории представлен в виде принципов и правил при обобщенном описании сообществ

ряда наземных животных. Эти обобщения относятся к симморфологическим, в понимании В.Н. Беклемишева, а не к функциональным признакам сообществ (Чернов, 1975).

Эти две теории по сути констатируют влияние лишь внешних факторов на организацию сообщества, которые и задают рамки их существования. Однако же представляется, что при прочих равных условиях принципы разделения ресурсов (Стриганова, 2006), определяемые именно межвидовыми отношениями в сообществе, являются определяющими в формировании его структуры, пусть и в детерминированных условиях.

3. Теория конкурентно-равновесного сообщества объясняет его организацию с позиций экологической ниши. Суть ее в том, что равновесное состояние сообщества организуется через конкурентные взаимодействия при ограничении ресурса (Мэй, 1981). Большая часть исследований в синэкологии в качестве основного подхода использует именно концепцию ниши, пытаясь определить пространственное, трофическое и временное расхождение видов. Однако при всей важности этой теории ее не достаточно, как нам представляется, для выработки принципов организации сообществ педобионтов.

4. Теория неравновесного сообщества концентрируется на переходном неустойчивом состоянии систем, их изменениях во времени. Организация сообщества рассматривается, исходя из индивидуалистических или аутоэкологических исследований популяций, составляющих сообщество (Рауне, 1970; цит. по: Тен, 1983). Их численность может увеличиваться или уменьшаться в связи с сезонными и другими периодически изменяющимися факторами окружающей среды.

Эти две теории объясняют факторы внутренней организации сообществ на противоположных концах их континуума в природе без учета влияния детерминирующих внешних факторов. Тем не менее влияние эдафических факторов на формирование педоценоза объективно существует (Стриганова, 1995, 2003, 2005; Всеволодова-Перель, 2002; Бухкало, 2005).

Черты сообщества как целостной системы складываются в ходе его развития от пионерных стадий к зрелым, или климаксу. Если рассматривать структурные показатели, то известно, что зрелые сообщества отличаются высоким видовым разнообразием и выравненностью, большой долей специализированных видов, развитием симбиотических связей, пространственной гетерогенностью, расчлененностью и стабильностью (Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Джиллер, 1988).

Все это позволяет говорить о более высокой степени организованности зрелых сообществ по сравнению с пионерными. В сообществах, находящихся на разных этапах сукцессионного развития, могут действовать прямо противоположные законы (Уиттекер, 1980; Одум, 1986). Процесс формирования сообщества — это последовательность его состояний, отличающихся уникальной комбинацией видов.

Даймонд предложил несколько правил формирования сообществ (Diamond, 1975): а) не все возможные сочетания связанных видов существуют в природе; б) «разреженные» сочетания видов сопротивляются вселенцам; в) стабильные комбинации видов могут быть различны в зависимости от размеров заселяемых ими территорий; г) нестабильные пары видов могут быть частью более крупной устойчивой комбинации. Кроме этого, еще несколько других правил, не столь инвариантных. Предполагается, что устойчивые сочетания видов наиболее эффективно используют весь ресурс, делая его недоступным для других вселяющихся видов.

Наиболее полно эта проблема проработана Джиллером [1988]. Он сформулировал свое понимание организации сообществ. Вот основные из принципов: 1) межвидовые взаимодействия (конкуренция, хищничество) сужают нишу каждого вида по сравнению с размерами, допускаемыми его физиологией или морфологией; 2) внутривидовая конкуренция ведет к расширению ниши, а межвидовая — к ее сужению; 3) если виды очень сходны или при сокращении ресурсов конкуренция усиливается, то возможно конкурентное исключение видов в области перекрывания ниш; 4) в гильдиях, обедненных видами, происходит компенсация плотностью или экологическое высвобождение; 5) у сосуществующих видов ниши разделены: у животных — по трем главным измерениям (временное, пространственное и трофическое), а у растений — обычно по двум (пространственное и временное); 6) сообщества достигают насыщения видами на протяжении экологического и эволюционного времени; 7) в большинстве групп организмов наблюдается изменение видового богатства по градиенту географической широты; 8) в обширных областях обитает больше видов, чем в малых; 9) в местообитаниях со сложной средой видов больше, чем в простых местообитаниях; 10) в устойчивых местообитаниях видов больше и они занимают более узкие ниши, чем в краткосрочных; 11) распределение по обилию в больших совокупностях таксономически близких видов обычно соответствует лог-нормальному распределению; 12) в небольших совокупностях

близких видов или простых сообществах относительное обилие видов обычно контролируется одним доминирующим фактором или ресурсом. Это ведет к распределению по типу «разломанного стержня» или к геометрическому ряду в зависимости от равномерного или неравномерного разделения ресурсов между видами; 13) лишь немногие виды встречаются во многих местообитаниях, отличаясь при этом высоким обилием, или же встречаются в очень немногих местообитаниях, и притом редко. Для большинства видов характерно среднее обилие в среднем числе сообществ, высокое обилие в нескольких или низкое во многих сообществах.

Правила организации сообщества, предложенные Джиллером [1988], следующие: 1) виды животных, потребляющие сходные пищевые ресурсы, должны различаться минимум в 1,3 раза по общим размерам или в 2 раза по весу (в случае разделения видов по одному измерению) (известно еще как правило Хатчинсона). Предельное число видов будет зависеть от соотношения между наличием ресурсов и потребностью в них; 2) увеличение разнообразия ресурсов, к которым может возникнуть специализация, происходит в условиях ослабленной межвидовой конкуренции (например, в обедненных биотопах); 3) возрастание видового разнообразия сопровождается уменьшением размеров ниши вида и видовой популяции вплоть до некоторого предела, определяемого минимальными потребностями в ресурсах и / или минимальной величиной популяции; 4) число видов в сообществе зависит от числа потенциальных ниш, их ширины и перекрывания.

Перечисленные принципы и правила Джиллера, как нам кажется, распространяются практически на все многообразие существующих сообществ от микроорганизмов до млекопитающих и цветковых растений.

В отечественной литературе по этому вопросу известно немного. Опубликованы принципы организации многовидовых группировок сапрофагов (Чернова, Кузнецова, 1986). Особенности организации сообществ рассмотрены на примере микроартропод (коллембол) лесных почв: 1) слабое развитие мутуалистических или комплементарных связей между видами; 2) высокая степень взаимозаменяемости видов в конкретных сообществах; 3) значительная роль конкурентного исключения в сложении микрогруппировок; 4) большое значение вероятностных процессов в формировании и динамике

сообществ; 5) преобладающее влияние внешней среды на количественные показатели и структуру группировок.

Дрейк установил наличие двух родов стратегий сборки сообществ (Drake, 1991; цит. по: Кузнецова, 2005): а) детерминированные приводят к сообществам с одним и тем же видовым составом и соотношением; б) недетерминированные ведут к сообществам уникальной структуры. Биоценозы с принципиально сходной структурой могут формироваться в областях с фаунами и флорами разного генеза в сходных зонально-климатических условиях (Чернов, 1984). Сообществу безразлично, какой вид, один или несколько выполняют ту или иную функцию (например, разложение органических остатков). Вид как таковой по отношению к сообществу – элемент случайный. Степень родства, филогенетической близости не имеют решающего значения в биоценологических процессах, т. е. в функционировании системы. Это возможно благодаря тому, что в процессе эволюции в самых различных группах организмов формируются определенные адаптивные типы, жизненные формы, способные выполнять одну и ту же функцию.

Известно, что отбор действует не на биоценозы в целом, а на слагающие их элементы (Шмальгаузен, 1968). Роль окружающей среды, экотопа в процессе формирования сообщества обсуждается в работе Вахрушева и Раунтиана [1993]. Самосборка детерминирована абиотическими и биотическими факторами экотопа. В то же время сообщество как коадаптированный комплекс видов стабилизирует среду – экотоп. На ранних стадиях сукцессии или в суровых условиях среды число экологических факторов, влияющих на организацию сообщества, сравнительно невелико. На более поздних и более богатых биологическими видами стадиях сукцессии взаимодействие большого числа экологических факторов ведет к сравнительно равномерному распределению (Мэй, 1981). Нарушения среды усиливают один экологический фактор за счет других, создавая условия для доминирования небольшого числа видов, наиболее хорошо справляющихся с этим одним фактором.

В эфемерных субстратах, таких как, например, трупы или компостные кучи, чаще преобладают *r*-стратеги (экспоненциальная кривая роста, короткий жизненный цикл, нередко партеногенез). В стабильных субстратах, например в глубоких слоях почвы, могут преобладать *K*-стратеги (логистическая кривая роста, долгий жизненный цикл, бисексуалы).

Существуют два пути обогащения фауны: а) локальное вытеснение с параллельным замещением в соответствующих биотопах; б) уступка части гетерогенной ниши в весьма разнообразном биотопе, т. е. специализация (Элтон, 1960). Чем богаче и разнообразней биотоп, тем легче могут развиваться мелкие экологические отличия. Большие ниши (в данном случае в понимании Гринелла) создают возможность адаптивной радиации (Майр, 1968) и, в частности, в подстилочном ярусе.

Число трофических уровней не зависит от количества протекающей через сообщество энергии и эффективности ее передачи (Арктика / Антарктика и тропики имеют по 3–4 трофических уровня). Количество протекающей энергии определяет количество биомассы на каждом уровне (Мэй, 1981).

#### *Факторы внутренней организации сообществ*

К внутренним факторам, организующим сообщество, относят межвидовые взаимодействия. Организмы, которые поселяются в субстраты первыми, по мнению Брока (Brock, 1966; цит. по: Тен, 1983), постепенно адаптируются к новой среде обитания и могут длительное время выдерживать конкуренцию даже с более сильными видами, поступившими позже, но имеющими более широкий диапазон приспособляемости. Эти пионерные виды препятствуют поселению здесь других организмов, что называется приэмтивной колонизацией. Если в субстрат поступают различные виды с одинаковой экологической валентностью, то возникает конкуренция, которая приводит к аутогенной сукцессии, когда одни колонисты вытесняются более сильными и более приспособленными. Считается, что виды с высокой скоростью размножения и роста имеют больше шансов выжить на ранних стадиях колонизации. Напротив, на поздних стадиях при установлении равновесного состояния плотности происходит отбор видов с низким потенциалом роста, но с высокой способностью к выживанию в условиях конкуренции.

Известно, что почва является гетерогенной системой, в которой все действующие на организмы факторы находятся в постоянном динамическом состоянии. В связи с неравномерностью диффузного перемещения питательных веществ в такой среде организмы испытывают то периодическое голодание, то достаточное обеспечение питательными компонентами, то отравление продуктами метаболизма. Плюс к этому стохастический характер условий эксплуатации ресурсов, например, ненаправленные колебания гидротермического

режима или кислотности. Все это приводит к циклическому развитию организмов в почве подобно осцилляционному колебанию плотности бактерий, отмечаемому в хемостате при изменении скорости потока и концентрации веществ или направленности физических факторов (Тен, 1983).

В. Пейн (Payne, 1970; цит. по: Тен, 1983) также считает, что отдельные виды микроорганизмов в природных популяциях находятся не в стационарном, а в переходном состоянии, т. е. число их может увеличиваться или уменьшаться в связи с сезонными и другими периодически изменяющимися факторами окружающей среды. Кроме того, микробоценоз почвы представляет собой ансамбль (сообщество), в котором все виды микроорганизмов связаны между собой и существует иерархия видов с проявлением самых разнообразных форм межвидовых взаимоотношений.

Взаимодействия популяций двух видов теоретически можно выразить в виде следующих комбинаций символов: 00, — —, ++, +0, —0 и + — (Одум, 1986). Три из них (— —, ++, + —) в свою очередь обычно подразделяются, и в результате получается девять основных типов взаимодействий: 1) *нейтрализм*, при котором ассоциация двух популяций не сказывается ни на одной из них; 2) *взаимное конкурентное подавление*, при котором обе популяции активно подавляют друг друга (диффузная, или интерференционная, конкуренция); 3) *конкуренция за общий ресурс*, при которой каждая популяция косвенно отрицательно воздействует на другую в борьбе за дефицитный ресурс (эксплуатационная конкуренция); 4) *аменсализм*, при котором одна популяция неблагоприятно воздействует на другую, но сама не испытывает отрицательного влияния; 5) *паразитизм* и 6) *хищничество*, при которых одна популяция неблагоприятно воздействует на другую, нападая непосредственно на нее, но тем не менее сама зависит от объекта своего нападения; 7) *комменсализм*, при котором одна популяция извлекает пользу из объединения, а для другой это объединение безразлично; 8) *протокооперация*, при которой обе популяции получают от ассоциации выгоду, но эти отношения не обязательны; 9) *мутуализм*, при котором связь популяций благоприятна для роста и выживания обеих, причем в естественных условиях ни одна из них не может существовать без другой. Все типы взаимодействия даны в табл. 1.3.

Следует выделить три принципа, основанных на этих категориях:

1. Негативные взаимодействия проявляются на начальных стадиях развития сообщества или в нарушенных природно-антропогенных условиях, где высокая смертность нейтрализуется *r*-отбором.

Таблица 1.3

**Анализ взаимодействий популяций двух видов [по: Одум, 1986]**

Типы взаимодействий	Виды		Общий характер взаимодействия
	1	2	
1. Нейтрализм	0	0	Ни одна популяция не влияет на другую
2. Конкуренция, непосредственное взаимодействие	—	—	Прямое взаимное подавление обоих видов
3. Конкуренция, взаимодействия из-за ресурсов	—	—	Непрямое подавление при дефиците ресурса
4. Амэнсализм	—	0	Популяция 2 подавляет популяцию 1, но сама не испытывает отрицательного воздействия
5. Паразитизм	+	—	Популяция паразита 1 состоит из меньших по величине особей, чем популяция хозяина 2
6. Хищничество (и поедание растений)	+	—	Особи хищников 1 обычно крупнее, чем особи жертвы 2
7. Комменсализм	+	0	Популяция 1, комменсал, получает пользу от объединения; популяции 2 это объединение безразлично
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно
9. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно

2. В процессе эволюции и развития экосистем обнаруживается тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий за счет положительных, повышающих выживание взаимодействующих видов.

3. В недавно сформировавшихся или новых ассоциациях вероятность возникновения сильных отрицательных взаимодействий больше, чем в старых ассоциациях.



Вклад конкуренции и хищничества в сложении разных сообществ различен. Многие исследователи основное внимание уделяют конкуренции, отводя особенно большое значение диффузной конкуренции (Diamond, 1975), что придает косвенным отношениям — симфизиологическим связям, в понимании В.Н. Беклемишева [1951], заметную роль в организации сообществ (Стриганова, 2006). Среди гидробионтов конкуренция сильнее выражена у травоядных и фильтраторов, средняя — у продуцентов и хищников, минимальная — у детритофагов (обзор: Кузнецова, 2005). Однако у многих наземных травоядных конкуренция не определяет организацию сообществ. Отношения между одними и теми же видами могут меняться при разных путях становления сообщества, при разных сочетаниях видов или под действием разных абиотических факторов.

Проблема сосуществования конкурирующих видов в природе тесно связана с проблемой биоразнообразия, а также с возможностью вселения чужеродных видов в сообщества. Вопрос о том, произойдет ли конкурентное вытеснение вида-вселенца или он будет сосуществовать с аборигенными видами, весьма важен для акклиматизации, так как конкурентные отношения являются одним из факторов, определяющих структуру экосистемы. Стремление научиться предсказывать исход конкуренции между видами, особенно в практической гидробиологии (Гиляров, 1987), привело к целому ряду гипотез, определяющих характерные черты «сильных» конкурентов (Фенева и др., 2006).

Соответствующие представления о влиянии адаптаций, хищничества и конкуренции в формировании сообществ близких видов обобщены Уильямсоном [1975], Джиллером [1988], Роговиным [1997], Бурским, Конторщиковым [2003] и др. Сильные межвидовые взаимодействия — причина формирования «детерминистичных» и «стабильно взаимодействующих» сообществ или ассамблей. Необходимым условием для такой стабилизации и регуляции является зависимость от плотности, основанная в сообществе на обратной связи.

Нельзя не сказать о биоценологических связях беспозвоночных педобионтов и почвенных микроорганизмов, которые представляют весь (кроме конкуренции) возможный диапазон, отраженный в табл. 1.3. Интегрированно, кроме выедания / хищничества и нейтральности, их положительные взаимоотношения можно классифицировать как комменсализм, протокооперацию и мутуализм. Конкретные их формы очень разнообразны: форрезия, интестинальные

пищевые цепи из облигатных и транзитных микроорганизмов и др. (Козловская, 1976; Стриганова и др., 1988; Третьякова и др., 1996; Бызов, 2001, 2006; Стриганова, 2006).

Тема достаточно не освещена. Факторы организации сообществ и поддержания видовой избыточности мезопедобионтов уссурийской тайги изложены в гл. 8 этой книги.

Таким образом, обзор научной литературы по обсуждаемым вопросам показывает сложность и многообразие проблемы структуры и функционирования биогеоценозов. Полученные данные по дальневосточному региону, их анализ и обобщение позволят заполнить пробел в этой части биологии и экологии почв.

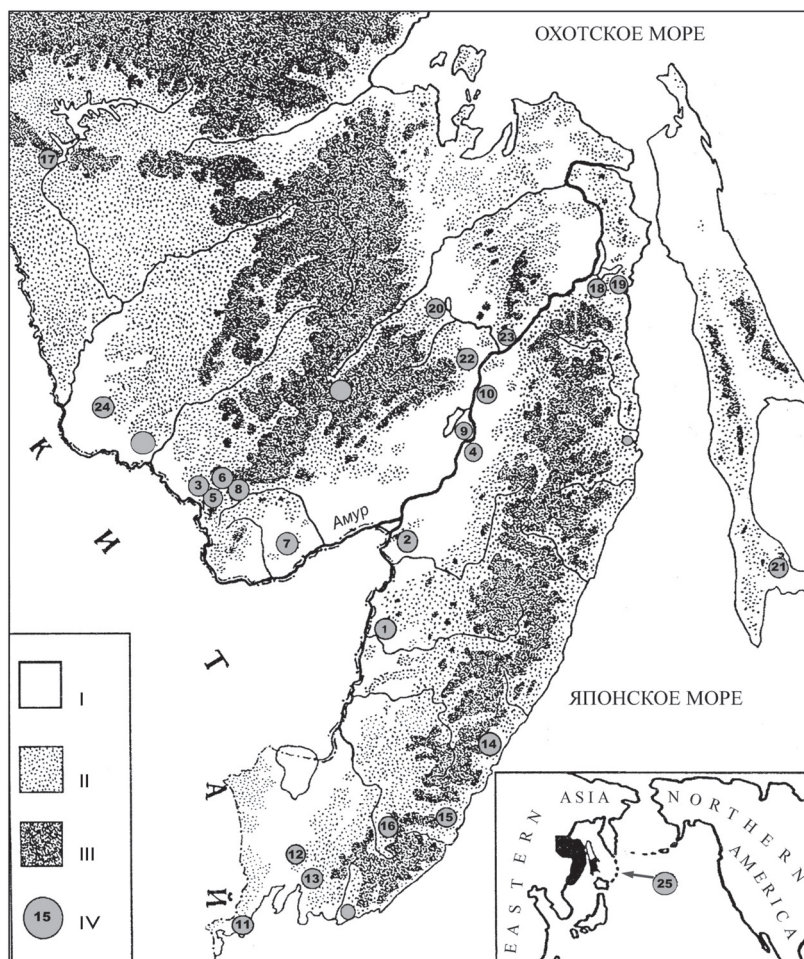


## ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**М**атериал для настоящей работы был собран в 1981–2007 гг. в разных районах Хабаровского и Приморского краев, в Амурской и Еврейской автономной областях, частично на Камчатке, а также привлечены данные других исследователей по Приморью, Сахалину и Курилам (рис.). Сборы проводили в горной части охраняемых (Хинганский, Большехехирский, Комсомольский природные заповедники) и осваиваемых территорий юга российского Дальнего Востока (43–51° с. ш., 131–140° в. д.) в светлохвойных и темнохвойных (горные буротаежные почвы), смешанных и широколиственных лесах (горные бурые лесные почвы) и в лесостепи (лугово-бурые черноземовидные почвы) Среднего и Нижнего Амура. Район исследования близок к дальневосточному экорегиональному комплексу (Био-разнообразие... , 2004) и принадлежит к Приамурско-Приморской стране по Ивашинникову [1999]. Описание природных условий и почв региона можно найти в книге «Южная часть Дальнего Востока» [1969] и следующих источниках: Г.И. Иванов [1976], А.Ф. Махинова [1989], В.И. Росликова [2006] и др.

Обзор населения педобионтов дается по отдельным фитоценозам растительных зон и подзон южной части российского Дальнего Востока (Куренцов, 1965). «Конкретная фауна» (Чернов, 1975) включает полный список видов территорий Приамурья или Приморья, включающих наиболее характерные элементы ландшафта данной зоны.

За период полевых экспедиций автором обследованы более 30 биотопов в среднем и нижнем течении Амура и на северном Сихотэ-Алине. Кроме того, привлечены опубликованные ранее данные по биотопам бассейна Среднего Амура, Южного и Среднего Сихотэ-Алиня, островов Сахалин, Монерон и Курилы (также более 30). Тем самым охвачены практически все типы зональных, а зональных (кроме высокогорий) и интразональных растительных сообществ, территориально относящихся к югу Дальнего Востока (рис.). Для сравнения использованы опубликованные данные по Магаданской области и собственные материалы по Камчатке.



**Рис.** Карта-схема района исследований: I – высота до 200 м над ур. м.; II – 200–600 м над ур. м.; III – 600 м над ур. м. и выше; IV – места сбора материала: 1 – хр. Эповский; 2 – хр. Большой Хехцир; 3, 5, 6, 8 – хр. Малый Хинган; 4 – г. Гион; 7 – междуречье рек Бира и Биджан; 9 – Нанайский р-н; 10 – Вознесенский болотный массив; 11 – Чёрные горы (заповедник «Кедровая Падь»); 12, 13, 16 – Южный Сихотэ-Алинь (Уссурийский, Лазовский заповедники. Верхнеуссурийский стационар соответственно); 14, 15 – Средний Сихотэ-Алинь (Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, пос. Кавалерово); 17 – хр. Тукурингра; 18, 19 – Северный Сихотэ-Алинь (горы Шаман и Арбат); 20 – Приэворонье; 21 – Южный Сахалин (г. Чехова); 22 – хр. Мяо-Чан; 23 – устье р. Горин, Комсомольский заповедник; 24 – окрестности с. Козьмодемьяновка; 25 – Курильские острова

К группе мезофауны относятся крупные почвенные беспозвоночные, видимые невооруженным взглядом, учитываемые ручной разборкой, жизненный цикл которых полностью или частично проходит в постилке и в почве (Гиляров, 1949, 1975). Мезопедобионтов учитывали в соответствии с почвенно-зоологическими требованиями (Методы..., 1975; Количественные методы..., 1987). По степени связи цикла развития отдельных групп беспозвоночных с почвенной средой, согласно традиционному делению Мак Кевана (Kevan Mc, 1962; цит. по: Стриганова, 2006), выделяют три основные группы. *Геоксены* – обитатели растительного яруса, переживающие в почве лишь неблагоприятные сезонные условия (летнюю засуху, зиму); *геофилы* – членистоногие, у которых отдельные фазы развития проходят в почве (личинки, яйца, куколки); *геобионты* – функциональные обитатели почвы, которые реализуют в ней весь жизненный цикл.

Видовая идентификация беспозвоночных проведена специалистами-систематиками и самостоятельно:

дождевые черви – Т.С. Перель (Институт лесоведения РАН, Москва),

Г.Н. Ганин (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск);

энхитреиды – П. Тэрпинен (Финляндия);

моллюски – А.А. Шилейко (ИПЭЭ РАН, Москва), Г.Н. Ганин (ИВЭП ДВО РАН);

диплоподы – Е.В. Михалёва (БПИ ДВО РАН, Владивосток), Г.Н. Ганин (ИВЭП ДВО РАН);

литобииды – Н.Т. Залеская (ИПЭЭ РАН, Москва);

геофилиды – Л.П. Титова (ИПЭЭ РАН, Москва), Арк.А. Шилейко (Зоологический музей, Москва);

пауки – Д.В. Логунов (ИСЭЖ СО РАН, Новосибирск), Ю.М. Марусик (ИПС ДВО РАН, Магадан), К.Ю. Еськов (Палеонтологический институт, Москва), К.Г. Михайлов (Зоомузей МГУ, Москва), А.А. Зюзин (Алма-Ата), Д.К. Куренщиков (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск);

сенокосцы – Н. Тсурусаки (университет Татори, Япония);

личинки двукрылых – Б.П. Захаров (Зоологический музей, Новосибирск);

жужелицы – Г.Ш. Лафер (БПИ ДВО РАН, Владивосток), Г.Н. Ганин (ИВЭП ДВО РАН);

стафилиниды – Л.Д. Филатова (ТИГ ДВО РАН, Владивосток), А.С. Бабенко (ТГУ, Томск);

личинки щелкунов (проволочники) – В.Г. Долин (Зоологический институт НАН, Киев);

долгоносики – А.Б. Егоров (БПИ ДВО РАН, Владивосток).

Методологической основой в ходе анализа и обобщения полученных нами и другими исследователями материалов является системный подход как разновидность холистического. В исследованиях использован подход А.Н. Куренцова [1965] и К.В. Арнольди [1965], в основе которого лежат экологические связи зоокомплексов с типами растительного покрова и почв.

Как показатели структуры и разнообразия сообщества были выбраны известные индексы доминирования Симпсона ( $c = \sum(n_i/N)^2$ , где  $n$  – оценка значимости каждого вида (численность, биомасса и т. п.),  $N$  – сумма оценок значимости), информационный индекс Шеннона ( $\hat{H} = -\sum P_i \log P_i$ , где  $P_i$  – вероятность вклада каждого вида), показатель выравненности Пиелу ( $e = \hat{H}/\log S$ , где  $\hat{H}$  – индекс Шеннона,  $S$  – число видов) (цит. по: Одум, 1986). Последний показатель соответствует равномерности распределения (Уиттекер, 1980), или выравненности, по Чернову [2005]. Использовались структурный анализ и концепция экологической ниши.

Изучение роли животных в биологическом круговороте, исследования структуры и функционирования детритных пищевых цепей почвенного яруса, трофической активности сапрофагов проводили методиками полевых (метод нейлоновых сеток) и лабораторных исследований (Количественные методы..., 1987; Стриганова, 1980; Методы... детритных пищевых цепей, 2003). Определение пищевого рациона и усвояемости пищи первичными разрушителями опада проводили весовым методом в лабораторных условиях (Стриганова, 1987). По разнице веса опада до и после опыта рассчитывали суточный рацион животного ( $C$ , мг/экз). При сопоставлении рациона и экскрементов ( $FU$ ) вычисляли усвоенную часть пищи ( $F$ ). По разнице веса животного до и после опыта получали прирост массы тела ( $P$ ). Эти величины находятся в следующем соотношении:  $C=A+FU$  и  $A=P+R$ . Удельную продуктивность характеризовали отношением  $P/B$  (Винберг, Лаврентьев, 1983), удельную пищевую активность –  $C/B$ , где  $B$  – биомасса сапрофагов, г/м<sup>2</sup>. Экологическую эффективность передачи элементов в детритной цепи выражали величинами  $K_1$  ( $P/C$ ) – валовая и  $K_2$  ( $A/C$ ) – чистая эффективность. Удельную интенсивность потока биогенов характеризовали отношением  $I/B$  (Ганин, 1994б), где  $I$  – величина потока элементов, г/м<sup>2</sup>×мес,  $B$  – запас этих элементов в биомассе сапрофагов, г/м<sup>2</sup>. Эффективность освоения сапрофагами запасов элементов выражали величиной  $C/Q$ , где  $C$  – потребленное за вегетационный период количество биогенов,  $Q$  – масса элементов в биотопе на единице площади.

Было отобрано около 700 почвенно-зоологических проб, определено и взвешено более 45 000 экз. беспозвоночных, определено содержание 10 тяжелых металлов в 50 видах беспозвоночных в 100 вариантах встречаемости, объем проанализированного материала составил около 500 образцов (порядка 3 000 элементоопределений).

Отбор проб педобионтов проводили в течение трех-пяти вегетационных периодов. Собранных беспозвоночных несколько суток содержали без пищи, затем подсушивали в медицинских бюксах на золе и доставляли в лабораторию (Ганин, 1993б), где выдерживали при 105 °С до постоянного веса и растирали в агатовой ступке.

Исследования почв и растительных остатков проведены стандартными агрохимическими и биохимическими методами (Петербургский, 1968). Часть образцов подвергали озолению в муфельной печи при 450 °С. Биогенные элементы (*C, N, P, S, K, Ca, Mg, Na*), зольность, содержание воды, аминокислотный состав беспозвоночных и их пищи изучали в соответствии с общепринятыми методиками химических исследований с привлечением современных физико-аналитических методов (*CNHOS*- и *AAA*-анализаторы и др.).

Эколого-геохимическая классификация ТМ дана по А.Д. Покаржевскому [1988] с дополнениями: микроэлементы – *Pb, Zn, Co, Cu, Cr, Ni, Mn*, экологические примеси – *Sr*, абиогены – *Cd* и *Hg*. Балансовый подход к миграции элементов по пищевым цепям (Покаржевский, 1985), а также закон «все или ничего» Х. Боулича в формулировке «слабые воздействия могут не вызывать у природных систем ответных реакций до тех пор, пока, накопившись, они не приведут к развитию бурного динамического процесса» (Реймерс, 1990. С. 144) оказались полезными при исследовании поставленной проблемы.

За коэффициент накопления (или коэффициент биологического поглощения)  $K_{\text{н}}$  принято отношение концентрации элемента в биомассе живого организма к содержанию в потенциальном пищевом субстрате.

Содержание тяжелых металлов I–III классов опасности *Pb, Cd, Zn, Co, Cu, Cr, Ni, Mn, Sr* (ТМ) в почве (валовое) и в беспозвоночных определяли атомно-абсорбционной спектрофотометрией (*AAS*) с атомизацией в низкотемпературном пламени, *Hg* – методом холодного пара.

Широко распространенные модельные виды подстилочных беспозвоночных, герпетобионтов и геобионтов в каждой точке учета представлены выборкой от нескольких десятков до нескольких сот

экземпляров. Объем выборки определялся необходимостью репрезентативной характеристики местной популяции животных (т. е. зависел от ее плотности), а также минимальным размером пробы, необходимой для проведения конкретного химического анализа.

Подсчет дисперсии и коэффициент вариации концентраций элементов в анализируемых образцах модельных видов педобионтов с заповедных территорий показал, что ошибка складывается из трех составляющих: индивидуальная изменчивость, размер навески, возраст особи (Ганин, 1993а). Поскольку в особях одного вида, собранных в одной точке и в одно время, может наблюдаться достоверный разброс концентраций ТМ, размер анализируемой пробы и количество экземпляров в ней должны быть одинаковы или сопоставимы. Это позволяет минимизировать ошибку, связанную с индивидуальной изменчивостью. В чистых почвах у педобионтов с возрастом (т. е. с ростом биомассы) накопления анализируемых элементов не происходит, что дает возможность использования любой возрастной группы для биоиндикационных целей.

Данные подвергались статистической обработке в пакете *Statistica 5.0 for Windows*. Показатель точности определения средней составляет – 3–5 %, коэффициент вариации (размах изменчивости) в пробах по анализируемым элементам – 9–17 %.

Биотестирование ксенобиотиков проводили в соответствии с международными стандартами OECD [2004], ISO [2003], ASTM [2004] почвенными олигохетами. К ним относятся модельный вид люмбрицид – компостный (или так называемый калифорнийский) червь *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), характеризующий почву в целом как среду обитания, а также модельные виды энхитреид – питающийся в разлагающемся органическом веществе белый горшечный червь *Enchytraeus albidus* (Henle, 1837) и более мелкий *Enchytraeus crypticus* (Westheide, Graefe, 1992), обитающие в почвенных порах и полостях (Гиляров, 1965).

В лабораторных условиях тестировали ряд применяемых в отечественной агрономической практике коммерческих препаратов III класса опасности. Среди них гербициды «Белметрин» (действующее вещество *хлорфенол: феноксibenзил-дихлорфенол-диметилхлорпропанкарбоксилат*) и общеистребительный фосфорорганический «Раундап» (*глифосат: с трудноразлагаемой С-Р связью*), инсектициды «Цимбуш» (*циперметрин*), «Фуфанон» (*кетон малатион*) и пиретроидный «Децис» (*дельтаметрин*), фунгицид «Оксихом»



(хлорокись меди + оксадиксил). Кроме того, исследовали трихлорэтилен (ТХЭ:  $CHCl_3$ ), используемый как обезжиривающий растворитель для очистки металлов, – потенциальный хлорорганический загрязнитель почвы.

В эксперименте брали искусственную почву OECD [1984], представляющую собой смесь тонкого силикатного песка (70 % по массе), каолиновой глины (20 %), разложившегося хорошо перемолотого сфагнового торфа (около 10 %) и карбоната кальция (около 1 %) для поддержания  $pH\ 6 \pm 0,5$ . Влажность почвы сохраняли в течение всего эксперимента на уровне 40–60 % от ее полной влагоемкости. Увлажненные субстраты раскладывали в тест-чашки (для эйзении – по 500 г, а для энхитреусов – по 20 г в пересчете на сухую массу).

В такой почве люмбрицид содержали в соответствии с «Guideline for testing of chemicals No 207» (OECD, 1984), энхитреид – в соответствии с «Guideline for testing of chemicals No 220» (OECD, 2004). В тест-чашки ТХЭ, разведенный в мыльной воде, вносили в диапазоне 0,1–3000 ppm в пересчете на действующее вещество, пестициды – в растворах в диапазоне 1–50 000 ppm, сопоставляя используемое в эксперименте количество с рекомендуемыми полевыми дозами пестицидов (РД).

Культуры *E. fetida*, *E. albidus* и *E. crypticus* были получены из лаборатории биоиндикации ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Взрослых животных (с клителлумом и яйцами у энхитреусов) вносили по 10 штук на чашку. В контроле использовали 3–5, а для каждой испытываемой концентрации – 2–3 повторности. В качестве пищи на поверхность субстрата закладывали по 5 г замороженного размельченного коровьего навоза (*E. fetida*) или по 50 мг (*E. albidus*) и по 25 мг (*E. crypticus*) тонко молотых овсяных хлопьев. Тест-чашки, закрытые крышками с вентиляционными отверстиями, хранили в течение 9 недель с *E. fetida*, 6 – с *E. albidus* и 4 недель – с *E. crypticus* в хладотермостате при температуре  $20 \pm 2\ ^\circ C$  и световом режиме 16/8 = С/Т. Пищу добавляли еженедельно за исключением последней. Спустя 4,5 недели (*E. fetida*), 3 – (*E. albidus*) и 2 недели (*E. crypticus*) взрослых животных удаляли. В конце эксперимента (так называемый limit test) подсчитывали коконы *E. fetida*, а в каждую чашку с энхитреусами добавляли сначала немного спирта, затем 2–3 капли 0,5 % раствора эозина для окрашивания молодых особей, которых спустя сутки также подсчитывали.

В качестве показателей токсичности химиката использовали биологические характеристики червей (смертность и репродуктивность):  $LC_x$  – концентрация, при которой в остром опыте за исследуемый период погибает  $X\%$  взрослых особей (имаго) по сравнению с контролем,  $NOEC$  – максимальная безвредная концентрация, при которой в пролонгированном эксперименте за исследуемый период не обнаруживается статистически достоверных различий в числе молодых особей (ювенилов),  $LOEC$  – минимальная вредная концентрация для ювенилов,  $EC_x$  – концентрация, при которой на  $X\%$  снижается какой-либо биологический показатель (например, количество отложенных коконов у люмбрицид или количество отродившихся ювенилов у энхитреид). Данные обрабатывали биометрическими методами и с помощью описательной статистики. Стандартная ошибка средней величины около  $10\%$ .



## ГЛАВА 3

# МЕЗОПЕДОБИОНТЫ – БИОРЕСУРС ПОЧВ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Обитатели почвы поддерживают биосферный баланс и, входя во многие трофические сети, относятся к потенциальным биоресурсам, изучение которых всегда было ключевым в исследованиях. Являясь экономической категорией, ресурс по определению должен иметь количественное выражение. Первым этапом в отношении биоресурса почв Дальнего Востока является оценка современного состояния животного населения: инвентаризация видового богатства и обилия педобионтов в основных биогеоценозах.

Почти 98 % всех видов животных суши дальневосточного региона приходится на беспозвоночных, подавляющая часть которых какой-то период жизни связана с почвой (табл.). Из них постоянные обитатели всех размерных групп беспозвоночных составляют около 10 % видового богатства. Мезофауна почв южной части региона таксономически представлена 5 типами, 11 классами, около 1 550 видами с численностью от 80 до 2 600 экз/м<sup>2</sup>, что составляет до 40 % всего разнообразия животных педобионтов (Ганин, 1999). Независимо от крупных беспозвоночных в почве обитают и другие более мелкие – нематоды, коллемболы, другие примитивные насекомые, различные группы клещей (микрофауна), а также простейшие и микроскопические многоклеточные животные (нанофауна). Численность таких организмов, в силу их размеров, несравненно выше. Однако экологическими доминантами почвенного яруса являются преобладающие по биомассе и продуктивности мезопедобионты, которые составляют 35–70 % всей зоомассы педоценозов. Это определяет их биоценотическую значимость в наземных экосистемах.

Число видов мезофауны основных растительных сообществ района исследований будет расти по мере изучения региона. Для 840–850 из них на сегодня установлена биотопическая привязка (Ганин, 1997). На настоящий момент по таксономическим группам живот-

## Сравнительные данные видового разнообразия и экологических показателей животных южной тайги Дальнего Востока

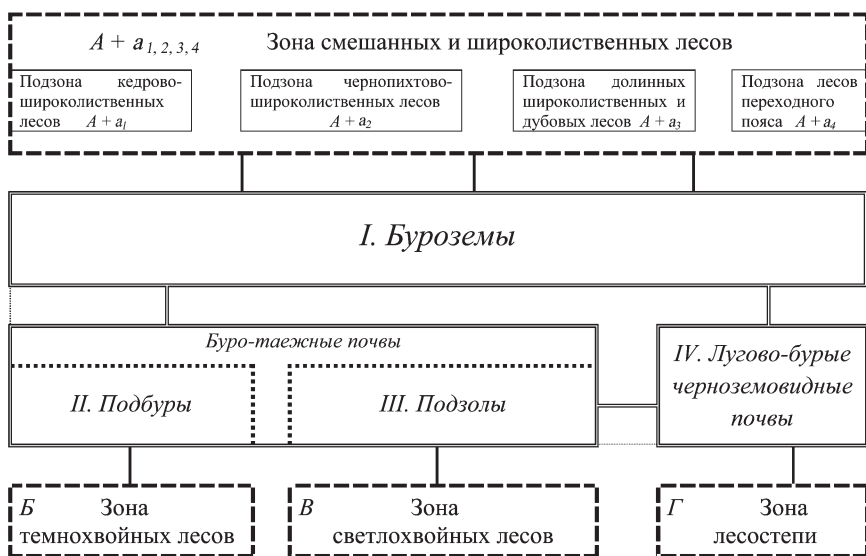
Группа	Число видов	Численность, экз/м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Продукция, г/м <sup>2</sup> *сез	Автор
<b>ПЕДОБИОНТЫ</b>	<b>4000–4400</b>	–	–	–	
Микроорганизмы	–	224*10 <sup>10</sup>	1 210–6 500	–	Тен Хак Мун, 1977; Головченко, Полянская, 1996
Нанофауна Amoebina, Mastigophora	<b>500</b>	10–38*10 <sup>6</sup>	<b>3–4,5</b>	<b>12</b>	Криволицкий и др., 1985; Никитина, 1997, 2005; Стриганова и др., 2002;
Ciliophora	~150	–	2–4	–	Бочарников и др., 2004
Rotatoria	~150	–	0,5–1	12	
	~200	–	–	–	
Микрофауна	<b>2350</b>	–	<b>4,3–11</b>	<b>1,7–4,4</b>	
Nematoda	~500	0,5–10*10 <sup>5</sup>	2	2	Волкова и др., 2005; Курчева, 1977; Гиляров, Чернов, 1975;
Insecta-Entognatha: Collembola, Diplura, Protura	250	1*10 <sup>4</sup>	1–5	–	Криволицкий и др., 1985; Кутырева, 2005;
Acariformes: Trombidiformes, Oribatida и др.	~1400	5–8*10 <sup>4</sup>	1,3–8	–	Лелей и др., 2002; Рябинин, Криволицкий, 1989; Рябинин, 2004; Стриганова и др., 2002; Бочарников и др., 2004
Parasitiformes: Gamasoidea (свободноживущие)	~200	–	–	–	
Мезофауна	<b>1550</b>	0,8–26*10 <sup>2</sup>	<b>4–40</b>	<b>2–21</b>	
Plathelminthes: Tricladida	2	–	–	–	Прозорова, Шумеев, 2007; Курчева, 1977;
Nematoda	1	–	–	–	Ганин, 1997; Mikhailjova, 2004; Михалёва, 2007; Прозорова и др. 2005, 2006, 2007;
Annelida	> 32	–	28,6	–	Бочарников и др., 2004; Куренщиков, 2000; Куренщиков, 2000; Тсурусаки, 2000;
Gastropoda: Pulmonata	50–80	–	2,9	–	Кроуфорд, Марусик, 2006; Marusik et al., 2007
Arthropoda: Crustacea	10	–	0,05	–	
Myriapoda	113	–	1,1	–	
Aranei	~200	–	0,1	–	
Opiliones	10–13	–	0,05	–	
Insecta-Ectognatha	~1100	–	7,2	–	

Группа	Число видов	Численность, экз/м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Продукция, г/м <sup>2</sup> *сез	Автор
<b>НАЗЕМНЫЕ</b>	<b>32210–33000</b>	–	<b>2,6–7,8</b>	<b>~1–3,1</b>	
Invertabrata:	31600	–	–	–	Чернов, 1975; Кривоуцкий и др., 1985; Ганин, 1997; Определитель насекомых..., 1996–2003; Лелей и др., 2002; Михайлов, 2000; Марусик, 2002; Marusik et al., 2007
Insecta-Ectognatha	30400	–	2–6	–	
Aranei	~400	–	0,2–0,3	–	
Parasitiformes: Uropodoidea, Ixodoidea	~800	–	–	–	
Vertebrata:	610	–	0,4–1,5	–	Наземные млекопитающие ДВ..., 1984; Сапаев, 1999; Аднагулов, Тарасов, 2003; Бочарников и др., 2004
Mammalia	97	–	–	–	
Aves	484	–	–	–	
Reptilia	19	–	–	–	
Amphibia	10	–	–	–	
<b>ВСЕГО</b> (без микроорганизмов)	<b>36600–37000</b>	–	<b>14–63</b>	–	–

ные обследованных фитоценозов распределены следующим образом: Tricladida – 2, Nematoda – 1, Annelida – 32 (Megadrili – 12, Enchytraeidae – ~20), Mollusca – ~80, Diplopoda – 68, Lithobiomorpha – 20, Geophilomorpha – 21, Crustacea – 10, Aranei – 199, Opiliones – 13, Dermaptera – 4, Blattodea – 1, Diptera – 47, Carabidae – 141, Staphylinidae – 148, Elateridae – 37, Curculionidae – 42, Scarabaeidae – 7, Chrysomelidae – 3, Silphidae – 6. Видовой состав и численность этих беспозвоночных в почвах зоны смешанных, темнохвойных, светлых лесов и лесостепи сведены в Педофаунистический кадастр (приложение).

В исследованиях использован подход А.Н. Куренцова [1965], в основе которого лежат экологические связи конкретного зоокомплекса с типами растительного покрова, почв. Как установлено, до 90 % мезопедобионтов сосредоточено поровну в подстилке и верхних пяти сантиметрах почвы (Ганин, 1989б). Большая заселенность собственно почвенных горизонтов характерна для педобионтов южной тайги (в отличие от северной) также в Сибири и европейской части (Стриганова и др., 2002; Стриганова, Порядина, 2005). Очевидна

основная привязка комплексов этих животных к типам почв и их вариантам на юге Дальнего Востока – буроземам, желтоземам, подзолам (Гиляров, Перель, 1973; Рябинин, Криволицкий, 1989). Кроме того, как нами выявлено, фауна педобионтов геофилов и особенно геоксенов при известной степени взаимопроникновения находится в границах обширных зон и подзон лесных биомов (рис.). Более дробной привязки к границам фитоценозов не отмечается. Это отражает экологические связи мезофауны прежде всего с определенным типом почв (геобионты), а затем уже растительного покрова (геоксены и частично геофилы) (Куренцов, 1965; Арнольди, 1965). По ланд-



**Рис.** Схема привязки комплексов мезофауны к типам почв, растительным зонам и подзонам юга Дальнего Востока. I – комплекс мезофауны буроземов; комплексы мезофауны буро-таежных почв: II – подбурьев, III – подзолов; IV – комплекс мезофауны лугово-бурых черноземовидных почв.  $A + a_{1,2,3,4}$  – комплекс мезофауны зоны смешанных и широколиственных лесов (буроземообразование);  $A + a_1$  – комплекс мезофауны подзоны кедрово-широколиственных лесов;  $A + a_2$  – комплекс мезофауны подзоны чернопихтово-широколиственных лесов (желтоземообразование);  $A + a_3$  – комплекс мезофауны подзоны широколиственных и дубовых лесов;  $A + a_4$  – комплекс мезофауны горных смешанных лесов переходного пояса; Б – комплекс мезофауны зоны темнохвойных лесов (подбурообразование); В – комплекс мезофауны зоны светлохвойных лесов (подзолообразование); Г – комплекс мезофауны зоны лесостепи (черноземообразование)

шафтной принадлежности выделяются две явно различающиеся «конкретные фауны» почвенных животных региона, территориально тяготеющие к долинам рек Амур и Уссури и горам Сихотэ-Алиня.

Ниже будет рассмотрено более подробно мезонаселение почв четырех основных растительных зон юга российской части Дальнего Востока.

### 3.1. МЕЗОПЕДОБИОНТЫ ЗОНЫ СМЕШАННЫХ И ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

#### *Смешанные и широколиственные леса Приамурья*

В наиболее обширной подзоне кедрово-широколиственных лесов (см. рис. в гл. 2: точки 1–10; приложение: табл. 1–7) в почвах кедровников численность мезопедобионтов составляет 540–930 экз/м<sup>2</sup>. Наибольшая плотность в буроземах этой подзоны характерна для энхитреид. Здесь обитает 231 вид мезофауны. Количество видов и средняя численность в экз/м<sup>2</sup> (в скобках) в группах следующие: малощетинковые черви – 22 (мегадрилиды – 5 (49), энхитреиды – 17 (380)), моллюски – 20 (54), многоножки двупарноногие – 16 (35), литобиоморфные – 7 (35), геофиломорфные – 7 (46), пауки – 41 (38), кожистокрылые – 4 (5), личинки мух – 20 (42), жуужелицы – 36 (9), стафилиниды – 30 (23), проволочники – 8 (16), долгоносики – 9 (12), личинки пластинчатоусых – 3 (11), листоеды – 2 (3), мягкотелки – 1 (1), мертвоеды – 5 (0,3).

Среди этого многообразия особо обращают на себя внимание несколько видов беспозвоночных. Уховертка *Forficula vicaria* – редкий реликтовый вид, жуужелица *Carabus (A.) schrenki* – редкий вид. Моллюски *Meghimatium bilineatum* и *Lindholmomneme kudiensis* также редки, причем последний обитает только в биотопах юго-западных отрогов Сихотэ-Алиня. Все они нуждаются в охране.

Повышенным видовым разнообразием и плотностью отличаются доминанты ряда групп мезопедобионтов, в частности диплопод, юго-западных отрогов Сихотэ-Алиня (хр. Эповский) от остальной территории распространения кедровников в Приамурье. Комплекс стафилинид в почвах нарушенного рубками кедровника этого хребта менее выровнен, чем на относительно благополучном охраняемом хр. Большой Хехцир. Численность проволочников, также как их ви-

довое богатство и выравненность, уменьшается к северной границе распространения этих фитоценозов (Нижний Амур).

В дубняках – устойчивых производных кедрово-широколиственных лесов – численность мезопедобионтов, благодаря отсутствию хвойного опада и повышению инсоляции, может достигать 550–2600 экз/м<sup>2</sup> в основном за счет повышенной плотности энхитреид. Здесь обитает 147 видов мезофауны. Это составляет 65 % от комплекса мезофауны кедровников. Число видов и численность в группах следующие: малощетинковые черви – 13 (мегадрилиды – 2 (70), энхитреиды – 11 (1400)), моллюски – 12 (20), многоножки двупарноногие – 9 (16), литобиоморфные – 6 (12), геофилморфные – 5 (27), пауки – 36 (70), сенокосцы – 2 (0,1), кожистокрылые – 4 (0,3), личинки мух – 11 (7), жулици – 20 (13), стафилиниды – 12 (22), проволочники – 4 (33), долгоносики – 2 (4), личинки пластинчатых – 5 (0,7), листоеды – 1 (2,5), мягкотелки – 1 (0,2), мертвоеды – 5 (0,2). У моллюсков при сокращении числа видов происходит концентрирование доминирования. Таксоцен арахней подстилочного яруса дубняков отличается от других растительных сообществ наиболее разнообразно представленным и здесь пауками-волками сем. Lycosidae.

Численность мезопедобионтов широколиственных лесов достигает 1 250 экз/м<sup>2</sup>. Повышенной плотностью отличаются практически все обитатели гемиедафона. Здесь отмечено 138 видов беспозвоночных, что составляет 60 % видового богатства кедровников. Число видов и численность в группах следующие: мермитиды – 1 (1), малощетинковые черви – 13 (мегадрилиды – 2 (40), энхитреиды – 11 (540)), моллюски – 19, многоножки двупарноногие – 11 (92), литобиоморфные – 4 (100), геофилморфные – 7 (40), пауки – 31 (96), личинки мух – 11 (98), жулици – 11 (20), стафилиниды – 12 (35), проволочники – 7 (45), долгоносики – 3 (2), личинки пластинчатых – 1 (0,7), листоеды – 1 (3,3), мертвоеды – 1 (0,3). Следует отметить характерное для подстилочных беспозвоночных-сапрофитофагов (Mollusca, Diplopoda) концентрирование доминирования. Этого нельзя сказать о хищных насекомых. Выявлены существенные различия в составе и соотношении подстилочных видов пауков Среднего Приамурья и Среднего Сихотэ-Алиня.

В мелколиственных лесах плотность мезопедобионтов составляет 580–620 экз/м<sup>2</sup> и представлены они 140 видами. Число



видов и численность в группах следующие: малошетиновые черви – 14 (мегадрилиды – 4 (3), энхитреиды – 10 (380)), моллюски – 5 (10), многоножки двупарноногие – 5 (24), литобиоморфные – 3 (24), геофилломорфные – 5 (26), пауки – 36 (30), личинки двукрылых – 11 (40), жужелицы – 23 (30), стафилиниды – 22 (19), проволочники – 8 (29), долгоносики – 4 (11), личинки пластинчатоусых – 1 (4), листоеды – 1 (4), мягкотелки – 1 (0,3), мертвоеды – 1 (0,1). Наибольшая выравненность характерна для подстилочных хищников *Aganei*, *Carabidae*, *Staphylinidae*. Обитатели собственно почвы, напротив, отличаются минимальной выравненностью, т. е. наибольшим доминированием (*Geophilidae*, *Elateridae*, *Curculionidae*, *Lumbricidae*, *Diptera*). Среди двупарноногих многоножек этих интразональных биотопов преобладают партеногенетические виды.

Численность мезопедобионтов суходольных лугов достигает 630–640 экз/м<sup>2</sup>. Наибольшей плотностью после энхитреид характеризуются личинки пластинчатоусых и двукрылых, пауков. Видовое разнообразие крупных почвенных беспозвоночных открытых местообитаний значительно беднее. Здесь зарегистрировано 75 видов этих животных. Количество видов и численность по группам следующие: мермитиды – 1 (2,5), малошетиновые черви – 6 (мегадрилиды – 1 (20), энхитреиды – 5 (410)), моллюски – 7 (78), многоножки двупарноногие – 1 (8), литобиоморфные – 3 (16), геофилломорфные – 2 (3), пауки – 29 (50), личинки мух – 5 (36), жужелицы – 7 (14), стафилиниды – 5 (12), проволочники – 1 (9), долгоносики – 5 (5), личинки пластинчатоусых – 1 (31), листоеды – 1 (1), мертвоеды – 1 (0,3). Для пауков присуще наличие в одном биотопе близкородственных видов, что отличает эволюционно прогрессирующие группы.

Численность мезопедобионтов пойменных разнотравно-вейниковых лугов на глеевых почвах в среднем за вегетационный период составляет 350 экз/м<sup>2</sup>. Наибольшей плотностью отличаются энхитреиды, дождевые черви и стафилиниды. Многоножки отсутствуют полностью. Представлены педобионты 63 видами. Наибольшее разнообразие характерно для пауков (40 % видового состава мезофауны). Число видов и численность по группам следующие: малошетиновые черви – 7 (мегадрилиды – 2 (62), энхитреиды – 5 (150)), моллюски – 1 (12), пауки – 25 (13), личинки двукрылых – 5 (24), жужелицы – 7 (24), стафилиниды – 16 (57), проволочники – 1 (1,2), долгоносики – 1 (2). На примере комплекса стафилинид подтверждается общая закономерность сокращения числа видов,

способных к выживанию в экстремальных условиях периодического затопления. Это проявляется через концентрирование доминирования относительного распределения особей между видами. Выявлено биотопическое различие структуры популяции дождевых червей. На пойменном лугу эйзеня представлена пигментированной (возможно, полиплоидной) маломерной формой. Это определяется особенностью местообитания и обусловлено, вероятно, модификационной пластичностью фенотипа червей.

Мезопедобионты болот поймы Амура достигают 76 экз/м<sup>2</sup>. Наибольшая плотность отмечается для энхитрид. Представлены беспозвоночные бедно – 24 вида. Количество видов и численность по группам следующие: мермитиды – 1 (1), малощетинковые черви – 4 (мегадрилиды – 1 (10), энхитриды – 3 (23)), многоножки литобиоморфные – 2 (7), пауки – 5 (11), жулики – 7 (4), стафилиниды – 2 (3), слоники – 2 (1), перепончатокрылые – 1 (8). Особенностью комплекса этих биотопов является полное отсутствие люмбрицид, моллюсков, двупарноногих и геофиломорфных многоножек. К северной границе своего ареала представитель тропических червей *Drawida ghilarovi* меняет окраску с зеленовато-голубой на смоляно-черную, что, в соответствии с правилом К. Плогера, связано с действием пониженных температур и повышенной влажности. Находясь на краю ареала, этот вид нуждается в бережном отношении к его местообитаниям.

### *Смешанные и широколиственные леса Приморья*

В чернопихтарниках на желто-бурых почвах одноименной подзоны (см. рис. в гл. 2: точки 11–15; приложение: табл. 8–10) общая численность мезопедобионтов – 300–325 экз/м<sup>2</sup>. Треть всех беспозвоночных приходится на двупарноногих многоножек. Относительно невысокой плотностью отличаются энхитриды, которые исчисляются здесь лишь десятками на м<sup>2</sup>. В этих биотопах сходное с Приамурьем биоразнообразие педобионтов, зарегистрированы 244 вида мезофауны. Комплекс отличается высоким видовым богатством моллюсков и двупарноногих многоножек. По группам количество видов и численность следующие: мермитиды – 1 (6), малощетинковые черви – 10 (мегадрилиды – 5 (45), энхитриды – 5 (30)), моллюски – 30 (7), многоножки двупарноногие – 23 (113), литобиоморфные – 9 (25), геофиломорфные – 10 (41), пауки – 41 (8),

личинки двукрылых – 20 (12), жужелицы – 40 (5), стафилиниды – 40 (5), проволочники – 5 (3), долгоносики – 5 (2), личинки пластинчаточаусых – 2 (11), листоеды – 1 (0,4), мягкотелки – 1 (0,5), личинки пыльцев – 1 (0,1), мертвоеды – 5 (0,4).

Редкими являются следующие виды педобионтов: моллюски *M. bilineatum*, *L. kudiebsis*, *Kaliella sinapidium*, жужелицы *Carabus (C.) jankowskii*, *C. (T.) fraterculus*.

Для диплопод чернопихтарников и лесов Приморья вообще характерна своеобразная видовая структура: в одном биотопе часто отмечаются виды одного рода, чего практически не было в Приамурье. Это объясняется, возможно, близостью центра видообразования японо-маньчжурского ядра диплоподофауны, рефугиумом которой является юг Сихотэ-Алиня, экологическим оптимумом местообитания и его возрастом. Наличие полиморфизма у этих многоножек свидетельствует о современном этапе процесса видообразования. Богатый видовой состав жужелиц и стафилинид при их довольно небольшой численности, характерной для гильдии напочвенных хищников с высокой степенью упаковки экологической ниши и выравниваемостью относительного распределения особей между видами, говорит о благоприятности условий местообитания.

В кедровниках на буроземах общая численность мезопедобионтов составляет 110–300 экз/м<sup>2</sup>. Отличительной особенностью комплекса является такая же низкая плотность энхитреид. Подобное соотношение численности мегадрилид и энхитреид отражает процессы оподзоливания, происходящие в почвах под кедровниками. Мезофауна представлена здесь 254 видами. По группам количество видов и численность следующие: планарии – 2, мермитиды – 1 (0,1), кольчатые черви – 11 (мегадрилиды – 5 (21), энхитреиды – 5 (21), наземная пиявка – 1 (0,5)), моллюски – 30 (8), многоножки двупарноногие – 32 (96), литобиоморфные – 9 (25), геофилломорфные – 10 (31), пауки – 41 (6), кожистокрылые – 4, личинки двукрылых – 20 (4), жужелицы – 41 (2), стафилиниды – 40 (4), проволочники – 6 (7), долгоносики – 5 (1), личинки пластинчаточаусых – 2 (1), листоеды – 1 (1), мягкотелки – 1 (1). Наземная хищная пиявка и планария отражают древние, тропические связи почвенного населения горных лесов Южного Приморья. Для гильдии диплопод присуща достаточно высокая степень выравниваемости.

Редкими являются следующие виды педобионтов: планария *Bipalium* sp., уховертка *F. vicaria*, жужелицы *Carabus (A.) constricticollis*, *C. (A.) schrenki*, *Calasoma (C.) maximoviczi*.

В неморальных горных дубовых и широколиственных лесах общая численность мезопедобионтов колеблется по разным биотопам от 190 до 800 экз/м<sup>2</sup>. Характерной особенностью сообщества беспозвоночных является относительно низкая плотность энхитреид и чрезвычайное богатство моллюсков и диплопод. Численность последних может достигать половины всего комплекса крупных педобионтов. Обитает в этих лесах по меньшей мере 216 видов мезофауны, что составляет около 90 % богатства мезопедобионтов хвойно-широколиственных лесов. По группам количество видов и численность следующие: мермитиды – 1 (1,5), малощетинковые черви – 10 (мегадрилиды – 5 (30), энхитреиды – 5 (19)), моллюски – 25 (40), многоножки двупарноногие – 20 (91), литобиоморфные – 8 (56), геофилломорфные – 10 (30), пауки – 40 (43), таракановые – 1, личинки двукрылых – 18 (7), жуличицы – 36 (5), стафилиниды – 37 (9), проволочники – 3 (7), долгоносики – 3 (2), личинки пластинчатых – 1 (7), листоеды – 1 (1), мягкотелки – 1 (0,3), мертвоеды – 1 (0,5).

Среди двупарноногих отмечен эндемик *Levizonus laqueatus*, обитание которого ограничено одним биотопом, таким образом, он попадает в узкоареальные виды. К категории редких относится реликтовый бескрылый таракан *Cryptocerus relictus*.

Происходит смена доминантов у геофилид, что, наряду с малочисленностью энхитреид, свидетельствует о подзолообразовательных почвенных процессах (Гиляров, Перель, 1973).

#### *Долинные широколиственные и дубовые леса*

Мезопедобионты подзоны долинных широколиственных и дубовых лесов (см. рис. в гл. 2: точки 12, 13, 16, 17; приложение: табл. 11) достигают 1 880 экз/м<sup>2</sup> в Приморье и 180 экз/м<sup>2</sup> на севере Приамурья соответственно. Такое отличие связано в основном с энхитреидами, составляющими почти три четверти от общей численности беспозвоночных типично бурых почв широколиственников Приморья. 235 видов мезофауны этих лесов представлены соответственно 232 видами на юге и 100 видами на севере. По группам количество видов и средняя численность следующие: мермитиды – 1 (6), малощетинковые черви – 25 (мегадрилиды – 5 (23), энхитреиды – 20 (700)), моллюски – 20 (15), многоножки двупарноногие – 25 (45), литобио-

морфные – 9 (40), геофилморфные – 9 (44), пауки – 40 (28), личинки мух – 20 (41), жужелицы – не менее 30 (11), стафилиниды – не менее 30 (11), проволочники – 9 (46), долгоносики – 5 (12), личинки пластинчатоусых – 3 (5), листоеды – 1 (0,5), мягкотелки – 8 (6).

Мезофауна дубняков, расположенных на северной оконечности своего ареала на границе с зоной светлохвойных лесов бореального комплекса с характерным подзолообразованием, является обедненным вариантом комплекса беспозвоночных широколиственных лесов рассматриваемой подзоны. Об этом свидетельствует видовой состав многоножек. Так, из 25 видов диплопод широколиственников Приморья в дубняках встречается лишь 1, из 9 видов костянок – 5, из 9 видов геофилид – 1. Совсем незначительное количество энхитреид в дубняках Тукурингра, а также присутствие геофилид рода *Geophilus* отражает подзолообразовательные процессы в почвах под этими биотопами (Гиляров, Перель, 1973).

### *Горные смешанные леса переходного пояса*

Численность обитателей буроземов этой подзоны (см. рис. в гл. 2: точка 2; приложение: табл. 12) составляет 870 экз/м<sup>2</sup>, половина которых – энхитреиды. Здесь отмечено 153 вида беспозвоночных при ожидаемом разнообразии до 250 видов. По группам количество видов и численность следующие: мермитиды – 1 (5), малощетинковые черви – 13 (мегадрилиды – 3 (57), энхитреиды – 10 (460)), моллюски – 15 (49), многоножки двупарноногие – 8 (52), литобиоморфные – 6 (49), геофилморфные – 3 (55), пауки – 37 (18), сенокосцы – 8 (1), личинки двукрылых – 18 (33), жужелицы – 16 (12), стафилиниды – 10 (40), проволочники – 6 (19), долгоносики – 3 (13), личинки пластинчатоусых – 3 (2), листоеды – 2 (3), мягкотелки – 1 (0,4), мертвоеды – 3 (1).

Среди моллюсков и диплопод отмечены редкие виды: малочисленный слизень *Meghimatium bilinetum* и узкоареальный эндемик *Diplomaragna ganini*, которые занесены в Красную книгу Хабаровского края (Ганин, Михалёва, 2008).

Высокой степенью выравненности соотношения особей между видами характеризуются пауки и коротконадкрылые жуки. Среди малощетинковых червей в горных лесах Хехцира обитает укрупненная, вероятно, полиплоидная форма, перспективная для целей зоомелиорации (Перель, 1987).

### 3.2. МЕЗОПЕДОБИОНТЫ ЗОНЫ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

Общая численность мезопедобионтов буроземов зоны пихтово-еловых лесов (см. рис. в гл. 2: точки 2, 16, 18–21; приложение: табл. 13) составляет по разным биотопам 480–1 410 экз/м<sup>2</sup>. Самая высокая плотность отмечена у энхитреид. Здесь обитает 241 вид мезофауны. По группам количество видов и численность следующие: мермитиды – 1 (1), малощетинковые черви – 20 (мегадрилиды – 5 (8), энхитреиды – 15 (320)), моллюски – 18 (9), многоножки двупарноногие – 22 (44), литобиоморфные – 9 (69), геофиломорфные – 8 (108), ракообразные – 1 (0,1), пауки – 50 (71), сенокосцы – 3 (1), личинки мух – 15 (19), жулици – 19 (7), стафилиниды – 39 (23), проволочники – 20 (10), долгоносики – 10 (4), личинки пластинчатоусых – 1 (0,5), листоеды – 1 (2), мягкотелки – 1 (2), мертвоеды – 3 (0,2).

Редкими являются следующие виды педобионтов: имеющие ограниченный ареал многоножка *D. ganini*, жулици *Carabus (A.) avinovi*, *C. (A.) lopatini* и малочисленный слизень *M. bilineatum*. Это характеризует фауну двупарноногих и жулици как пример островного видообразования. Необходима охрана мест их обитания. Среди почвенно-подстилочных дождевых червей встречается, как и в смешанных лесах переходного пояса, укрупненная форма эйзении.

Комплекс педобионтов темнохвойников Северного Сихотэ-Алиня больше тяготеет к мезофауне Приамурья, чем к южной части этой горной страны. Это связано с геологической историей Приохотья (Безверхний и др., 2002). Среди беспозвоночных пихтово-еловых лесов выделяются группы, имеющие общие виды на островной и материковой частях и не имеющие таковых. К первым относятся черви, моллюски, все многоножки, шелкоуны (*I*), долгоносики (*I*). Ко вторым – жулици и стафилиниды. Учитывая, что практически все их островные виды встречены в других, в том числе и долинных фитоценозах материковой части, у второй группы животных (напочвенных обитателей) в морском климате острова отмечается очевидная смена биотопической приуроченности. Этого не происходит у подстильно- и собственно почвенных в связи с неизменностью / стабильностью свойств почвы как среды обитания.

Бокоплав *Orchestia* – представитель тропического семейства ракообразных, тесно связанных с морем, – обитает в подстилке пихтарника на Сахалине вдали от водоемов, что возможно вследствие значительной влажности воздуха (Курчева, 1977).

Вследствие эффекта островной изоляции проявляется некоторый эндемизм как в материковых темнохвойниках, так и на Сахалине. С учетом срока изоляции, такие виды могут характеризовать темпы аллопатрического видообразования в этой группе животных (Журавлев, Сазонова, 2002). Относительно других островная фауна геобионтов отличается повышенным эндемизмом в силу их слабой миграции (Богатов, 2002; Прозорова, 2002).

На примере пауков, сенокосцев и щелкунов обследованных биотопов можно говорить об общей закономерности влияния экстремальных факторов на комплексы педобионтов. Независимо от их происхождения, воздействие приводит к уменьшению гиперобъема ниши и, как результат, к росту доминирования одного или нескольких видов внутри таксоцена и / или гильдии.

### 3.3. МЕЗОПЕДОБИОНТЫ ЗОНЫ СВЕТЛОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

Общая численность мезопедобионтов лиственничников разного генеза в Приамурье (см. рис. в гл. 2: точки 17, 22, 23; приложение: табл. 14) составляет 260–620 экз/м<sup>2</sup>. Наиболее многочисленны среди этих беспозвоночных энхитреиды (исключение составляют почвы подзолы под коренными лиственничниками Комсомольского заповедника, где преобладают пауки). Здесь обитает 186 видов мезофауны. По группам количество видов и численность следующие: мермитиды – 1 (0,1), малощетинковые черви – 13 (мегадрилиды – 3 (6), энхитреиды – 10 (170)), моллюски – 8 (18), многоножки двупарноногие – 6 (16), литобиоморфные – 5 (36), геофилморфные – 6 (49), пауки – 45 (76), сенокосцы – 1 (0,6), личинки мух – 11 (31), жуличицы – 34 (12), стафилиниды – 26 (18), проволочники – 10 (11), долгоносики – 14 (4), личинки пластинчатогусых – 1 (1), листоеды – 1 (3), мягкотелки – 1 (2), мертвоеды – 1 (0,2), чернотелки – 1 (0,1).

По интразональным ландшафтам этих фитоценозов вплоть до 52° с. ш. распространяется тропический представитель мегадрилид *Drawida ghilarovi*. Среди моллюсков зоны рекреации отмечается явное концентрирование доминирования особей, половина которых представлена одним видом. То же можно сказать о диплоподах и жуличицах биотопа, пройденного рубками и палом, о когорте (таксоцене) пауков и моллюсков не богатого по разнообразию пищи заповедного

багульникового лиственничника. Все это есть проявление действия лимитирующих факторов, приводящих к уменьшению гиперобъема экологической ниши. Наибольшим своеобразием видов отличаются лиственничники хр. Тукурингра, граничащие с коренными фитоценозами бореальной светлохвойной тайги.

### 3.4. МЕЗОПЕДОБИОНТЫ ЗОНЫ ЛЕСОСТЕПИ

Мезопедобионты современных остепненных лугов бурых черноземовидных почв лесостепной зоны Приамурья (см. рис. в гл. 2: точки 24, 25; приложение: табл. 15) достигают 440–450 экз/м<sup>2</sup>. Наибольшей плотностью отличаются энхитреиды и коротконадкрылые жуки. На настоящий момент здесь зарегистрировано 102 вида мезофауны. По группам количество видов и численность следующие: мермитиды – 1 (4), малощетинковые черви – 7 (мегадрилиды – 2 (12), энхитреиды – 5 (80)), моллюски – 1 (0,3), многоножки двупарноногие – 1, литобиоморфные – 3 (4), геофиломорфные – 1 (0,4), пауки – 20 (43), сенокосцы – 1 (3), личинки мух – 7 (100), жужелицы – 19 (30), стафилиниды – 24 (96), проволочники – 2 (52), долгоносики – 7 (7), личинки пластинчатогусых – 3 (12), листоеды – 1 (4), мертвоеды – 1 (3), клопы – 1 (17), перепончатокрылые – 1(1), личинки бабочек – 1 (7).

Весь комплекс животных отличается существенным своеобразием и несет черты былых степных фаун. Среди них можно отметить по крайней мере 8 даурско-монгольских видов. Моллюски на лугах крайне редки, двупарноногие многоножки представлены одним видом только на Ханкайской равнине. Не последнее значение в обеднении фауны имеет и вовлечение лугов в сельскохозяйственную деятельность.

\*\*\*

Наиболее разнообразна мезофауна зоны смешанных и широколиственных лесов. На настоящее время здесь зарегистрировано 623 вида беспозвоночных. Обитатели длительнопроизводных фитоценозов смешанных лесов, трофически связанные с подстилкой, составляют около 70 % фауны коренных сообществ. Темнохвойные леса, занимая сравнительно небольшие площади, тем не менее отличаются значительным разнообразием педобионтов – 241 вид, светлохвойные – 186 видов. Из открытых местообитаний наиболее богаты остепненные луга – 102 вида, затем суходольные – 75, пойменные луга – 63 и, наконец, болота – 24 вида.



Для эволюционно древних педобионтов (олигохеты, двупарноногие, брюхоногие) характерно относительно небольшое число видов, среди которых есть и редкие. Некоторые беспозвоночные имеют ограниченный ареал или находятся на его периферии. Такие животные нуждаются в охране. Для части педобионтов юг Сихотэ-Алиня является рефугиумом третичной фауны, что отчасти и определяет видовое богатство этого района.

Отмечается сравнимое количество экологически эквивалентных видов животных, занимающих близкие экологические ниши и выполняющих сходную функцию в экосистеме. Среди сапрофагов это моллюски, двупарноногие, двукрылые; среди хищников – литобииды и геофилиды (герпетобий), жужелицы и стафилиниды (собственно подстилка); среди фитофагов – проволочники и долгоносики. Такое экологическое дублирование – один из основных механизмов обеспечения экологической надежности экосистемы.

Проведенная инвентаризация дает представление о современном состоянии педобионтов заповедных и осваиваемых территорий, выявляет виды, нуждающиеся в охране. Педофаунистический кадастр должен входить органической частью в Почвенный кадастр, а педобионты оцениваться как дополнительный биоресурс.



## ГЛАВА 4

### БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ МЕЗОПЕДОБИОНТОВ В ОСНОВНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ПРИАМУРЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

**И**зучение экологии почвенных животных сопряжено с преобладанием принципиально иных методологических подходов, нежели при изучении биоразнообразия. Это связано с тем, что функционирование экосистемы определяется не видовым составом как таковым, а набором многовидовых «функциональных групп». Такие исследования требуют перехода от редуccionистского к холистическому (системному) подходу (Чернов, 1975; Одум, 1986).

Биоценотическая значимость животных определяется прежде всего такими показателями, как биомасса и продуктивность (Программа и методика..., 1974). Как говорилось выше, на зоомассу приходится порядка 1–3 % фитомассы суши. Однако при этом значение животных в биогенном круговороте азотсодержащих соединений (аминокислот, нуклеотидов) намного выше значений биомассы и сопоставимо с ролью растений в этом процессе (Покаржевский, 1993). Масса позвоночных животных на единице площади по сравнению с беспозвоночными невелика (см. табл. в гл. 3). В луговых степях она составляет примерно 1 % общей зоомассы, в дубравах – 0,1 %, в смешанных лесах и тайге – от 2 до 4 %, а в тундрах – до 5 % (Чернов, 1975). Основу зоомассы в экосистемах суши составляют педобионты. На долю беспозвоночных в некоторых природных зонах приходится почти пятая часть массы всех живых существ почвы (Гиляров, Криволицкий, 1995). Биомасса и продуктивность различных групп организмов не определяются систематическим положением или эволюционным уровнем. Соотношение по этим показателям зависит от места в трофической цепи сообщества (Чернов, 1975).

Очевидно, что чем больше масса той или иной популяции, тем больше ей надо корма, тем больше она потребляет минеральных элементов и, в конечном счете, тем сильнее воздействует на окружающую среду. Но животные размножаются с разной интенсивностью. Поэтому правильнее было бы сравнивать их роль в круговороте по показателям продукции. Однако этот вопрос требует дополнительного изучения и будет обсужден ниже.

По пищевым режимам среди беспозвоночных мезопедобионтов выделяют представителей всех категорий (Стриганова, 2006): хищники (пауки, уховертки, литобииды, геофилиды, стафилиниды, большинство жужелиц, некоторые проволочники и личинки мух); паразиты (круглые черви мермитиды); фитофаги – потребители живых тканей растений (большинство проволочников, личинки жуков долгоносиков, пластинчатоусых, листоедов); миксофаги – потребители живой и отмершей фитомассы (некоторые виды жуков); копрофаги – жуки навозники; некрофаги – питающиеся трупами (большинство мертвоедов, личинки двукрылых); фитосапрофаги – питающиеся отмершими растительными остатками (первичные разрушители: моллюски, двупарноногие многоножки, личинки двукрылых) и детритофаги – заглатывающие измельченные остатки с развивающимися на них микроорганизмами (кольчатые черви, личинки двукрылых). Последние две группировки (сапрофаги) являются экологическим доминантами почвенного яруса фитоценозов юга Дальнего Востока и составляют в этом регионе около 60 % численности и 85 % биомассы всех мезопедобионтов (рис. 4.1) (Ганин, 1997). Поэтому, в соответствии с принципом доминирования (Чернов, 1975), далее в основном речь пойдет о сапрофагах.

#### **4.1. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ И БИОМАССА КРУПНЫХ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

##### *Зона смешанных и широколиственных лесов*

Основу общей биомассы мезопедобионтов (более 90 %) практически во всех обследованных биотопах составляют дождевые черви, моллюски и двупарноногие многоножки, что показано в Кадастре (приложение: табл. 1–4) (Ганин, 1997). Каких-либо закономерностей, связанных с распределением биомассы по биотопам, не отме-



**Рис. 4.1.** Соотношение трофических групп мезопедобионтов обследованных биотопов (% от общей): 1 – хищники; 2 – сапрофаги; 3 – фитофаги

чается. Например, в дубняках подзоны кедрово-широколиственных лесов на Среднем Амуре она меняется от 10,16 до 68,72 г/м<sup>2</sup>. Это связано, вероятно, в первую очередь с гидротермическим режимом почв и мощностью подстилки, что сказывается на развитии отдельных групп мезофауны. Средние значения биомассы этой подзоны по фитоценозам следующие (в г/м<sup>2</sup>): дубняки – 39,44, кедровники – 37,95 и широколиственные леса – 25,75.

Среди интразональных биотопов (приложение: табл. 5–7) подзоны кедрово-широколиственных лесов биомасса мезопедобионтов фауны распределяется таким образом: пойменные леса – 14,3 г/м<sup>2</sup>, луга – 18,5, болота – 12,44 г/м<sup>2</sup>. Менее всего биомасса развита на суходольных лугах и составляет 8,88 г/м<sup>2</sup>.

В биотопах подзоны чернопихтово-широколиственных лесов Приморья данные по биомассе (в основном расчетные) приведены в табл. 8–10 Кадастра\* (приложение). Анализ данных показывает, что для этой подзоны также характерен значительный разброс биомассы по площади ареала одного типа растительного сообщества. Так, для кедровников она меняется от 5,69 до 39,47 г/м<sup>2</sup>. Средние значения

\* Расчет был проведен с учетом структуры популяции на основе известной биомассы модельных видов.

биомассы в подзоне следующие: чернопихтарники — 38,48 г/м<sup>2</sup>, дубовые и широколиственные леса — 31,41, кедровники — 24,21 г/м<sup>2</sup>. Как видно, биомасса мезопедобионтов кедровников, находящихся на границе собственного ареала (Куренцов, 1965), менее всего развита.

Если же посмотреть средние значения биомассы по этим двум подзонам, то можно отметить их практическое сходство. Так, в Приморье она составляет 34,41 г/м<sup>2</sup>, а в Приморье — 31,37 г/м<sup>2</sup>.

Биомасса педобионтов подзоны долинных лесов имеет весьма значительный разброс. Так, на юге Сихотэ-Алиня в широколиственных лесах она достигает 42,92 г/м. В дубняках хр. Тукурингра на северной границе их ареала в верховьях Зеи — всего лишь 3,14 г/м<sup>2</sup>. Это близко к значениям биомассы граничащих с ними лиственничников бореального комплекса. Такая значительная разница определяется, как и ранее, степенью развития основных определяющих биомассу групп беспозвоночных (дождевые черви, моллюски, диплоподы).

Биомасса мезопедобионтов подзоны горных смешанных лесов переходного пояса в среднем за сезон составляет 28,86 г/м<sup>2</sup> и приближается к ее значениям в пограничных с ними лесах.

Как видно, в целом отмечается незначительный разброс средних значений биомассы педобионтов растительных подзон, входящих в смешанные и широколиственные леса.

### *Зона темнохвойной тайги*

Биомасса мезопедобионтов темнохвойных лесов юга Дальнего Востока представлена в табл. 13 Кадастра (приложение). Диапазон ее значений широк — от 2,41 до 18,98 г/м<sup>2</sup>, причем разницы между долинными и горными лесами в этом отношении нет. Более всего запасы биомассы развиты в горах Южного Сихотэ-Алиня и Среднего Амура, составляя 18,98 и 13,20 г/м<sup>2</sup> соответственно. Если сравнивать биомассу мезопедобионтов лесов Южного и Северного Сихотэ-Алиня, то на последнем очевидна ее явная депрессия (18,98 и 2,41 г/м<sup>2</sup> соответственно). Это вызвано, вероятно, высотной поясностью, коррелирующей с условиями произрастания темнохвойников. Так, биотоп на юге расположен на 900 м над ур. м., а на севере хребта вблизи Татарского пролива — на 250 м над ур. м. Для сравнения скажем, что в центре Камчатки (500–600 м над ур. м) в долинном каменном березняке — экологическом викариате темнохвойников — биомасса мезопедобионтов высока

и составляет 15,30 г/м<sup>2</sup>. Около 80 % ее приходится на дождевых червей *Eisenia nordenskioldi*, *Lumbricus rubellus* и *Nicodrilus caliginosus*. Депрессия биомассы мезопедобионтов проявляется также на Южном Сахалине (3,16 г/м<sup>2</sup>), где, как было сказано выше, тайга не имеет в горах выраженной нижней границы. То же можно сказать и о долинных ельниках Нижнего Приамурья (3,21 г/м<sup>2</sup>).

Разделив обследованные биотопы на оптимальные и пессимальные по их высотному расположению, получим две средние величины биомассы мезопедобионтов (16,08 и 3,45 г/м<sup>2</sup>), характерные для темной тайги юга Дальнего Востока. Такие значения в первую очередь связаны с развитием или неразвитием биомассы дождевых червей и двупарноногих многоножек.

### *Зона светлой тайги*

Занимая обширные и более северные пространства на Дальнем Востоке, даурская лиственница образует несколько типов леса (моховые, багульниковые, травянистые и др.). Однако биомасса мезопедобионтов, представленная в них, зависит от типа почвы и существенным образом различается (приложение: табл. 14) — 1,33–5,88 г/м<sup>2</sup>. Разнотравные лиственничники (вторичные, на подбурях) имеют большую биомассу мезопедобионтов, чем другие их типы (коренные, на подзолах). Определяющими ее группами беспозвоночных являются кольчатые черви и моллюски. В среднем по лиственничникам величина биомассы — 3,86 г/м<sup>2</sup>, что намного меньше, чем в других зонах. Низкая средневзвешенная биомасса крупных олигохет при немалой их численности в разнотравных лиственничниках определяется единичными экземплярами взрослых особей и множеством коконов.

Сравнивая биомассу мезофауны лиственничников Приэвронья с таковой темной тайги этого района, находящихся на 51,5° с. ш., можно видеть сходные значения этих величин (около 3 г/м<sup>2</sup>). Из этого можно было бы сделать вывод о влиянии температуры на запасы биомассы. В то же время лиственничники восточных отрогов хр. Тукурингра, имеющие биомассу 5,21 г/м<sup>2</sup>, и лиственничники верховий Колымы со средней биомассой тех же групп беспозвоночных 6,99 г/м<sup>2</sup> (Берман, Бухало, 1985) находятся много севернее обозначенной широты.

Южной границей зоны светлохвойной тайги является 51° с. ш. Здесь, очевидно, для бореальных лиственничных лесов пессимальные условия (особенно на не характерных для них подзолах), снижающие их продуктивность (Базилевич, 1993). Оптимальные для них условия находятся на более северных территориях. Вслед за продуктивностью растительного сообщества возрастают и запасы биомассы мезопедобионтов. Это явление можно было наблюдать как в случае с кедровниками в зоне смешанных и широколиственных лесов, так и в случае с ельниками в зоне темнохвойной тайги.

### *Зона лесостепи*

Данные по биомассе мезопедобионтов зоны лесостепи (лугово-бурые черноземовидные почвы) приведены в табл. 15 Кадастра (приложение). Используемые в сельскохозяйственной деятельности злаково-разнотравные луга Среднего Приамурья представлены, как говорилось выше, в основном сенокосами и пастбищами. Биомасса мезопедобионтов сенокосных угодий составляет 4,26 г/м<sup>2</sup>, а на пастбище — 16,51 г/м<sup>2</sup>. Ее уровень на лугах определяется прежде всего состоянием земляных червей *Eisenia atlavinyteae*. Как видно, в условиях пастбища (режим пользования близкий к естественному) условия для него более благоприятны. В среднем же эта величина меньше, чем на заповедных участках в лесостепной зоне европейской части России (Кривоуццкий и др., 1985).

Итак, на юге Дальнего Востока биомасса мезопедобионтов в зоне смешанных и широколиственных лесов имеет максимальные значения и составляет по подзонам следующие величины (в г/м<sup>2</sup>):

- кедрово-широколиственные леса Приамурья — 36,58;
- чернопихово-широколиственные леса Приморья — 38,48;
- долинные широколиственные и дубовые леса — 25,83;
- горные смешанные леса переходного пояса — 28,86.

В других растительных зонах, представленных в регионе, запасы биомассы значительно меньше (в г/м<sup>2</sup>):

- темнохвойная тайга — в среднем 7,66;
- светлохвойная тайга — 3,86;
- лесостепь — 10,39.

В интразональных биотопах ее значения средние (в г/м<sup>2</sup>):

- пойменные леса — 14,3;

- пойменные луга – 18,5;
- пойменные болота – 12,44;
- суходольные луга – 8,88.

Очевидным является «южный» характер структуры животного населения почв, присущий лесным экосистемам неморального типа. Сапротрофный комплекс (земляные черви, диплоподы, моллюски, личинки двукрылых) здесь составляет около 85 % биомассы, а хищники – 5–6 % всех крупных педобионтов. Такая особенность отмечена и для южной тайги Русской и Западно-Сибирской равнин (Стриганова и др., 2002; Стриганова, Порядина, 2005), имеющей общий генезис с дальневосточной.

Зависимости развития биомассы мезопедобионтов от обилия их видов в биотопе нет. В пределах одной зоны не тип растительного сообщества и не конкретно его широтное расположение определяют ее запасы, но в основном положение биотопа относительно границ зоны / подзоны, к которой принадлежит данное растительное сообщество. Составляя в норме приблизительно одну и ту же долю от его чистой продукции, биомасса мезопедобионтов по градиенту будет соответствовать степени развития (процветание или угнетение) фитоценоза и количеству доступного кормового ресурса.

## **4.2. ОЦЕНКА УЧАСТИЯ МЕЗОПЕДОБИОНТОВ В БИОТИЧЕСКОМ КРУГОВОРОТЕ**

### **4.2.1. Значение в разложении опада**

Влияние беспозвоночных на биогенную миграцию элементов оценить количественно достаточно сложно. Наиболее изученной стороной этого процесса является влияние сапрофагов на скорость деструкции, характер трансформации опада и баланс элементов в разлагающейся растительной массе, выявляемое методом изоляции опада в нейлоновых мешочках (Курчева, 1971; Покаржевский, 1976, 1985; Ганин, 1988, 1989а, б, 1997; Рябинин и др., 1987; Тен и др., 1989; Всеволодова-Перель и др., 1991; Heneghan et al., 1998; Scheu et al., 1999; Gartner, Cardon, 2004; Мордкович и др., 2006).

Скорость разложения растительных остатков по биотопам различна (табл. 4.1). В Приамурье в кедрово-широколиственном лесу



Таблица 4.1

Скорость разложения растительных остатков в разных вариантах опыта

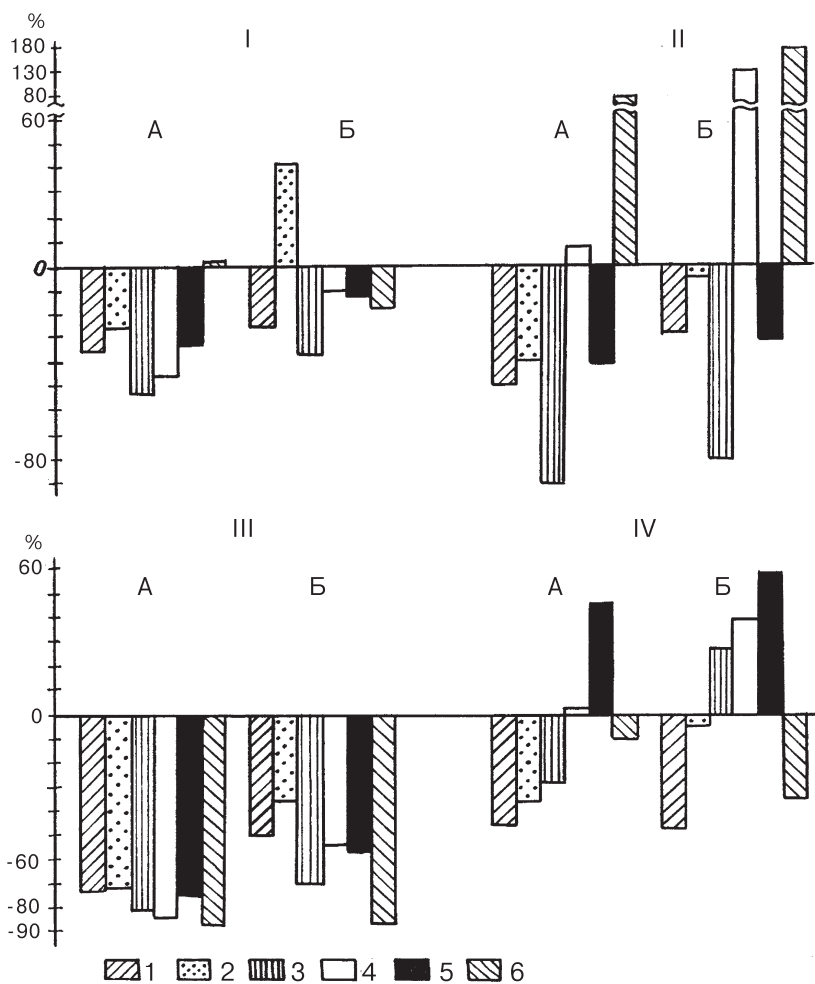
Вариант	Кедрово-широ- колиственный лес	Березняк	Лиственничник		Поймен- ный луг
			ненарушен- ный	нарушен- ный	
Исходное	$\frac{460 \pm 54}{100}$	$\frac{140 \pm 15}{100}$	$\frac{290 \pm 7}{100}$	$\frac{52 \pm 1}{100}$	$\frac{-}{100}$
Убыль: Контроль	$\frac{200 \pm 15}{44 \pm 3}$	$\frac{100 \pm 6}{74 \pm 4}$	$\frac{150 \pm 8}{51 \pm 3}$	$\frac{22 \pm 1}{42 \pm 2}$	$\frac{-}{32 \pm 2}$
Без участия круп- ных сапрофагов	$\frac{110 \pm 8}{24 \pm 2}$	$\frac{68 \pm 10}{49 \pm 7}$	$\frac{64 \pm 6}{22 \pm 2}$	$\frac{13 \pm 1}{25 \pm 2}$	$\frac{-}{16 \pm 1}$
Доля крупных сапрофагов	$\frac{94 \pm 7}{20 \pm 2}$	$\frac{36 \pm 4}{26 \pm 3}$	$\frac{84 \pm 6}{29 \pm 2}$	$\frac{9,0 \pm 1}{17 \pm 2}$	$\frac{-}{16 \pm 1}$

*Примечание.* Здесь и в табл. 4.2 над чертой – г/м<sup>2</sup>, под чертой – г/100 г или % к запасу опада; исходное количество соответствует запасу листового опада на 1 м<sup>2</sup> (кроме луга).

за год общая убыль составила 44 % запаса опада, в лиственничнике и березняке эти величины равны 51 и 74 % соответственно (Ганин, 1989б). На разнотравно-вейниковом пойменном лугу разложилось 32 % исходной мертвой фитомассы вейника – надземная и подземная часть (Рябинин и др., 1987; Ахтямов и др., 1988). Без участия крупных сапрофагов скорость деструкции снижается в 1,5–2 раза. Близкие значения влияния педобионтов на ход этого процесса отмечались в Приморье для всего комплекса сапрофагов (Курчева, 1985).

На Нижнем Амуре в кедровнике за вегетационный период крупные сапрофаги съедают по расчету 79 г/м<sup>2</sup> опада (рис. 4.2) (или 46 % общей убыли). Потери веса опада в мешочках за счет их деятельности составляют около 94 г/м<sup>2</sup>. Это соответствует 20 % запаса опада в этом биотопе. В лиственничнике крупные сапрофаги за тот же период потребляют 53 г/м<sup>2</sup> опада (или 36 % общей убыли опада) в этом биотопе. По результатам натурного опыта это 84 г/м<sup>2</sup>, что соответствует 29 % запаса опада. В пойменном березняке эти беспозвоночные съедают 39 г/м<sup>2</sup> (или 38 %) общей убыли. Потери веса опада в мешочках – 36 г/м<sup>2</sup>. Это 26 % запаса опада в этом биотопе.

Как видно, расчетные данные чуть меньше, хотя и довольно близки к полученным в естественных условиях, где помимо прямо-



**Рис. 4.2.** Влияние крупных сапрофагов на баланс биогенов в опаде при его разложении (% от исходного): I – кедровник; II – лиственничник; III – пойменный березняк; IV – пойменный луг; 1 – углерод; 2 – азот; 3 – калий; 4 – кальций; 5 – магний; 6 – натрий; А – весь сапротрофный комплекс (контроль); Б – без участия сапрофагов

го выедания имеет место косвенное влияние сапротрофного комплекса. Таким образом, суммарная доля крупных сапрофагов в процессе деструкции в среднем 35–55 %. Следует подчеркнуть, что на пойменном лугу сапрофаги лишь стимулируют деятельность микро-

организмов (Тен и др., 1989), что отмечалось и для степных ассоциаций европейской части (Курчева, 1971). Тем не менее с их участием разложение вейника ускоряется вдвое.

У крупных сапрофагов в процессе пищеварения ассимилируется около половины поглощенного ими опада, до 98 % которого расходуется на дыхание. Следовательно, суммарный вклад этих беспозвоночных в чистую минерализацию растительных остатков в условиях южной части дальневосточного региона составляет величину порядка 20 %.

Скорость деструкции зависит от вида опада (табл. 4.2). Медленнее других разлагается хвоя (кедр, или сосна корейская), затем – листва твердолиственных пород (дуб монгольский) и лучше других – мягколиственные породы (липа маньчжурская). По данным других исследователей, разница в темпах деструкции может доходить до трех раз (Громыко, Громыко, 2005). Скорость разложения ветоши вейника Лангсдорфа (табл. 4.3), насыщенного солями кремния, сравнима с таковой для хвои кедра (Бабурин, 1981; Рябинин и др., 1987). После выщелачивания из опада репеллентных и фунгицидных веществ сапрофаги в равной степени потребляют все составляющие его породы. Более того, по мере продолжительности воздействия на опад абиотических и биотических факторов, в процессе его разложения возрастает доля крупных сапрофагов. Это может быть связано также и со снижением калорийности единицы корма.

Таблица 4.2

**Скорость разложения разных видов опада в кедрово-широколиственном лесу**

Вариант	Дуб		Липа		Кедр	
	1 год	1,5 года	1 год	1,5 года	1 год	1,5 года
Исходный	$\frac{219 \pm 26}{100}$	$\frac{219 \pm 26}{100}$	$\frac{147 \pm 17}{100}$	$\frac{147 \pm 17}{100}$	$\frac{93 \pm 11}{100}$	$\frac{93 \pm 11}{100}$
Убыль	$\frac{96 \pm 8}{44 \pm 4}$	$\frac{199 \pm 26}{91 \pm 12}$	$\frac{81 \pm 8}{55 \pm 6}$	$\frac{132 \pm 13}{90 \pm 9}$	$\frac{24 \pm 1}{26 \pm 1}$	$\frac{53 \pm 5}{57 \pm 5}$
Контроль						
Без участия крупных сапрофагов	$\frac{61 \pm 7}{28 \pm 3}$	$\frac{79 \pm 10}{36 \pm 5}$	$\frac{26 \pm 1}{18 \pm 1}$	$\frac{30 \pm 3}{21 \pm 2}$	$\frac{21 \pm 1}{22 \pm 1}$	$\frac{27 \pm 3}{30 \pm 3}$
Доля крупных сапрофагов	$\frac{35 \pm 4}{16 \pm 2}$	$\frac{121 \pm 16}{55 \pm 7}$	$\frac{55 \pm 4}{37 \pm 3}$	$\frac{102 \pm 10}{70 \pm 7}$	$\frac{3,4 \pm 0,2}{3,6 \pm 0,2}$	$\frac{26 \pm 3}{28 \pm 3}$

Таблица 4.3

**Динамика убыли остатков вейника Лангсдорфа при участии разных групп сапротрофного комплекса (в % от исходного)**

Объект	Вариант	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
В Е Т О Ш Б	1. Весь комплекс	4,0	11	17	25
	2. Микроартроподы + микроорганизмы	4,0	12	16	20
	3. Микроорганизмы	1,3	9,2	12	7,4
К О Р Н И	1. Весь комплекс	9,0	13	19	39
	2. Микроартроподы + микроорганизмы	9,0	13	13	11
	3. Микроорганизмы	6,0	6,5	41	14

В лесных биотопах количество опада, убывающее за счет деятельности крупных сапрофагов в трех типах леса, прямо коррелирует со значениями их биомассы в этих биотопах. При этом линейной зависимости нет, что связано как с видом опада, так и с общим уровнем метаболизма комплекса сапрофагов. При уменьшении биомассы этих беспозвоночных при переходе из кедровника в березняк почти в шесть раз убывающее за их счет количество опада сокращается лишь втрое.

Беспозвоночные косвенно (через активизацию микробного разложения и др.) влияют и на содержание агрохимически важных элементов в подстилке (рис. 4.2). По мере естественного разложения лесного опада в течение 1,5 лет концентрация изученных элементов изменяется следующим образом. Содержание углерода, в силу отсутствия легкогидролизуемых углеводов, остается без изменения, азот и натрий увеличивают свою концентрацию, т. е. отношение азота к углероду ( $C/N$ ) сужается. Это отмечалось и другими исследователями в бореальных лесах (Безкоровайная, 2009). Калий активно вымывается, концентрация кальция и магния колеблется. Однако естественный ход процесса нарушается, если исключить из него крупных сапрофагов. В лесных биотопах соотношение углерода и азота в опаде еще более сужается, что говорит об активизации процессов минерализации.

При этом в опаде повышаются концентрации азота и кальция, а в некоторых случаях — калия и магния, концентрация натрия, напротив, снижается. Таким образом, крупные сапрофаги способствуют гумификации опада в подстилочном ярусе леса.

На лугу ситуация несколько иная. Наиболее быстро остатки вейника на периодически затопляемых лугах разлагаются в августе—сентябре, что коррелирует с возрастанием численности основных групп сапротрофного комплекса. Во всех вариантах опыта остатки корней разлагаются интенсивнее, чем ветошь. Это связано как с благоприятным гидротермическим режимом почвенного горизонта, так и с биохимическим составом растительных остатков. Разные группы сапротрофных организмов по-разному влияют на скорость разложения, трансформацию остатков вейника и баланс биогенов в опаде (Рябинин и др., 1987; Тен и др., 1989).

Сопоставление первого и второго вариантов опыта (табл. 4.3) дает возможность говорить о косвенном влиянии крупных сапрофагов (в данном случае земляных червей, энхитреид и личинок двукрылых) на ускорение разложения растительных остатков. В результате деструкции всем сапротрофным зоомикробным комплексом в ветоши почти на треть уменьшается содержание общего углерода за счет разрушения целлюлозы и гемицеллюлозы и на четверть — абсолютное содержание азота (табл. 4.4). Количество золы, содержание липидов, воскосмол и лигнина снижается на 10–40 %. В корнях пятая часть углерода убывает за счет тех же компонентов. Общее количество азота снижается незначительно за счет белковой фракции и минеральных форм. Обращает на себя внимание уменьшение содержания лигнина в остатках корней. Отношение  $C/N$  в них сужается за этот период более интенсивно, что свидетельствует о более глубокой минерализации подземной части, чем ветоши.

По результатам третьего варианта можно заключить, что на лугу крупные почвенные сапрофаги и микроартроподы способствуют минерализации ветоши, разложению практически всех фракций за исключением белковой, а также не препятствуют фиксации в отмершей фитомассе вейника зольных элементов.

Важно подчеркнуть, что все это происходит благодаря не столько прямому выеданию растительных остатков крупными фитосапрофагами (вследствие их низкой плотности на затопляемых лугах), сколько хищнической функции беспозвоночных сапротрофного

Таблица 4.4

**Разложение органических соединений в остатках вейника  
(убыль в % от исходного)**

Участвующие организмы	Продолжительность, мес.	Остатки растений	C	N	C/N	Жиры, воски, смолы	Раствор. полисахариды	Гемипеллюлоза	Целлюлоза	Лигнин	Белок	Зольность
Зоомикробный комплекс		Исходные:										
		ветошь	36,7	1,4	26	5,2	1,4	16,4	45,0	35,2	7,3	16,5
	6	корни	42,0	1,4	31	7,3	1,1	18,5	31,6	22,2	8,1	9,5
		Разложившиеся:										
Микроорганизмы	6	ветошь	28,5	25,2	25	30,9	39,1	42,3	49,7	39,0	34,3	19,3
		корни	18,6	10,3	28	3,3	7,6	—	14,0	14,8	17,1	—
	12	ветошь	44,5	38,9	24	48,2	61,6	66,1	77,6	61,0	53,5	30,2
		корни	31,6	16,9	25	5,6	12,3	—	23,6	25,0	29,0	—
6	ветошь	27,9	54,0	41	—	—	16,4	35,9	25,5	71,1	63,0	

комплекса по отношению к целлюлозоразлагающим микроорганизмам путем омоложения колоний. В этом заключается одна из форм косвенного влияния на деструкцию отмершей фитомассы.

В ходе естественного разложения ветоши и корней концентрация углерода значительно снижается, что связано с вымыванием из разлагающейся подземной массы растворимых полисахаридов (табл. 4.4). Содержание азота и натрия остается без изменения, а содержание остальных элементов возрастает, т. е. опад минерализуется. При этом, согласно результатам полевого эксперимента, крупные сапрофаги способствуют гумификации ветоши и минерализации корней. Концентрация калия, кальция и магния растет, концентрация натрия понижается (Тен и др., 1989).

Все это в итоге влияет на направление почвообразовательного процесса и ведет к депонированию в подстилке ряда важнейших биогенных элементов.

Интегрально трофическая деятельность сапрофагов сказывается на балансе химических элементов в подстилке. Активизация

выведения из опада биогенов беспозвоночными изучалась и в других климатических зонах, в частности в Северной Европе (Андерсон, Инесон, 1987). Особенно активно сапрофаги препятствуют накоплению в опаде азота. Натрий, вероятно, выводится активно в их присутствии лишь на начальных этапах деструкции. Это можно было наблюдать в листовничнике (рис. 4.2) (в опыте использовался свежий опад). На более поздних этапах разложения наблюдался рост содержания азота, что происходило в перезимовавшем опаде, использовавшемся для опыта в остальных биотопах. Потери углерода соответствовали убыли растительной массы.

Таким образом, значение крупных сапрофагов в разложении растительного опада проявляется многопланово: они прямо влияют на скорость деструкции и, соответственно, на темпы биологического круговорота, косвенно – на характер биохимической трансформации отмершей фитомассы, формирование определенного соотношения химических элементов в опаде и направление почвообразовательного процесса.

#### **4.2.2. Пищевые потребности популяций доминирующих видов**

Для того чтобы оценить непосредственное участие мезопедобионтов в биотическом круговороте элементов, необходимо изучение пищевых характеристик животных. Поэтому дальнейшим этапом является оценка потребляемой их популяциями доли первичной продукции. Именно эти величины необходимы для выяснения значимости конкретного вида или группы животных в миграции биогенов (Ганин, 1997).

Данные по пищевой активности представителей видов крупных сапрофагов сведены в табл. 4.5. «Однако, – как писал Л.М. Сушеня [1975], – любая попытка распространить эколого-физиологические данные, полученные на уровне организма, на популяцию или сообщество приводит к необходимости синтеза функциональных и структурных особенностей последних, поскольку такие элементарные показатели, как потребление пищи, интенсивность обмена, скорость прироста живой массы зависят прежде всего от размерного состава организмов в популяциях, входящих в данное сообщество. Понятно, что все эти физиологические функции должны также рассматриваться в связи с условиями среды, в которых обитают животные» (Сушеня, 1975. С. 208).

Таблица 4.5

## Пищевая активность доминирующих видов сапрофагов

Виды	Суточный рацион	Источник
<i>Pacificiulus amurensis</i>	12 мг/экз	Собственные данные
<i>Skleroprotopus coreanus</i>	17 мг/экз	– // –
<i>Sichotanus eurygaster</i>	14 мг/экз	– // –
<i>Bibio</i> sp.	5,6 мг/экз	Покаржевский, 1976
<i>Tipula</i> sp.	10 мг/экз	Курчева, 1965; цит. по: Ганин, 1997
<i>Enchytraeidae</i> spp.	0,6 мг/экз	Курт, 1961; цит. по: Ганин, 1997
<i>Bradybaena maacki</i>	11 мг/г	Зейферт, Шутов, 1978; цит. по: Ганин, 1997
<i>Discus pauper</i>	3,3 мг/г	Собственные данные
<i>Drawida ghilarovi</i>	16 мг/г	Собственные данные
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	19 и 35 мг/г	– // –
<i>E. nordenskioldi pallida</i>	230 и 820 мг/г	– // –

Выбор способа расчета пищевых потребностей популяций сапрофагов определен принадлежностью их возрастной структуры к типу Б (Иванова, 1985). Такая популяция представлена в каждый момент времени несколькими дискретными возрастными группами. Этот тип характерен для животных с длительным периодом жизни (у диплопод, например, он может достигать 6–8 лет (Головач, 1980)), размножающихся в определенное время, причем каждый период размножения не продолжителен. Такую популяцию можно представить как сумму возрастных когорт.

Основным приемом расчета являлось выделение в популяциях доминирующих весовых (для большинства сапрофагов и возрастных) групп, через которые характеризовали популяцию в целом. Популяция диплопод характеризовалась нами двумя крайне отличающимися по уровню метаболизма когортами половозрелых и неполовозрелых особей. В эксперименте были получены значения пищевого рациона представителей этих групп в летний и осенний сезоны. Затем с учетом соотношения когорт рассчитали средневзвешенные значения суточного рациона средней особи (основной



расчетной единицы) и далее по плотности – пищевые потребности популяции в целом за вегетационный период (150 сут.).

У червей выделены три весовые группы: половозрелые, субadultы и ювенильные. Масса каждой изученной популяции представлена как средневзвешенная сумма таких когорт. Затем также по плотности были рассчитаны пищевые потребности популяций в целом за вегетационный период.

У моллюсков выделено по одной доминирующей в популяции весовой группе. У двукрылых за средний был принят вес личинки среднего возраста, в соответствии с которым рассчитан и пищевой рацион.

Недостатком такого метода, определяющим его вероятностным характером, является некоторое смещение полученных значений пищевой потребности популяций либо в сторону увеличения, либо в сторону уменьшения от истинного (в зависимости от того, какая весовая группа доминирует). Кроме того, он сильно зависит от объема выборки, необходимое значение которой для почвенных беспозвоночных допускает весьма большую погрешность (Количественные методы..., 1987).

Наряду с этим существуют и другие приемы оценки пищевых потребностей популяций. Один из них основан на зависимости величины рациона животного от массы его тела. На уровне организма такую информацию содержит коэффициент потребления  $k$  – константа Ван дер Дрифта (Gere, 1956; цит. по: Стриганова, 1980). Однако на уровне популяции, когда признак становится дискретным, применение  $k$  довольно условно.

В результате лабораторных экспериментов с разными весовыми группами первичных разрушителей и детритофагов было выявлено наличие у них регрессионной зависимости величины рациона от массы тела ( $W_{\text{сух.}}$ ). На примере диплопод показано, что эта зависимость лучше описывается уравнением линейной регрессии, нежели уравнением степенного типа (Ганин, 1988, 1997).

Зависимость величины рациона от средней массы тела всех видов гильдии диплопод по сезону выглядит следующим образом:

$$C = (0,2701 - 0,5575)W - (0,4338 - 1,7250).$$

Для популяций червей эта зависимость описывается как

$$C = 0,0878W + 0,2278 - E. \textit{nordenskioldi nordenskioldi};$$

$$C = (1,2242 - 4,2144)W + (2,6355 - 9,4422) - E. \textit{nordenskioldi pallida};$$

$$C = 0,0894W + 0,2585 - D. \textit{ghilarovi}.$$

Как видно, эмпирический коэффициент уравнения – коэффициент регрессии (аналог константы Ван дер Дрифта) и свободный член –

отличны у разных экологических групп и меняются в зависимости от ряда факторов. Внутри экологической группы коэффициент регрессии меняется в основном в зависимости от качества пищевого субстрата: для диплопод — это вид опада, для червей — его плотность. Кроме того, для сапрофагов существенное значение имеет температурный режим, определяющий их активность, в связи с чем в осенний период отмечается снижение значений этих показателей. То есть коэффициент регрессии, так же как и коэффициент потребления, зависит от видовой специфики беспозвоночных, функциональной характеристики вида, качества пищевого субстрата и уровня метаболизма животного.

Суточный рацион средней особи конкретной популяции был рассчитан с использованием данных средней массы особи и известной зависимости. Полученные значения в основном близки к рассчитанным вышеописанным способом и укладываются в доверительный интервал, определенный допустимой погрешностью. Затем так же, как и в первом случае, с учетом плотности особей и продолжительности вегетационного периода можно получить значения пищевой потребности конкретной популяции.

Этот метод расчета удобен при изучении многолетней динамики популяции, когда соотношение весовых групп, равно как и средняя масса особи, меняется во времени либо направленно (в случае роста популяции в соответствии со стадиями сукцессии сообщества), либо флуктуирует относительно стационарного уровня (в климаксом сообществе).

Пищевые потребности популяций сапрофагов на примере основных растительных сообществ Приамурья представлены на рис. 4.3. Вследствие отсутствия достаточных сведений по энхитреидам района исследований при оценке потока элементов через популяции сапрофагов эти беспозвоночные не учитывались. Однако в разложении опада энхитреиды, как видно из рисунка, занимают одно из ведущих мест.

Моллюски съедают за вегетационный период от 0,5 до 14 г/м<sup>2</sup> опада, что соответствует в хвойных лесах 5 % его запаса, в смешанных — 1, в лиственных — 0,4 % этого количества.

Диплоподы потребляют за это время от 3 до 16 г/м<sup>2</sup> отмершей фитомассы. Это соответствует в лиственничнике 1 %, в кедровнике — 3,5 и в березняке — около 4 % от запаса опада.

Личинки двукрылых перерабатывают от 17 до 25 г/м<sup>2</sup> растительных остатков, что соответствует в лиственничном лесу 9 % запаса опада, в кедрово-широколиственном — 4, в мелколиственном лесу — 13 %.



**Рис. 4.3.** Пищевые потребности основных групп сапрофагов в течение вегетационного периода: 1 – моллюски; 2 – диплоподы; 3 – двукрылые (личинки); 4 – энхитреиды; 5 – мегадрииды; 6 – почва в рационе

Энхитреиды потребляют за это время 10–16 г/м<sup>2</sup> опада, что соответствует в лиственничнике 3,5 %, в кедровнике – 3,5 и в березняке – 8 % от его запаса.

Черви мегадрииды съедают за вегетационный период от 3 до 26 г/м<sup>2</sup> растительных остатков, что соответствует в смешанном лесу 6 %, в лиственничнике – 2 % запаса опада. В травянистых сообществах ими потребляется около 0,2 % запаса корневой массы.

Как видно, разные группы сапрофагов потребляют за вегетационный период в среднем по биотопам от 6 до 20 г/м<sup>2</sup> лесного опада, что соответствует 2–7 % его запаса. В целом комплекс крупных сапрофагов Приамурья съедается за это время от 40 до 80 г/м<sup>2</sup> опада, что составляет величину порядка 20 % его запаса в основных растительных сообществах.

Количество растительных остатков, потребляемое какой-либо группой крупных сапрофагов, положительно коррелирует со значениями ее биомассы в конкретном биотопе. Однако при сравнении групп между собой биомасса не является строгим показателем их активности (что связано с метаболизмом животных), а полезно соот-

ношение  $C/B$ . В среднем в лесных биотопах эти беспозвоночные по доле опада от потребленного всем комплексом сапрофагов соотносятся следующим образом (в %): личинки двукрылых – 33, энхитреиды – 20, черви – 18, диплоподы – 16 и моллюски – 8. То есть более половины растительных остатков в лесах региона перерабатывается первичными разрушителями подстилки, что отличает изучаемый комплекс от такового в европейской части (Стриганова и др., 2002).

Наиболее активными потребителями растительных остатков являются в лиственничнике личинки двукрылых и моллюски (50 % потребленного всем комплексом), в кедровнике это черви и диплоподы (около половины потребленного всем комплексом), в березняке личинки двукрылых и энхитреиды (80 % потребленного всем комплексом). На пойменном лугу дождевые черви выступают единственным потребителем фитомассы среди крупных сапрофагов.

Кроме того, диплоподы, личинки мух и особенно черви в заметных количествах поглощают почву. Так, для диплопод эта величина составляет 30–35 % веса рациона. Количество почвы в рационе личинок двукрылых принято за 20 %. Для *E. n. nordenskioldi* эта величина составляет около 70 % (весовых) массы рациона, для *D. ghilarovi* – 80 %. У лесной популяции *E. n. pallida* содержание почвы в кишечнике доходит до 98 %, а у популяции пойменного луга – до 99,7 % веса суточного рациона.

Расчеты показывают, что диплоподы за вегетационный период вместе с растительными остатками вовлекают в круговорот от 1 до 5 г/м<sup>2</sup> почвы, личинки мух – от 5 до 8 г/м<sup>2</sup>. За это же время черви в лесных биотопах потребляют от 60 до 530 г/м<sup>2</sup> почвы; на лугу эта величина достигает 1,8 кг/м<sup>2</sup>, что на два порядка превосходит массу червей в этом биотопе.

Наибольший прирост биомассы сапрофагов в лесных биотопах составил 40 %, на лугу – более 300 % (Ганин, 1994а). При равной массе более продуктивные животные должны играть большую роль в биологическом круговороте: чем выше удельная продуктивность, тем большее число раз популяция воспроизводит себя и тем большая масса вещества будет вовлечена в оборот этими организмами. В кедровнике максимальные значения коэффициента  $P/B$  отмечены для личинок двукрылых – 16,5, для дождевых червей люмбрицид  $P/B$  составляет 0,43. В березняке наиболее продуктивными оказались также личинки мух – 8,7. На лугу у энхитреид коэффициент равен 26, а у люмбрицид – 3,2.

В кедрово-широколиственном лесу продукция сапрофагов за вегетационный период составляет в сухой массе 2 г/м<sup>2</sup> (Ганин, 1989б).

По расчетам беспозвоночные за это время потребляют  $79 \text{ г/м}^2$  опада. Следовательно, валовая эффективность роста  $K_1$  ( $P/C$ ) комплекса крупных сапрофагов кедровника равна  $2,5 \%$ . В березняке продукция сапрофагов составляет  $0,6 \text{ г/м}^2$ . Крупные сапрофаги за это время потребляют  $39 \text{ г/м}^2$  опада. В этом случае валовая эффективность роста комплекса равна  $1,5 \%$ .

На пойменном лугу ситуация иная. По расчету эти беспозвоночные потребляют  $4,3 \%$  корневых остатков. Продукция люмбрицид (сухая масса) за вегетационный период составляет  $4,2 \text{ г/м}^2$ . В этом случае валовая эффективность роста  $K_1$  составляла бы  $97,7 \%$ . Это противоречит известным из литературы фактам. Так, для почвенных членистоногих, в частности, отмеченные пределы колебания этого показателя составляют  $8-30 \%$  (Сушеня, 1975). Кроме того, известно, что в кишечном тракте червей-детритофагов усваивается лишь  $0,2 \%$  потребленного субстрата (Стриганова, 1980). Эта величина в данном случае составляет около  $0,01 \text{ г}$ . Очевидно, что наблюдается явное несоответствие между продукцией червей и ассимилированной пищей. Известно также, что при кормлении червей исключительно растительными остатками прибавки веса не наблюдается вообще (Dickschen, Торр, 1987). Наиболее эффективный их рост отмечен при кормлении бактериями и простейшими при незначительной добавке целлюлозы (Flaig, Hertenstein, 1984). Все это косвенно свидетельствует об использовании земляными червями, помимо корневых остатков, микробного белка в качестве основного пищевого ресурса (Кривоуццкий, Покаржевский, 1988; Pokarzhewkii et al., 1997).

Таким образом, полученные данные по пищевым потребностям сапрофагов могут быть использованы для выявления основных групп средообразователей, а также для определения степени их участия в биогенном круговороте элементов растительных сообществ.

#### **4.2.3. Миграция биогенных элементов через популяции сапрофагов**

Содержание химических элементов в биомассе отдельных компонентов экосистемы наглядно характеризует их участие в биогенном круговороте веществ. С этой величиной соотносятся потоки элементов через отдельные популяции животных, общий поток элементов через экосистему.

Начало систематического исследования химического состава живых организмов положено трудами В.И. Вернадского [1978].

Основным аспектом его деятельности было изучение элементного состава живого вещества с позиций геохимии ландшафта. В тот же период были установлены общие закономерности концентрирования элементов в живом веществе (в основном морских организмов) в зависимости от положения их в Периодической системе Д.И. Менделеева (Виноградов, 1935; цит. по: Покаржевский, 1985).

Закономерности концентрирования макро- и микроэлементов в организме наземных животных были установлены относительно недавно (Покаржевский, 1985, 1993). Было показано, что для наземных животных характерно сходство концентраций макроэлементов в организме вне зависимости от систематической принадлежности животных. Концентрирование микроэлементов в организме определяется, с одной стороны, видовыми особенностями животных, с другой – концентрацией микроэлементов в пище. Пределы концентрации элементов обусловлены их функциональной ролью в организме и возможностью особи сохранять жизнеспособность при определенном содержании элемента в ее теле. По мере увеличения порядкового номера элемента в периодической таблице зависимость его концентрации в организме животных от концентрации в пище возрастает. С точки зрения круговорота важным является то, что животные, выступая в роли геохимического барьера, закрепляют элементы в своих телах в разной степени и тем самым влияют на дальнейшую судьбу их миграции в экосистеме.

### *Содержание и запас элементов в телах почвенных сапрофагов*

Сведения о содержании углерода, азота, фосфора, серы, кальция, магния, калия, натрия в телах основных групп крупных почвенных беспозвоночных представлены в табл. 4.6 (Ганин, 1997).

Повышенной концентрацией кальция отличаются диплоподы и моллюски, являющиеся калькофилами. Для них характерно пониженное относительно других групп содержание углерода и азота. По остальным элементам резкого отличия между таксономическими группами не отмечается. Повышенное содержание сухого вещества (или пониженное содержание воды) характерно для представителей подстилочного комплекса (диплоподы, моллюски, имаго жуков).

Исследования круговорота элементов показывают, что особое место среди ресурсов питания почвенных животных занимают азот и его соединения (Покаржевский, Криволуцкий, 1981). Именно

Таблица 4.6

Содержание макроэлементов в сухой массе доминирующих почвенных беспозвоночных

Вид или группа	C	N	P	S	K	Ca	Mg	Na	Су- хая масса	Золь- ность
	%				мг/г				%	
Oligochaeta										5–10
<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	49,5	11,1	0,72	0,08	7,8	7,0	1,3	2,4	18	
<i>E. n. pallida</i>	48,4	9,6	0,99	0,08	7,0	4,7	1,2	2,8	19	
<i>Drawida ghilarovi</i>	48,0	10,6	0,80	0,15	5,0	3,0	1,1	3,3	19	
<i>Enchytraeidae</i> spp.	49,0	13,8	—	—	4,0	2,8	1,4	1,8	18	
Mollusca										10–30
<i>Bradybaena maacki</i>	23,5	3,5	0,17	0,05	3,2	330	1,3	0,8	48	
<i>Discus pauper</i>	18,3	1,8	0,44	0,04	3,1	350	1,2	1,2	48	
<i>Arion sibiricus</i>	41,0	7,4	—	—	4,5	90	2,7	2,1	18	
Diplopoda										10–50
<i>Pacifiulus amurensis</i>	27,0	3,8	2,55	0,07	4,7	180	6,7	1,6	36	
<i>Sichotanus eurygaster</i>	23,4	4,8	2,26	0,05	5,5	260	15,7	0,5	38	
<i>Skleroprotopus coreanus</i>	33,3	5,4	3,07	0,06	4,3	165	9,1	1,9	40	
<i>Underwoodia kurt-schevae</i>	31,1	6,0	—	—	3,6	145	3,4	2,2	32	
<i>Angarozonium cyathyphenum</i>	39,3	11,2	—	—	12,2	70	2,7	1,4	24	
Coleoptera										1–10
<i>Carabus sichotensis</i>	53,6	11,3	—	—	6,9	0,7	1,3	2,2	43	
<i>Pterostichus procox</i>	51,7	11,7	—	—	6,5	0,6	1,2	2,0	35	
<i>P. orientalis</i>	—	—	0,76	0,05	7,3	0,8	1,1	2,7	48	
<i>P. adstrictus</i>	50,6	11,8	0,50	0,13	9,0	0,6	1,4	2,0	40	
<i>Amara communis</i>	51,5	10,1	—	—	3,6	1,0	0,9	0,8	40	
<i>Silpha perforata</i>	49,1	11,5	0,81	0,05	9,4	0,6	1,7	2,4	35	
<i>Hypoganomorphus laevicolis</i>	52,8	11,4	0,75	0,09	6,9	1,6	2,0	1,5	27	

дефицит органического азота определяет возможность заселения червями почв. Аминокислоты (в состав которых и входит азот), наряду с калием и фосфором, являются лимитирующими факторами в трофической структуре сообществ животных (Покаржевский, Гордиенко, 1984; Pokarzhevskii et al., 1997).

В качестве потенциального пищевого субстрата для первичных разрушителей принята почва верхнего 5-сантиметрового слоя, осенний опад, пролежавший зиму под снегом, и опад, пролежавший в подстилке 1,5 года; для детритофагов – почва и опад, пролежавший 2 года.

Собственные (Ганин, 1997) и литературные (Покаржевский, 1985) данные по содержанию анализируемых элементов в телах доминирующих видов педобионтов, в почве (Иванов, 1976; Росликова, 2006) и растительных остатках были использованы для выявления характера концентрирования и распределения биогенов в разных звеньях трофической цепи исследуемых биотопов.

Результаты анализа содержания элементов в представленных компонентах почвенного яруса показывают увеличение концентрации азота и натрия в пищевой цепи почва–растительные остатки–фитосапрофаги–хищники (табл. 4.7). Для кальция, магния и калия характерно увеличение концентрации в ряду почва–растительные остатки–фитосапрофаги. Максимальное концентрирование (более чем на порядок) отмечается для азота, кальция, калия и натрия. Примечательно, что это согласуется с данными, полученными для зонального типа биогенного круговорота веществ (Родин, Базилевич, 1965).

Распределение элементов по трофическим группам коррелирует с живой биомассой беспозвоночных: от 70 до 99 % массы биогенов комплекса мезофауны сосредоточено в сапрофагах (Ганин, 1994б).

Масса элементов по пищевой цепи на единице площади распределяется следующим образом (табл. 4.8). Сапрофаги, обитающие в лесной подстилке, аккумулируют в своих телах в 10–100 раз меньшее количество отдельных элементов, чем опад, которым они питаются. Исключение представляют натрий (в кедровнике) и кальций (в лиственничнике), составляющие в биомассе сапрофагов почти 1/5 и 1/3 запаса элемента в подстилке. Вероятно, в названных биотопах сапрофаги используют в пищу дополнительные источники этих элементов. В биомассе хищников содержится примерно в 10 раз меньшее количество элементов, чем в биомассе сапрофагов. Исключение



Таблица 4.7

**Содержание биогенных элементов в звеньях пищевой цепи почвенного яруса лесов на буроземах**

Звено трофической цепи	C	N	P	K	Ca	Mg	Na
	%			мг/г			
Почва, 0–5 см	3,14–7,3	0,24–0,7	0,09	0,005–0,01	0,45–0,2	0,05–0,2	0,005–0,01
Подстилка	41,3–45,1	1,36–1,87	0,13	1,21–1,56	19,3–30,9	2,07–2,76	0,16–0,39
Сапрофаги	38,5	7,97	1,38	7,15	108	3,80	2,09
Хищники	47,0	11,6	0,67	6,68	2,32	1,32	3,71

Таблица 4.8

**Запас биогенных элементов в сапрофагах (расчет на сухую массу)**

Элемент	Кедрово-широколиственный лес			Березняк			Лиственничник			Пойменный луг		
	г/м <sup>2</sup>	% к запасу		г/м <sup>2</sup>	% к запасу		г/м <sup>2</sup>	% к запасу		г/м <sup>2</sup>	% к запасу	
		в опаде	в хищниках		в опаде	в почве		в опаде	в почве		в корнях	в хищниках
Общая биомасса	6,600	1,4	95,4	1,500	1,1	0,01	11,600	1,0	0,19	3,200	0,5	94,5
Углерод	2,900	1,5	92,1	0,570	1,0	0,08	2,200	0,5	0,60	1,500	0,3	96,6
Азот	0,600	8,8	90,3	1,110	4,2	0,12	0,220	1,3	1,50	0,310	1,7	94,8
Фосфор	0,091	14,9	97,8	0,021	11,7	0,16	0,160	10,6	1,75	0,044	4,9	97,7
Калий	0,044	5,6	92,2	0,011	5,4	1,10	0,037	2,7	3,70	0,025	0,4	95,5
Кальций	0,390	3,2	99,9	0,200	8,2	0,19	4,000	31,0	7,20	0,080	1,9	99,0
Магний	0,010	0,6	92,1	0,003	0,7	0,02	0,015	0,7	0,13	0,004	0,3	93,0
Натрий	0,016	17,0	86,7	0,004	7,1	0,40	0,014	6,2	1,40	0,010	0,9	93,4

составляет кальций, содержание которого в хищниках в 25 000 раз меньше, чем в их жертвах, что связано с избирательным питанием (не потребляются кутикулы и раковины, в которых находится основная масса этого элемента).

На лугу ситуация несколько иная. Масса элементов, аккумулированная в сапрофагах, в 50–300 раз меньше, чем в корнях. В хищниках запас элементов также приблизительно составляет десятую часть сосредоточенной в биомассе сапрофагов. Как и в лесу, исключение представляет кальций; его содержание в хищниках в 100 раз меньше.

Как видно, доля массы элементов, передаваемая на следующий трофический уровень в звене сапрофаги–хищники, довольно сходна в разных типах растительности и составляет приблизительно десятую часть от предыдущего. Это соответствует классической экологической пирамиде биомасс для одной размерной группы организмов (Одум, 1986).

Динамика содержания большинства биогенов в биомассе сапрофагов в течение вегетационного периода зависит от общей биомассы беспозвоночных, тогда как динамика кальция и магния определяется динамикой биомассы видов-концентраторов (а не всех сапрофагов). При этом в кедрово-широколиственном лесу максимальное количество кальция в популяциях сапрофагов отмечается при их биомассе (сухая), составляющей 90 % максимальной (октябрь). На лугу максимум кальция приходится на середину лета, когда биомасса сапрофагов составляет около 50 % от максимальной. Запас магния в биомассе сапрофагов растет в течение вегетационного периода линейно вне зависимости от колебаний биомассы. Во всех биотопах рост запасов кальция отстает от роста биомассы сапрофагов, в то время как рост запасов натрия (в кедровнике и на лугу) и магния (в березняке) максимально опережает рост биомассы беспозвоночных этих биотопов. Такая динамика запаса элементов в биомассе определяется специфичным для каждого биотопа набором видов беспозвоночных, в частности калькофилов.

### *Поток элементов через популяции крупных сапрофагов*

Значение животных в функционировании экосистем, в частности в биогенной миграции элементов, не может характеризоваться только такими статическими показателями, как биомасса и запас химических элементов в ней.

Миграцию элементов в ландшафтах определяют величина и интенсивность потока биогенов через экосистему. Роль животных в этом процессе зависит от степени их влияния на указанные показатели. Мерой значимости прямого влияния той или иной группы животных

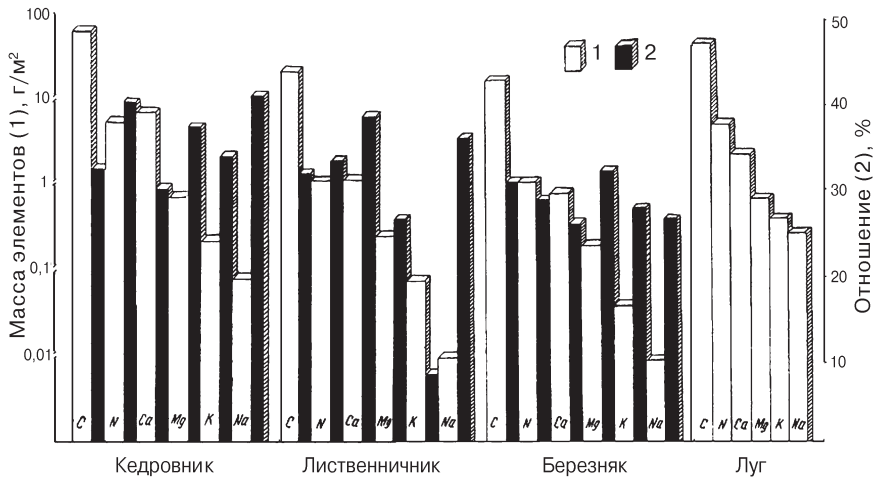
на биогенную миграцию является величина потока элементов через их популяции. Как было сказано выше, для расчета потока необходимо определить потребление элемента популяцией с пищей.

Анализ потребления пищи различными группами животных показывает, что прямое воздействие на круговорот элементов в экосистемах суши в наибольшей степени оказывают крупные почвенные сапрофаги (Покаржевский, 1985; Ганин, 1997).

На основании данных о содержании анализируемых элементов в пищевом субстрате и сведений о пищевых потребностях основных групп сапрофагов в исследуемых биотопах был рассчитан поток биогенов через популяции в течение вегетационного периода (рис. 4.4).

Масса элементов, проходящая с растительными остатками через популяции сапрофагов, составляет в кедрово-широколиственном и березовом лесах 12–22 % от их массы в запасе опада, в лиственничнике – 4–8, а на лугу – 0,1–0,5 % от их запаса в корневой массе. В целом это 20–40 % общего потока массы элементов, проходящего с лесным опадом через почвенный ярус.

Суммарный поток элементов через популяции сапрофагов с учетом массы обменных форм элементов в заглатываемой с пищей



**Рис. 4.4.** Поток биогенных элементов через популяции сапрофагов за вегетационный период: 1 – масса элементов, проходящая через популяции сапрофагов; 2 – отношение массы элементов, проходящей через популяции сапрофагов, к общему потоку элементов через почвенный ярус

почве значительно выше. Наибольшей величины он достигает в кедровнике и на пойменном лугу, где комплекс сапрофагов максимально продуктивен. Так, суммарное количество углерода, вовлекаемое в круговорот в лесу, равно  $67,1 \text{ г/м}^2$  и составляет 34 % содержания этого элемента в листовом опаде и 4 % его содержания в слое почвы 0–5 см. Для азота соответствующие величины равны  $5,28 \text{ г/м}^2$ , 78 % и 3 %, для фосфора –  $0,59 \text{ г/м}^2$ , 97 % и 3 %, для кальция –  $6,93 \text{ г/м}^2$ , 57 % и 3 %, для магния –  $0,45 \text{ г/м}^2$ , 41 % и 4 %, для калия и натрия –  $0,16 \text{ г/м}^2$  и  $0,08 \text{ г/м}^2$  соответственно, что составляет 21 % и 87 % от их запаса в листовом опаде, 8 % и 4 % от запаса в почве. Из обследованных биотопов кедрово-широколиственный лес наиболее сравним с дубравами лесостепи черноземной зоны (Покаржевский, 1985).

На лугу суммарное количество углерода, вовлекаемое в круговорот сапрофитами, равно  $41,6 \text{ г/м}^2$  и составляет 7 % от содержания этого элемента в корневой массе и 5 % от его количества в почве. Для азота соответствующие величины равны  $4,44 \text{ г/м}^2$ , 25 % и 5 %; для фосфора –  $0,36 \text{ г/м}^2$ , 40 % и 6 %; для кальция –  $2,66 \text{ г/м}^2$ , 62 % и 5 %; для магния –  $0,72 \text{ г/м}^2$ , 5 % и 5 %; для калия и натрия  $0,49 \text{ г/м}^2$ , 8 %, 7 % и  $0,37 \text{ г/м}^2$ , 33 %, 5 % соответственно.

Можно отметить, что в гумидных районах (Покаржевский, 1985; Ганин, 1997) абсолютные значения потоков зольных элементов через популяции крупных сапрофагов значительно (иногда на несколько порядков) выше, чем в аридной зоне (Самедов и др., 1987). Однако по расчетам значения удельной интенсивности потоков в этих климатических зонах сравнимы между собой: отношение  $I/V$  составляет 2,1 и 0,1–1,7 соответственно. На периодически затопляемых лугах Приамурья данный показатель в несколько раз выше, чем в луговой степи центрально-черноземной зоны – 8,8 и 2,1 соответственно. Это является, вероятно, проявлением адаптационных механизмов сообщества педобионтов к условиям среды (Ганин, 1997).

Наибольшее влияние на круговорот элементов (с учетом обменных форм почвы) в южной части дальневосточного региона среди крупных сапрофагов оказывают дождевые черви. В среднем по биотопам на них приходится 70 % общего потока всех анализируемых элементов. На пойменном лугу дождевые черви выступают единственным агентом биогенной миграции среди крупных сапрофагов и вовлекают в круговорот количество азота, сравнимое с таковым для травянистых сообществ Западной Европы (Криволуцкий и др., 1985).

Следующими по значимости идут личинки двукрылых. Хотя их биомасса всего около 1 % от общей, в кедровнике на эту группу беспозвоночных приходится около 10 % общего потока элементов, в березняке – 55 % и в лиственничнике – 60 % величины потока.

На диплопод в среднем приходится 10 % потока элементов. Это больше, чем в дубравах европейской лесостепи (Покаржевский, 1985). В кедровнике они вовлекают 10 %, в березняке – 15 %, в лиственничнике – 7 % общего потока биогенов.

Моллюски, являясь экологическими дублерами двупарноногих, несмотря на значительность собственной биомассы, в миграции элементов в среднем едва сравнимы с диплоподами. В кедровнике (зона смешанных лесов) они вовлекают в круговорот 2 % общего потока, в березняке – 1 %. Однако в лиственничнике (бореальная светлховойная тайга) моллюски могут вовлекать уже до 30 % анализируемых биогенов.

То есть в данном случае имеет место экологический викариат функциональной нагрузки фитосапрофагов в блоке редуцентов в фаунистических комплексах разного генеза.

### *Экологическая эффективность передачи элементов в детритной пищевой цепи*

Известно, что лимитирующим будет то жизненно важное вещество, доступные количества которого близки к необходимому минимуму (Одум, 1986). В лесных биотопах эффективность освоения  $C/Q$  (Теоретические основы..., 1985) запасов элементов сапрофагами колеблется в пределах 4–22 % и достигает максимальных значений в кедровнике. На пойменных лугах эта величина составляет около 1 % от запасов элементов в корневой массе. Эффективность освоения запасов элементов почвы во всех биотопах не превышает 10 %.

В кедровнике при продуктивности сапрофагов за вегетационный период около 2 г/м<sup>2</sup> (сухая масса) валовая экологическая эффективность ( $K_1$ ) составляет для элементов от 0,7 до 8,1 % (табл. 4.9); в березняке при продукции сапрофагов около 0,6 г/м<sup>2</sup> – от 0,7 до 20 %; на лугу при продукции сапрофагов 4,2 г/м<sup>2</sup> валовая экологическая эффективность меняется по элементам от 0,8 до 9,6 %.

Известно, что эффективность роста тканей, или чистая эффективность роста  $K_2$  ( $P/A$ ), беспозвоночных составляет величину порядка 0,1 (Злотин, 1989). Следовательно, популяциями сапрофагов ассимилируется в 10 раз большее количество элементов, чем закрепляется в продукции. В кедровнике это следующие показатели: угле-

**Показатели экологической эффективности передачи элементов сапрофитами**

Элемент	Кедровник			Березняк			Луг		
	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>K<sub>v</sub></i>	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>K<sub>v</sub></i>	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>K<sub>v</sub></i>
<i>C</i>	0,893	67,1	1,3	0,223	14,6	1,5	2,053	41,6	4,9
<i>N</i>	0,182	5,28	3,5	0,044	0,81	5,4	0,427	4,44	9,6
<i>P</i>	0,028	0,59	4,8	0,008	0,11	7,3	0,042	0,36	11,7
<i>K</i>	0,013	0,16	8,1	0,004	0,04	10,0	0,034	0,49	6,9
<i>Ca</i>	0,116	6,93	1,7	0,080	0,76	10,5	0,024	2,66	0,9
<i>Mg</i>	0,003	0,45	0,7	0,001	1,14	0,7	0,006	0,72	0,8
<i>Na</i>	0,005	0,08	6,3	0,002	0,01	20,0	0,014	0,37	3,8

*Примечание.* *P* – прирост элементов в биомассе сапрофагов, г/м<sup>2</sup>; *C* – рацион за вегетационный период, г; *K<sub>v</sub>* – валовая экологическая эффективность, %.

род – около 13 %, азот – 35, фосфор – 48, калий – 81, кальций – 17, магний – 7 и натрий – 63 % от прошедшей через животных массы элементов. Очевидно, что азот, фосфор, калий и натрий в этом био-топе могут лимитировать продукцию сапрофагов.

Для минеральных биогенов эффективность ассимиляции в этом гумидном регионе значительно выше отмеченной для аридной зоны (Hassall, Sutton, 1987). Это, наряду со значительно большими абсолютными величинами потока элементов, является отличительной особенностью исследуемого региона юга Дальнего Востока.

В березняке эффективность ассимиляции составит следующие значения: углерод – около 15 %, азот – 54, фосфор – 73, калий – 100, кальций – 105, магний – 7, натрий – 200 %. К группе лимитирующих относятся, как видно, азот, фосфор, калий, кальций и натрий. Более того, потребности сапрофагов в калии, кальции и натрии явно не удовлетворяются этим потоком, что предполагает использование их дополнительных источников (почвенные микроорганизмы, экскременты, грибной мицелий и др.).

На лугу ассимилированное сапрофитами количество элементов составит от поглощенной ими массы следующие значения: углерод – около 50 %, азот – 96, фосфор – 117, калий – 69, кальций – 9, магний – 8 и натрия – 38 %. Следовательно, лимитирующими являются углерод, азот, фосфор, калий и натрий. Кроме того, очевидно, что учитываемые азот и фосфор не обеспечивают потребности сапрофа-

гов. Это предполагает использование их дополнительных источников при максимальных значениях биомассы беспозвоночных (Криволицкий, Покаржевский, 1988; Ганин, 1997).

\*\*\*

На юге Дальнего Востока биомасса мезопедобионтов в зоне смешанных и широколиственных лесов имеет максимальные значения и составляет по подзонам в среднем 26–39 г/м<sup>2</sup>. В других растительных зонах, представленных в регионе, запасы биомассы существенно меньше – 4–10 г/м<sup>2</sup>. В интразональных биотопах ее значения средние – 9–19 г/м<sup>2</sup>. В целом крупные педобионты составляют 35–70 % всей зоомассы педоценозов юга Дальнего Востока.

Структура животного населения почв имеет «южные» черты, характерные для лесных экосистем неморального типа. Здесь сапротрофный комплекс составляет около 85%, а хищники – 5–6 % биомассы всех крупных педобионтов. Такая особенность отмечена и для южной тайги Русской и Западно-Сибирской равнин, имеющей общий генезис с дальневосточной.

Зависимости значений биомассы крупных педобионтов от обилия их видов в биотопе нет. В пределах одной зоны ее запасы определяет не тип растительного сообщества и не конкретно его широтное расположение, но в основном положение биотопа относительно границ зоны/подзоны, к которой относится данное растительное сообщество. Составляя в норме одну и ту же долю от его чистой продукции, биомасса мезопедобионтов будет соответствовать степени развития фитоценоза и количеству доступного корма.

Скорость деструкции опада прямо коррелирует со значениями биомассы сапрофагов и может снижаться без их участия в 1,5–2 раза. Суммарный вклад крупных сапрофагов в чистую минерализацию опада составляет в условиях региона величину порядка 20 %. Косвенно деятельность этих беспозвоночных способствует процессам гумификации отмершей фитомассы и выведению из нее химических элементов.

Чтобы оценить непосредственное участие педобионтов в биогеном круговороте веществ, необходимо изучение пищевых характеристик животных. В каждой группе доминирующих мезопедобионтов выявлены наиболее активные средообразователи. Корреляционная зависимость величины рациона от массы тела у этих сапрофагов

имеет вид линейной регрессии.

Наибольший прирост биомассы обеспечивают вторичные сапрофаги: в лесных биотопах он составил 40 %, на лугу – более 300 % за вегетационный период. Максимальные значения  $P/V$  отмечены для личинок двукрылых и дождевых червей.

Анализ концентраций  $C, N, P, K, S, Ca, Mg$  и  $Na$  в компонентах почвенного яруса показывает их увеличение в пищевой цепи почва–растительные остатки–фитосапрофаги–хищники. Максимальное концентрирование отмечено для азота, кальция, калия и натрия. Это согласуется с данными, полученными для зонального типа биогенного круговорота веществ. Количественно масса элементов по пищевой цепи распределяется по-иному. Ее доля, передаваемая на следующий трофический уровень в звене сапрофаги–хищники, довольно сходна в разных растительных сообществах и составляет приблизительно десятую часть от предыдущего. Это соответствует классической экологической пирамиде биомасс для одной размерной группы организмов.

Миграцию элементов в ландшафтах определяют величина и интенсивность потока биогенов через экосистему. Мерой значимости прямого влияния животных на биогенную миграцию является величина потока элементов через их популяции. Наибольшее влияние на круговорот в регионе среди мезопедобионтов оказывают дождевые черви – две трети общего потока. Следующие по значимости – личинки двукрылых, далее диплопеды и моллюски. Доля всех сапрофагов в потоке биогенных элементов, проходящем через почвенный ярус, составляет около 30 %.

В лесных биотопах эффективность освоения  $C/Q$  запасов элементов сапрофагами колеблется в пределах 4–22 % и достигает максимальных значений в кедровнике. Азот, фосфор, калий и натрий в этом биотопе могут лимитировать продукцию сапрофагов. На пойменных лугах эта величина составляет около 1 % от запасов элементов в корневой массе. Эффективность освоения запасов элементов почвы во всех биотопах не превышает 10 %.

Эффективность ассимиляции минеральных биогенов в этом гумидном регионе значительно выше отмеченной для аридной зоны. Это, наряду со значительно большими абсолютными величинами потока элементов, является отличительной особенностью исследуемого региона юга Дальнего Востока.





## ГЛАВА 5

### СООБЩЕСТВО МЕЗОПЕДОБИОНТОВ В КРИТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЯХ

**И**звестно, что всякое воздействие на экосистему отражается на почве. Она является средой обитания, поэтому такие изменения неизбежно сказываются на структуре и функционировании педоценозов. Крупные беспозвоночные более зависят от всей совокупности свойств почвы как единого природного тела, чем обитатели микроскопических резервуаров, ходов и полостей (микроорганизмы и микроартроподы) (Гиляров, 1965). Именно это, а также постоянное представительство мезофауны в ненарушенных биогеоценозах делает их удобным объектом экологического мониторинга (Биоиндикация загрязнения..., 1988; Воздействие выбросов..., 1989; Криволицкий, 1994; Ганин, 1997; Ван Страален и др., 1999; Покаржевский и др., 2000; Еремеева, 2006; Логинова, Кузьминых, 2007; Зенкова, 2007). Типичные сообщества педофауны могут рассматриваться как референсные для оценки качества почв (Ruf et al., 2000), к чему и апеллирует метод зоодиагностики почв (Гиляров, 1965; Мордкович, 1977; Мордкович и др., 2003; Стебаев, Колпаков, 2003).

Существует два правомерных подхода при изучении критических состояний сообщества. Один системный – это подход с позиций так называемого черного ящика, когда лишь фиксируется сила возмущающего фактора на входе и выходе блока. Другой редукционистский – это изучение изменений в самом блоке. Именно такой подход наиболее приемлем в случае изучения нарушений структурно-функциональной организации.

Для понимания механизмов воздействия внешних факторов на сообщество педобионтов и его устойчивости нами изучалось влияние промышленного аэрозольного загрязнения, палов и рубок на мезофауну лесных экосистем, а также затопления, палов, сенокосов, выпаса скота на луговые комплексы почвенных беспозвоночных и, кроме

того, влияние осушения и агроиспользования на мезопедобионтов болотных массивов (Рябинин и др. 1987, 1988; Рябинин, Ганин, 1989; Ганин, 1995а, 1997).

Сначала будут рассмотрены характерные для каждого типа воздействия изменения в видовой, пространственной и трофической **структуре** сообществ крупных почвенных беспозвоночных обследованных биотопов.

### **5.1. ВЛИЯНИЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Влияние на почву техногенного загрязнения вызывает главным образом изменения в среде обитания почвенного населения: деградирует растительный покров, меняются физико-химические характеристики подстилки и почвы (Хотько и др., 1982; Израэль и др., 1983; Криволуцкий, 1994 и др.). Климатический стресс, как и дополнительный антропогенный, также снижает устойчивость педобионтов к токсикантам в результате эффекта синергизма (Nomstrum et al., 2000). Следствием такого опосредованного воздействия является реагирование биоты, в том числе и зоопедоценоза, которое проявляется, прежде всего, в структурной перестройке сообщества, уменьшении численности / биомассы одних беспозвоночных и в росте других, изменении видового состава, соотношения трофических группировок и переориентации биотических связей (Мелецис, 1985; Штернберге, 1985; Kimball, Levin, 1985; Ганин, 1997; Кульбачко, 1999; Порядина, Лановенко, 1999; Зейферт и др., 2000; Зенкова, 2001; Гребенников, 2005; Yan, 2000; Nahmani, Rossi, 2003; Zhu et al., 2005).

#### *Влияние сернистого ангидрида на мезопедобионтов*

Проведение модельного полевого опыта по влиянию сернистого ангидрида — одного из самых распространенных техногенных загрязнителей атмосферы и почвы — на педобионтов позволило получить фактические данные о структурных изменениях и проявлениях устойчивости сообщества к этому виду поллютантов в экспериментальных дозах и режиме воздействия (однократная ударная и слабые краткосрочные) при минимизации набора других возмущающих

факторов в течение одного вегетационного периода (Рябинин и др., 1984, 1987).

Фумигация сернистым ангидридом вызвала изменения физико-химических свойств почвы. На участках с одноразовой залповой обработкой сернистым ангидридом дозами, многократно превышающими ПДК для почв, повышается кислотность с 6 до 4,5 и понижается влажность слоя 0–5 см. Сера при этом накапливается в верхнем почвенном горизонте.

В результате фумигации почвы снизились показатели микробиальной активности, изменились численность и качественный состав почвенной микрофлоры. Уменьшилось количество бактерий, использующих органический азот, а также актиномицетов и олигонитрофилов (Рябинин и др., 1984). Увеличилась численность спорообразующих бактерий и грибов. Среди споровых бактерий заметно выделяется *Bacillus micoides* – типичный представитель лесных почв северной и умеренной зон, который, вероятно, является наиболее устойчивым видом среди споровых бактерий к воздействию сернистого ангидрида. Независимо от микробоценоза изменения происходили и с мезопедобионтами (Рябинин и др., 1987).

После единовременного сжигания залповой дозы серы (превышающая ПДК одноразовая концентрация ангидрида, учитывая потери, – 0,5–0,6 г/м<sup>3</sup>) через 10 дней на опытной площадке (П-5/10) произошли следующие изменения. Погибли практически все высшие сосудистые растения, мхи (кукушкин лён и др.) были угнетены. Многие поверхностно передвигающиеся активные хищники (муравьи, жужелицы) одни-двое суток не заходили на площадку. Общая численность почвенных животных снизилась с 481 (контроль) до 404 экз/м<sup>2</sup> (площадка). При этом мезопедобионты трофических групп по-разному реагируют на данный вид воздействия (табл. 5.1, рис. 5.1, 5.2).

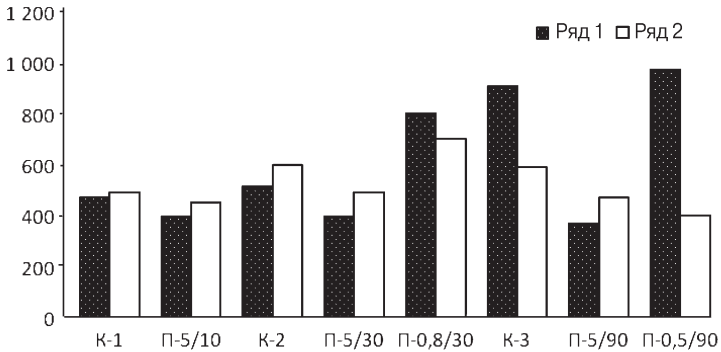
В связи с гибелью травянистой растительности резко снизилась численность личинок и имаго поверхностно обитающих жуков. Практически на прежнем уровне сохранилась численность пауков, энхитреид, дождевых червей, диплопод, личинок проволочников и долгоносиков. Дождевые черви, представленные одним видом *Eisenia nordenskioldi pallida*, мигрировали в более глубокие слои почвы. Если на контрольном участке они концентрируются в слое 0–5 см, то через 10 дней после начала опыта наибольшее количество их отмечается в слое 15–25 см. Существенно понизилась численность хищ-

Таблица 5.1

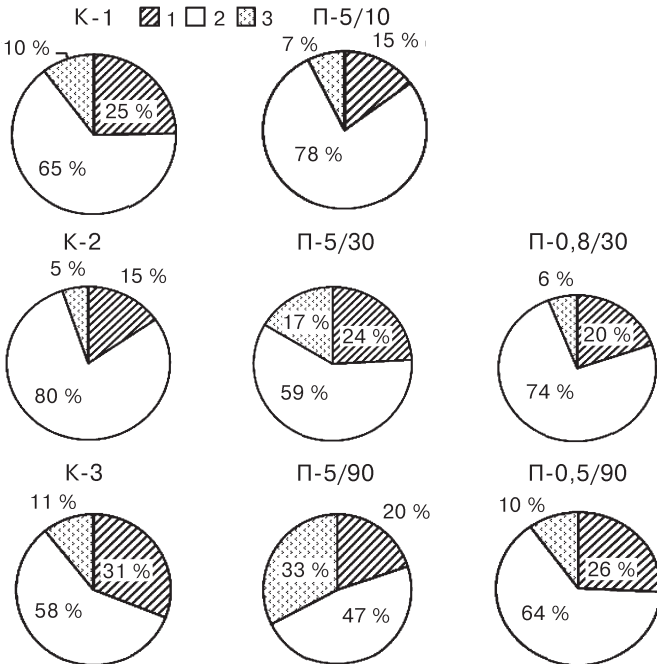
**Численность основных групп мезопедобионтов (в экз/м<sup>2</sup>)  
на контрольных и опытных участках ( $M \pm 15\%$ )**

Группа	Начало лета		Середина лета			Осень		
	Конт- роль 1	П- 5/10	Конт- роль 2	П- 5/30	П- 0,83/30	Конт- роль 3	П- 5/90	П- 0,5/90
Aranea	8,0	7,6	13	17	32	65	10	30
Enchytraeidae	267	262	354	207	515	449	122	554
Lumbricidae	30	32	43	30	41	29	33	11
Diplopoda	12	12	11	11	22	30	18	33
Geophilidae	20	7	17	19	47	67	20	41
Lithobiidae	27	17	19	32	31	36	24	27
Carabidae	11	22	21	23	25	63	44	55
Staphylinidae	17	3	5	10	11	30	13	18
Silphidae	—	—	—	—	—	0,3	—	—
Scarabaeidae	5	0,3	1	1	2	8	12	3
Cantharidae	1	—	—	0,3	1	—	—	1
Elateridae	28	22	24	20	31	29	30	23
Chrysomelidae	—	0,3	—	0,7	0,3	11	9	4
Curculionidae	3	4	0,3	—	2	33	10	48
Coleoptera ( <i>i,l,p</i> )	39	9	4	7	9	16	5	5
Diptera	4	1	1	2	8	20	7	42
Lepidoptera	5	2	2	3	2	10	7	8
Hemiptera	—	0,3	3	5	4	7	4	0,3
Hymenoptera	—	—	—	—	—	1	3	2
Прочие	4	3	4	15	24	8	2	2
<b>ВСЕГО</b>	<b>481</b>	<b>404</b>	<b>524</b>	<b>404</b>	<b>809</b>	<b>923</b>	<b>378</b>	<b>983</b>

ных литобиид, геофилид, стафилинид — животных, не способных в силу особенностей строения мигрировать на безопасную глубину и обитающих в подстилке. Сапрофаги и фитофаги нижних почвенных слоев при этом сохраняют стабильный уровень численности. В результате намечаются подвижки в изменении соотношения трофических групп мезопедобионтов.



**Рис. 5.1.** Общая численность, экз/м<sup>2</sup> (1) и биомасса,  $\times 10^1$  мг/м<sup>2</sup> (2) беспозвоночных на контрольных (К<sub>1</sub>, К<sub>2</sub>, К<sub>3</sub>) и опытных участках (П-5/10, П-5/30, П-5/90 – вариант с ударной дозой через 10, 30, 90 дней; П-0,8/30, П-0,5/90 – варианты с малыми дозами)



**Рис. 5.2.** Соотношение трофических групп беспозвоночных (экз/м<sup>2</sup>) на контрольных (К<sub>1</sub>, К<sub>2</sub>, К<sub>3</sub>) и опытных участках (объяснения см. в тексте): 1 – хищники; 2 – сапрофаги; 3 – фитофаги

Через 30 дней после залповой дозы (П-5/30) численность почвенных беспозвоночных оставалась также пониженной. В соотношениях различных групп животных за это время произошли некоторые перестройки. Численность таких важных сапрофагов-почвообразователей, как энхитреиды и дождевые черви, снизилась примерно на 30 % по отношению к контрольной. Количество других сапрофагов (имеющих хитиновые покровы тела) почти не изменилось. Значительные изменения произошли в комплексе хищников: практически все они увеличили свою численность в 1,5–2 раза.

Через 90 дней после залповой дозы (П-5/90) отмечалась дальнейшая перестройка и обеднение сообщества мезопедобионтов. Изменения носят однонаправленный и долгосрочный характер. Количество беспозвоночных всех трофических групп снизилось в 1,5–5 раз, особенно хищников и сапрофагов. Среди последних угнетаются двупарноногие юлиды *Pacifiulius amurensis*, относящиеся к функциональной группировке минерализаторов (Стриганова, 1980), и особенно полизоиды *Angarozonium amurense*, имеющие сосущий ротовой аппарат. Изменилась пространственная структура сообщества: вертикальное распределение по почвенному профилю, у ряда групп беспозвоночных растет агрегированность распределения по площади.

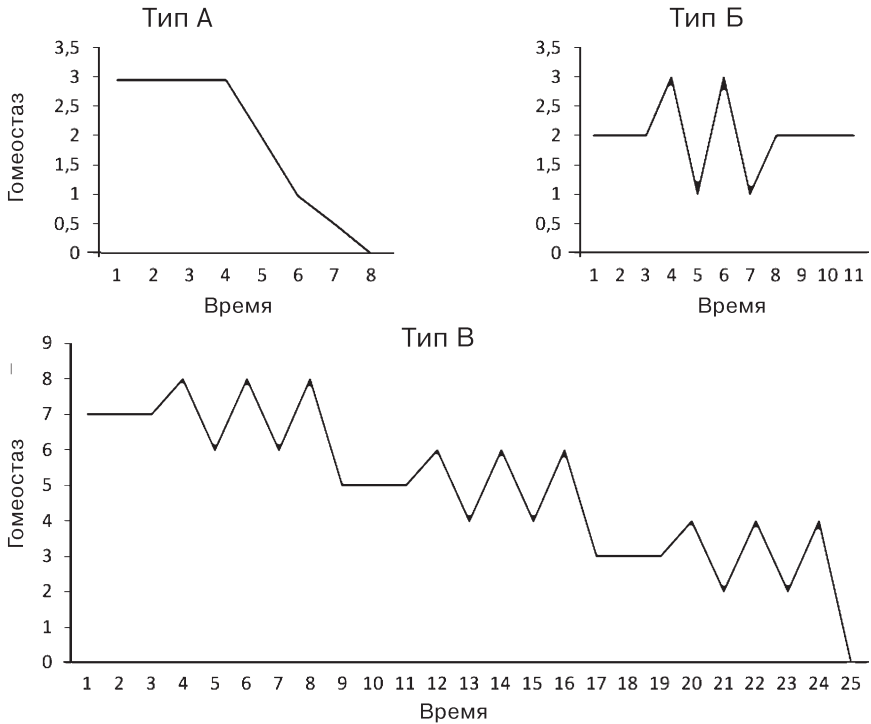
Иной характер носят изменения в структуре сообщества мезопедобионтов при внесении этого же количества сернистого ангидрида не залпово, а **малыми дозами краткосрочно** и равномерно в течение наблюдаемых интервалов одного вегетационного периода. Небольшие дозы не оказывают столь сильного влияния на растительность, кислотность гумусового слоя заметно не меняется, сера распределяется по почвенному профилю более равномерно. Поверхностно обитающие хищники забегают на территорию окуренных площадок почти сразу после снятия пленки.

Через 30 дней после начала фумигации малыми дозами сернистого ангидрида (П-0,8/30) общая численность и биомасса беспозвоночных в почве опытной площадки возросла почти в 1,5 раза. Увеличилось количество практически всех трофических групп: фитофагов, сапрофагов, хищников. Особенно это наглядно у энхитреид и геофилид. Так, численность доминирующего среди геофилид *Arctogeophilus macrocephalus* возросла по сравнению с контролем почти втрое.

Через 90 дней (П-0,5/90) общая численность беспозвоночных на опытной площадке снизилась и была уже лишь незначительно выше, чем на контрольной. Однако заметно изменилось вертикальное рас-

пределение мезопедобионтов. Численность фитофагов, обитающих в подстилке и в верхних 5 см почвы, уменьшилась, а личинок слоников, живущих на глубине 15–25 см, увеличилась. Обратная картина наблюдалась для сапрофагов: поверхностно обитающих диплопод *Pacifiulus amurensis*, энхитреид и личинок мух стало больше, а количество дождевых червей *E. nordenskioldi pallida*, заселяющих более глубокие почвенные горизонты, сократилось почти втрое. Это, вероятно, связано с особенностями миграции серы по почвенному профилю. Численность хищников также сократилась. Что касается соотношения трофических групп, то в отличие от залповой дозы, многократные малые воздействия практически его не меняют.

Таким образом, выявляются два основных типа динамики сообщества мезопедобионтов на данный вид и характер воздействия (рис. 5.3).



**Рис. 5.3.** Динамика сообщества мезопедобионтов в критических состояниях (условные единицы): тип А — сильное однократное воздействие, превышающее порог устойчивости биосистемы; тип Б — слабые краткосрочные воздействия; тип В — хронические воздействия, не превышающие порог устойчивости

**Тип А** (сильное однократное воздействие, превышающее порог устойчивости биосистемы): необратимость процесса деградации первоначального сообщества (изменения плотности, видового состава, пространственного распределения, соотношения трофических групп, переориентация биотических связей). **Тип Б** (слабое краткосрочное воздействие): несущественные флуктуации значений тех же структурных показателей вблизи точки устойчивости на время действия возмущающих факторов.

Следует отметить, что смены доминирующих видов мезопедобионтов во всех вариантах опыта не наблюдалось. Это обусловлено небольшой площадью опытных участков (беспозвоночные достаточно легко могли уйти из зоны воздействия загрязнителя) и непродолжительностью эксперимента.

***Трансформация сообщества мезопедобионтов  
под воздействием отходов сернокислотного производства***

Для верификации полученных в условиях эксперимента выводов и изучения воздействия **хронического загрязнения малыми дозами** были проведены исследования структуры сообщества мезопедобионтов лиственничника в зоне влияния более чем 30-летнего сернокислотного производства (СКЗ) (Рябинин и др., 1988). Тренд эффекта загрязнения фиксировался на трех участках по мере удаления от источника. Анализировались те же параметры, что и в эксперименте (плотность, пространственное распределение, соотношение трофических групп), а также видовое разнообразие (набор и соотношение видов) крупных почвенных беспозвоночных.

**Краткая характеристика отходов.** Среди твердых отходов СКЗ, собираемых в шламохранилище, преобладают окислы кальция, кремния, в небольшом количестве фосфора и бора. В узлах разгрузки происходит рассеивание пыли извести, борной кислоты и доталитового концентрата. Среди газообразных загрязнителей преобладают сернистый ангидрид, окислы азота, углерода и др. Сернистый ангидрид составляет около 50 % от газообразных отходов. По мере приближения к источнику эмиссии в подстилке увеличивается количество пыли и сажи, при этом снижается кислотность гумусированного горизонта до 7.



Таблица 5.2

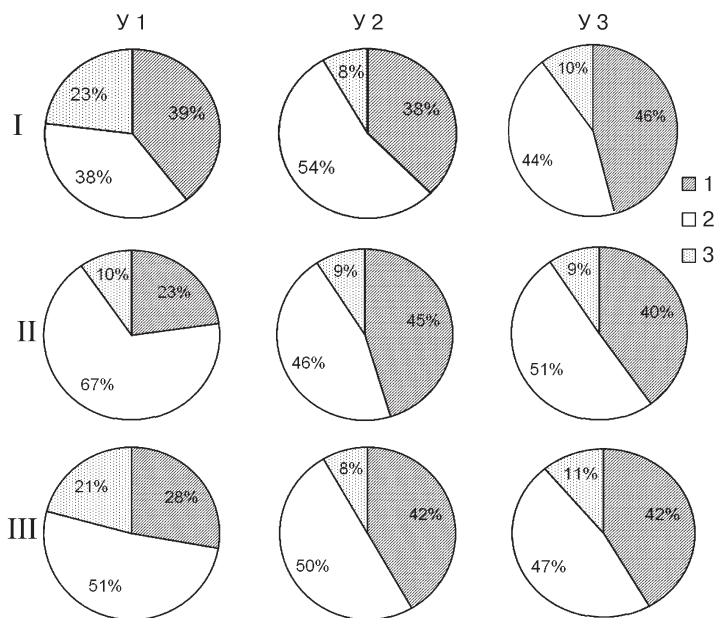
**Численность и биомасса  
основных групп мезопедобионтов  
в окрестностях, СКЗ (экз/м<sup>2</sup>)/(мг/м<sup>2</sup>)**

Группа	Вблизи ИЭ	Контроль
Aranea	41±6,7	40±6,2
	90±17	130±36
Lithobiidae	12±3,9	45±6,9
	42±17	265±61
Geophilidae	21±3,6	90±12
	42±11	310±53
Carabidae	25±6,3	27±4,1
	910±22	480±74
Staphylinidae	13±2,5	14±2,6
	15±4,2	120±76
Mollusca	0	210±33
		22900±3600
Diplopoda	7,5±2,1	30±8
	15±4,6	370±45
Diptera	9,7±3,6	40±9
	130±44	230±58
Enchytraeidae	200±36	160±40
	410±84	330±60
Lumbricidae	11±2,7	0
	2000±490	
Elateridae	32±11	26±4,6
	7200±240	410±61
Curculionidae	16±3,5	7,0±1,6
	68±55	55±14
Cantharidae	0,3±0,1	3,3±0,3
	4,4±1,3	44±4,4
Scarabaeidae	0,2±0,1	0,5±0,1
	46±11	7,0±1,3
Hemiptera	19±2,9	12±1,7
	44±11	24±9,0
Прочие	15±4,5	14±5,1
	190±67	360±130
<b>Всего</b>	<b>420±90</b>	<b>720±140</b>
	<b>4700±1200</b>	<b>26000±4300</b>

Вблизи источника эмиссии (ИЭ) отмечены все выявленные в эксперименте признаки нарушения стабильности сообщества. Общая численность мезопедобионтов в непосредственной близости от ИЭ (участок 1) снижается почти вдвое, биомасса — более чем в пять раз относительно контроля (участок 3). Это происходит за счет значительного сокращения литобиид, геофилид, диплопод, личинок двукрылых (табл. 5.2). При этом вблизи ИЭ фиксируются наиболее широкие флуктуации плотности большинства групп беспозвоночных во времени (рис. 5.4) (Рябинин и др., 1988).

Следует подчеркнуть, что колебания общей численности / биомассы беспозвоночных — часто ненадежный критерий для определения степени воздействия. Более показательны изменения в составе морфоэкологических групп, размерной структуре комплексов, наборе видов и их соотношении (Хотько

и др., 1982; Теоретические основы..., 1983; Воробейчик и др., 1994). При этом они являются показателями кратко- и среднесрочных обратимых изменений в структуре сообщества.



**Рис. 5.4.** Соотношение плотности трофических групп мезопедобионтов обследованных участков лиственничника в течение 3 лет (I, II, III) по мере удаления от источника эмиссии (У 1 → У 3): 1 – хищники; 2 – сапрофаги; 3 – фитофаги

Изменился качественный и видовой состав ряда доминирующих групп (табл. 5.3). Так, вблизи ИЭ исчезли моллюски, а среди них *Discus pauper*, который преобладает на фоновой территории. У геофилид на участке 3 в число доминирующих видов, наряду с *Arctogeophilus macrocephalus*, входит также *Escarius japonicus*. В ненарушенных лесных ландшафтах юга Дальнего Востока этот вид постоянно сохраняет высокую численность (Молодова, 1973; Рябинин, 1977). На участке 1 *E. japonicus* отсутствует полностью. Диплоподы контрольного лиственничника представлены тремя видами, среди которых доминирует широко распространенный на Дальнем Востоке *Angarozonium amurense*. Вблизи же источника эмиссии присутствует лишь *Underwoodia kurtschevae*. Известно, что юлоиды доминируют среди двупарноногих многоножек в экстремальных условиях, остальные морфотипы коррелируют с гидротермическими параметрами, как климатическими (Головач, 1995), так и техногенными. Среди личинок двукрылых в

**Изменения видового состава и численности некоторых групп беспозвоночных (в экз/м<sup>2</sup>) листовничника под воздействием отходов СКЗ**

Виды	Расстояние от СКЗ, км		
	0,8	2	4,5
Gastropoda			
<i>Discus pauper</i>	—	15	17
<i>Euconulus fulvus</i>	—	2	1
<i>Nesovitrea hammonis</i>	—	1	2
Diplopoda			
<i>Underwoodia kurtschevae</i>	8	3	6
<i>Pacifiulus amurensis</i>	—	—	4
<i>Angarozonium amurense</i>	—	2	21
<i>Uniramidesmus dentatus</i>	—	0,3	—
Geophilomorpha			
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i>	11	50	47
<i>Geophilus</i> sp.	1	12	17
<i>Escarius japonicus</i>	—	8	12
<i>Strigamia sulcata</i>	—	1	6
Hemiptera			
<i>Plenthisus lativentris</i>	10	4	3
<i>Trapezonotus disertus</i> (?)	0,5	—	—
<i>Drymus orientalis</i>	1	—	—
<i>D. brunneus</i>	—	5	1
<i>D. marginatus</i>	—	4	6
<i>Picnomerus bidens</i> (?)	—	1	—
<i>Derephysia foliacea</i>	—	—	1
<i>Hemiptera</i> spp. (juv.)	8	4	2
<b>Всего</b>	<b>39,5</b>	<b>112,3</b>	<b>146,0</b>

импактной зоне исчезают 5 из 9 видов, в числе которых и активные деструкторы опада — *Bibio* sp. В то же время в почве вблизи ИЭ появляются дождевые черви *Eisenia nordenskioldi*, повышается обилие энхитреид и личинок долгоносиков.

Эти факты свидетельствуют о разной реакции названных видов беспозвоночных на изменение среды обитания под воздействием отходов сернокислотного производства. Наиболее чувствительными (биоиндикаторы) к иссушению и кислотности гумусированного горизонта среди мезопедобионтов в Приамурье оказались диплоподы полизонииды *Angarozonium amurense*, геофиломорфные многоножки

Показатели видовой структуры комплекса сапрофагов лиственничника

Группа	Контроль			Вблизи ИЭ		
	<i>S</i>	<i>e</i>	<i>H'</i>	<i>S</i>	<i>e</i>	<i>H'</i>
Mollusca	3	0,67	0,32	0	—	—
Diplopoda	3	0,67	0,73	1	—	0,03
Diptera	9	0,51	1,11	4	0,16	0,19
Megadrili	0	—	—	1	—	0,06
<b>Общее разнообразие</b>	<b>15</b>	<b>0,46</b>	<b>2,16</b>	<b>6</b>	<b>0,04</b>	<b>0,28</b>

*Примечание.* *S* – число видов.

*Escarius japonicus*, фитосапротрофные брюхоногие моллюски *Discus pauper*, дождевые черви *Eisenia nordenskioldi*.

Для характеристики влияния отходов СКЗ на видовую структуру комплекса сапрофагов были рассчитаны информационный индекс Шеннона *H'* и выравненность по Пиелу *e* (Одум, 1986). По мере приближения к источнику эмиссии эти показатели уменьшаются с 2,16 до 0,28 и с 0,46 до 0,04 соответственно (табл. 5.4). Это свидетельствует об упрощении структуры комплекса, росте численности отдельных видов.

Следует заметить, что аналогичные тенденции в изменениях структуры сообщества мезопедобионтов отмечались и под влиянием выбросов ТЭЦ в южно-таежной зоне Западно-Сибирской равнины (Порядина, Лаповенко, 1999).

Вопрос о связи видового богатства с устойчивостью экосистемы считается дискуссионным (Свирижев, Логофет, 1978; Мелецис, 1985). Устойчивость является свойством системы. Это понятие имеет разное содержание в разных областях знания. Термодинамический смысл устойчивости саморегулируемых и физических (живых и неживых) систем прямо противоположен. Физические системы достигают максимальной устойчивости при наибольшем значении энтропии, саморегулируемые – при наименьшем. Для последних больше подходит термин «гомеостазис» (Экосистемы..., 1989).

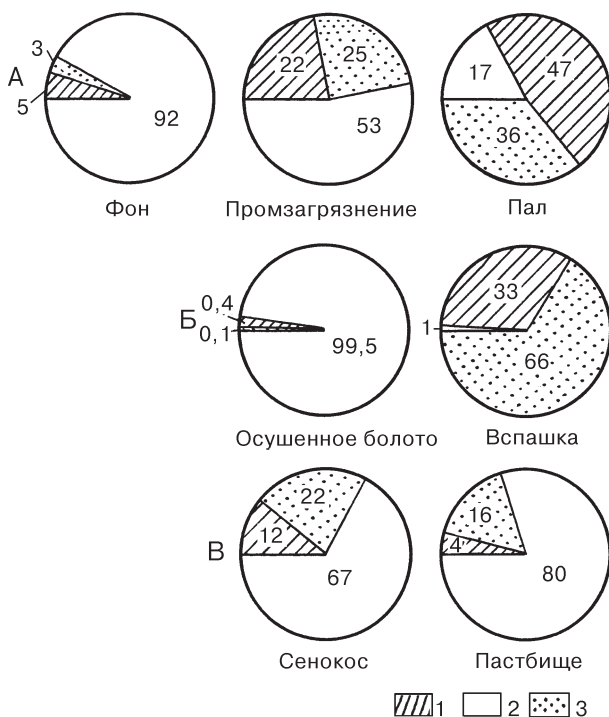
Связь между видовым богатством и гомеостазисом прослеживается вполне определенно, если исходить из позиций системного подхода и рассматривать многообразие не по таксоценом, а внутри

гильдий, функциональных группировок и / или блоков (продуцентов, консументов, редуцентов). Множественность видов, выполняющих сходную функцию в биогеоценозе, т. е. взаимозаменяемых, как говорилось выше, обеспечивает надежность такого блока (принцип избыточности, или экологического дублирования) (Реймерс, 1990). В результате в целом повышается устойчивость системы – способность сохранять стабильное состояние при воздействии на нее различных внешних возмущающих факторов.

Регуляция устойчивости осуществляется через структуру функциональных блоков сообщества. Снижение уровня устойчивости может проходить, как представляется, в несколько этапов: I – смена доминантов в гильдии / функциональной группировке, II – концентрирование доминирования в связи с ростом количества лимитирующих факторов, III – монодоминирование в гильдии / группировке по той же причине при минимуме ее устойчивости, IV – полная элиминация видов, гильдий и группировок из функционального блока. Первые три этапа отражают переориентацию биотических связей, уменьшение объема доступных ресурсов, четвертый – окончательное исчезновение значимых параметров ниши, приводящее к разрушению ценоза.

В связи с этим, как представляется, степень снижения видового разнообразия может служить надежным качественным критерием оценки силы воздействия на биогеоценоз. Однако остается открытым вопрос о количественной взаимосвязи между изменением видового разнообразия и силой воздействия.

Вблизи ИЭ меняется соотношение плотностей трофических групп мезопедобионтов, которое здесь наиболее значительно колеблется и во времени (рис. 5.4). Такие флуктуации являются признаком глубоких, долгосрочных, а возможно, и необратимых функциональных изменений сообщества. Внутри сообщества мезопедобионтов в четыре раза возрастает пресс хищников (рис. 5.5). Сильнее других откликаются на загрязнение сапрофаги, при этом в одних случаях речь может идти об ингибировании, а в других – об активизации их деятельности (Ганин, 1997). Это определяется составом поллютантов, способных либо подкислять, либо подщелачивать почву. Появление на участке 1 дождевого червя *E. nordenskioldi* и исчезновение многоножек *A. amurensis* и *E. japonicus* вслед за изменениями кислотности обитаемого слоя есть тому иллюстрация.



**Рис. 5.5.** Соотношение трофических групп почвенной мезофауны (% от общей биомассы): 1 – хищники; 2 – сапрофаги; 3 – фитофаги; А – лес; Б – болото; В – луг

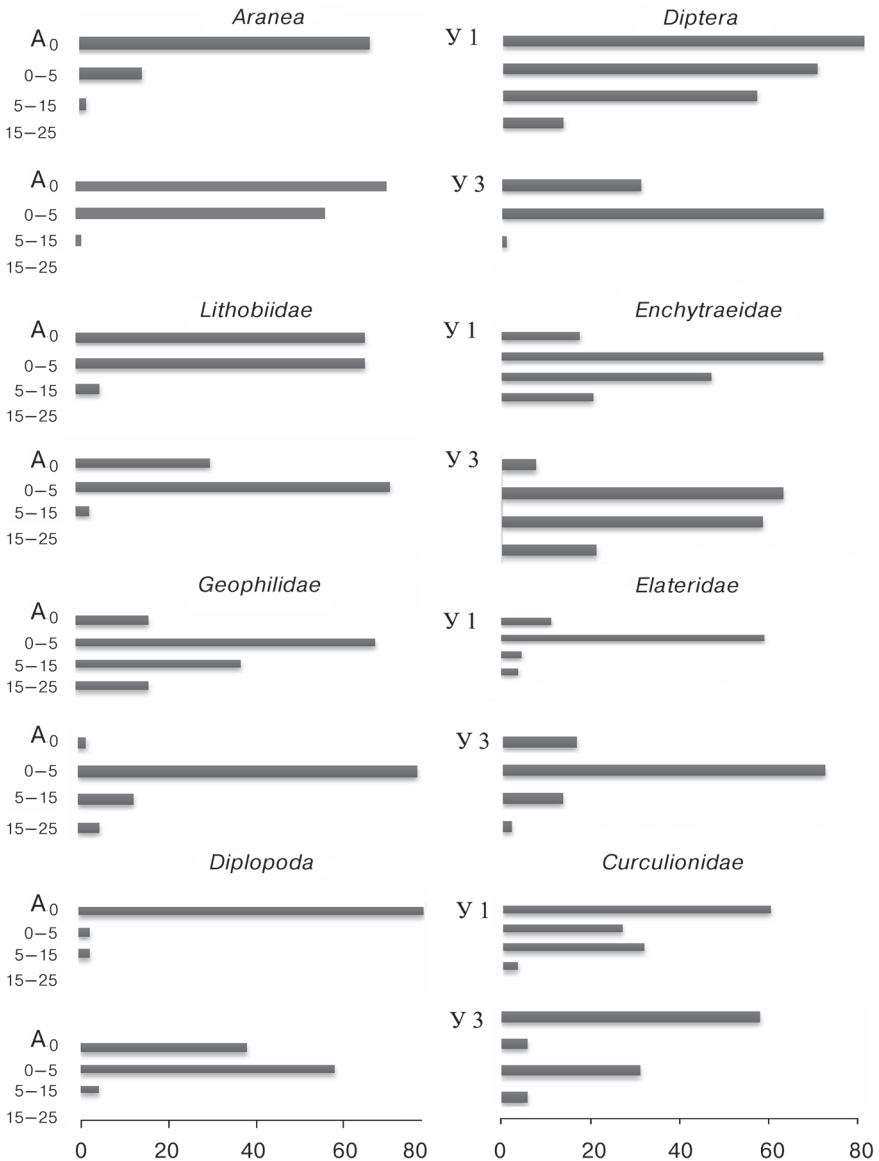
Кроме того, беспозвоночные одной трофической группы неоднозначно откликаются на одно и то же воздействие, что неоднократно отмечалось и другими исследователями (Криволуцкий, 1994; Зенкова, 2001 и др.). Среди крупных сапрофагов участка 1 численность минерализаторов (моллюски, диплоподы) снижается более чем в тридцать раз, а гумификаторов (энхитреиды, люмбрициды), напротив, возрастает. В результате соотношение функциональных трофических группировок изменяется в 40 раз. Сапротрофные микроорганизмы вблизи ИЭ, где за счет пыли шламохранилища и сажы происходит подщелачивание верхнего слоя почвы, активизируют свою деятельность. Все это определенным образом сказывается на характере трансформации органики в почве, на балансе биогенных элементов в лесном опаде при его разложении.

Вблизи ИЭ отмечается депрессия подстилочного яруса. Помимо увеличения в нем пыли и сажи, меняется состав опада: процент мягких пород снижается, в подстилке доминирует насыщенная восколмолами хвоя лиственницы. Мощность подстилки уменьшается, что сказывается на гидротермическом режиме нижележащих слоев. То есть очевидно появление факторов, лимитирующих ресурсную базу по операционально значимым параметрам экологической ниши (объект питания, объем и качество обитаемого физического пространства и пр.), что неизбежно порождает конкурентное напряжение между ее обитателями.

В связи с этим происходит изменение пространственной структуры сообщества. Отмечено, что по мере приближения к ИЭ, даже в случае равной плотности, у некоторых групп мезопедобионтов возрастает агрегированность распределения по площади (Ганин и др., 1987). Усиление мозаичности распределения педобионтов отмечается и при других видах рекреации (Барбашова, 1983). Кроме того, происходит вертикальное перераспределение беспозвоночных по почвенному профилю (рис. 5.6). На фоновом участке лиственничника более 80 % всех беспозвоночных сосредоточено поровну в подстилке и верхнем 5-сантиметровом слое почвы. Это характерно и для других лесных сообществ. В импактной зоне подстилка менее насыщена беспозвоночными, их относительное обилие в слое 5–25 см увеличивается почти вдвое. Такая реакция может вызываться как угнетением поверхностно-подстилочных видов, так и изменением распределения пищевого ресурса по профилю.

Таким образом, в условиях хронического загрязнения, в дозах, не превышающих порога устойчивости, проявляется, наряду с двумя выше описанными типами А и Б, третий **тип В** отклика мезопедобионтов (рис. 5.3). Он находится в соответствии с законом «все или ничего». Такое состояние сообщества нельзя считать стабильным. Поллютанты, долгосрочно попадающие в небольших количествах в биогеоценозы, чаще не выводятся из экосистемы, а накапливаясь, снижают качество среды обитания или мигрируют по пищевым цепям, что приводит к их возрастающему воздействию. Флуктуации компонентов сообщества усиливаются, приводя к потере его устойчивого состояния. По достижении критического уровня, превышающего упругость системы, происходит переключение триггера на необратимые изменения. Сообщество переходит в качественно иное устойчивое состояние либо разрушается окончательно.

СООБЩЕСТВО МЕЗОПЕДОБИОНТОВ В КРИТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЯХ



**Рис. 5.6.** Относительное обилие (в %) некоторых групп мезопедобионтов листовничника в подстилке A<sub>0</sub> и слоях почвы (см) контрольного участка (У 3) и вблизи источника эмиссии (У 1)



## 5.2. ВЛИЯНИЕ ДРУГИХ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Аналогичная картина изменения пространственной структуры и динамики сообщества прослеживается при пожарах и рубках леса. В районах нового освоения, на фоне наблюдаемых в отдельных пунктах чрезмерных одноразовых нагрузок, появляются неустойчивые экосистемы, потерявшие способность к самовосстановлению. Эти нарушения часто необратимы (Striganova, 1979; Матвеев, 1995; Порядина, 1995; Ганин, Манухин, 2000; Имранова и др., 2002; Кукавская, Безкоровайная, 2002; Краснощеков и др., 2004; Гонгальский, 2006; Безкоровайная, 2009; Aubert et al., 2003; Tong et al., 2004 и др.).

В лиственничниках Нижнего Амура были выделены участки разной степени нарушенности, пройденные хозяйственными рубками и палом 25-летней (биотоп горевший) и 15-летней (биотоп деградированный) давности. В качестве контроля был взят заповедный лиственничник.

При этом типе воздействия также отмечается резкое снижение общей биомассы педобионтов при нарастании степени нарушенности биотопа (табл. 5.5). Аналогично реагирует на это и трофическая структура мезопедобионтов (рис. 5.5). Так, соотношение биомасс хищников, сапрофагов и фитофагов в ряду ненарушенный биотоп—горевший—деградированный меняется следующим образом: 15 : 65 : 20—25 : 40 : 35—50 : 15 : 35. Как видно, усиливается пресс хищников, а угнетается прежде всего сапротрофный комплекс. Наибольшему риску исчезновения подвержены представители группировки минерализаторов. В этом ряду катастрофически снижается видовое разнообразие наземных брюхоногих моллюсков (8—2—1) и двупарноногих многоножек (5—3—0). Из группировки гумификаторов исчезают такие виды червей, как *Eisenia nordenskioldi* и *Drawida ghilarovi*, а также личинки мух *Bibio* sp., выполняющие среди мезопедобионтов основную функцию в поддержании естественного почвенного плодородия. Таким перестройкам в немалой степени способствуют постпирогенные изменения в почвенном микробном комплексе (Тен, 2009), который является облигатным компонентом детритной пищевой цепи мезопедобионтов.

В результате палов и рубок, приводящих к коренным перестройкам биоценозов, исчезает кормовая база для многих жуков-фитофагов. Такие изменения приводят к распаду характерного комплекса этой трофической группы. В горевших лиственничниках не

Таблица 5.5

**Численность и биомасса основных групп почвенной мезофауны лиственничников разной степени нарушенности, (экз/м<sup>2</sup>)/(мг/м<sup>2</sup>)**

Группа	Лиственничник разнотравно- багульниковый	Лиственничник горевший	Лиственничник деградированный
Aranei	110 / 210	74 / 230	13 / 74
Lithobiidae	57 / 240	21 / 130	8 / 44
Geophilidae	38 / 150	50 / 430	5 / 23
Carabidae	8 / 97	5 / 71	14 / 270
Staphylinidae	18 / 120	12 / 15	10 / 10
Mollusca	25 / 270	3 / 21	1 / 2
Diplopoda	22 / 70	17 / 50	0
Diptera	22 / 180	70 / 550	4 / 23
Enchytraeidae	29 / 150	220 / 840	21 / 80
Moniligastridae	8 / 1850	0	0
Lumbricidae	7 / 1100	0	0
Elateridae	11 / 93	2 / 45	6 / 31
Curculionidae	5 / 110	9 / 110	1 / 3
Chrysomelidae	0	0	0,3 / 3
Scarabaeidae	1 / 140	0	2 / 26
Cantharidae	1 / 12	0	0
Silphyidae	1 / 21	0	0
Coleoptera	15 / 110	2 / 19	2 / 110
Lepidoptera	7 / 260	10 / 880	8 / 80
Hemiptera	7 / 25	0,5 / 23	1 / 36
Hymenoptera	2 / 190	1,5 / 11	0
Diplura	2 / 2	0,5 / 0,1	0
Mermithidae	0	0,5 / 2	0
Прочие	4 / 90	3 / 72	1 / 13
<b>Всего</b>	<b>400 / 5500</b>	<b>510 / 3600</b>	<b>100 / 830</b>

отмечаются мягкотелки, пластинчатоусые и листоеды, значительно обеднен видовой состав слоников.

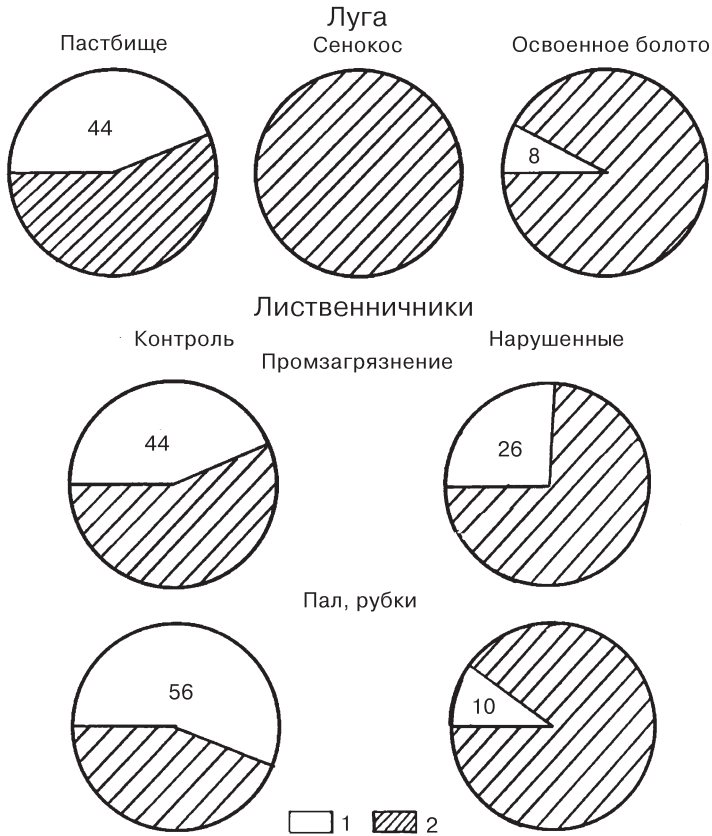
Пирогенные структурные перестройки сообщества мезопедобионтов вызваны, в первую очередь, разрушением среды обитания, а

именно физической компоненты экологической ниши. Происходит это в основном за счет полного исчезновения или уменьшения мощности подстилки, что сводит к минимуму объем обитаемого пространства, а следовательно, вызывает рост конкуренции на участках, слабо затронутых огнем (рефугиумах). На рис. 5.7 видно, что при уменьшении абсолютной численности беспозвоночных в основном угнетаются обитатели подстилочного горизонта, что отмечалось и другими исследователями (Горлова, 2001; Гонгальский, 2006 и др.). Такой характер изменения вертикальной структуры педобионтов является, вероятно, закономерным для множества подобного рода воздействий.

Таким образом, эти виды воздействия вызывают динамику сообщества мезопедобионтов в критических состояниях по типу А (рис. 5.3).

На открытых местообитаниях периодические затопления значительно обедняют комплексы почвообитающих животных (Крамной, 1977; Рябинин, Ганин, 1989). Причем, как было показано ранее, видовое разнообразие и численность членистоногих снижаются с увеличением вероятности затопления (Uetz et al., 1979; цит. по: Ганин, 1997). На затопляемых лугах Амура очень мало хищников, из них полностью отсутствуют подстильно-почвенные литобииды и геофилиды. Из сапрофагов не встречаются подстилочные диплоподы, личинки бибионид и типулид. Эта трофическая группа представлена фактически одним видом земляных червей. Фитофаги обеднены как численно, так и за счет отсутствия личинок листоедов, хрущей, мягкотелок. Динамика сообщества мезопедобионтов в критическом состоянии соответствует типу Б (рис. 5.3).

Пагубное влияние ежегодных палов на луговых педобионтов, особенно поверхностно обитающих, отмечалось неоднократно (Greenslade, Mott, 1983; Гонгальский, 2006 и др.). На нетронутых суходольных лугах Еврейской автономной области этот комплекс хорошо развит (рис. 5.7) (Кожухова, Рябинин, 1981). На пойменных лугах, подвергающихся весенним палам, основная масса беспозвоночных постоянно сосредоточена в верхних слоях почвы, где находится основной запас корней и максимальное содержание гумуса. При этом остается достаточно высоким значение биомассы мезопедобионтов (приложение: табл. 7). Это и почти полное отсутствие подстилочных беспозвоночных является особенностями пойменного комплекса. Динамика сообщества соответствует типу Б (рис. 5.3).



**Рис. 5.7.** Соотношение численности (в % от общей) поверхностно-подстилочных и собственно-почвенных обитателей: 1 – поверхностно-подстилочные, 2 – собственно-почвенные

Воздействия на мезопедобионтов в агроценозах изучается давно и обстоятельно (Ганин, 1995а; Стриганова, 2003; Гречаниченко, 2005; Гонгальский и др., 2005; Qiao, Wu, 2001; Zhang, Xu, 2004). Механизированные ежегодные сенокосы монокультуры неблагоприятно влияют на биомассу мезопедобионтов. Напротив, умеренный выпас благоприятен для почвенных обитателей (приложение: табл. 15). Важно подчеркнуть, что именно умеренный, ибо чрезмерное выедание и вытаптывание также пагубно сказываются на поверхностно-обитающих педобионтах. Кроме того, несколько изменяется и трофическая структура сообщества: проявляется тенденция снижения доли

сапрофагов и рост пресса хищников (рис. 5.5). Влияние сенокосов на видовое богатство мезофауны остепненных лугов не отмечается, хотя конкретная фауна сенокосных и пастбищных участков несколько разнится (приложение: табл. 15). Динамика сообщества мезопедобионтов в критическом состоянии соответствует типу Б (рис. 5.3).

Сходный характер изменений структуры мезопедобионтов под воздействием долгосрочного осушения и периодической вспашки происходит на кустарничково-сфагновых гетеротрофных болотных массивах Нижнего Амура (Ганин, 1995а). Почвенные животные как обязательное звено в биотическом круговороте способствуют более постепенному и экономному использованию органического вещества торфяных залежей. Данные по структуре комплексов мезофауны представлены в табл. 5.6. Сравнивая ненарушенный це-

Таблица 5.6

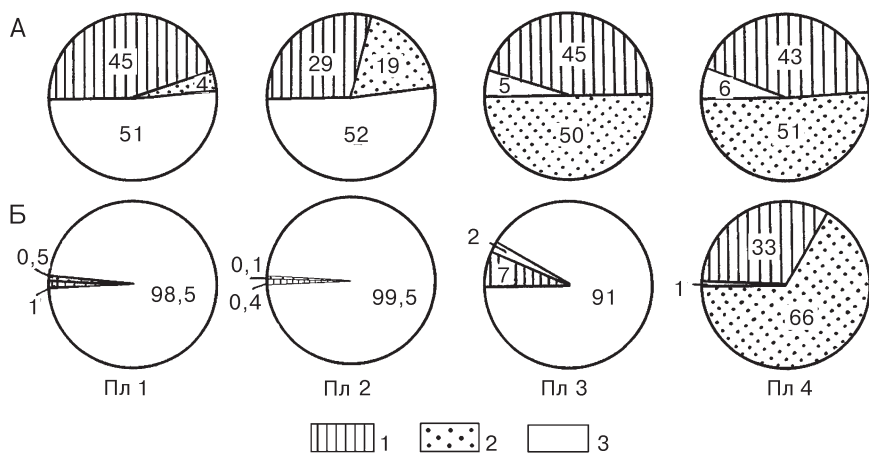
**Групповой состав мезопедобионтов на болотных участках разной степени освоенности**

Группа	Площадка 1			Площадка 2			Площадка 3			Площадка 4		
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>S</i>
Aranei	11	27	5	9	20	2	3	7	2	2	5	2
Lithobiidae	7	40	2	3	19	1	0	—	—	0	—	—
Geophilidae	0	—	—	1	1,2	1	0	—	—	0	—	—
Carabidae	4	32	2	5	38	1	4	33	1	7	54	4
Staphylinidae	9	16	2	7	12	2	1	1,7	1	0	—	—
Ragidiidae	0	—	—	0	—	—	1	35	1	1,5	100	1
Curculionidae	1	30	1	0	—	—	0	—	—	1	30	1
Elateridae	0	—	—	0	—	—	0	—	—	2,5	4	1
Coleoptera	2	15	1	13	22	2	10	60	2	6	50	3
Tipulidae	0	—	—	0	—	—	0	—	—	4,5	270	1
Lepidoptera	0	—	—	2	15	2	1	4	1	0	—	—
Moniligastridae	10	10450	1	40	43450	1	1	1000	1	0	—	—
Enchytraeidae	25	145	3	3	8	2	0	—	—	0	—	—
Diptera	0	—	—	1	2	1	1	5	1	1,5	2	1
Mermithidae	1	1,5	1	0	—	—	0	—	—	0	—	—
Formicidae	8	30	1	0	—	—	0	—	—	0	—	—
<b>Всего</b>	<b>77</b>	<b>10700</b>	<b>19</b>	<b>82</b>	<b>43600</b>	<b>15</b>	<b>20</b>	<b>1110</b>	<b>10</b>	<b>24</b>	<b>500</b>	<b>14</b>

*Примечание.* *N* — численность, экз/м<sup>2</sup>; *B* — биомасса, мг/м<sup>2</sup>; *S* — число видов.

ноз (площадка 1) и осушенный в течение 12 лет участок болота под сенокосом (площадка 2), можно отметить, что снятие лимитирующего фактора переувлажнения в целом благоприятно сказывается на состоянии педобионтов. Значительный рост биомассы вызван увеличением численности земляных червей *Drawida ghilarovi*, для которых данный тип увлажнения и отсутствие ежегодной вспашки являются оптимальными. Появились собственно почвенные беспозвоночные (геофилиды), характерные для зональных типов почв (Рябинин, 1975; приложение: табл. 1–15). Подобные изменения отмечались и другими авторами (Борисович и др., 1980). При этом с переходом от целинных фитоценозов к сенокосным монокультурным угодьям связано некоторое падение видового богатства педобионтов. Из комплекса исчезают Mermithidae – черви-паразиты беспозвоночных, черные лесные муравьи *Mirmica* sp. и другие животные, но возрастают численность и относительное обилие педобионтов-фитофагов (рис. 5.8).

На фоне благоприятного воздействия осушения ежегодная в течение 5 лет вспашка сказывается на педобионтах негативно (площадка 1, 3). Полностью исчезает подстилочный комплекс. Резко снижаются общая численность и биомасса, падает показатель видового



**Рис. 5.8.** Соотношение трофических групп почвенной мезофауны торфяных залежей (% от общей): 1 – хищники; 2 – фитофаги; 3 – сапрофаги; А – численность; Б – биомасса; пл – обследованные участки: 1 – неосушенное болото; 2–4 – осушенное болото разной степени освоенности

разнообразия (с 19 до 10). Наиболее уязвимы при данном типе воздействия сапрофаги. Их относительное обилие снижается практически на порядок, число видов уменьшается вдвое. Фитофаги на площадке 3 становятся доминирующей группой, т. е. детритный тип пищевой цепи меняется на пастбищный.

Природно-климатические изменения приводят к такому же эффекту. Так, например, зональное нарастание аридности выражается в количестве и составе видов гильдии, в изменении трофической структуры педоценоза с преобладанием фитофагов (Чернов, 1975; Криволицкий и др., 1985; Всеволодова-Перель, 2002; Стриганова, 2005). Этот признак является характерным при нарушениях, связанных с деградацией почвенного яруса. Механическое воздействие практически не затрагивает напочвенную группу бегающих хищников. На такой стадии трансформации почв из сообщества мезопедобионтов исчезают малочетинковые черви *Enchytraeidae*, представитель хищных многоножек почвенно-подстилочный *Lithobius brandtii* и собственно почвенный *Escarius japonicus*. Заметим, что последний вид элиминировался и под воздействием отходов сернокислотного производства.

Пятнадцатилетнее использование (площадка 4) под пропашные культуры привело к глубокой перестройке комплекса мезофауны. Совсем исчезают хищные коротконадкрылые жуки *Staphylinidae*, последний представитель которых *Tachyprorus macropterus*. Общая биомасса снижается в 20 раз. Упрощенность механической структуры почвы, разрушение скважин и микропор, являющихся физической составляющей среды обитания педобионтов (Гиляров, 1965), приводит к полному исчезновению червя-норника *D. ghilarovi*, поддерживающего естественное почвенное плодородие. Показательными являются изменения на популяционном уровне у этого червя. Соотношения адультов, субадультов и ювенильных особей выглядят по участкам следующим образом: площадка 1 – 1 : 1 : 1, площадка 2 – 1 : 6 : 3, площадка 3 – 1 : 0 : 0, площадка 4 – 0 : 0 : 0. Соответственно меняется средний вес особи – 1,20 г, 1,07 и 2,0 г. Как видно, при неблагоприятных условиях (переувлажнение, с одной стороны, и механическое разрушение среды обитания, с другой) страдают, прежде всего, ювенильные стадии. В связи с этим *D. ghilarovi* является биоиндикатором необратимых изменений в осушенных торфяных почвах.

Экологическими доминантами верхнего слоя почвы становятся фитофаги, а появление среди них проволочников – верный признак

аридизации почвенных условий. Этот факт отмечался и при осушении торфяников Поволжья (Борисович и др., 1980), сообществ населения степных почв (Стриганова, 2005), полупустынных почв Прикаспия (Всеволодова-Перель, 2002). Многие из фитофагов становятся вредителями агрокультур.

Освоение и использование площадки 5 были идентичны предыдущим. Однако вследствие меньшей первоначальной мощности торфяного слоя на этом участке отмечены антропогенно-выпаханные почвы, образовавшиеся после сработки торфа. Визуальный осмотр участка показал, что такая почва является практически необитаемой для всех мезопедобионтов. Наиболее низкое содержание органического вещества, очень слабая оструктуренность приводят к полной ликвидации этой экологической ниши для собственно педобионтов. Здесь можно встретить лишь представителей летающих форм травоядных насекомых.

Таким образом, очевидно, что динамика сообщества мезопедобионтов в такого рода критическом состоянии соответствует типу В (рис. 5.3).

Корреляция деградированности почв площадок 3, 4 и 5 с угнетением в них сообщества мезопедобионтов дает основания использовать характеристики последнего для отражения перспективной пригодности агроценозов Приамурья.

Что касается влияния антропогенных нарушений на *функционализацию* мезопедобионтов (Воробейчик, 2002; Воробейчик, Позолотина, 2003), проявляющееся через их участие в биотическом круговороте, то оно достаточно подробно изучено нами в листовничнике вблизи сернокислотного завода (Рябинин и др., 1988; Ганин, 1997). В импактной зоне СКЗ, где отмечается значительно меньший запас подстилки, вслед за уменьшением почти на порядок относительно фона биомассы крупных сапрофагов, следует сокращение потребленного ими опада на такую же величину. Доля таких сапрофагов в общем процессе разложения сокращается: на фоновой территории эта величина составляет 55 %, в импактной зоне – лишь 40 %.

При этом примечательно, что показатель  $k$  (отношение потребленного опада к биомассе деструкторов  $C/B$ ) одинаков для комплексов крупных сапрофагов вблизи ИЭ и фона, хотя по структуре, как было уже показано, они различны (табл. 5.4). В этом проявляется принцип функциональной избыточности, или экологического дублирования, когда виды одного функционального блока заменяются



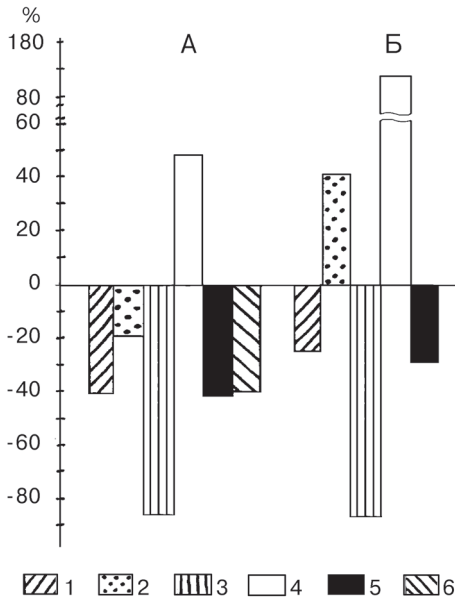
другими. При этом, однако, меняется характер трансформации опада, что проявляется в отношении  $C/N$ .

В импактной зоне лиственничника положительная роль крупных сапрофагов в выведении биогенных элементов из опада в значительной степени ослаблена вследствие воздействия на них пыли шламохранилища и сажи. Вблизи ИЭ отмечается активное депонирование в опаде химических элементов, особенно азота и кальция (рис. 5.9).

Среди важнейших факторов, влияющих на иммобилизацию элементов в подстилке, оказалось закрепление их в биомассе сапрофитных микроорганизмов, о чем свидетельствует повышенное содержание белкового азота в опаде (Рябинин и др., 1988). Разрушая опад и микробные клетки, почвенные беспозвоночные в норме способствуют выведению биогенов в доступной для растений форме, вовлечению этих элементов в биотический круговорот. Этого как раз и не происходит в условиях промышленного загрязнения почвенного яруса.

Количественные изменения и переориентация в направленности потоков биогенных элементов через отдельные компоненты экосистемы относятся к функциональным нарушениям. В импактной зоне лиственничника величина общего потока биогенов через популяции крупных сапрофагов сокращается втрое (табл. 5.7). В 2–4 раза уменьшаются потоки кальция, калия, углерода и азота, менее других изменяется поток магния, практически остается прежним поток натрия.

В импактной зоне меняется и отношение массы элементов, проходящей с потоком, к



**Рис. 5.9.** Влияние крупных сапрофагов на баланс биогенов в опаде при его разложении в условиях загрязнения отходами СКЗ (% от исходного): 1 – углерод; 2 – азот; 3 – калий; 4 – кальций; 5 – магний; 6 – натрий; А – весь комплекс мезопедобионтов (контроль); Б – без участия крупных сапрофагов

их запасу в популяциях сапрофагов ( $I/B$ ). Так, для кальция оно увеличивается с 0,3 до 335. Этот элемент перестает быть лимитирующим (Покаржевский, 1985) и, более того, возможны токсикозы (Мелецис, 1985). То же отмечается для магния: отношение возрастает более чем на порядок и доходит до 375. Что касается остальных элементов (азот, калий и натрий), то напряжение с ними также ослабевает, однако по-прежнему они выступают в качестве лимитирующих ( $I/B < 20$ ) (Ганин, 1997). Таким образом, очевидна смена набора лимитирующих продукцию мезопедобионтов элементов, что позволяет говорить по крайней мере о локальном изменении типа биологического круговорота, характерного для зональных растительных сообществ (Родин, Базилевич, 1965).

Таблица 5.7

**Суммарный поток биогенов через популяции сапрофагов в естественных и нарушенных биотопах лиственничников**

Группа	<i>C</i>	<i>N</i>	<i>K</i>	<i>Ca</i>	<i>Mg</i>	<i>Na</i>	Всего
Естественные							
Mollusca	$\frac{6,13}{32}$	$\frac{0,31}{31}$	$\frac{0,023}{38}$	$\frac{0,34}{31}$	$\frac{0,05}{26}$	$\frac{0,004}{29}$	$\frac{6,86}{32}$
Diplopoda	$\frac{1,40}{7,3}$	$\frac{0,08}{8,0}$	$\frac{0,005}{8,3}$	$\frac{0,082}{7,5}$	$\frac{0,012}{6,3}$	$\frac{0,001}{57}$	$\frac{1,58}{7}$
Diptera	$\frac{11,6}{61}$	$\frac{0,61}{61}$	$\frac{0,037}{62}$	$\frac{0,681}{62}$	$\frac{0,127}{67}$	$\frac{0,009}{57}$	$\frac{13,1}{61}$
<b>Всего, г/м<sup>2</sup>×сезон</b>	<b>19,2</b>	<b>1,00</b>	<b>0,07</b>	<b>1,10</b>	<b>0,19</b>	<b>0,01</b>	<b>21,5</b>
Нарушенные							
Diplopoda	$\frac{0,40}{6,4}$	$\frac{0,02}{7,7}$	$\frac{0,001}{5,3}$	$\frac{0,022}{3,0}$	$\frac{0,004}{2,7}$	$\frac{0,0002}{1,4}$	$\frac{0,42}{4}$
Megadrili	$\frac{5,90}{94}$	$\frac{0,24}{92}$	$\frac{0,018}{95}$	$\frac{0,650}{97}$	$\frac{0,146}{97}$	$\frac{0,014}{99}$	$\frac{6,97}{96}$
<b>Всего, г/м<sup>2</sup>×сезон</b>	<b>6,30</b>	<b>0,26</b>	<b>0,02</b>	<b>0,67</b>	<b>0,15</b>	<b>0,01</b>	<b>7,41</b>

*Примечание.* Над чертой – г/м<sup>2</sup>×сезон, под чертой – % от общего потока.

Анализируя влияние различных возмущающих факторов на характер *структурных изменений* сообщества мезопедобионтов, становится очевидной неспецифичность внешнего воздействия, т. е. эффект от влияния не связан с происхождением возмущения.

Структурные изменения сообщества мезопедобионтов можно сгруппировать в следующем порядке. Аэрополлютанты, пожары, промышленные рубки, многолетняя вспашка осушенных болотных массивов одинаково влияют на этих беспозвоночных по следующим позициям:

- 1) *снижение численности/биомассы;*
- 2) *депрессия и гибель сапрофагов и, в первую очередь, минерализаторов;*
- 3) *усиление пресса хищников;*
- 4) *смена типа трофической цепи с детритной на пастбищную;*
- 5) *деградация подстилочного комплекса;*
- 6) *изменения пространственного распределения;*
- 7) *обеднение видового состава.*

Чрезмерный сенокос на плакоре также негативно сказывается на почвенных беспозвоночных (позиции 1–6). Умеренный выпас способствует сохранению структуры почвы, а следовательно, и мезопедобионтов. Периодические затопления, палы, сенокос на пойменных лугах влияют на структуру педобионтов с проявлениями, обозначенными в позициях 4–7. При этом здесь происходит максимальное упрощение комплекса крупных беспозвоночных, что, однако, не влияет на его бесконечно долгое существование.

Эффект от воздействия зависит, во-первых, от уязвимости конкретного компонента экологической ниши, перехода его в разряд критических. Все виды воздействия на педобионтов (за исключением, вероятно, контактных ядов и проникающей радиации) реализуются через изменения тех или иных условий обитания, что в свою очередь может приводить к лимитированию их ресурсной базы (обитаемое физическое пространство, объект питания и пр.). Это на фоне остального неизбежно порождает конкурентное напряжение. Во-вторых, эффект определяется характером воздействия: интенсивностью (амплитудой), скоростью нарастания нагрузки и повторяемостью воздействия.

В связи с этим, в соответствии с общей концепцией Пригожина, для сообществ мезопедобионтов в критических состояниях

нами отмечаются три основных типа его динамики в зависимости от характера воздействия. *Tun A* (сильное однократное воздействие, превышающее порог устойчивости биосистемы): необратимость процесса деградации первоначального сообщества (изменения плотности, видового состава, пространственного распределения, соотношения трофических групп, переориентация биотических связей, изменения функциональных характеристик, или биоценотической значимости). *Tun B* (слабое краткосрочное воздействие): по причине достаточной силы связей между внутренними элементами сообщества, т. е. его упругости, происходят несущественные флуктуации значений тех же показателей вблизи точки устойчивости на время действия возмущающих факторов. Динамика сообщества мезопедобионтов в полевом эксперименте по фумигации сернистым ангидридом характеризуется этими двумя кривыми. *Tun B* (не превышающие порога устойчивости хронические воздействия): постоянное состояние нестабильности в связи с накоплением дозы приводит к нарастанию во времени амплитуды флуктуаций, разрыву внутренних связей между элементами сообщества и к неизбежному отклику в соответствии с законом «все или ничего», в результате которого осуществляется переход сообщества в новое устойчивое состояние (теория Холинга) или его полное разрушение. Динамика сообщества мезопедобионтов в импактной зоне сернокислотного производства соответствует этому типу.

Сообщество педобионтов как часть биоценоза характеризуется низкой интегрированностью, согласно Шмальгаузену [1968]. Подвижность компонентов, взаимозаменяемость, викарирование допускают более или менее автономные преобразования, что ведет к росту устойчивости сообщества к внешней среде.

Регуляция устойчивости осуществляется через структуру функциональных блоков сообщества. Снижение уровня устойчивости может проходить в несколько этапов: I (краткосрочные и обратимые изменения) – смена доминантов в гильдии / функциональной группировке, II (среднесрочные, часто обратимые изменения) – концентрирование доминирования в связи с ростом количества лимитирующих факторов, III (среднесрочные, редко обратимые изменения) – монодоминирование в гильдии / группировке по той же причине при минимуме ее устойчивости, IV (долгосрочные, чаще необратимые изменения) – полная элиминация видов, гильдий и группировок из функционального блока. Этапы отражают переориентацию биотических связей по причине уменьшения объема доступных ресурсов

и ужесточения условий их эксплуатации, приводящей к разрушению ценоза. При этом принципиальных различий между природно-климатическим и антропогенным происхождением нарушений нет.

Высокая устойчивость функционального блока обеспечивается главным образом таксономически отдаленными видами с разной физиологической толерантностью, выработанной оригинальным набором лимитирующих и компенсаторных факторов их экологических ниш. С мозаичностью экологического стандарта каждого вида связана разная чувствительность функционально сходных педобионтов к изменению одних и тех же факторов среды. Возмущения однофакторные селективно воздействуют лишь на некоторые из таких видов, многофакторные затрагивают большее, но далеко не все их число. Суммарно это проявляется в эволюционной долговечности функциональной структуры сообщества.

Долгосрочные перестройки в функциональных группировках сообщества мезопедобионтов при наличии экологического дублирования переходят в его **функциональные нарушения**. Вслед за угнетением биомассы сапрофагов *меняются темпы разложения опада и направление его трансформации*. Это приводит к локальным изменениям характеристик зонального типа биологического круговорота, *качественной смене лимитирующих продукцию биогенных элементов*.

Наиболее чувствительными мезопедобионтами к иссушению, изменениям кислотности гумусированного горизонта и механической структуры почвы в Приамурье выступают диплоподы полизоиды *Angarozonium amurense*, геофилломорфные многоножки *Escarius japonicus*, фитосапротрофные брюхоногие моллюски *Discus pauper*, земляные кольчатые черви *Eisenia nordenskioldi pallida* и *Drawida ghilarovi*. Эти виды беспозвоночных являются биоиндикаторами антропогенных изменений таких параметров в среде обитания.

Полученные данные могут быть использованы для целей экологического нормирования в условиях дальневосточного региона.



## ГЛАВА 6

### ПОЧВЕННАЯ ФАУНА В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ КОНТРОЛЕ

#### 6.1. СОДЕРЖАНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В МЕЗОПЕДОБИОНТАХ ИЗ ЗАПОВЕДНЫХ И ОСВОЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ: ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ФАКТОРЫ

**П**роблема биологической индикации среды обитания человека активно разрабатывается во всех промышленно развитых странах. Рассматривая изменения окружающей среды с помощью биологических систем и их реакций, можно судить о биологическом воздействии антропогенных стрессоров со стороны, не доступной физическим и химическим методам измерения (Биоиндикация загрязнений..., 1988; Biological monitoring..., 1991; Криволицкий, 1994; Христофорова, 1989; Христофорова и др., 1993; Преображенский и др., 2000).

Ассимилируя подвижные формы микроэлементов, почвенные животные отражают уровень содержания биодоступных металлов в среде обитания. Всегда встречаясь как на заповедных, так и на освоенных территориях, они являются удобными индикаторами антропогенных и техногенных загрязнений (Радиоэкология почвенных животных, 1985; Покаржевский, 1985, 1988; Жулидов и др., 1988; Бутовский, 1993а, б, в; Криволицкий, 1994; Ганин, 1995б; Gestel van, 1991; Straalen van, Vaal, 1993; Hopkin et al., 1993; Ganin, 1993; Ganin et al., 1995; Филимонова и др., 2000; Гонгальский, Криволицкий, 2003; Покаржевский и др., 2005; Li, Jiang, 2006 и др.). В условиях хронического загрязнения беспозвоночные могут реагировать даже на относительно слабые нагрузки вследствие эффекта кумуляции дозы (Рябинин и др., 1988; Ганин, 1992, 1993а, б, 1995а, б, 2008а).

Несмотря на то что подавляющее число видов животных суши обитает в почве и на долю почвенных беспозвоночных приходится около 0,9 зоомассы в наземных экосистемах, до последнего времени об их химическом составе было известно гораздо меньше, чем о химическом составе млекопитающих, не говоря уже о морских животных. Это определялось, в первую очередь, практическим значением знания элементного состава млекопитающих как «модельной группы» изучения человека или морских организмов для решения задач геохимии, геологии. Не случайно общие закономерности концентрирования элементов в живом веществе (Вернадский, 1978) в зависимости от положения элемента в Периодической таблице Д.И. Менделеева были установлены на основе анализа химического состава морских организмов, а монография А.П. Виноградова «Химический элементарный состав организмов моря» и другие его работы [1935; цит по: Покаржевский, 1985] являются на настоящий момент основной сводкой, посвященной этой проблеме.

А.Д. Покаржевским [1988] была предложена эколого-геохимическая классификация элементов, которая отражает экологические процессы и биологические геохимические барьеры. В соответствии с этими представлениями выделяются следующие группы элементов:

1. Экогены – азот и фосфор, элементы экосистемного круговорота, определяющие круговорот других элементов в экосистеме; роль живого вещества в миграции этих элементов подавляющая.

2. Биогены (органогены) – калий, кальций, магний, натрий хлор, сера, углерод, водород, кислород – жизненно необходимые элементы, круговорот которых определяется круговоротом азота и фосфора; значение живого вещества в их круговороте велико, превышает значение всех остальных видов миграции.

3. Микроэлементы, среди которых жизненно необходимые элементы для всех организмов и для отдельных групп, – это железо, марганец, кремний (до некоторой степени), кобальт, молибден, никель, бор, медь, галлий, олово, рубидий, йод, бром, фтор, селен; роль живого вещества в круговороте этих элементов проявляется в течение геологического времени. Биологическая роль некоторых устанавливается.

4. Экологические примеси – элементы, которые не несут определенной биологической роли и вовлекаются в круговорот вместе с элементами-носителями. Это стронций, цезий, барий, алюминий.

5. Абиогены – это элементы, не включающиеся в биологический круговорот, как, например, инертные газы или токсичные в очень низких концентрациях ртуть, кадмий, бериллий.

6. Техногены – элементы, синтезированные и попадающие в среду в результате человеческой деятельности (технеций, трансурановые элементы).

А.Д. Покаржевским были установлены общие закономерности концентрирования химических элементов в наземных и почвенных животных [1985, 1988, 1993]. Было показано, что для большинства видов характерно сходство концентраций макроэлементов *O, C, H, N, Ca, P, K, S, Na, Cl, Mg* (порядок величин в сухом веществе 10–0,01 %), йода и содержание воды в телах вне зависимости от таксономического положения, типа питания, местообитания. Концентрации микроэлементов (в данном случае по величине содержания в живом веществе ниже 0,01 %) обусловлены, с одной стороны, видовыми особенностями животных, с другой – концентрацией элемента в пище. По мере увеличения атомного номера элемента зависимость его концентрации в теле от концентрации в пище возрастает (исключение – галогены). Макроэлементы и йод концентрируются в телах животных по барьерному типу в соответствии с классификацией А.Л. Ковальского [1974], микроэлементы – по среднебарьерному или безбарьерному типу.

Тяжелые металлы (ТМ – химические элементы с плотностью выше 5 г/см<sup>3</sup> и концентрацией, исчисляемой в частях на миллион) различаются по их функциональной роли в организме беспозвоночных, являясь в основном коферментами и входя в состав функциональных белков, и соответственно по степени токсичности. Очевидно, что токсичность металлов проявляется при нежелательном их включении в биохимические реакции (Бутовский, 1993а, б; Еремина и др., 1998). Существует ряд критериев, которым должно удовлетворять понятие «незаменимый элемент» для функционирования организма (Ковальский, 1974; Норкин, 1989). Согласно им, во-первых, при исключении элемента из диеты наблюдаются нарушения роста и размножения организма; во-вторых, эффект исключения элемента из диеты должен сопровождаться патологическими нарушениями и / или изменениями энзиматической или гормональной активности, причем последняя может быть восстановлена при повторном внесении элемента; в-третьих, выраженность эффектов, связанных с недостатком элемента, пропорциональна его концентрации; в-четвертых, элемент должен являться незаменимой структурной



единицей белка, гормона или другого биологически активного вещества. Все это позволяет развивать теоретическую базу для понимания экофизиологических механизмов биоиндикации.

На настоящий момент в Дальневосточном регионе проведены работы по определению фоновых содержаний тяжелых металлов I—III классов опасности — *Pb, Zn, Cd, Co, Cu, Cr, Ni, Mn, Sr, Hg* — в биомассе 50 видов почвенных беспозвоночных в 100 вариантах встречаемости на некоторых заповедных и освоенных территориях Приамурья. Исследования проведены с целью выяснения значимых для этого признака факторов и выявления среди животных видов, пригодных для индикации загрязнения и мониторинга поллютантов.

Материал собран в Большехехцирском (БХЗ) (48° с. ш., 135° в. д.), (КМЗ) Комсомольском (51° с. ш., 138° в. д.) и Хинганском (ХНЗ) (49° с. ш., 131° в. д.) природных заповедниках в лиственных, хвойно-широколиственных и широколиственных биотопах зоны смешанных лесов. Кроме того, обследована освоенная территория юга Хабаровского края и Амурской области, а для сравнения — несколько точек в Приморье и на Камчатке на участках с разной степенью антропогенной и техногенной нагрузки.

Фоновые содержания ряда ТМ в почвах изучаемого региона отражены в работах других исследователей (Ивашов, 1993; Кот, 1999; Kot, Matyushkina, 1997 и др.).

Полученные данные по экологически чистым участкам **заповедных территорий** сведены в табл. 6.1, где виды беспозвоночных сгруппированы по территориальной (заповедной) и трофической принадлежности. Так, с 1 по 9 — это животные, относящиеся к хищникам, с 10 по 35 — к сапрофитам, с 36 по 43 — к фитофагам.

Анализ наших данных выявляет, что самые значительные различия по микроэлементному составу отмечаются у крупных таксонов мезопедобионтов. Например, у слизней или двупарноногих многоножек из разных типов, отрядов и семейств (табл. 6.1) по некоторым элементам отличия доходят до 7–70 и 7–40 раз соответственно.

Явно существование и видовых отличий содержания ТМ в беспозвоночных: при совместном обитании у каждого вида свой оригинальный набор концентраций микроэлементов. Как и в случае с растениями, при относительно низких концентрациях микроэлементов в среде или корме, с ростом концентрации микроэлементов не наблюдается барьера аккумуляции этих элементов в телах животных.

Таблица 6.1

Содержание ТМ в почвенных беспозвоночных на заповедных территориях, мг/кг сухой массы

№	Видовое название	Вариант	Pb (16)	Zn (10)	Cd (16)	Co (17)	Cu (9)	Cr (10)	Ni (16)	Mn (9)	Sr (16)	Hg (15)
1	<i>Carabus bilbergi</i>	БХ3	2,4	310	4,0	0,7	14	0,3	3,0	32	5,5	0,05
2	<i>C. canaliculatus careniger</i>	БХ3	2,2	220	1,0	0,5	16	0,5	4,0	26	4,0	—
3	<i>Carabus vietinghoffi</i>	БХ3	2,6	200	3,6	2,4	42	0,2	7,0	25	4,5	0,05
4	<i>Pterostichus chechirensis</i>	БХ3	5,0	140	0,7	н. о.	18	0,4	7,0	29	7,5	—
5	<i>Pterostichus alacer</i>	БХ3	1,5	150	н. о.	н. о.	26	0,3	8,0	65	3,8	—
6	<i>Pterostichus adstrictus</i>	БХ3	1,3	320	3,5	6,4	58	0,5	4,7	85	13	—
7	<i>Carabus sichotensis</i>	КМ3	7,3	500	4,5	н. о.	20	1,8	22	17	15	—
8	<i>C. hummeli</i>	ХН3	1,4	110	2,0	0,4	16	0,6	3,0	28	1,5	0,05
9	<i>Lithobius</i> spp.	БХ3	1,5	180	0,9	6,8	48	2,7	7,2	23	25	—
10	<i>Succinea lauta</i>	БХ3	15	230	10	9,0	50	5,0	18	260	180	—
11	<i>Succinea oblonga</i>	БХ3	27	360	26	18	90	3,0	50	370	180	—
12	<i>Arton sibiricus</i>	БХ3	17	170–800	6,4	15	60	20	15	540	90	—
13	<i>Deroceras agreste</i>	БХ3	18	450	8,8	3,5	60	2,1	8,3	3560	62	—
14	<i>Meghimatium bilineatum</i>	БХ3	7,3	200	12	9,3	90	0,3	8,4	820	22	—
15	<i>Discus pauper</i>	БХ3	9,0	400	2,1	23	50	1,3	27	270	270–650	—
16	<i>D. pauper</i>	КМ3	8,0–28	350–570	4,5–8,6	7,5–18	29–35	1,5	11–14	450	420–520	0,05
17	<i>D. pauper</i>	ХН3	39	470	11	12	53	3,3	28	310	400	0,05
18	<i>Bradybaena ussuriensis</i>	БХ3	34	200–510	8,0–15	5,8–12	60	1,1	24	100	520	0,03
19	<i>Bradybaena taacki</i>	БХ3	11	150–350	6,0–10	6,0–11	80	1,8	21	120	250–550	0,05
20	<i>B. taacki</i> , яйца	БХ3	59	54	5,7	19	39	1,8	21	47	55	—
21	<i>B. taacki</i>	КМ3	15	120–410	2,8–13	5,9–9,0	40	1,6	19	650	250–680	0,05
22	<i>B. taacki</i>	ХН3	8,0	160–240	5,0–12	6,1–8,5	150	0,8	13	200	250–260	0,03
23	<i>Sychotanus eurygaster</i>	БХ3	3,0	320	6,0	16	80	2,6	21	110	780	—

Окончание табл. 6.1

№	Видовое название	Вариант	Pb (16)	Zn (10)	Cd (16)	Co (17)	Cu (9)	Cr (10)	Ni (16)	Mn (9)	Sr (16)	Hg (15)
24	<i>Pacificulus amurensis</i>	БХЗ	2,5	510	11	12	150	2,2	20	800	660	—
25	<i>Diplomagraha ganini</i>	БХЗ	3,3	760	12	13	200	3,0	20	390	520	—
26	<i>Skleroprotopus coreanus</i>	ХНЗ	0,7	200	5,5	6,3	290	0,5	8,0	130	330	0,03
27	<i>S. coreanus</i> (exuvy)	ХНЗ	3,3	60	8,0	10	21	2,2	14	64	1000	—
28	<i>E. nordenskioldi pallida</i>	БХЗ	0,5	250	5,5	2,9	8,1	0,9	4,6	58	44	—
29	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	БХЗ	1,0	130—880	5,8	2,6	6,4	4,0	2,6	45	74	0,22
30	<i>E. n. nordenskioldi</i>	КМЗ	2,5	110—200	3,2	3,4	9,0	0,7	6,0	75	19	—
31	<i>E. n. nordenskioldi</i>	ХНЗ	2,8	240	5,5	5,8	8,0	0,7	3,0	150	8,0	0,13
32	<i>Enchytraeidae spp.</i>	БХЗ	1,4	160	6,9	Н. о.	8,3	2,4	9,0	32	46	—
33	<i>Drawida ghilarovi</i>	БХЗ	4,0	310	2,3	20	49	4,5	25	99	27	0,14
34	<i>D. ghilarovi</i>	КМЗ	6,1	220	3,2	5,1	22	0,6	4,0	180	22	0,15
35	<i>Sipha perforata (i)</i>	БХЗ	3,6	280	7,1	2,0	4,0	0,7	5,0	67	6,0	—
36	<i>S. perforata (l)</i>	БХЗ	4,3	560	3,9	9,3	85	0,4	2,3	110	43	—
37	<i>S. perforata (i)</i>	КМЗ	4,0	180	1,7	3,2	42	2,1	11	76	3,0	—
38	<i>Hyroganomorpha laevicolis (i)</i>	БХЗ	20	3600	13	11	860	8,5	37	260	45	—
39	<i>H. laevicolis (l)</i>	БХЗ	11	1150	0,3	14	60	35	30	32	12	—
40	<i>Netocia metallica</i>	КМЗ	2,8	150	1,3	Н. о.	12	0,8	8,0	26	1,0	0,04
41	<i>N. famelica</i>	КМЗ	17	1300	Н. о.	Н. о.	35	0,4	100	130	Н. о.	—
42	<i>Monochamus sutor</i>	КМЗ	3,7	290	13	10	62	1,1	15	75	43	—
43	<i>Gryllotalpa orientalis</i>	БХЗ	1,2	2100	1,3	0,7	14	0,8	23	320	75	—

Примечание. Н. о. — элемент в пробе не обнаружен, прочерк (—) — нет данных; в скобках — коэффициент вариации, %.

Однако видовые различия в аккумуляции тех или иных элементов наблюдаются в каждом районе совместного проживания этих видов, и соотношения видовых уровней концентраций достаточно устойчивы. Это было показано А.П. Виноградовым [1929, 1937; цит. по: Покаржевский, 1985] для марганца, а относительно недавно – А.Д. Покаржевским [1985, 1994] для разных элементов. Таким образом, по данному признаку имеет место видоспецифичность, наиболее четко проявляющаяся по нижнему уровню содержания анализируемых ТМ-микроэлементов.

Эволюция адаптаций к избытку металлов в среде хорошо проиллюстрирована для растений и микроорганизмов (Ковальский, 1974). Голландские ученые (Posthuma, Straalen van, 1993) опубликовали обзор, в котором проследили встречаемость и экологические следствия адаптаций к ТМ у наземных членистоногих. Одним из выводов обзора было заключение о наличии генетически закрепленной устойчивости к ТМ в популяциях 6 видов членистоногих. В то же время анализ данных с экологически чистых участков (табл. 6.1) показывает лишь порядковые сходства диапазона содержания ТМ в биомассе аборигенных видов с беспозвоночными других регионов евразийского континента (Покаржевский 1985).

Известно, что дальневосточный регион расположен в зоне Тихоокеанского рудного пояса. Его металлогеническая специализация (*Sn*, *Pb*, *Zn* и сопутствующие им *As*, *Ag*, *Cd* и другие элементы) проявляется в водотоках, растительности даже без участия человека, просто в силу природной особенности биогеохимической провинции и миграции элементов (Христофорова и др., 1989; Ивашов, 1993).

И на этом фоне отсутствие повышенных концентраций изучаемых ТМ в животных-педобионтах из экологически чистых участков региона вызывает интерес. То есть очевидна способность большинства популяции удерживать в незагрязненных условиях концентрации этих микроэлементов в генетически определенных пределах.

Однако при этом очевидно и другое. Данные, полученные по заповедникам, расположенным на северной, западной оконечностях и в центре подзоны кедрово-широколиственных лесов, показали существование диапазона концентраций – географической изменчивости содержания микроэлементов в биомассе беспозвоночных животных. Так, популяции 4 видов, взятых в качестве модельных (земляные черви *Eisenia nordenskioldi*, *Drawida ghilarovi*, брюхоногие наземные

моллюски *Discus pauper* и *Bradybaena maacki*), имеют достоверно различные концентрации изучаемых микроэлементов в разных частях своего ареала. У *E. nordenskioldi* не меняется содержание только меди, у *D. ghilarovi* – свинца и стронция, а у *B. maacki* – концентрации свинца и кобальта. В целом же у моллюсков одного вида территориальные (популяционные) отличия даже в экологически чистых условиях по содержанию большинства ТМ составляют 2–5 раз, у жужелиц – 5–10, у олигохет – 2–12 раз, при этом значительно уступая видовым отличиям. Ранее подобный факт был выявлен на заповедных территориях европейской части России (Жулидов и др., 1988).

Обзор мировых данных (по: Покаржевский, 1985, 1993) показал, что для микроэлементов характерен размах концентраций в особях одного вида с разных участков освоенной территории, достигающий нескольких порядков (до пяти в случае свинца и цинка). Географические отличия в содержании ТМ в биомассе показаны также на видах морских и пресноводных дальневосточных моллюсков (Христофорова, 1989; Богатов, Богатова, 2009). Так, например, отмечена их способность концентрировать микроэлементы в  $10^5$  раз больше, чем содержание ТМ в среде (Христофорова и др., 1993).

Диапазон значений содержания металла в биомассе животных, обитающих в разных частях своего ареала, или «емкость биоиндикатора» по отношению к тому или иному элементу (Ганин, 1992), является экологическим диапазоном толерантности.

Важно подчеркнуть, что у олигохет (организмов с низкими фоновыми концентрациями элементов) размах колебаний содержания ТМ в биомассе отмечен для большего количества анализируемых элементов, чем у моллюсков (организмов с более высоким фоновым показателем). Это будет подробно обсуждаться в следующем разделе.

Тот факт, что на освоенной территории Дальнего Востока концентрации металлов в биомассе беспозвоночных (табл. 6.2) могут быть ниже, чем на заповедной, подтверждает влияние на данный признак геохимического фона, в том числе и природных концентраций (оруденений) металлов, характерных для этого горного региона (Елпатьевский, Филатова, 1988).

В связи с изложенным можно утверждать, что геохимический фон – первый фактор по влиянию на содержание ТМ в педобионтах, он определяет популяционные отличия в микроэлементном составе беспозвоночных.

Таблица 6.2

Содержание ТМ в почвенных беспозвоночных освоенных территориях юга Хабаровского края, мг/кг сухой массы

№	Видовое название	Вариант	Pb (16)	Zn (10)	Cd (16)	Co (17)	Cu (9)	Cr (10)	Ni (16)	Mn (9)	Sr (16)	Hg (15)
1	<i>Argiocephalus macrocephalus</i>	Хр. Мяо-Чан, окрестности ГОК	5,7	920	8,0	—	14	2,4	4,3	61	—	—
2	<i>A. macrocephalus</i>	Хр. Мяо-Чан, окрестности СКЗ	6,2	890	25	32	62	9,7	8,3	86	190	—
3	<i>A. macrocephalus</i>	Хр. Малый Хехшир, рекреационная зона, центр города	3,3–12	270–290	4,4–11	12–14	33–62	5,5–7,1	14	18–23	36–91	—
4	<i>Lithobius spp.</i>	Хр. М. Хехшир, рекреационная зона	5,0	120	1,8	27	123	10	33	43	23	—
5	<i>Lithobius spp.</i>	Болотный массив пос. Вознесенка	1,9	150	1,0	89	40	49	67	22	40	—
6	<i>Sychotanus eurygaster</i>	Хр. М. Хехшир, рекреационная зона	6,7	170	2,0	26	85	4,0	31	78	130	—
7	<i>S. eurygaster</i>	г. Пион, пос. Славянка	9,0	320	2,0	3,2	46	6,0	35	390	—	—
8	<i>Pacifillus amurensis</i>	Хр. М. Хехшир, Чирки, радиоактивный (р/а) могильник	3,0	220	19	2,5	160	5,0	39	560	250	—
9	<i>Arion sibiricus</i>	Хр. М. Хехшир, Чирки, р/а могильник	16	370	10	1,3	76	—	9,0	470	60	—
10	<i>Discus pauper</i>	Хр. М. Хехшир, Чирки, р/а могильник	6,0	680	13	4,0	41	3,9	23	260	300	0,03
11	<i>D. pauper</i>	Хр. М. Хехшир, рекреационная зона	12	430	2,0	22	38	4,4	29	95	530	—

Продолжение табл. 6.2

№	Видовое название	Вариант	Pb (16)	Zn (10)	Cd (16)	Co (17)	Cu (9)	Cr (10)	Ni (16)	Mn (9)	Sr (16)	Hg (15)
12	<i>D. raiper</i>	Хр. Эповский, пос. Шивки	13	250	2,0	6,1	10	2,1	8,1	120	180	—
13	<i>D. raiper</i>	г. Гион, пос. Славянка	13	200	6,0	4,2	34	1,8	16	360	—	—
14	<i>D. raiper</i>	Хр. Мяо-Чан, пос. Солнечный, рудник	123	1170	15	21	68	—	10	570	530	—
15	<i>D. raiper</i>	Хр. Скалистый, г. Шаман	13	260	2,0	24	55	1,4	26	770	460	—
16	<i>D. raiper</i>	Призворонье, сопка	10	590	13	4,0	58	2,0	21	740	180	0,03
17	<i>Bradyaena taaski</i>	Хр. М. Хехир, рекреационная зона	$\frac{25}{9,0-49}$	$\frac{290}{175-400}$	$\frac{3,6}{1,6-5,6}$	$\frac{20}{15-25}$	$\frac{58}{41-75}$	$\frac{11}{2,8-19}$	$\frac{25}{20-31}$	$\frac{95}{77-120}$	390	0,04
18	<i>B. taaski</i>	Хр. Эповский, пос. Шивки	17	290	2,7	22	47	1,0	23	100	580	0,08
19	<i>B. taaski</i>	г. Гион, пос. Славянка	6,0	180	1,3	2,0	29	22	1,0	600	—	0,08
20	<i>B. taaski</i>	Хр. Скалистый, г. Шаман	8,0	430	2,3	28	46	1,2	26	500	530	0,08
21	<i>B. taaski</i> , яйца	Хр. Скалистый, г. Шаман	31	230	9,0	10	62	0,8	16	57	180	—
22	<i>B. taaski</i>	Приморье, бух. Врангеля	5,3	210	2,4	29	60	1,0	25	170	380	0,08
23	<i>Enchytraei-dae</i> spp.	Хр. М. Хехир, рекреационная зона	3,0	$\frac{350}{230-470}$	5,0	22	43	5,3	17	67	35	—
24	<i>Enchytraei-dae</i> spp.	Болотная мелiorативная система пос. Вознесеновка	—	210	2,0	Н. о.	24	9,2	13	42	43	—

ПОЧВЕННАЯ ФАУНА В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ КОНТРОЛЕ

Продолжение табл. 6.2

№	Видовое название	Вариант	Pb (16)	Zn (10)	Cd (16)	Co (17)	Cu (9)	Cr (10)	Ni (16)	Mn (9)	Sr (16)	Hg (15)
25	<i>Enchytraeidae</i> spp.	Хр. Мяо-Чан, окрестности СКЗ, ГОК	$\frac{8,0}{7,3-8,8}$	$\frac{265}{220-310}$	$\frac{4,2}{2,3-6,1}$	$\frac{15}{7,0-23}$	$\frac{19}{7,4-30}$	$\frac{6,9}{2,8-11}$	$\frac{2,0}{1,7-2,2}$	$\frac{58}{41-75}$	$\frac{56}{36-75}$	—
26	<i>Drauidia ghilarovi</i>	Хр. М. Хехшир, Чирки, р/а мопильник	9,0	250	20	3,6	9,0	2,1	15	55	35	0,14
27	<i>D. ghilarovi</i>	Г. Пион, пос. Славянка, болото	17	$\frac{580}{450-700}$	1,1	21	—	$\frac{1,5}{1,0-2,0}$	$\frac{6,0}{1,0-11}$	30	—	0,03
28	<i>D. ghilarovi</i>	Болотная мелиоративная система пос. Вознесенка	$\frac{62}{50-73}$	$\frac{290}{280-300}$	$\frac{1,8}{1,5-2,1}$	$\frac{6,0}{5,0-7,0}$	$\frac{19}{10-28}$	1,1	$\frac{3,0}{1,0-5,0}$	$\frac{51}{19-83}$	12	0,03
29	<i>D. ghilarovi</i>	Приэваторные, марь	2,8	250	8,0	6,4	—	0,9	10	50	9,0	0,03
30	<i>Eisenia nordenskioldi</i>	Хр. М. Хехшир, рекреационная зона, центр города	$\frac{0,8}{\text{Н. о.}-1,5}$	$\frac{1000}{310-1700}$	$\frac{3,4}{2,0-4,7}$	$\frac{4,1}{3,0-5,1}$	$\frac{5,8}{0,6-11}$	$\frac{2,3}{1,1-3,4}$	$\frac{5,2}{3,8-6,6}$	$\frac{51}{15-87}$	$\frac{73}{40-105}$	$\frac{1,1}{0,3-1,8}$
31	<i>E. nordenskioldi</i>	Хр. Эповский, пос. Шивки	2,2	940	1,0	24	37	1,7	26	130	107	0,13
32	<i>E. nordenskioldi</i>	Г. Пион, пос. Славянка	0,8	—	2,6	1,2	—	2,4	1,0	80	—	0,03
33	<i>E. nordenskioldi pallida</i>	Г. Пион, пос. Славянка	1,4	$\frac{120}{100-140}$	1,1	1,0	—	$\frac{1,5}{1,2-1,8}$	Н.о.	$\frac{150}{180-250}$	—	0,03
34	<i>E. nordenskioldi</i>	Хр. Мяо-Чан, окрестности СКЗ	$\frac{2,8}{1,3-4,2}$	$\frac{370}{96-650}$	$\frac{17}{9,4-24}$	$\frac{3,4}{2,6-4,1}$	$\frac{8,2}{7,3-9,0}$	$\frac{2,2}{1,8-2,5}$	$\frac{4,2}{2,4-6,0}$	$\frac{190}{130-250}$	58	0,3
35	<i>E. nordenskioldi</i>	Хр. Скалистый, г. Шапан	10	920	8,8	7,5	22	5,2	22	120	52	—



Окончание табл. 6.2

№	Видовое название	Вариант	Pb (16)	Zn (10)	Cd (16)	Co (17)	Cu (9)	Cr (10)	Ni (16)	Mn (9)	Sr (16)	Hg (15)
36	<i>Eisenia al-lavivuteae</i>	Лесостепь, пастбище	1,1	1200	1,1	5,5	22	1,0	5,4	15	66	0,05
37	<i>E. aila-vinuteae</i> , коконы	Лесостепь, пастбище	13	1010	2,1	2,7	110	1,6	11	41	—	—
38	<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>	Камчатка, пос. Пиначево, вблизи горячих источников	6,3	400	2,9	5,0	10	—	5,0	19	8,4	—
39	<i>Allolobopora parva</i>	Камчатка, пос. Пиначево, вблизи горячих источников	13	550	2,9	6,0	9,0	3,2	5,0	34	11	—
40	<i>A. parva</i>	Г. Хабаровск, парковая зона	1,4	560	5,6	1,4	9,0	16	1,5	18	38	—
41	<i>Sipha perforata</i>	Призворонье, сопка	2,6	240	3,0	0,8	34	5,0	16	42	2,0	—
42	<i>S. perforata</i>	Хр. Мяо-Чан, пос. Солнечный, рудник	9,0	390	4,0	Н. о.	88	63	15	99	5,4	—
43	<i>Нуроганотоморфус лаевичколис (l)</i>	Хр. М. Хехцир, рекреационная зона	13	760	0,3	18	37	15	17	37	39	—
44	<i>H. laevicolis (l)</i>	Хр. Мяо-Чан, окрестности СКЗ, ГОК	3,1 2,0–4,2	230 80–370	0,7 0,3–1,1	2,0 1,6–2,5	22 18–25	141 2,4–280	3,1 Н. о. –5,6	76 59–92	32 14–50	—

**Примечание.** Над чертой – среднее, под чертой – крайние значения. Остальные обозначения см. в прим. к табл.

С методической точки зрения представляет интерес сравнение содержания анализируемых элементов в совместно обитающих видах одного рода и одного семейства. Анализ показывает, что эти отличия слабее территориальных, но в целом по ряду элементов у близкородственных беспозвоночных они составляют 1,5–4 раза.

Из табл. 6.1 следует, что близкие виды рода *Carabus*, собранные в одном месте, достоверно не различаются по концентрации большинства элементов. В роде *Pterostichus* того же семейства жужелиц у двух видов из трех отмечается сходная концентрация цинка, хрома, никеля. У моллюсков *Succinea lauta* и *S. oblonga* отсутствуют достоверные различия по содержанию стронция, у *Bradydaena ussuriensis* и *B. maacki* — по содержанию кобальта, хрома, никеля, марганца и стронция, по остальным элементам содержания близки.

То есть на уровнях таксонов низшего ранга в группах животных со сходной жизненной схемой уровни содержания элементов более сходны и, вероятно, закреплены генетически. В пределах отдельных родов вариабельность микроэлементного состава относительно невелика и вполне сопоставима с точностью аналитических методов (20–30 %). Подобное сходство, и даже на уровне семейства, отмечалось другими авторами (Покаржевский, 1985) для европейской части. В то же время в нашем случае два рода семейства жужелиц по среднему содержанию анализируемых элементов в биомассе разнятся между собой в 2–10 раз.

Из табл. 6.1 следует также и другое. Известно, что у беспозвоночных с полным превращением часто личиночные и имагинальные стадии одного вида имеют разную среду обитания, занимая различные экологические ниши. В этой связи они существенно отличаются и по микроэлементному составу. Так, у личинок и взрослых жуков мертвоедов *Silpha perforata* нишевые различия по содержанию в теле ТМ сравнимы или преобладают над территориальными. У жуков шелкунов *Hypoganomorphus laevicolis* такие нишевые различия выявляются практически по всем анализируемым элементам. Их взрослая летающая особь обитает в травостое и кронах деревьев, являясь чистым фитофагом, а личинка проволочник — в верхнем почвенном слое и относится при этом к миксофагам. Именно обитатели подстильно-почвенного яруса являются признанными биоиндикаторами среди всех беспозвоночных. Значимым компонентом в их нише по признаку содержания в теле ТМ является, как видим, способ (тип) питания.

Нечто подобное отмечается и для дождевых червей *Eisenia n. nordenskioldi* и *E. nordenskioldi pallida*. Они являются разноплоидными

расами одного вида и обитают совместно, но в разных почвенных горизонтах — подстилочно-почвенном и собственно почвенном соответственно. Тип питания у них один (детритофагия), но объекты питания разные: у *E. n. nordenskioldi* преобладают в рационе деструктурированные растительные остатки, а у *E. n. pallida* — органоминеральная почвенная фракция. Это и является в их нишах конкурентно значимым отличием.

Однако ощутимые 5–10-кратные различия в содержании ряда элементов у близкородственных видов отмечаются для жуков-фитофагов *Netocia metallica* (майский хрущ) и *N. famelica* (июньский хрущ). Вероятно, кормовые растения у этих жуков разные. Такие отличия сравнимы по степени с территориальными или с таковыми у отдаленно родственных видов.

Таким образом, на одной территории самые слабые недостоверные отличия отмечаются у близких видов со сходными жизненными схемами и плотно перекрывающимися нишами (особенно среди хищников и сапрофагов). Поэтому следующим по значимости фактором после геохимического фона по влиянию на видовые микроэлементные отличия мезопедобионтов выступает занимаемая ими экологическая ниша с ее операционально значимыми условиями и ресурсами: среда обитания, способ и объект питания.

Из этого следует методический вывод: в одной точке опробования в качестве единого биоиндикатора допустимо использование близкородственных видов со сходными экологическими нишами.

Данные по содержанию ТМ в мезопедобионтах на **осваиваемых территориях** представлены в табл. 6.2. Анализ содержания микроэлементов показывает, что этот признак является дискретным. Это связано как с индивидуальной изменчивостью содержания тяжелых металлов (Покаржевский, 1985; Жулидов и др., 1988), так и с ландшафтом местности (возвышенность / низменность). Более рельефно, как показано нами, изменчивость проявляется как раз на освоенных территориях, и особенно на техногенно загрязненных участках (Ганин, 1992). По ТМ I класса опасности для модельных видов моллюсков *B. taacki* такой территориальный разброс является 2–26-кратным, для *D. pauper* — 3–20, а для червей *E. nordenskioldi* — 3–60-кратным и *D. giliarovi* — 2–22-кратным диапазоном между минимальной и максимальной концентрациями, в то время как на контрольной заповедной территории такой разброс существенно меньше (табл. 6.3). При этом можно заметить, что из двух модельных

Таблица 6.3

Диапазон содержания ТМ в модельных видах мезопедобионтов на освоенных и заповедных территориях Приамурья

Вид	Pb	Zn	Cd	Co	Cu	Cr	Ni	Mn	Sr	Hg
<b>Фитосапрофиты</b>										
Mollusca										
<i>Bradybaena taasaki</i>	5,3–25	180–430	1,3–3,6	2,0–29	29–60	1,0–22	1,0–26	95–600	380–580	0,04–0,08
	8,0–15	120–410	2,8–13	5,9–11	40–150	0,8–1,8	13–21	120–650	250–680	0,03–0,05
<i>Discus rapier</i>	6,0–123	200–1170	2,0–15	4,0–24	10–68	1,4–4,4	8,1–29	570–770	180–530	0,03
	8,0–39	400–570	2,0–11	7,5–23	35–53	1,3–3,3	11–28	270–450	270–650	0,05
<b>Детритофаги</b>										
Oligochaeta										
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	0,8–10	370–1000	1,0–17	1,2–24	5,8–37	1,7–5,2	1,0–26	51–190	52–107	0,03–1,8
	1,0–5,5	110–880	3,2–5,8	2,6–5,8	6,4–9,0	0,7–4,0	2,6–6,0	45–150	8–74	0,13–0,22
<i>Drawida ghilarovi</i>	2,8–62	250–580	1,1–20	3,6–21	9–19	0,9–2,1	3,0–15	30–55	9,0–35	0,03–0,14
	4–6,1	220–310	2,3–3,2	5,1–20	22–49	0,6–4,5	4,0–25	99–180	22–27	0,14–0,15
<b>Хищники</b>										
Mycaroda										
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i>	3,3–12	270–920	4,4–25	12–32	14–62	2,4–9,7	4,3–14	18–86	36–190	–
	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lithobius sibiricus</i>	1,9–5,0	120–150	1,0–1,8	27–89	40–123	10–49	33–67	22–43	23–40	–
	1,5	180	0,9	6,8	48	2,7	7,2	23	25	–
<b>Insecta</b>										
<i>Carabus spp.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	1,4–7,3	110–500	0,7–20	0,4–2,4	14–42	0,2–1,8	3,0–22	17–32	4,0–15	0,05

**Примечание.** Над чертой – освоенная территория, под чертой – заповедники; концентрация – ppm сухой массы.

видов (*E. nordenskioldi* и *B. maacki*) по большинству металлов (около 80 %) кратность разброса концентраций ТМ на освоенной территории выше у дождевых червей.

Например, в червях *E. nordenskioldi* по содержанию свинца разброс доходит до порядка величин: на заповедных территориях амплитуда его концентрации составляет 1–5,5 мг/кг, а на освоенных территориях – 0,8–10 мг/кг сухой массы. По цинку это 110–880 и 370–1000 мг/кг соответственно, по кадмию – 3,2–5,8 и 1–17, по ртути – 0,13–0,22 и 0,03–1,8 (с максимумом в центре города), по стронцию – 8–74 и 52–107, по кобальту – 2,6–5,8 и 1,2–24, по никелю – 2,6–6 и 1–26 мг/кг. В червях из другого семейства *Drawida ghilarovi* по свинцу – 4–6 и 2,8–62 мг/кг соответственно (с максимумом на мелиорированных болотах – сельхозугодьях), по цинку – 220–310 и 250–580 (с максимумом также на пойменных болотах), по кадмию – 2,3–3,2 и 1,1–20 (с максимумом в районе радиационного могильника), по ртути – 0,14–0,15 и 0,03–0,14 (с максимумом в районе радиационного могильника и Большехехцирском заповеднике), по стронцию – 22–27 и 9–35 (с максимумом в районе радиационного могильника), по кобальту – 5–20 и 3,6–21, по никелю – 4–25 и 3–15 мг/кг сухой массы (с максимумом в Комсомольском заповеднике).

У моллюсков разброс в целом меньше. Аналогичные данные для *D. raupera* по свинцу составляют 8–39 и 6–123 мг/кг (с максимумом вблизи рудника вслед за повышением содержания свинца в опаде вчетверо), по цинку – 400–570 и 200–1170 (с максимумом вблизи рудника вслед за повышением содержания цинка в опаде вшестеро), по кадмию – 2–11 и 2–15, по стронцию – 270–650 и 180–530 (с максимумом в БХЗ и вблизи рудника), по кобальту – 7,5–23 и 4–24, по никелю – 11–28 и 8,1–29 мг/кг сухой массы. Для *B. maacki* эти величины составляют по свинцу 8–15 и 5–25 мг/кг (с максимумом в рекреационной зоне), по цинку – 120–410 и 180–430 мг/кг, по кадмию – 2,8–13 и 1,3–5,6 (с максимумом на заповедных территориях), по ртути – 0,03–0,05 и 0,04–0,08, по стронцию 250–680 и 380–580, по кобальту – 5,9–11 и 2–29, по хрому 0,8–1,8 и 1–22 (с максимумом на г. Гион), по никелю 13–21 и 1–26 мг/кг сухой массы соответственно.

Исходя из этого, можно сделать заключение методического плана о том, что на каждом участке экологического контроля (геохимическая провинция / район / точка опробования) у видов-биоиндикаторов должна быть своя фоновая точка отсчета по содержанию анализируемого металла.

О физиолого-биохимических механизмах такого разнящегося содержания ТМ в биомассе рассуждать в данной работе мы не будем, поскольку это выходит за рамки поставленной задачи. Написано об этом достаточно много голландскими исследователями ведущей школы Свободного университета в Амстердаме (Gestel van, Straalen van, Vaal и др.). Например, показано, что существенное влияние на концентрирование и аккумуляцию металлов могут оказывать их количественные соотношения в потребляемом корме.

Кроме того, между металлами известны такие виды взаимодействия, как антагонизм и синергизм (Бутовский, 1993в). Два металла, конкурентные по способам поглощения или по точкам воздействия в организме, называются антагонистами. В случае синергизма один металл стимулирует накопление или эффективность другого. Вероятно, поэтому концентрации различных металлов в педобионтах часто заметно скоррелированы: как правило, если вид содержит высокую концентрацию одного металла, он также содержит повышенные (или пониженные в случае антагонизма) концентрации других металлов (Joosse, Straalen, 1991; Janssen, 1991; цит. по: Бутовский, 1993в).

В нашем случае отчетливо прослеживается антагонизм между целым рядом ТМ (табл. 6.2). Так, увеличение концентрации марганца у моллюска *B. maacki* (№ 19, 20) и шелкоуна *H. laevicolis* (№ 44) сопровождается понижением концентраций свинца у этих беспозвоночных, а у *E. nordenskioldi* (№ 33, 34) – понижением концентрации никеля (и наоборот). Увеличение концентрации цинка у *E. nordenskioldi* (№ 30) приводит к пониженному содержанию свинца у этих олигохет и наоборот, если позволяет геохимический фон. Увеличение концентрации хрома у *B. maacki* (№ 19) и у *H. laevicolis* (№ 44) приводит к понижению содержания в биомассе кобальта, никеля и, возможно, свинца. Повышение концентрации никеля, в свою очередь, может приводить к понижению содержания хрома, что отмечается у *B. maacki* (№ 18, 20–22).

Таким образом, взаимодействия металлов, в результате которых повышенные концентрации одних металлов в среде обитания и биомассе педобионтов могут приводить к понижению содержания других и наоборот, тоже являются объективным фактором формирования микроэлементного состава потенциальных биоиндикаторов.

Сравнение содержания ТМ в экзувиях двупарноногих многоножек *Skleroprotopus coreanus* и в только что перелинявших особях этих беспозвоночных показало, что ряд элементов (свинец, хром, строн-

ций) выводится из организма именно при линьке. Это определяется местом накопления металлсодержащих гранул в клетках организма (Hopkin, 1993; Ireland, 1991) и составом кальцинированного покрова животных. Или, например, по ряду ТМ у червей *Eisenia atlavinyteae* взрослая особь отличается от кокона, а у моллюсков взрослая *B. taacki* от яиц – в 5–10 раз. В связи с этим для целей биоиндикации важно учитывать физиологическое состояние видов беспозвоночных. А вот раковина наземных моллюсков является удобным объектом биоиндикации (так как у брюхоногих нет линек, в отличие от двупарноногих) по причине накопления за 3–4 года жизни информации о геохимической обстановке местообитания и отражения адекватных тенденций прижизненной аккумуляции ТМ моллюсками.

Полученные нами в ходе отработки методики данные на уровне микропопуляций свидетельствуют о том, что с возрастом у модельного вида брюхоногого моллюска *B. taacki* накопления анализируемых элементов в экологически чистых условиях не происходит, т. е. на протяжении жизни соотношения микроэлементов в теле не меняются (Ганин, 1993). При этом между возрастными группами этих беспозвоночных имеются существенные отличия по диапазону содержания ТМ. Это делает необходимым использовать для биоиндикационных целей одну из возрастных групп. Подсчет дисперсии и коэффициента вариации элементов в образцах модельного моллюска показывает, что ошибка складывается из трех составляющих: размер навески, возраст особи, индивидуальное различие. Ранее нами был установлен вклад каждой из них в общую ошибку (Ганин, 1993). На основе этого рекомендовано следующее: при отборе образцов, кроме одновозрастной группы животных, должен быть одинаковым или сопоставимым объем анализируемой навески.

Используя накопленный материал по содержанию ТМ в мезопедобионтах, нами была проведена работа по биоиндикационному обследованию загрязненных почв некоторых проблемных территорий Нижнего Приамурья (Комсомольско-Амурский территориально-промышленный комплекс).

В целом тенденция выявления повышенных концентраций ТМ в почве совпадает у всех беспозвоночных (табл. 6.4). Аккумуляция поллютантов биоиндикаторами проходит вслед за ростом содержания ТМ в опаде и почве на всех трофических уровнях сразу, хотя и в разной степени. При этом накапливаются не все металлы, а только их биодоступные формы (например, детритофагами не усваивается





Окончание табл. 6.4

Вариант	Pb (16)	Zn (10)	Cd (16)	Co (17)	Cu (9)	Cr (10)	Ni (16)	Mn (9)	Sr (16)	Hg (15)
<b>хр. Мяо-Чан</b>										
<b>Источник эмиссии</b>										
<b>(Комсомольский</b>										
<b>СКЗ)</b>										
Опад листовой	70	Н. о.	1,4	3,6	18	30	Н. о.	1900	—	—
Почва (0–5 см)	64	260	1,9	10	340	31	13	4100	150	> 5,0
Биоиндикатор-тест:										
<i>E. nordenskoldi</i>	1,3–4,2	96–650	9,4–24	2,6–4,1	7,3–9,0	1,8–2,5	2,4–6,0	130–250	58	0,3
<i>D. raiprer</i> (раковины)	11	2700	0,4	44	59	29	59	154	1100	—
<i>A. macroserphalus</i>	6,2	890	25	32	—	9,7	8,3	86	190	—
<b>Рудник</b>										
<b>Придорожный</b>										
Опад листовой	57	750	6,0	3,0	67	2,1	< 5,0	1100	140	0,77
Биоиндикатор-тест:										
<i>D. raiprer</i>	123	1170	15	21	68	—	10	570	530	—
<i>S. perforata, i</i>	9,0	390	4,0	Н. о.	88	63	15	99	5,4	—
<b>ГОК Солнечный,</b>										
<b>окрест шламоохрани-</b>										
<b>лища</b>										
Опад листовой	41	110	Н. о.	5,5	28	15	6,0	1200	83	0,19
Биоиндикатор-тест:										
<i>Elcbytraeidae</i> spp.	7,3–8,8	220–310	2,3–6,1	7–23	7,4–30	2,8–11	1,7–2,2	41–75	36–75	—
<i>A. macroserphalus</i>	5,7	920	8,0	—	14	24	4,3	61	—	—

**Примечание.** \* — собственные данные и по: Кот, 1999; полужирным выделены позиции депонирования и аккумуляции ТМ относительно фона и контроля; цифры после черты (/) — ПДК для российских почв; прочерк — отсутствие данных; н. о. — не обнаружено; цифры в скобках — стандартная ошибка, %.

медь и частично ртуть в окрестностях сернокислотного завода). Известна зависимость биоаккумуляции от кислотности и типа почв, т. е. степени мобильности и количества подвижных ионов металла, находящихся в той или иной форме в контакте с педобионтами (Kirsch, Streit, 1989; Peramaki et al., 1992; цит. по: Ван Страален и др., 1999).

Поэтому, наряду с названными выше факторами, биодоступность (усвояемость) поллютанта также влияет на накопление ТМ.

Примечательно, что в хищных беспозвоночных (геофиломорфные многоножки *Arctogeophilus macrocephalus*) не отмечается повышенных концентраций ТМ (кроме цинка и хрома) относительно других педобионтов, в частности в их потенциальных жертвах – энхитреидах.

С методической точки зрения в качестве контрольной важно иметь ближайшую максимально сходную по геохимическому фону точку отсчета. В табл. 6.4 отчетливо проявляется влияние фона на примере хр. Мяо-Чан (ближнем к точке опробования) и г. Пион (из другой горной системы и находится на несколько сот километров дальше от источника эмиссии).

У каждого вида содержание поллютанта в теле растет до своего предела. Проходит это, как можно заметить, в двух вариантах: а) одновременно у нескольких видов, если концентрации в биомассе популяций по нижним крайним значениям схожие; б) разновременно, при этом раньше у того вида, у которого нижний предел концентрации микроэлементов меньше (исключение – стронций, содержащийся в условиях дефицита кальция в больших количествах в раковине моллюсков, а также кадмий и ртуть, являющиеся абиогенами). Причем уровень сначала повышается до природного геохимического фона, а затем уже до локального антропогенно-техногенного (если до этого еще не был достигнут верхний возможный предел концентрации в биомассе, т. е. не выбрана емкость биоиндикатора). Поскольку в ходе обследования локального загрязнения соизмеряются концентрации ТМ в биомассе одновидовых территориально отстоящих популяций, то целесообразно иметь индикатор-тест и индикатор-контроль.

Учитывая собственные и литературные данные (Бабурин, 1981; Кот, 1999) по содержанию микроэлементов в листьях основных лесобразующих пород и почве – потенциальном пищевом субстрате сапрофагов, можно обнаружить, что среди биоиндикаторов (т. е. беспозвоночных, способных к аккумуляции ТМ) в зависимости от химического элемента есть как «концентраторы» ( $K_{\text{н}} > 1$ ), так и «рассеи-

ватели» ( $K_n < 1$ ) по отношению к содержанию такого металла в почве (Ковальский, 1974; Ивашов, 1993). У беспозвоночных педобионтов внутренние биогеохимические барьеры, в частности устройство клеточных мембран стенок кишечника (Покаржевский и др., 2000), не позволяют концентрации металла в теле расти бесконечно. Это находится в соответствии с правилом Шелфорда. То есть геохимическая функция животных от уровня загрязнения может меняться.

В этой связи интоксикация у животных-рассеивателей может наступать быстрее при аккумуляции соответствующих металлов, чем других. А, например, использовать мезопедобионтов для очистки субстрата / почвы от кадмия, хрома и других поллютантов, приведенных в табл. 6.5, лучше из группы концентраторов. Заметно, что моллюски, в отличие от остальных беспозвоночных, безбарьерно в больших количествах накапливают стронций, заменяющий кальций в условиях дефицита последнего. Этот факт важен для целей экологического контроля.

Тема передачи ТМ по трофическим цепям достаточно плотно дискутировалась в литературе (Straalen van, Ernst, 1991; Бутовский, 1993в, 2005 и др.). Из табл. 6.1 следует, что беспозвоночные заповедных территорий реагируют на изменение содержания микроэлементов в среде обитания независимо друг от друга. Если, например, у одного вида отмечено повышение концентрации металла на

Таблица 6.5

**Биогеохимическая функция некоторых мезопедобионтов на экологически чистых и загрязненных участках хр. Мяо-Чан**

Беспозвоночные животные	Концентрируют $K_n > 1$	Рассеивают $K_n < 1$	Не меняют
Мегадрилиды	<i>Zn, Cd   Zn, Cd</i>	<i>Pb, Co, Cu, Cr, Ni, Mn, Sr   Pb, Co, Cu, Cr, Ni, Mn, Sr</i>	
Энхитреиды	<i>Zn, Cd   Zn, Co</i>	<i>Pb, Co, Mn, Sr   Pb, Mn, Ni</i>	<i>Cr, Ni, Cu   Cr, Cu, Sr</i>
Моллюски	<i>Zn, Cd, Co, Cu, Sr   Zn, Cd, Co, Sr, Ni, Pb</i>	<i>Cr, Mn   Mn</i>	<i>Ni, Pb   Cu</i>
Многоножки	<i>Cd, Co   Cd, Zn, Cr, Ni</i>	<i>Pb, Co, Cr, Ni, Mn, Sr   Pb, Cu</i>	<i>Pb, Mn, Sr   Mn</i>

*Примечание.* До черты – чистый, после черты – загрязненный участок; по недостающим элементам данных нет.

территории Большехецирского заповедника (относительно хинганских или комсомольских популяций), то у другого вида из этой же точки БХЗ концентрация ТМ может не измениться либо даже понизиться. Это отмечалось и у животных из других регионов (Блакберн, 1996).

Классическая экология предполагает прогрессирующее накопление поллютантов по трофическим цепям животных. Но при этом очевидно и другое. Так как длина трофических цепей обычно не превышает 3–4 звеньев, бионакопление микроколичеств ТМ не может приводить к проявлению токсических эффектов у наземных хищников (Laskowski, 1991; Nuorteva, 1990; цит. по: Бутовский, 1993в). Методически выдержанным подходом в подобных исследованиях в почве должно быть изучение бионакопления на отдельных видах, а не анализ трофических групп. Концентрация элементов в членистоногих педобионтах в большей степени связана с особенностями экологии конкретного вида, сложностью пищевых сетей в почве (облигатность микробиального звена, миксофагия), но не определяется его положением в трофической цепи (Straalen van, Ernst, 1991; Ganin, 1993; Ganin et al., 1995). В связи с этим акцент исследования был перенесен на трофическую группу редуцентов (сапрофагов) как преобладающую по биомассе.

Существенных различий по содержанию ТМ в животных разных трофических групп не обнаруживается ни на экологически чистых, ни на загрязненных участках (табл. 6.1, 6.2). Следует все же отметить у фитосапрофагов несколько повышенное содержание марганца и стронция. Последний элемент, являясь химическим аналогом кальция, в больших концентрациях присутствует у животных с кальцинированными покровами (Mollusca, Diplopoda). Марганец входит в состав хлорофилла листы и соответственно опада как кормового субстрата. Известно, что у костянок цинком обогащены органы и ткани, примыкающие к внутренней поверхности экзоскелета.

Поэтому, как следует и из наших данных (табл. 6.1, 6.2), парадигма концентрирования тяжелых металлов на трофическом уровне хищников у мезопедобионтов не выполняется. Подобные заключения делались и другими исследователями (Butovsky et al., 1999).

Таким образом, можно констатировать видоспецифичность нижних концентраций содержания микроэлементов в почвенных беспозвоночных, т. е. наличие у педобионтов генетически закрепленных

механизмов устойчивого поддержания жизненно необходимого минимального уровня этих металлов, вне зависимости от металлогении района. В то же время анализ данных, полученных с загрязненных участков, показывает порядковые сходства диапазона содержания ТМ в биомассе аборигенных видов с беспозвоночными других регионов евразийского континента. Это свидетельствует о существовании у части популяции педобионтов способности безбарьерного накопления ряда анализируемых металлов.

При этом имеются факторы, по-разному влияющие на видоспецифичность содержания ТМ-микроэлементов в мезопедобионтах. Факторы по своей значимости распределяются в следующем порядке.

1. Геохимический фон территории, ландшафтные особенности миграции микроэлементов, биодоступность металлов-микроэлементов контролируют популяционные отличия по этому признаку.

2. Экологическая ниша вида с ее операционально значимыми условиями и ресурсами – среда обитания (средоспецифичность), способ и объект питания (трофоспецифичность).

3. Концентрация в корме (в том числе и техногенная) и взаимодействия металлов (синергизм и антагонизм).

Обозначенные факторы являются существенными для отбора среди мезопедобионтов модельных видов – биоиндикаторов загрязнения почвы ТМ. Близкородственные виды со сходными экологическими нишами могут быть использованы в качестве единого индикатора. Весь диапазон концентраций ТМ в биомассе вида составляет «емкость биоиндикатора» – показатель экологической толерантности животного к таким условиям среды.

Используя накопленный материал по содержанию ТМ в мезопедобионтах, проведено биоиндикационное обследование загрязненных почв некоторых проблемных территорий Нижнего Приамурья (Комсомольско-Амурский территориально-промышленный комплекс). В целом тенденции выявления повышенных концентраций ТМ в почве совпадают по всем видам беспозвоночных, так как они находятся в зоне повышенного содержания металлов в среде обитания. Аккумуляция поллютантов биоиндикаторами проходит вслед за ростом содержания ТМ в опаде и почве на всех трофических уровнях мезопедобионтов сразу, что определяется особенностями пищевых сетей в почве (облигатностью микробального звена, миксофагией и др.). При этом накапливаются не все металлы,

а только их биодоступные формы, т. е. наряду с названными выше факторами, биодоступность (усвояемость) поллютанта также влияет на накопление ТМ.

Наиболее подвижными по амплитуде колебаний микроэлементного состава являются виды беспозвоночных с наименьшими фоновыми концентрациями соответствующих металлов. И наоборот, наиболее стабильны по этому признаку виды с относительно повышенным исходным содержанием металлов. Более подробно о причинах таких видовых особенностей накопления ТМ, отличающихся и по эколого-геохимическим свойствам и по биологической роли, в условиях их разного содержания в почве будет изложено далее.

## **6.2. ПОРОГОВЫЙ ЭФФЕКТ У НЕКОТОРЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПРИ МИГРАЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ ПОЧВА–ПЕДОБИОНТЫ**

В экотоксикологических исследованиях много внимания уделяется особенностям накопления тяжелых металлов в организмах почвенных беспозвоночных животных. Так, ранее было показано, что в дождевых червях концентрация кадмия вдвое больше, чем в моллюсках и мухах (Bartosova, Povolny, 2000). Исследованы биохимические и цитологические механизмы аккумуляции и детоксикации поллютантов на уровне организма, экологические механизмы устойчивости разноразмерной почвенной биоты к загрязнению на уровне популяций (Бутовский, 1993а; Еремина и др., 1998; Ван Страален и др., 1999; Покаржевский, 1985). Были приведены данные по содержанию ТМ у наиболее массовых видов беспозвоночных мезофауны Приамурья (Ganin, 1993; Ганин, 1993, 1995, 1997), показано, что территориальные популяционные различия по их концентрациям в биомассе контролируются в первую очередь природно-техногенным геохимическим фоном (Ганин, 1992; Ganin et al., 1995) и экологической нишей вида.

Однако зависимость концентрации металла в биомассе одноразмерных трофически близких беспозвоночных от его содержания в среде обитания чаще не носит линейный характер (Straalen, 1993; Челомин, 1998; Челомин и др., 1998; Филимонова и др., 2000; Башкин, Касимов, 2004; Ганин, 2008а) даже при безбарьерном типе накопления (табл. 6.4). Необходимо выявление экофизиологических механизмов

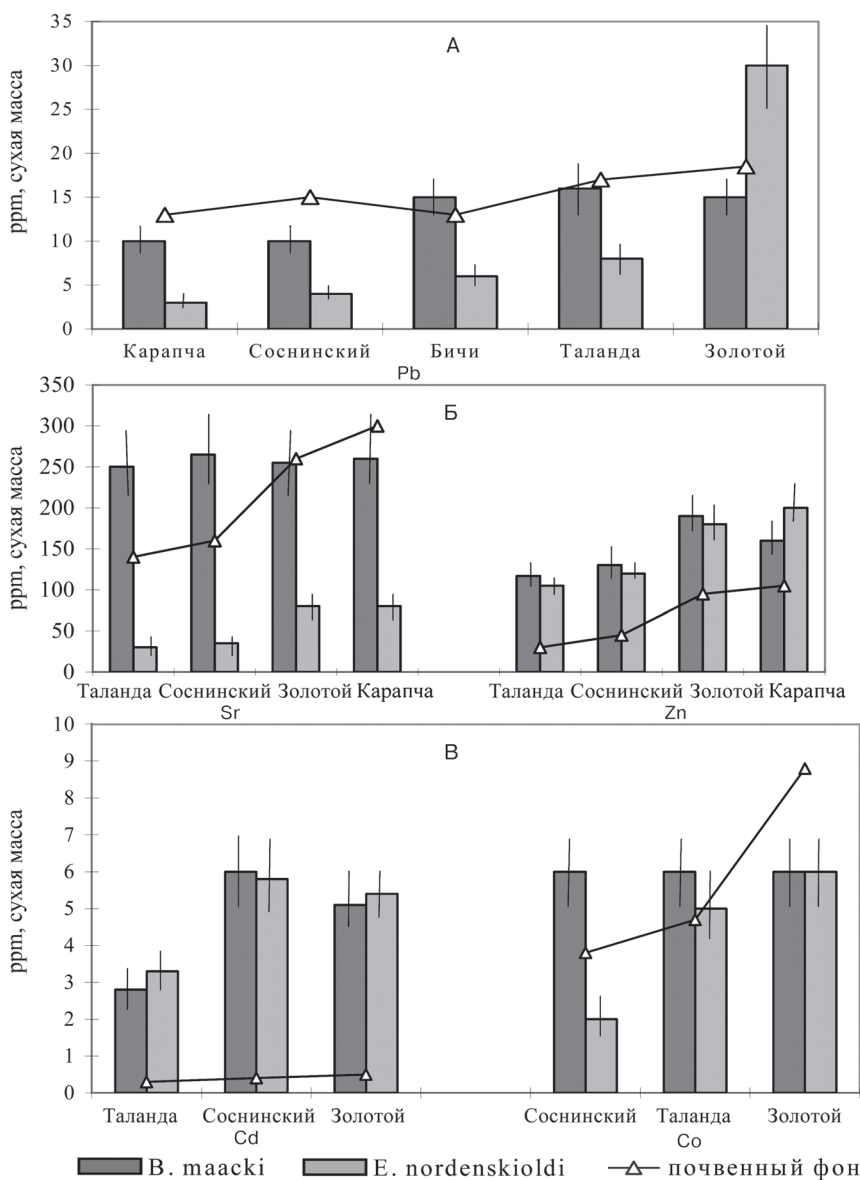
накопления металлов с различными эколого-геохимическими свойствами в трофической цепи почва—педобионты на экологически чистых и загрязненных участках.

В ходе исследований на заповедных территориях выявлены колебания концентраций *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* и неизменность содержания *Cd* и *Hg* в почвах обследованных участков (рис. 6.1, табл. 6.6). Как было сказано выше, доступность изучаемых металлов, существующих в почве в виде водорастворимых форм, для организмов — важный эколого-геохимический фактор, обусловленный такими почвенными характеристиками, как содержание органического вещества, кислотность, влагоемкость и др. (Филимонова и др., 2000). Ранее было показано, что микробальное звено в трофической цепи наземных экосистем, являясь облигатным, также регулирует миграцию токсиантов и их эффекты в почве (Покаржевский и др., 2000). Поэтому здесь речь будет идти о биодоступной части содержащихся в почве ТМ, которая во всех местах отбора проб потенциально одинакова для модельных видов педобиотов. При этом установлено, что изучаемые элементы в цепи почва—педобионты в зависимости от видового состава беспозвоночных ведут себя по-разному.

С повышением фоновой концентрации *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* происходит ее рост в биомассе малошетинковых червей-детритофагов *Eisenia nordenskioldi*. У другого совместно обитающего модельного вида педобионтов — брюхоногого моллюска-фитосапрофага *Bradybaena taacki* — увеличивается содержание только *Pb*, *Zn*. У тех и других животных отмечается повышение концентрации *Cd*, при том что его содержание в почве практически не меняется.

Поскольку *Cd* считается абиогенным, примечательно, что коэффициент биологического поглощения ( $K_n$ ) данного элемента больше 1, что отмечалось и в других работах (Покаржевский и др., 2000). В зоне исследований этот факт объясняется металлогенической специализацией района (Ивашов, 1993; Христофорова, 1989; Христофорова и др., 1993), слаборазвитыми способами экскреции и пассивным практически безбарьерным характером накопления абиогенных элементов в педобионтах. Известно, что регуляция уровня *Cd* в биомассе осуществляется, как правило, в очень узких границах (Челомин, 1998).

Для определения *Hg* образцы собраны как на заповедных, так и на загрязненных участках. Здесь модельными видами, связанными друг с другом по трофической цепи, выступали земляные черви двух ви-



**Рис. 6.1.** Изменение содержания ТМ (ppm) в модельных видах: А – свинец; Б – стронций и цинк; В – кадмий и кобальт. По оси абсцисс – места отбора проб на экологически чистых участках заповедников, по оси ординат – концентрация элемента в биомассе



Содержание ртути (в мг/кг сухой массы) в модельных видах педобионтов Приамурья ( $M \pm 15\%$ )

№	Видовое название	Вариант	Био-масса	$K_n$	Почва*
<b>Arthropoda</b> Жуки-хищники					
1	<i>Carabus billbergi</i>	Большехецирский заповедник, с. ш. 48,2°, в. д. 135°	0,05	0,2–1,7	0,16 / 0,01–0,31
2	<i>Carabus vietinghoffi</i>	То же	0,05	–	0,16 / 0,01–0,31
3	<i>Carabus hummeli</i>	Хинганский заповедник, с. ш. 49°, в. д. 131°	0,05	0,4–1,7	0,16 / 0,01–0,31
Многоножки-фитосапрофаги					
4	<i>Skleroprotopus coreanus</i>	Хинганский заповедник, с. ш. 49°, в. д. 131°	0,03	–	0,16 / 0,01–0,31
<b>Mollusca</b> Брюхоногие-фитосапрофаги					
5	<i>Bradybaena ussuriensis</i>	Большехецирский заповедник, с. ш. 48,2°, в. д. 135°	0,03	–	0,16 / 0,01–0,31
6.1	<i>Bradybaena maacki</i>	То же	0,05	–	0,16 / 0,01–0,31
6.2	<i>B. maacki</i>	Комсомольский заповедник, с. ш. 51°, в. д. 138°	0,05	–	0,16 / 0,01–0,31
6.3	<i>B. maacki</i>	хр. Сихотэ-Алинь, с. ш. 51,5° в. д. 140°	0,08	–	0,20 / 0,13–0,27
6.4	<i>B. maacki</i>	То же, с. ш. 46,8°, в. д. 135,5°	0,08	–	0,20 / 0,13–0,27
6.5	<i>B. maacki</i>	Тот же, с. ш. 42,8°, в. д. 133°	0,08	–	0,20 / 0,13–0,27
6.6	<i>B. maacki</i>	Хинганский заповедник, с. ш. 49°, в. д. 131°	0,03	–	0,16 / 0,01–0,31
7	<i>Discus pauper</i>	То же	0,05	–	0,16 / 0,01–0,31
<b>Annelida</b> Земляные черви-детритофаги					
8.1	<i>Eisenia nordenskioldi</i>	Хинганский заповедник, с. ш. 49°, в. д. 131°	0,13	0,8	0,16 / 0,01–0,31

№	Видовое название	Вариант	Био-масса	K <sub>n</sub>	Почва*
8.2	<i>E. nordenskioldi</i>	Большехехцирский заповедник, с. ш. 48,2°, в. д. 135°	0,22	1,4	0,16 / 0,01–0,31
8.3	<i>E. nordenskioldi</i>	Вблизи города, с. ш. 48,2°, в. д. 135°	0,25	1,1	0,23 / 0,01–0,31
8.4	<i>E. nordenskioldi</i>	Центр города	1,82	6,7	0,27 / 0,22–0,31
8.5	<i>E. nordenskioldi</i>	Окрестности Комсомольско-го СКЗ	0,30	0,1	> 5,0 / –
<b>Земляные черви-фитосапродетритофаги</b>					
9.1	<i>Drawida ghilarovi</i>	Большехехцирский заповедник, с. ш. 48,2°, в. д. 135°	0,14	0,9	0,16 / 0,01–0,31
9.2	<i>D. ghilarovi</i>	Комсомольский заповедник, с. ш. 51°, в. д. 138°	0,15	0,9	0,16 / 0,01–0,31
9.3	<i>D. ghilarovi</i>	Приэворонье, с. ш. 51,5°, в. д. 136,5°	0,03	0,9	0,05 / 0,01–0,08
<b>Эпифитные лишайники**</b>					
10	<i>Cetraria braunsiana</i>	Большехехцирский заповедник	0,05	–	–
11	<i>Lobaria isidiophora</i>	То же	0,02	–	–
12	<i>Sticta wrightii</i>	То же	0,02	–	–

**Примечание.\*** – данные [по: Kot, Matyushkina, 1997]; **\*\*** – данные [по: Ganin et al., 1995]; в числителе – среднее, в знаменателе – диапазон концентраций; прочерк – нет данных.

дов, фитосапрофаги моллюски и многоножки четырех видов, а также хищные жуки трех видов. Для сравнения привлечены результаты по эпифитным лишайникам как объекту, не связанному с почвенным ярусом (Ganin et al., 1995). Из табл. 6.6. видно, что при относительно стабильной концентрации Hg в почве (0,05–0,27 мг/кг сухой массы) диапазон ее концентраций в биомассе составляет два порядка. При этом содержание ртути в биомассе относительно почвы может быть как меньше, так и больше в 10 раз.

Анализируя данные по ртути как абиогенному элементу с позиций факторов, влияющих на микроэлементный состав педобионтов, важно отметить следующее.

Верхний предел содержания *Hg*, при котором сохраняется физиологическая норма организма, определяется способностью конкретного вида животного к абсорбции этого металла (Покаржевский, 1988), т. е. предел видоспецифичен (генетически закреплен). Нижний предел у ртути, в отличие от элементов других эколого-геохимических групп, одинаков у всех модельных видов на уровне популяции, рода, семейства, класса, типа и царства. Это связано с абиогенностью элемента и его фоновым содержанием.

Содержание элемента в биомассе определяется экологической нишей с ее существенно значимыми условиями и ресурсами – средой обитания, способом и объектом питания. У напочвенных беспозвоночных (табл. 6.6, № 1–7), мало контактирующих с органоминеральными компонентами почвы, концентрации ртути приблизительно одинаковы. У геобионтов (№ 8, 9), для которых характерен тесный контакт с почвой, амплитуда колебаний намного шире, а содержание этого металла в некоторых случаях почти на порядок выше, что зависит от концентрации в почве разных форм ртути, как органических, так и неорганических (табл. 6.4). Поэтому очевидно, что в геобионтах подвижные формы этого абиогенного элемента могут накапливаться пассивно, комплексуясь с усвояемыми белками пищевого субстрата.

Содержание *Hg* в консументах – хищниках / потребителях – зависит от их рациона (известная модель хищник–жертва), который, в свою очередь, определяется такими значимыми составляющими экологической ниши, как способ и объект питания, т. е. трофоспецифичностью.

Это хорошо иллюстрируется на земляных червях с разными трофическими предпочтениями – детритофагах и фитосапродетритофагах (№ 8.1–8.5 и 9.1–9.3). Если в рационе червей повышенное содержание ртути, то она вступает в комплексы с белками, накапливается и передается на следующий трофический уровень. Примером могут служить черви *E. nordenskioldi* (№ 8.3), которые питаются микробной массой детрита городской почвы с повышенным содержанием биодоступных форм этого поллютанта ( $K_n 4 / 1,1-6,7$ ). Однако если содержание ртути в рационе низкое (что связано и с частотой встречаемости объекта потребления) или не усваивается организмом (№ 8.4), ее накопление по трофической цепи не происходит. У червей на заповедных территориях  $K_n$  около единицы –  $1 / 0,8-1,4$ . Это также можно видеть на следующих примерах (табл. 6.6). Хинганский заповедник: потенциальные жертвы *S. coreanus*, *D. pauper*,

*E. nordenskioldi* → потенциальный хищник *C. hummeli* ( $K_n 1 / 0,4-1,7$ ); Большехехцирский заповедник: *Bradybaena* spp., *E. nordenskioldi*, *D. ghilarovi* → *Carabus* spp. ( $K_n 1 / 0,2-1,7$ ). Как видно, на экологически чистых участках бионакопления ртути по трофической цепи почва—олигохеты—карабиды не происходит. Этого нельзя сказать о загрязненных участках, где аккумуляция отмечается уже на уровне первичных консументов.

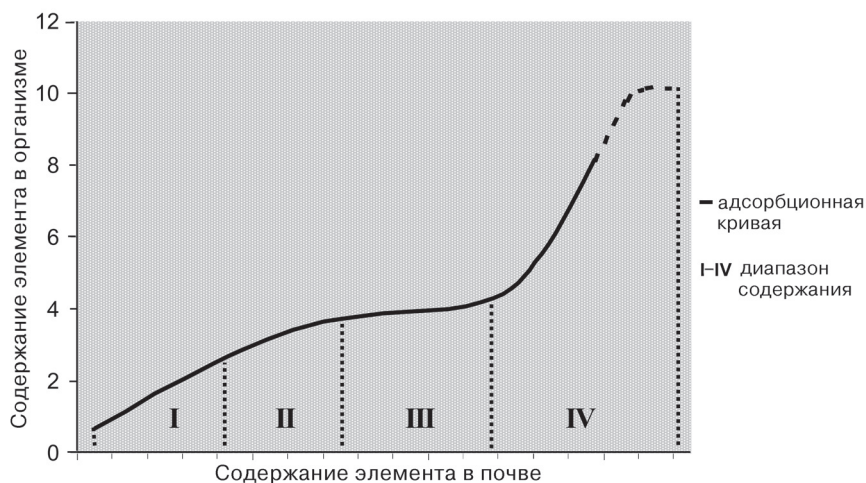
Таким образом, при отмеченных общих факторах, определяющих микроэлементный состав педобионтов, отличие абиогенных элементов (ртути и, должно быть, кадмия) состоит в отсутствии у них нижнего предела содержания в биомассе вида и в пассивном их накоплении в теле и по трофической цепи.

Анализируя проблему видовых особенностей накопления в биомассе металлов одной эколого-геохимической группы (*Pb*, *Zn*, *Co* и отчасти *Sr*), представляется важным следующее.

А.Л. Ковальским [1969; цит. по: Башкин, Касимов, 2004] установлено, что зависимость между содержанием физиологически необходимых химических элементов (в том числе и микроэлементов) в почве и растениях можно выразить адсорбционной кривой. Он выделил три диапазона содержания химического элемента в питательной среде (I – малого содержания; II – переходный; III – большого содержания) и показал, что диапазоны малых и больших содержаний химических элементов в почве и растении следует рассматривать как две независимые друг от друга однородные статистические совокупности (рис. 6.2).

Это общая закономерность. Она, как представляется, справедлива и для других постоянных обитателей почвы, среди которых крупные беспозвоночные, воспринимающие почву в целом как среду обитания, что имеет принципиальное значение для почвенной экотоксикологии (Гиляров, 1965; Покаржевский и др., 2000).

В диапазоне I, при малом содержании химического элемента, в соответствии с правилом минимума Либиха, организм поглощает все имеющееся количество доступных форм необходимого для него вещества (этап концентрирования). Уменьшение количества элемента в почве приводит к уменьшению его содержания в педобионте. В этом диапазоне в условиях нижней физиологической нормы развитие организма и его химический состав напрямую зависят от геохимической среды как от лимитирующего фактора. Важно подчеркнуть: этап концентрирования отсутствует у абиогенных элементов.



**Рис. 6.2.** Гипотетическая адсорбционная кривая зависимости содержания микроэлементов в педобионтах от содержания в почве (условные единицы). Диапазоны содержания: I – малый; II – переходный; III – большой; IV – аномально повышенный

В диапазоне III концентрирование в некоторых случаях может продолжаться. Химический состав педобионтов в основном зависит от их биологических особенностей и физиологической роли данного элемента. Геохимическая среда в этой ситуации не является лимитирующим фактором, и потому в организме начинают срабатывать механизмы регуляции. Количество поглощаемого химического элемента, колебания уровня металла в организме являются результатом физиолого-биохимических перестроек, которые сопровождают его в ходе естественного развития (Сравнительная физиология животных, 1977). Большую роль здесь играет присутствие в среде других элементов, их химическое сродство (например, стронций и кальций у беспозвоночных калькофилов) и особенно их количественное соотношение. В итоге, колебания уровня ТМ в почве в диапазоне III не способны индиферентизироваться тест-объектами в силу существования у них гомеостатических механизмов.

В диапазоне II (переходном) эти зависимости или не проявляются, или неустойчивы.

Данные по *Sr* и *Co* (рис. 6.1) показывают, что один и тот же градиент значений элемента в почве экологически чистых участков

является для моллюсков диапазоном большого содержания (его концентрация в биомассе не меняется), для червей же – еще и малого содержания (концентрация металла в биомассе сначала нарастает). По *Pb* и *Zn* моллюски и черви находятся в диапазоне малого содержания элемента в среде обитания. Поэтому у модельных животных в пределах физиологической нормы отмечается рост концентрации этих металлов в соответствии с их градиентом в почве.

В дополнение к трем обозначенным А.Л. Ковалевским диапазонам нами предлагается еще один диапазон аномально повышенного содержания химического элемента в почве – IV (рис. 6.2). При этих условиях организм оказывается в среде концентраций, часто значительно больших предельной. Доза поллютанта, попадающего в организм, проходит пороговую точку, за которой его поступление опережает выведение, а в результате начинается этап аккумуляции – накопление в неактивной форме (табл. 6.4), и при наличии соответствующих физиологических механизмов – периодическая экскреция металла из организма. Такое депонирование возможно для всех эколого-геохимических групп элементов, в нашем случае это видно на примере абиогенных кадмия и ртути (табл. 6.6, рис. 6.1).

Важно отметить, что реакция модельных видов на этапе аккумуляции различна. Так, наибольшее содержание свинца в почве не вызывает эффекта у моллюсков, в то время как у червей отмечается резкий скачок концентрации этого металла в биомассе (рис. 6.1).

Причина такой разной реакции педобионтов, по нашему мнению, кроется в их разном химическом составе. По данным, приведенным в табл. 4.6 и 6.1, олигохеты *E. nordenskioldi* имеют более низкую зольность (7,5 %), исходно более низкие стехиометрические концентрации большинства макро- и микроэлементов, в том числе металлов, чем моллюски (Ганин, 1993, 1995). Отличия имеются и в биохимическом составе (см. гл. 7): у червей содержание белка 60–85 %, а у моллюсков лишь 40–50 % от сухой беззольной массы.

Вследствие этого, как мы считаем, у червей в местах отбора вдвое чаще, чем у моллюсков, отмечалось устойчивое повышение содержания ТМ. Известно, что такие металлы комплексуются именно с белками и родственными им веществами (Криволицкий, 1994; Бутовский, 1993а, б; Еремина и др., 1998). А это, в свою очередь, равнозначно тому, что *E. nordenskioldi* в диапазоне IV раньше индицирует вдвое большее число повышенных концентраций исследуемых ТМ.

Исходя из сказанного, можно утверждать, что в случае загрязнения почвы тяжелыми металлами у малозольных высокобелковых педобионтов одной размерной группы с наименьшими исходными фоновыми (равно как и физиологичными стехиометрическими) концентрациями *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* и других микроэлементов раньше, чем у остальных беспозвоночных, повышается уровень этих металлов в биомассе и проявляются иные признаки интоксикации. Именно такие беспозвоночные являются наиболее чувствительными индикаторами на природно-техногенные колебания содержания металлов в почве. Это имеет определяющее значение для ранней индикации почвенного загрязнения ТМ и должно учитываться в экологическом контроле и при нормировании соответствующей предельной нагрузки на почву.

Наименьшее физиологичное содержание металла (кроме абиогенов и макроэлементов) в биомассе живых индикаторов в условиях одной геохимической провинции выступает, возможно, и наименьшей эффект-ориентированной концентрацией в почве, так называемым нижним порогом воздействия (Ганин, 1992; Ganin, 1993). Подпороговые изменения концентрации элемента в среде данным беспозвоночным не могут индицироваться. Колебания порога воздействия среди видов почвенных беспозвоночных достигают двух порядков в зависимости от металла (Straalen van, 1993).

Такое утверждение в самом общем виде может быть обосновано следующими рассуждениями, основанными на токсикологических понятиях (Беленький, 1963; Покаржевский и др., 2000; Ганин, 2008а). Балансовый подход к миграции элементов по трофической цепи, оперирующий потоками вещества, подразумевает, что

$$D_r = D_o - (D_e + D_m), \quad (1)$$

$$D_o - (D_e + D_m) > 0, \text{ когда } D_o \geq D_{th}, \quad (2)$$

где  $D_r$  – доза поллютанта, зарегистрированная тест-объектом;  $D_o$  – доза поллютанта, попавшая в него;  $(D_e + D_m)$  – доза поллютанта, выведенная из тест-объекта и обезвреженная организмом (вовлеченная в его нормальные биохимические циклы);  $D_{th}$  – пороговая доза поллютанта, с которой его поступление начинает опережать выведение.

Известно также, что поступающая доза элемента должна согласовываться со скоростью его выведения из организма, сохраняя при этом баланс (Сравнительная физиология животных, 1977). Если

поступление опережает выведение, баланс нарушается. Чем больше поступившая (накопившаяся) доза поллютанта в отношении его остального физиологического содержания в биомассе, тем интенсивнее нарушается баланс и тем быстрее проявляются фиксируемые признаки интоксикации. Это может быть выражено как:

$$F_{me} = [D_{th} - (D_e + D_m)] / C_b, \quad (3)$$

$$\text{или } F_{me} = D_r / C_b, \quad (4)$$

где  $C_b$  – содержание поллютанта в биомассе тест-объекта;  $F_{me}$  – поток металла через тест-объект, измеряется в долях единицы.

При этом очевидно, что чем выше значение  $F_{me}$ , тем активнее проходит накопление, что и отмечается в случае с земляными червями (табл. 6.2, 6.4, 6.6). Поступающая доза металла рассчитывается по показателям пищевой активности конкретных видов педобионтов в исследуемом биотопе (Ганин, 1997) и содержании поллютанта в их корме.

Так, например, поток свинца  $F_{pb}$  червей  $> F_{pb}$  моллюсков ( $0,1 / 5 > 0,1 / 10$  соответственно). Олигохеты являются более чувствительными тест-объектами в отношении свинца, чем моллюски: при загрязнении почвенного яруса у них первых отмечается рост концентрации этого металла в биомассе, они первыми и погибают. Действительно, у земляных червей, как показывают эксперименты (Gestel, 1991), раньше проявляются признаки интоксикации. С момента, когда емкость биоиндикатора в диапазоне I–IV исчерпана, а процесс поступления поллютанта продолжается, как это бывает в условиях хронического загрязнения, начинаются нарушения нормальных биохимических процессов в организме на уровне клетки (Ван Страален и др., 1999). Очевидно, вследствие известных причин у олигохет раньше других включается механизм закона «все или ничего», и наблюдаемая ответная реакция уже не носит линейного характера.

С использованием этих обозначений *порог чувствительности биоиндикатора* (Ganin, 1993) – это минимальная накопившаяся после начала аккумуляции доза поллютанта  $D_r \min$  в диапазоне IV, способная вызвать фиксируемые признаки интоксикации тест-объекта. Такая доза соответствует наименьшей разнице попавшего  $D_o$  (или в данном случае  $D_{th}$ ) и выведенного / обезвреженного ( $D_e + D_m$ ) количества поллютанта. Чем меньше эта разница, тем ниже порог и тем чувствительнее биоиндикатор. Являясь мерой чувствительности,



этот параметр для межвидового сравнения может быть выражен относительной величиной

$$\check{S} = [D_{th} - (D_e + D_m)] / D_o, \quad (5)$$

$$\text{или } \check{S} = D_r \text{ min} / D_o \quad (6)$$

Величина  $\check{S}$  измеряется в долях единицы: чем меньше ее значение, тем чувствительнее тест-объект.

Когда концентрация металлов в почве достигает порога интоксикации, следует ожидать давления отбора среди наиболее чувствительных видов и предпочтительных условий существования для более устойчивых. Следовательно, чувствительные виды будут находиться под влиянием токсиканта раньше, чем будет превышен средний уровень устойчивости для всего сообщества. Подобным образом при существовании генетических различий в устойчивости внутри популяций одного вида более чувствительные генотипы будут элиминированы после ряда поколений, и это может привести к генетическому расхождению между адаптированной популяцией и популяцией того же вида с незагрязненной территории.

Ранее другими исследователями было показано наличие двух стратегий взаимоотношения водных моллюсков с металлами разных эколого-геохимических свойств (Челомин и др., 1998). Аналогичная картина наблюдается, как мы видим, и у педобионтов.

Биоконцентрирование — генетически закрепленная способность организма концентрировать в себе определенные химические элементы из окружающей среды. Регулируется на уровне транспортных потоков. Определяется биофильностью элемента и его физиологическими нормами. При этом  $D_o < D_{th}$  и содержание металла в организме не достигает верхних предельных концентраций. На абиогенные элементы биоконцентрирование не распространяется.

Биоаккумуляция — способность (часто приобретенная) увеличивать концентрации элемента в организме выше физиологического значения, т. е. процесс накопления металла. При этом  $D_o \geq D_{th}$ . Регуляция направлена на депонирование элемента в неактивной форме. Когда содержание поллютанта в организме достигает верхних предельных концентраций, емкость биоиндикатора исчерпывается и начинаются необратимые изменения. Преодоление пороговой точки аккумуляции возможно исключительно при техногенном загрязнении. В условиях природных геохимических аномалий такого

накопления не происходит и влияние фона на видоспецифичность регулируется, вероятно, на уровне микроэволюционных процессов. Биоаккумуляция возможна для всех групп химических элементов.

Вторая стратегия реализуется начиная с какой-то предельной концентрации поллютанта в среде обитания. В водной токсикологии используется индекс критической концентрации аккумуляции (Челомин, 1998), а для почв это эффект-ориентированные величины критических концентраций *NOEC* и *EC<sub>x</sub>* (на адсорбционной кривой в диапазоне IV), после которых проявляются видимые признаки интоксикации педобионтов (OECD, 1984). Реакция на такую концентрацию вещества в почве видоспецифична для каждого биоиндикатора и конкретного металла.

Выбор перспективных для мониторинга педобионтов по конкретным металлам и в конкретных условиях зоны смешанных широколиственных лесов дальневосточного региона возможен на основе «рядов чувствительности» биоиндикаторов (Ганин, 1993, 1997; Ganin et al., 1995). По этим данным можно сориентироваться, какие виды беспозвоночных с наименьшим нижним пределом концентрации металла и величиной  $\check{S}$  необходимо выбрать как наиболее «чувствительные» из числа обитающих в данном фитоценозе. Это позволяет достоверно на нескольких видах одновременно провести раннюю индикацию загрязнения территории.

Исходя из условий обследованных заповедников, в качестве контроль-индикаторов загрязнения почвы ТМ для целей экологического контроля охраняемых и освоенных территорий наиболее приемлемы ниже приведенные виды мезопедобионтов. В данном списке они следуют в порядке убывания приоритета (учитывая концентрацию металла, биохимический состав, а также доступность животного).

Свинец: земляные черви *E. nordenskioldi*, *D. ghilarovi*; многоножки *S. coreanus*, *S. eurygaster*, *P. amurensis*; жуки-жужелицы *Carabus* spp.; моллюски *M. bilineatum*, *D. pauper*.

Цинк: земляные черви *E. nordenskioldi*, *D. ghilarovi*; многоножки *S. coreanus*; моллюски *M. bilineatum*, *A. sibiricus*, *B. maacki*; мертвоеды *S. perforata* (*i*).

Кобальт: земляные черви *E. nordenskioldi*, *D. ghilarovi*; многоножки *S. coreanus*; моллюски *D. agreste*, *M. bilineatum*, *B. maacki*, *D. pauper*; мертвоеды *S. perforata* (*i*).

Медь: земляные черви *E. nordenskioldi*, *D. ghilarovi*; жуки-жужелицы *Carabus* spp.; мертвоеды *S. perforata* (*i*).

Хром: земляные черви *E. nordenskioldi*, *D. ghilarovi*; многоножки *S. coreanus*, *S. eurygaster*; моллюски *M. bilineatum*, *D. agreste*, *D. pauper*, *B. maacki*; жулицицы *Carabus* spp.

Никель: земляные черви *E. nordenskioldi*; многоножки *S. coreanus*; мертвоеды *S. perforata*; жулицицы *Carabus* spp.; моллюски *M. bilineatum*, *A. sibiricus*, *D. agreste*, *B. maacki*.

Марганец: земляные черви *E. nordenskioldi*; жулицицы *Carabus* spp.; мертвоеды *S. perforata* (*i*); многоножки *S. eurygaster*.

Стронций: земляные черви *E. nordenskioldi*, *D. ghilarovi*; жулицицы *Carabus* spp., мертвоеды *S. perforata* (*i*); моллюски *M. bilineatum*, *A. sibiricus*, *D. agreste*, *D. pauper*.

Кадмий и ртуть в этом списке отсутствуют в силу своей абиогенности и связанными с этим особенностями накопления на загрязненных участках. Пространственная изменчивость содержания таких металлов определяется прежде всего техногенными потоками и металлогенией района.

Подытоживая обсуждение полученных результатов, можно сделать ряд выводов.

1. Эколого-геохимические свойства элементов, включающие биологическую роль и значение живого вещества в их биогенной миграции, — четвертый фактор влияния на микроэлементный состав мезопедобионтов.

2. Зависимость между содержанием микроэлементов в беспозвоночных и среде их постоянного обитания (биодоступные формы) выражается адсорбционной кривой с четырьмя диапазонами. Уровень металла в биомассе может быть индикатором загрязнения лишь после прохождения определенной точки на этапе аккумуляции при достижении в почве эффект-ориентированных критических концентраций. Такой уровень металла в биомассе является порогом чувствительности биоиндикатора.

3. Различаются две стратегии отношений педобионтов с ТМ: а) биоконцентрирование — генетически закрепленная способность организма концентрировать в себе определенные химические элементы из окружающей среды, определяется биофильностью элемента и его физиологичными нормами, на абиогены не распространяется; б) биоаккумуляция — способность (часто приобретенная) увеличивать концентрации элемента в организме выше физиологического значения, т. е. накопление поллютанта исключительно в условиях техногенного загрязнения, распространяется на все группы металлов.

Для абиогенных элементов пассивное накопление при отсутствии физиологических способов экскреции носит безбарьерный характер.

4. Одно и то же доступное количество металла в почве имеет разный эффект даже на трофически близких одноразмерных педобионтов. Это связано с их элементным и биохимическим составом. У геобионтов детритофагов с наименьшей фоновой (стехиометрической) концентрацией металла раньше других наступает этап аккумуляции в случае почвенного загрязнения. Такие животные имеют более низкий порог и являются наиболее чувствительными биоиндикаторами, что выражается в значениях величины  $\delta$ . Выбор конкретного вида мезопедобионтов для экологического контроля *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* возможен на основе «рядов чувствительности» потенциальных биоиндикаторов.

Полученные данные важно учитывать при нормировании техногенного загрязнения почвы.

### **6.3. ОСОБЕННОСТИ ВЫБОРА ОЛИГОХЕТ ДЛЯ БИОТЕСТИРОВАНИЯ КСЕНОБИОТИКОВ В РАЗНЫХ ПОЧВЕННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ**

Биоиндикация антропогенных нагрузок, т. е. определение биологически и экологически значимых стресс-факторов на основе реакции разных организмов и их сообществ, послужила основой для формирования экотоксикологического направления в почвенной зоологии. Только биологические индикаторы позволяют судить о степени вредности любых синтезируемых веществ для живой природы и человека, причем дают возможность контролировать их действие. Одним из практических результатов исследований по главным разделам экотоксикологии является установление количественных значений ПДК и ориентировочных безопасных уровней воздействия токсикантов в почве (Кривоуцкий, 1994).

В подобных исследованиях чаще изучаются хронические токсические действия, проявляющиеся в многократном воздействии малых доз экотоксикантов, обладающих кумулятивным эффектом. К их числу относятся, помимо соединений тяжелых металлов, ряд других, в том числе многие ксенобиотики – галонеароматические углеводороды (полихлорированные бифенилы и др.), полиароматические углеводороды, хлорфенолы, трихлорэтилен, ацетохлор и другие

техногенные соединения, а также различные пестициды (Бутовский, 2004).

Активное использование ксенобиотиков – соединений, для которых не существует природных биогеохимических циклов (Башкин, Касимов, 2004), постоянно инициирует проблему почвенного загрязнения. В Конвенции ЮНЕП (ООН) 2001 г. о запрещении подобных веществ указано двенадцать групп стойких органических соединений, которые подлежат первоочередному снятию с производства и уничтожению. Среди них немало хлорорганических (ХОС) и фосфорорганических (ФОС) пестицидов. Они обычно не включаются в метаболизм, характеризуются устойчивостью к фотолизу и тепловому разрушению. В настоящее время в мировой практике не имеется эффективной технологии биоремедиации почв, загрязненных техногенными ФОС (Жариков и др., 2007). Такие вещества, обладая липофильностью, мигрируют по пищевым цепям, что крайне нежелательно из-за их высокой токсичности.

За последние два с лишним десятилетия развития почвенной экотоксикологии получено немало данных по использованию беспозвоночных педобионтов в биотестировании загрязненных почв и ксенобиотиков, применяемых в западноевропейской практике (OECD, 1984; Gestel van, 1991; Gestel van, Straalen van, 1994; Криволицкий, 1994; Потапов, 1999; Покаржевский и др., 2000; Lelaud et al., 2001; Didden, Römbke, 2001; Покаржевский и др., 2003; Römbke et al., 2003; Бутовский, 2004; Römbke, 2005; Таран и др., 2007; Мамонтова и др., 2009). Однако возможности биотестирования земляными червями химикатов, используемых в России с ее разнообразием почв и климатических зон, изучены в этом отношении, как нам представляется, не вполне достаточно (Ganin, 2001, 2002, 2003; Ганин, 2004, 20086).

Важно показать влияние ксенобиотиков, используемых в отечественной практике, на модельные виды олигохет, продемонстрировать зависимость рекомендаций по нормированию токсической нагрузки на почву от выбранного вида тестовых червей, показать необходимость интерпретации результатов тестирования с учетом теплового режима и экологического состояния почвы, а также целесообразность использования для этого автохтонных видов почвенных червей.

С 1984 г. в странах Европейского Союза, США и Канаде оценка токсичности новых химикатов и контроль загрязнения почв в соот-

ветствии с международными стандартами EОCD (OECD, 1984, 2004), ISO (ISO, 2003), ASTM (ASTM, 2004) предполагает использование показателей, имеющих биологический смысл, а именно выживаемость и репродуктивность почвенных малощетинковых червей *Oligochaeta*. В эксперименте использовали искусственную почву OECD [1984], в которой содержали люмбрицид и энхитреид. В качестве показателей токсичности химиката взяты биологические характеристики червей – смертность и репродуктивность (описание методики см. в гл. 2).

Как видно из табл. 6.7, ТХЭ заметно влияет на биологические показатели подопытных червей уже с концентрации 0,1 *ppm*. При этом модельные виды олигохет по-разному реагируют на данный ксенобиотик.

Очевидна наибольшая устойчивость имаго более крупного червя *E. fetida*. Так, в обозначенном интервале концентраций потеря массы и исчезновение клителлума отмечается при 200–500 *ppm*, а смертность люмбрициды ( $LC_{25}$ ) в остром опыте начинается только после 1 000 *ppm*. В пролонгированном эксперименте количество отложенных коконов ( $EC_x$ ) снижается на 20 % при 10 *ppm*, на 50 % – при 100 *ppm*. Полностью размножение этих червей прекращается также после 1000 *ppm*. Для сравнения, у других видов олигохет  $EC_{50}$ -эффект на ТХЭ проявился уже при вдвое меньшей дозе (Inamory et al., 1989).

Среди энхитреид более устойчивым к воздействию данного ксенобиотика оказывается *E. crypticus* (табл. 6.7). Хотя при концентрациях 50–150 *ppm* результаты острого опыта у имаго двух видов по  $LC_x$  не отличаются, смертность молоди этого червя по  $EC_x$  вдвое ниже, чем у *E. albidus*, – 30 и 60 % соответственно. При 250–750 *ppm* летальность имаго *E. crypticus* уже в два с лишним раза ниже, а летальность их ювенилов – втрое ниже, чем у другого вида. Показатель  $LC_{50}$  отмечается у *E. albidus* в районе 150 *ppm*, а у *E. crypticus* лишь при концентрациях больше 1000 *ppm*. Однако заметим, что от той же концентрации ТХЭ у последнего наблюдался 100 %-й летальный эффект уже в течение часа при содержании этих червей в агаре, где отсутствует адсорбирующая функция почвы, напрямую связанная с содержанием в ней органики. Кроме того, как видно, ТХЭ в отношении *E. crypticus* оказывает большее влияние на смертность взрослых особей, а в отношении *E. albidus* его действие смещено на ювенилов, т. е. угнетается видовая репродуктивность этих олигохет.

**Биологические показатели токсичности трихлорэтилена  
в отношении модельных видов олигохет ( $M \pm 10\%$ )**

Вид	Показатель	Диапазон концентраций, ppm			
<i>Eisenia fetida</i>		0,1–10	100	200–500	1000–3000
	$EC_x$	20	50	85	100
	$LC_x$	0	0	0	25
				Без поясков, потеря веса	Не размножаются
<i>Enchytraeus crypticus</i>		0,1–10	50–150	250–750	1000–3000
	$EC_x$	20	30	30	40
	$LC_x$	15	30	40	50 (100*)
<i>E. albidus</i>	$EC_x$	–	60	100	100
	$LC_x$	–	30	90	100

**Примечание.** Прочерк – нет данных; ppm – часть на миллион; \* – эффект при содержании в агаре в течение одного часа.

Факт большей устойчивости энхитреид *E. crypticus* к различным поллютантам (тяжелые металлы, пестициды, фунгициды) отмечался и ранее другими исследователями (Römbke et al., 1998; Покаржевский и др., 2003). Выявленные различия в показателях говорят о том, что *E. albidus*, способный обитать в самых разных природных условиях (от сухих почв до полосы морского прибоя) и, вероятно, существующий в нескольких генетических расах, оказывается менее устойчивым к ксенобиотикам, чем *E. crypticus* с неясными до сих пор экологическими требованиями.

Имеются данные о пониженной чувствительности к мутагенам диплоидных форм почвенных беспозвоночных по сравнению с полиплоидами (Островская и др., 1996). На сегодня открыт вопрос о таксономическом статусе членов полиплоидной серии у дождевых червей (Викторов, 1996; Всеволодова-Перель, Булатова, 2008). В этом, возможно, кроются генетические причины разной реакции олигохет

на ксенобиотики, что находит свое отражение и в результатах биотестирования. Очевидно, толерантные виды животных получают эволюционное преимущество в новых техногенных условиях обитания.

Приводимые далее рассуждения также могут, как нам кажется, быть приняты в качестве объяснения этого явления.

Обитание в одинаковом субстрате и использование сходных ресурсов обосновывает необходимость существования у тестируемых энхитреусов различий по характеристикам устойчивости к граничным значениям абиогенных факторов среды обитания (так называемая норма реакции, или экологический стандарт). Известно, например, что оптимум существования для энхитреид *E. albidus* составляет 15 °С, а для *E. crypticus* – 25 °С. Эта физиологическая особенность, по-видимому, должна приводить в определенных условиях к ослаблению конкурентного исключения близкородственных видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу (Ганин, 2006).

Нечто подобное наблюдается и у люмбрицид: компостный червь *E. fetida* (оптимум 25 °С) в условиях эксперимента (20 ± 2 °С) более устойчив к загрязнителям, чем собственно почвенные, т. е. обитающие в толще почвы, виды с физиологическим оптимумом 12–18 °С (Inamory et al, 1989; Edwards, 1992).

Существует наследственно закрепленная адаптация почвенных животных к абиотическим (температура, влажность и т. п.) условиям природной среды обитания (Адаптация..., 1977). В соответствии с известной классификацией почвы различаются по тепловым режимам (Димо, 1972). Например, на юге Дальнего Востока существуют два их типа: длительно сезоннопромерзающие и сезоннопромерзающие. Они отличаются среднегодовыми и другими температурными характеристиками, к которым и приспособлена автохтонная почвенная биота. В связи с этим, как представляется, результаты тестирования с помощью *E. albidus* объективно приложимы к промерзающим среднетемпературным почвам, а результаты по *E. crypticus* и *E. fetida* – к более теплым непромерзающим почвам Западной Европы.

Необходимость изучения других видов олигохет с целью расширения числа тест-объектов ранее отмечали W. Didden и J. Römbke в своей обзорной статье (Didden, Römbke, 2001), посвященной энхитреидам как индикаторным организмам на химические стрессы в наземных экосистемах. На наш взгляд, при биотестировании ксенобиотиков, используемых в той или иной природной зоне, правильнее было бы брать в качестве тест-объектов автохтонные (аборигенные)



виды червей с соответствующим тепловому режиму почв физиологическим температурным оптимумом. Так, в Приамурье широко распространены виды энхитреид из родов *Mesenchytraeus*, *Fridericia*, *Henlea* (Ганин, 1984; Никитина и др., 1987). Именно этих представителей олигохет (а не отсутствующих здесь *E. crypticus*), являющихся частью комплекса педобионтов зонального типа почв и имеющих, как писал М.С. Гиляров [1965], соответствующий экологический стандарт, целесообразно использовать в качестве тестовых видов для нормирования почвенной химической нагрузки в условиях региона. И это должно найти отражение в соответствующих регламентирующих документах.

В соответствии с международными стандартами вещество принято считать нетоксичным при отсутствии смертности взрослых тест-особей до концентрации поллютанта в почве, равной 1 000 ppm. Как показано выше, 50 %-я смертность ( $LC_{50}$ ) *E. albidus* отмечается при концентрации ТХЭ уже около 150 ppm, для *E. crypticus* – при концентрации 1 000 ppm, а для *E. fetida* – только от 3 000 ppm. То есть при общей тенденции негативного влияния исследуемого вещества на олигохет мы сталкиваемся в данном случае с неоднозначностью трактовки результата биотестирования для целей нормирования нагрузки на почву (ПДК и т. п.), так как допустимые дозы ТХЭ будут различаться в зависимости от тест-вида.

Адекватное практическое использование такой зависимости должно быть основано на знании пространственно-временной структуры экосистем почвы (Покаржевский и др., 2000; Pokarzhevskii et al., 1997). В развитой ненарушенной почве (например, бурой лесной) одновременно и почти независимо друг от друга существуют три размерных иерархических уровня экосистем, придавая почве колоссальный запас устойчивости к любым возмущающим факторам (Ганин, 1997; Экосистемы..., 1989). Первый из уровней (бактериально-водорослево-протозойный) в данной работе не рассматривается. Для второго уровня (фунгиально-микроартроподные экосистемы), судя по реакции его биоиндикатора – энхитреид, ТХЭ является токсичным уже в дозах, значительно меньших или равных 1 000 ppm (табл. 6.7). Для почвы же как целостного биогеоценоза (высший иерархический уровень), судя по реакции его размерного биоиндикатора *E. fetida*, трихлорэтилен токсичен в дозах, лишь превышающих 1 000 ppm.

По мере антропогенной деградации почвы может происходить ее структурное упрощение, зависящее от характера, силы и времени воздействия (Рябинин и др., 1987; Воробейчик и др., 1994; Ганин, 1997), приводящее к исчезновению размерных иерархических уровней. И тогда одна и та же доза поллютанта для доминирующей биоты ненарушенной почвы будет безвредна, а для оставшейся биоты частично деградированной почвы может оказаться уже запредельной.

В связи с этим полученные результаты лабораторного биотестирования ксенобиотика на разных видах олигохет важно соотносить с экологическим состоянием зонального типа почвы. Оно, как правило, отражено в региональном Почвенном кадастре, учитывающем степень ее развитости / деградации.

Следующими тестируемыми химическими соединениями была группа пестицидов. Тест-объектом выступали энхитреиды *E. crypticus*. Результаты представлены в табл. 6.8.

Исследуемые инсектициды, как видно, имеют ненаправленное действие, так как гибнут почвенные беспозвоночные животные, таксономически не относящиеся не только к насекомым, но и к членистоногим вообще. Смертность 50 % ювенилов энхитреид фиксируется от сотых долей рекомендуемой полевой дозы препаратов. Летальный эффект для 100 % животных начинается при внесении менее десятой части РД.

Среди гербицидов рекомендуемая доза «Белметрина» безвредна для энхитреид с большим запасом. Половинная рекомендуемая доза «Раундап» вызывает у них смертность имаго 50 %. От полной полевой дозы этого гербицида такой же эффект был отмечен ранее для крупных земляных червей монилигастрид *Pheretima elongata* в Иране (Morowati, 2000).

Что касается фунгицидов, то, как видно из табл. 6.8, «Оксихом» для энхитреид совсем безвреден, так как смертность 50 % вызывают дозы, значительно большие полевых рекомендованных. Примечательно, что при 200 РД отмечается прирост ювенилов и коконов, по сравнению с контролем, в 1,3 и 3,8 раза соответственно. Такое явление носит название *гормесис*, или эффект стимуляции размножения. Этот факт для некоторых ксенобиотиков уже отмечался почвенными экотоксикологами (Didden, Römbke, 2001; Покаржевский и др., 2003). В сравнении с «Карбендазимом» — системным фунгицидом из карбаматов, признаваемым в международной практике в качестве стандарта сравнения, «Оксихом» существенно менее токсичен.

**Биологические показатели токсичности пестицидов в отношении почвенных олигохет *E. crypticus* ( $M \pm 10\%$ )**

Тестируемый препарат		NOEC	LOEC	EC <sub>x</sub>	LC <sub>x</sub>
ИНСЕКТИЦИДЫ	«Цимбуш» Исследуемые дозы: 1–300 ppm (или 0,0002–0,06 РД)	1 / 0,0002	5 / 0,001	50 % 30 / 0,016 100 % 250 / 0,05	50 % 50 / 0,01 100 % 300 / 0,06
	«Децис» Исследуемые дозы: 50 ppm (или 0,32 РД)	–	–	50 % <50 / <0,32 100 %	50 % <50 / <0,32 100 %
	«Фуфанон» Исследуемые дозы: 150–500 ppm (или 0,021–0,07 РД)	150 / 0,021	170 / 0,023	≤50 / ≤0,32 50 % 300 / 0,04 100 % >500 / >0,07	≤50 / ≤0,32 50 % >500 / 0,07 100 % >500 / >0,07
	«Белметрин» Исследуемые дозы: 50–10000 ppm (или 400–80000 РД)	50 / 400	100 / 800	50 % 1500 / 12000 100 % 7500 / 60000	50 % 3800 / 30000 100 % 10000 / 80000
ГЕРБИЦИДЫ	«Раундап» исследуемые дозы: 400–50000 ppm (или 0,04–6,0 РД)	400 / 0,04	500 / 0,05	50 % 900 / 0,1 100 % 50000 / 6,0	50 % 5000 / 0,6 100 % ~50000 / 6,0
ФУНГИЦИДЫ	«Оксихом» Исследуемые дозы: 3000–10000 ppm, (или 200–400 РД)	4800 / 200”	5000 / 210	50 % 5800 / 250 100 % >10000 / >400	50 % >10000 / >400 100 % >10000 / >400
	«Карбендазим»#	18 / –	– / –	50 % 6,9 / – 100 % ~43 / –	50 % 129,4 / – 100 % – / –

*Примечание.* РД – рекомендуемая полевая доза препарата; # – системный фунгицид (Покаржевский и др., 2000); прочерк – нет данных; ” – доза, вызывающая гормезис.

Об этом свидетельствуют значения полулетальных концентраций для ювенилов EC<sub>50</sub> и имаго LC<sub>50</sub>, отличающихся по этим токсикантам на два порядка.

Исходя из полученных результатов исследования пестицидов (особенно данные по гербицидам и инсектицидам), можно отметить, вероятно, общую закономерность воздействия токсикантов: в случае контактного теста зависимость доза—эффект не является линейной. Как видно из табл. 6.8, при максимально безвредной концентрации вещества (*NOEC*) эффект от него не проявляется вообще. На этой стадии не преодолен порог чувствительности и происходит накопление силы воздействия в соответствии с известным законом Боулича «все или ничего» (Ганин, 2009а; Ganin, 1998). После минимальной вредной концентрации (*LOEC*), судя по показателям  $EC_x$  и  $LC_x$ , в интервале  $X$  1–50 на 1 % эффекта приходится намного меньшая доза токсиканта, чем в интервале  $X$  51–100. То есть в начале воздействия от небольших доз элиминируются наименее приспособленные генотипы, составляющие большую часть популяции. Далее, по мере возрастания дозы, остаются наиболее устойчивые.

\*\*\*

Можно констатировать видоспецифичность нижних пределов содержания ТМ-микроэлементов в почвенных беспозвоночных, т. е. существование у них генетически закрепленных механизмов устойчивого поддержания жизненно необходимого минимального уровня этих металлов вне зависимости от металлогении района. Отличие абиогенных элементов (ртути и кадмия) состоит в отсутствии у них нижнего предела содержания в биомассе. Пространственная изменчивость биоконцентраций таких элементов контролируется, прежде всего, техногенными потоками и металлогенией региона.

В то же время анализ данных с загрязненных участков показывает порядковые сходства диапазона содержания ТМ у аборигенных видов с беспозвоночными других регионов евразийского континента. Это свидетельствует о существовании у части популяции педобионтов селективной способности к безбарьерному накоплению ряда анализируемых металлов.

Когда концентрация металлов в почве достигает порога интоксикации, следует ожидать давления отбора среди наиболее чувствительных видов и предпочтительных условий существования для более устойчивых. Чувствительные особи и виды будут находиться под влиянием токсиканта раньше, чем будет превышен средний уровень устойчивости для всей популяции и всего сообщества.

Факторы, по-разному влияющие на содержание тяжелых металлов в беспозвоночных, по мере уменьшения своей значимости распределяются в следующем порядке.

I. Геохимический фон территории, ландшафтные особенности миграции ТМ и их биодоступность.

II. Экологическая ниша вида с ее важнейшими условиями и ресурсами (среда обитания, способ и объект питания).

III. Концентрация металлов в корме, их взаимодействия (синергизм / антагонизм).

IV. Эколого-геохимические свойства элементов, включающие биологическую роль ТМ и значение живого вещества в их миграции.

Обозначенные факторы являются существенными для отбора среди мезопедобионтов модельных видов – биоиндикаторов загрязнения почвы ТМ.

Близкородственные виды со сходными экологическими нишами могут быть использованы в качестве единого биоиндикатора. Весь диапазон концентраций ТМ в биомассе вида составляет «емкость биоиндикатора» – показатель экологической толерантности животного к таким условиям среды.

Наиболее подвижными по амплитуде колебаний микроэлементного состава являются виды беспозвоночных с наименьшими фоновыми концентрациями соответствующих металлов. И наоборот, наиболее стабильны по этому признаку виды с относительно повышенным исходным содержанием металлов.

Существенных различий по содержанию тяжелых металлов-микроэлементов в животных разных трофических групп мезопедобионтов не обнаруживается. Концентрация элементов в большей степени связана с особенностями экологии конкретного вида и определяется особенностями пищевых сетей в почве (облигатность микробного звена, миксофагия и др.). Концентрирование на трофическом уровне хищников у одноразмерных педобионтов не является правилом и зависит от видовых эколого-физиологических особенностей пары продуцент–консумент или хищник–жертва. В связи с этим методически выдержанным подходом в подобных исследованиях является изучение бионакопления на отдельных видах, а не анализ трофических групп.

В условиях природных концентраций металлы-микроэлементы в животных не аккумулируются и по трофической цепи не накапли-

ваются. Это регулируется, вероятно, на уровне микроэволюционных процессов.

Аккумуляция ртути и кадмия отмечается уже на уровне первичных консументов.

В случае загрязнения почвы ТМ у малозольных высокобелковых педобионтов одной размерной группы с наименьшими исходными фоновыми концентрациями *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* и других микроэлементов раньше, чем у остальных беспозвоночных, повышается уровень этих металлов в биомассе и проявляются иные признаки интоксикации. Именно такие беспозвоночные являются наиболее чувствительными индикаторами на природно-техногенные колебания содержания металлов в почве. Это имеет определяющее значение для ранней индикации почвенного загрязнения ТМ и должно учитываться при нормировании предельных нагрузок на почву.

Олигохеты являются более чувствительными индикаторами в отношении свинца, чем моллюски: при загрязнении почвенного яруса у них первых отмечается рост концентрации этого металла в биомассе, они первыми и погибают. С момента, когда емкость биоиндикатора исчерпана, а процесс поступления поллютанта продолжается, как это бывает в условиях хронического загрязнения, у олигохет раньше других включается механизм закона «все или ничего», и наблюдаемая ответная реакция уже не носит линейного характера.

Зависимость между содержанием микроэлементов в беспозвоночных и среде их постоянного обитания выражается адсорбционной кривой с четырьмя диапазонами. Уровень металла в биомассе может быть индикатором загрязнения лишь после прохождения определенной точки на этапе аккумуляции при достижении в почве эффекторноориентированных критических концентраций. Уровень металла в теле в точке начала аккумуляции является порогом чувствительности биоиндикатора.

Различаются две стратегии отношений педобионтов с ТМ: 1) биоцентрирование – генетически закрепленная способность организма концентрировать в себе определенные химические элементы из окружающей среды, определяется биофильностью элемента и его физиологичными нормами, на абиогены не распространяется; 2) биоаккумуляция – способность (часто приобретенная) увеличивать концентрации элемента в организме выше физиологического значения, т. е. накопление поллютанта исключительно в условиях техногенного загрязнения, распространяется на все группы металлов.

Для абиогенных элементов пассивное накопление при отсутствии физиологических способов экскреции носит безбарьерный характер.

Одно и то же содержание металла в почве имеет разный эффект даже на трофически близких одноразмерных педобионтов. Это связано с их элементным и биохимическим составом. У геобионтов детритофагов с наименьшей фоновой (стехиометрической) концентрацией металла раньше других наступает этап аккумуляции в случае почвенного загрязнения. Такие животные имеют более низкий порог и являются наиболее чувствительными биоиндикаторами, что выражается в значениях величины  $\check{S}$ . Выбор конкретного вида мезопедобионтов для экологического контроля *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* возможен на основе «рядов чувствительности» потенциальных биоиндикаторов.

Показано, что существует зависимость трактовки результатов биотестирования ксенобиотика от выбранного вида олигохет для целей нормирования экотоксикологической нагрузки на почву. Использование этих результатов важно соотносить с тепловым режимом почвы, учитывать степень структурной развитости / деградации конкретного почвенного покрова. В качестве тест-объектов для нормирования такой нагрузки в условиях региона целесообразно использовать аборигенные виды олигохет с соответствующим экологическим стандартом, являющиеся частью комплекса педобионтов почвы зонального типа.

Рекомендуемые дозы инсектицидов должны формироваться с учетом реакции биоценотически значимых групп земляных червей. При контактном воздействии токсиканта зависимость доза—эффект не носит линейного характера: в направлении  $LOEC \rightarrow LC_{50} \rightarrow LC_{100}$  отношение доза / эффект возрастает в несколько раз. Это предполагает селективную адаптацию олигохет к пестицидам при их умеренном использовании.

Полученные данные важно учитывать при нормировании техногенного загрязнения и экотоксикологической нагрузки на почву.



## ГЛАВА 7

# ЗООМИКРОБНЫЕ КОМПЛЕКСЫ: ОБОСНОВАНИЕ И ВОЗМОЖНОСТИ

Непроходящий интерес к зоомикробным взаимодействиям вызван необходимостью объяснения их механизмов на уровне педоценоза, в котором микроорганизмы и беспозвоночные выступают как равнозначные в функциональном отношении партнеры. Почва представляется как организованная система взаимосвязанных компонентов. Понимание общих принципов открывает перспективы управления таким взаимодействием с выходом на экологичное земледелие.

По способу питания среди почвенных животных можно выделить как минимум пять трофических группировок (Стриганова, 1980). Среди них микробофаги и сапрофаги – наиболее обширные по обилию и разнообразию группы. Несмотря на кажущееся различие в пище, принципиальным источником энергии, углерода и питательных веществ для животных являются микроорганизмы как облигатное звено почвенных трофических цепей (Кривоуцкий, Покаржевский, 1988; Бызов, 2001; Pokarzhenskii et al., 2003; Кураков и др., 2005). Животные самостоятельно не способны к деполимеризации целлюлозы и лигнина, которые потребляют в растительных остатках, а лишь благодаря симбиотическим отношениям с микроорганизмами (Козловская, 1985; Гельцер, 1991; Ву Нгуен Туань и др., 1994; Бызов, 2006).

Микробная биомасса для животных почвы является и главным ресурсом незаменимых аминокислот, витаминов и фосфора (Pokarzhenskii et al., 1997; Мамилов и др., 2000). Регулирующая роль животных в функционировании микробного сообщества почвы связана именно с этой важнейшей трофической ролью микроорганизмов. При этом считается, что для обеспечения регулирующей функции необходима биомасса животных в пределах 1–10 % биомассы микроорганизмов (Reichle, 1975; цит. по: Мамилов и др., 2000).



В основе взаимодействия микроорганизмов и почвенных беспозвоночных животных лежат несколько главных принципов (Бызов, 2001, 2006). Основным является принцип облигатной экзо- и эндотрофической зависимости животных от микроорганизмов. В основе формирования трофических сетей в почве лежит принцип селективности питания животных микроорганизмами. Переваривание микробных клеток животными подчиняется принципу индуцированного автолиза, основанного на киллерном механизме. Каждое животное имеет свой круг микробов-жертв. Регуляция пищевых цепей подчиняется принципам положительной и отрицательной обратной связи, петли которой могут идти как снизу – от продуцентов, так и сверху – от хищников.

Поскольку главный канал энергетических взаимодействий почвенных животных и микроорганизмов проходит по трофическим сетям, трофологические исследования мезопедобионтов, изучение пищевой активности и избирательности беспозвоночных являются первым необходимым этапом работы в освещении проблемы зоомикробных комплексов.

Получаемые данные важны не только для оценки биоценотической роли мезопедобионтов, но могут иметь и практическое преломление для их возможного использования в экобиотехнологии, например при рекультивации отвалов, восстановлении деградированных почв, в том числе пирогенных, при биологической мелиорации полей орошения или выработанных торфяников, биоремедиации загрязненных почв, при вермикомпостировании и вермикультивировании.

### **7.1. ПИЩЕВАЯ АКТИВНОСТЬ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ САПРОФАГОВ**

Первая количественная оценка деятельности сапрофагов дана в работах Ван дер Дрифта, Гере и Дунгера (Drift van der, 1951; Gere, 1955; Dunger, 1958; цит. по: Стриганова, 1980). Подробный аналитический обзор и общие закономерности питания почвенных сапрофагов даны в монографии Б.Р. Стригановой [1980]. Нами проведены исследования пищевой активности основных средообразователей из числа мезопедобионтов дальневосточного региона (Ганин, 1988, 1989а, 1994а, б, 1997).

### *Пищевая активность двупарноногих многоножек*

Диплоподы относятся к трофической группировке первичных деструкторов (минерализаторов). Хотя диплоподы района исследований отличаются от других своими относительно небольшими размерами (1–5 см) и массой (3–200 мг), для них характерны достаточно высокие показатели потребления и усвояемости, а также полидоминантный тип питания.

Время прохождения пищевого комка через кишечник диплопод составляет не более 12 ч. Данные по суточному рациону диплопод приведены в табл. 7.1. По видам он меняется от 0,6 до 22,5 мг/экз. Наиболее активными потребителями растительного опада являются *Sichotanus eurygaster*, *Pacifiulus amurensis* и *Skleroprotopus coreanus*. С увеличением массы тела абсолютные величины суточного рациона (*C* и *A*) возрастают. Для неполовозрелых особей уровень потребления на единицу массы выше, чем у взрослых, что проявляется в увеличении относительных показателей (*k* и *k<sub>A</sub>*, *R/W*). Максимальные значения коэффициентов потребления и удельной усвояемости отмечены для самого мелкого вида *Underwoodia kurtschevae* (56 и 40 % соответственно). Сравнение показателей пищевой активности местных видов и диплопод из других климатических зон показывает, что они активнее многоножек европейской части России (Кондева, 1980; Логинова, 1993), но значительно пассивнее диплопод террасных лесов Закавказья (Кохия, 2000).

Сведения об адаптациях диплопод и сезонной изменчивости их пищевой активности в других климатических поясах (зонах) известны из литературы (Стриганова, 1977, 1980). На примере дальневосточных диплопод (рис. 7.1) также выявлены существенные различия показателей пищевой активности в разные сезоны вегетационного периода. Летом коэффициент потребления у этих сапрофагов в 2–12 раз выше, а суточный рацион особей *Pacifiulus amurensis* одинакового веса в 4–7 раз больше, чем в осенние месяцы (табл. 7.2). Снижение *C* осенью отмечалось и у диплопод из белорусского полесья (Тарасевич, 1988). В то же время имеются сведения о возрастании осенью пищевой активности этих сапрофагов в субтропической зоне, что связывают либо с преддиапаузным, либо с послелиночным периодом (Кохия, 1986).

Основным фактором, регулирующим ритмы пищевой и локомоторной активности пойкилотермных животных, является температура.

Таблица 7.1

Показатели пищевой активности и экологической эффективности диплопод (осенний период)

Показатели	Хвой кедр			Клён			Берёза			Дуб			Липа			Ольха		
	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в
<i>C</i>	8,1	3,6	7,4	0,9	0,8	2,5	0,7	3,8	6,7	3,6	3,1	16	1,2	1,6	5,9	2,8	21	
<i>k</i>	90	20	26	10	4,4	8,9	6,7	21	24	40	17	57	13	8,9	21	16	75	
<i>U</i>	91	81	63	76	54	87	59	47	84	81	41	14	40	22	27	27	5	
<i>A</i>	7,4	2,9	4,7	0,7	0,4	2,2	0,4	1,8	5,6	2,9	1,3	2,3	0,5	0,4	1,6	0,7	1,1	
<i>k<sub>A</sub></i>	82	16	17	7,6	2,4	7,9	3,8	10	20	32	7,1	8,2	5,4	1,9	5,7	4,1	3,8	
<i>P</i>	+0,4	0,0	+0,3	+0,1	0,0	+0,1	+0,1	+0,1	+0,1	-0,1	-0,1	0,0	-0,5	-0,1	-0,4	+0,2	+0,1	
<i>R/W</i>	67	16	16	5,6	2,2	8,4	3,2	9,7	20	28	7,9	8,1	9,3	1,8	7,1	3,2	0,4	
<i>K<sub>1</sub></i>	4,9	—	4,1	11	—	4,0	14	2,6	1,5	—	—	—	—	—	—	7,1	4,7	

**Примечание.** *A* — *P. amurensis*, сухая масса 10,5 ± 1,3 мг; *б* — *S. coreanus*, сухая масса 18,0 ± 1,4 мг; *в* — *S. eurygaster*, сухая масса 28,0 ± 2,6 мг; *C* — суточный рацион, мг/экз × сут; *k* — коэффициент потребления, %; *U* — коэффициент усвоения, %; *A* — ассимилированная пища, мг; *k<sub>A</sub>* — удельная усвояемость, %; *P* — прирост, мг/сут; *R/W* — трата на обмен, %; *K<sub>1</sub>* — экологическая эффективность, %.

Таблица 7.2

Показатели пищевой активности и экологической эффективности диплопод (березовый опад, осень)

Виды	#	<i>W</i>	<i>C</i>	<i>k</i>	<i>U</i>	<i>A</i>	<i>k<sub>A</sub></i>	<i>P</i>	<i>R/W</i>	<i>K<sub>1</sub></i>	<i>K<sub>2</sub></i>
<i>S. eurygaster, i</i>	1	28±3	6,7±0,6	24	84	5,6	20	0,1	20(38)	1,5(0,4)	1,8(0,4)
<i>S. eurygaster, l</i>	3	0,4	0,13	30	77	0,1	25	0,01	21	7,7	10
<i>S. coreanus, i</i>	1	24±1	4,3±0,2	18	50	2,1	10	0,14	8(34)	3,3(0,5)	6,7(0,5)
<i>S. coreanus, l</i>	1,5	14±1	3,3±0,3	24	84	2,8	20	0,11	19	3,3	3,9
<i>P. amurensis, i</i>	4	10±1	2,6±1,0	26	28	0,7	7	0,06	3(3* 21)	8,6(1,2* 0,0)	12(23* 0,0)
<i>P. amurensis, l</i>	1	2,4	0,43	18	77	0,3	14	0,05	12	12	17
<i>U. kurtschevae, l</i>	—	0,9	0,44	49	81	0,4	39	0,01	38(40)	2,3(0,5)	2,5(0,8)
<i>C. amurensis, i</i>	—	5,2	1,9	37	54	1,0	19	0,02	19	1,1	2,0

**Примечание.** # — соотношение весовых групп в популяции; в скобках — летний период; \* — период засухи; *K<sub>1</sub>* — чистая эффективность роста; остальные обозначения см. в табл. 7.1.

Приближение ее среднесуточных значений к пороговым приводит к постепенному подавлению метаболизма. У диплопод это отражается в близких значениях показателя  $R/W$  в период преддиапаузного состояния летом и перед заморозками осенью. Как правило, летние температуры в лесной подстилке находятся в пределах толерантности диплопод (15–22 °С), вследствие чего их локомоторная активность не снижается, а даже несколько возрастает. В период долгого отсутствия дождей более активное потребление слабоусвояемого корма позволяет первичным сапрофитам компенсировать недостаток энергобюджета. Таким образом, очевидно, что коэффициент  $k_A$  в значительной степени зависит от абиотических факторов.

Значительные колебания коэффициентов усвоения у разных видов диплопод вызваны, вероятно, оригинальными наборами их пищеварительных ферментов (Козловская, 1985). Так,  $U$  дубового опада отличается у разных видов в 2–5 раз, а у *Sichotanus eurygaster* усвояемость опада клена почти в 20 раз лучше, чем ольхи. На рис. 7.2 представлена зависимость усвояемости опада (средние значения) от содержания в нем основных питательных компонентов. Усвоение положительно коррелирует с содержанием клетчатки в корме и отрицательно с содержанием белка и зольностью

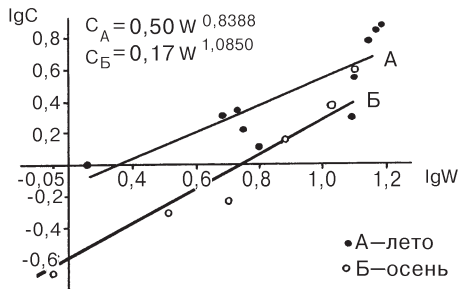


Рис. 7.1. Сезонные изменения зависимости величины рациона от массы тела диплопод *Pacificulus amurensis* (березовый опад)

снижается, а даже несколько возрастает. В период долгого отсутствия дождей более активное потребление слабоусвояемого корма позволяет первичным сапрофитам компенсировать недостаток энергобюджета. Таким образом, очевидно, что коэффициент  $k_A$  в значительной степени зависит от абиотических факторов.

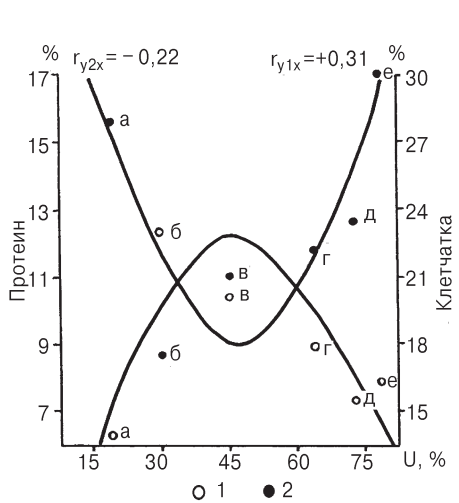


Рис. 7.2. Зависимость усвояемости в кишечнике диплопод от содержания протеина и клетчатки в опаде: а – ольха; б – липа; в – дуб; г – береза; д – клен; е – хвоя; 1 – протеин; 2 – клетчатка

опада. Следует отметить, что диплоподы относятся к группе карболиберантов (Козловская, 1976), в пищеварительном тракте которых высока активность карбогидраз – ферментов, расщепляющих полисахариды. Различия в усвоении углеводных соединений и белка отмечены также для водных моллюсков (Цихон-Луканина, 1987).

Избыточно влажный климат юга Дальнего Востока оказывает свое влияние на процессы трансформации растительных остатков. Антисептические и дубильные вещества выщелачиваются обильными атмосферными осадками уже на первых этапах разложения. Активная микробная конверсия опада в течение всего влажного периода года положительно сказывается на усвояемости растительных остатков почвенными сапрофагами. Для диплопод этого региона характерны высокие значения коэффициента усвоения  $k_A$ , достигающего на некоторых видах опада до 90 %. Для первичных разрушителей опада из аридных и умеренных климатических зон отмечаются в целом более низкие его значения – в среднем около 30 % (Стриганова, 1980; Тарасевич, 1988; Логинова, 1993; Кохия, 2000). В засушливый период усвояемость опада значительно, иногда почти на порядок, ухудшается (табл. 7.2). Известно, что для данной группы сапрофагов характерна терроинтестинальная энтоякия – симбиотические взаимоотношения между беспозвоночными и микроорганизмами (Козловская, 1976). Первой особенностью этого симбиоза является непродолжительность сожительства. Микрофлора попадает в кишечник пассивно, вместе с растительными остатками. Второй отличительной чертой терроинтестинальной энтоякии является возможность смены симбионтов в зависимости от степени разложения органического вещества, поступающего в кишечник. И поэтому снижение активности сапротрофной микрофлоры во внешней среде, вызванное низкой влажностью субстрата, непосредственно сказывается на усвояемости опада диплоподами (Ву Нгуен Тхань и др., 1994).

Величина суточного рациона особой одного вида значительно колеблется в зависимости от породы опада. Наиболее потребляемой для *P. amurensis* явилась выщелоченная хвоя кедр, для *S. eurygaster* – опад ольхи, а для *Skleroprotopus coreanus* – березы. Породный состав рациона диплопод представлен в табл. 7.3. Как видно, в него входит опад всех основных лесобразующих пород. Однако все же величина рациона не может служить надежным критерием предпочтительности опада, но позволяет определить возможности популяции в разложении лесной подстилки.

Породный состав рациона диплопод (в % от С)

Виды	С, мг	Кедр	Клен	Береза	Дуб	Липа	Ольха
<i>P. amurensis</i>	12	47	5	4	21	7	17
<i>S. coreanus</i>	17	23	5	24	20	10	18
<i>S. eurygaster</i>	14	12	4	11	27	10	35

Для дальневосточных видов диплопод вообще характерно довольно высокое потребление хвои кедра. Известно, что в хвойном опаде, в отличие от листового, много восков и смол, высокое содержание танинов. Все это является препятствием для его потребления многими животными. Однако в гумидных районах полифенолы быстро разрушаются грибами, после чего хвоя отличается повышенным содержанием полисахаридов, малой зольностью, обильно пронизана мицелием — доступным источником белка для многих беспозвоночных. Все это в совокупности и делает ее достаточно привлекательной для сапрофагов.

Количество ассимилированной пищи при кормлении животных одного вида разным опадом оказывается различным. То есть разное количество ассимилированного вещества обладает одинаковой питательной ценностью вне строгой зависимости от содержания целлюлозы. Это, вероятно, связано с тем, что энергия усвоенной клетчатки составляет часть (14–23 %) от общего количества ассимилированной энергии (Кондева, 1980). Это находит свое отражение и в значениях  $k_A$ , полученных весовым методом (Количественные методы..., 1987). Так, у *P. amurensis* удельная усвояемость меняется более чем в 20 раз, значительно перекрывая межвидовые различия. Такие колебания характеристик пищевой активности диплопод в зависимости от пищевой ценности субстрата делают в случае необходимости более информативным сочетание весового выражения суточного рациона с его энергетическим эквивалентом.

Из потребленного количества диплоподы ассимилируют в среднем около 50 % вещества, содержащегося в пище (Ганин, 1989а).

Проходя через кишечник *P. amurensis*, опад претерпевает значительные изменения (табл. 7.4). Убыль общего углерода составляет около 70 % за счет ассимиляции такого же количества полисахаридов, в основном клетчатки. Разлагается и более половины лигнина,

**Изменения фракционного состава березового опада в кишечнике кивсяка *Pacificiulus amurensis***

Объект	Азот	Углерод	C/N	Лигнин	Гемиллюлоза	Целлюлоза	Протеин	Зола
Опад	$\frac{1,88}{15}$	$\frac{48}{350}$	24	$\frac{54}{420}$	$\frac{7,5}{59}$	$\frac{18}{144}$	$\frac{11}{82}$	$\frac{17}{132}$
Экскременты	$\frac{1,88}{6}$	$\frac{36}{110}$	19	$\frac{56}{180}$	$\frac{6,3}{20}$	$\frac{11}{35}$	$\frac{7}{23}$	$\frac{25}{79}$
Усвоено, %								
от С	—	—		57	66	76	72	—
от А	—	—		52	8	24	13	—

**Примечание.** Над чертой – содержание фракции, %; под чертой – масса в рационе, мкг; остальные обозначения см. в табл. 7.1.

что весьма примечательно, так как переваривание этой фракции редко происходит у животных организмов и связано преимущественно с симбиотическими бактериями. Содержание общего азота не меняется, показатель C/N сужается. Возрастание зольности экскрементов также свидетельствует об активной минерализации опада. Целлюлоза составляет более трети усвоенной пищи, протеин – лишь десятую часть от этого.

Пути использования ассимилированной пищи в зависимости от сезона года меняются (индекс  $K_2$  в табл. 7.2). Летом 95–100 % (определяется возрастом) усвоенного вещества расходуется на дыхание. Осенью же до 20 % ассимилированной пищи запасается в биомассе. Известно, что при подготовке к диапаузе в жировом теле беспозвоночных происходит накопление резервного энергетического субстрата, в основном гликогена и триглицеридов (Тыщенко, 1986). Такое направление обмена характерно для диплопод и в начальный период летней диапаузы.

Валовая эффективность роста P/C низка, в среднем около 1–2 %, хотя в осенние месяцы может возрастать до 10 %, что в целом совпадает с пределами эффективности переноса продукции между вторичными трофическими уровнями. Это обуславливает высокую активность диплопод в деструкции растительного опада.

### *Пищевая активность червей мегадрилид*

Крупные почвенные олигохеты Megadrili (земляные, или дождевые, черви) относятся к трофической группировке вторичных деструкторов (гумификаторов). Их непосредственное участие в создании почвенного плодородия, возросший интерес к экобиотехнологии и вермикультуре делают необходимым изучение пищевой активности червей и их роли в биоконверсии и биотическом круговороте. Этому вопросу посвящен целый цикл работ (Edwards, Lofty, 1980; Satchell, 1983; Стриганова и др., 1988, 2002; Стриганова, Тиунов, 1994; Ганин, 1994а, б, 2003; Ganin, 2000; Кураков и др., 2005; Барне, 2005; Wardle, 2006; Хомяков и др., 2007; Умаров и др., 2008; Барне, Стриганова, 2008 и др.).

У червей принято выделять три основные экологические группировки: поверхностно-подстилочные, собственно почвенные и норные. Это обусловлено строением их кишечника, особенностями этиологии и экофизиологии (Перель, 1979). Работами Б.Р. Стригановой было установлено, что показатели пищевой активности и время транспортировки пищи по кишечному тракту существенно отличается у представителей разных морфоэкологических типов червей. У собственно почвенных форм, питающихся в обедненных органикой минеральных горизонтах, скорость транспортировки выше, чем у почвенно-подстилочных червей, использующих более богатую органическим веществом пищу.

Ритмы питания – стабильные характеристики отдельных видов или популяций червей, адаптировавшихся к потреблению определенных типов пищевых ресурсов в своих природных местообитаниях (Стриганова, 1985). Поэтому при кормлении детритофагов навозом, листовым опадом или другими органическими субстратами скорость прохождения пищи по кишечному тракту не изменяется. Кроме того, в эксперименте было установлено, что время переваривания одинакового субстрата особями разного размера одного вида постоянно.

Среди мегадрилид юга Дальнего Востока доминируют комплексный *Eisenia nordenskioldi* (представленный разноплоидными расами) и *Drawida ghilarovi*. Встречается дикая и антропохорная формы компостного червя *Eisenia fetida* (см. приложение). Во всех растительных зонах, кроме светлохвойной тайги, биомасса червей составляет 50–99 % от всех мезопедобионтов. Поэтому именно эти



беспозвоночные являются экологическими доминантами среди вторичных сапрофагов.

Трофологическим характеристикам антропохорного компостного червя посвящено достаточно много литературы (Морев, 1990; Покровская, 1991; Вермикомпостирование..., 2007). Как показано нами, пищевая активность других дальневосточных видов червей существенно различается (табл. 7.5). Это в первую очередь связано с тем, что слабоокрашенный *E. nordenskioldi pallida* – обитатель минеральных слоев почвы, а пигментированные *E. nordenskioldi nordenskioldi* и *D. ghilarovi* – поверхностно-подстилочные и норные формы. Вследствие этого время транспортировки пищевого комка по кишечному тракту для *E. nordenskioldi pallida* составляет 5,5 ч., для *E. n. nordenskioldi* и *D. ghilarovi* – 15 и 20 ч. соответственно. Полученные для первого вида данные совпадают с имеющимися в литературе для полиплоидных популяций червей таежных и тундровых сообществ европейской и азиатской частей России

Таблица 7.5

**Пищевая активность доминирующих видов земляных червей Приамурья**

Параметры	Биотоп	<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	<i>Drawida ghilarovi</i>
Количество экземпляров	–	83	135	101
Живая масса средневзвешенной особи, мг	–	270	560	1180
Сухая масса особи, доля от живой массы, %	–	19 ± 2	18 ± 4	19 ± 1
Время прохождения пищи, <i>t</i> , ч.	Луг	5,5	–	–
	Лес	5,5	15	20
Масса пищевого комка, $W_F$ , мг	Луг	50 ± 12	–	–
	Лес	14 ± 3	6 ± 1	16 ± 7
Суточный рацион, <i>C</i> , мг/г живой массы	Луг	820 ± 190	–	–
	Лес	230 ± 50	19 ± 4	16 ± 8
Коэффициент потребления <i>k</i> , %	Луг	590	–	–
	Лес	170	8,7	8,7

(Стриганова, 1985; Стриганова, Тиунов, 1994). Это свидетельствует о генетически закрепленных ритмах пищевой активности (Кодолова и др., 1993).

Находясь в одних и тех же биотопах, близкие формы олигохет занимают разные экологические ниши, что могло явиться результатом внутривидовой конкуренции за пищевые ресурсы (Джиллер, 1988) и расширенных возможностей полиплоидов (Перель, 1987). Изменения пищевой специализации у 8-плоидной *E. n. nordenskioldi* в разных частях ареала говорит о том, что полиплоид экологически более пластичен, чем исходная форма. Подобные изменения отмечаются и у других видов люмбрицид из сухостепных биотопов аридной зоны Закавказья или Западного Саяна (Перель, 1994; Всеволодова-Перель, 1997; Всеволодова-Перель, Булатова, 2008).

Для тропических червей рода *Drawida*, находящихся в Приамурье на северной границе своего ареала, характерно снижение значений коэффициента потребления  $k$  и скорости переваривания субстрата в сравнении с такими показателями в почвах Индии (Dash et al., 1986). Это свидетельствует об изменении этими червями объема питания.

Масса пищевого комка, величина суточного рациона и коэффициент потребления зависят от объемного веса субстрата и у особей одного вида могут меняться по биотопам. Так, у одноразмерных особей *E. nordenskioldi pallida* суточный рацион  $C$  при питании луговыми почвами более чем в три раза отличается от такового при питании лесными почвами, что близко к соотношению удельных весов этих субстратов. Вследствие тех же причин  $C$  почвенно-подстилочных червей меньше  $C$  глубокопочвенных. Отчасти с этим может быть связано и широкое варьирование значений коэффициента потребления разных географических популяций эйзении (Стриганова, Тиунов, 1994; Ганин, 1994а).

Тенденция возрастания времени переваривания пищи при снижении величины рациона у червей прослеживается очень четко. Так, *E. n. pallida* пропускает через себя массу почвы, составляющую 20–80 % от живой массы тела. Суточный рацион *E. n. nordenskioldi* и *D. ghilarovi* составляет 1,5–2 % от живой массы тела. Такая разница обусловлена как низкой степенью ассимиляции микробных клеток в кишечнике собственно почвенных олигохет (Бызов, 2001, 2006), так и низкими значениями биомассы микроорганизмов в почве (Тен, 1977; Edwards, Bohlen, 1996).

## 7.2. ВЕРМИКУЛЬТИВИРОВАНИЕ КАК МЕТОД ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ

### *Аминокислотный состав олигохет*

Биомасса олигохет признанно считается источником ценного кормового белка, по количеству незаменимых аминокислот превосходящего мясо птиц и млекопитающих (Морев, 1990). Эти свойства давно и с успехом используются в рыбоводстве, птицеводстве, животноводстве, а также в фармакологии и косметологии (Покровская, 1991; Sun, 2004); шестиметровые земляные черви, обитающие на территории Австралии, традиционно используются в пищу аборигенами (Они должны жить, 1988).

Химический состав дождевых червей, энхитреид и других потенциальных объектов зоокультуры исследуется главным образом экотоксикологами (Покаржевский, 1985; Sheppard et al., 1998), и поэтому гораздо больше известно об их элементном составе. Но с возникновением интереса к вермикультуре появились публикации и о биохимической характеристике червей (Sabine, 1983; Pokarzhevskii et al, 1997, 2003). В табл. 7.6 показан их общий химический состав в сравнении с другими мезопедобионтами и теми органическими остатками, которые используются в вермикультуре как субстрат.

Содержание основных химических элементов в организме дождевых червей близко к тому, которое известно для других групп животных в зоокультуре, хотя фосфора и кальция в них меньше, чем в млекопитающих (табл. 7.7). Следует указать, что содержание серы в животных сильно зависит от содержания этого элемента в субстрате или пище, тогда как в отношении других макроэлементов наблюдается относительное постоянство их концентрации (Покаржевский, Гордиенко, 1988; Ганин, 1997). Особенно это касается углерода, азота и фосфора.

Исследования круговорота элементов показывают, что особое место среди ресурсов питания почвенных животных занимают азот и его соединения (Покаржевский, Криволицкий, 1981; Покаржевский, 1993). Именно дефицит органического азота определяет возможность заселения червями почв (Satchell, 1983). Аминокислоты, в состав которых он и входит, наряду с калием и фосфором, являются лимитирующими факторами в трофической структуре сообществ животных (Покаржевский, Гордиенко, 1984; Pokarzhevskii et al., 1997; Бызов, 2001).

Среди аминокислот выделяют 10 незаменимых, которые животные не способны синтезировать: лизин, гистидин, аргинин, треонин, валин, метионин, изолейцин, лейцин, фенилаланин и триптофан.

Таблица 7.6

**Общий химический состав основных групп почвенных животных и объектов их питания, % от сухой беззольной массы [по: Александрова, 1980, Покаржевский, 1985; Pokarzhevskii et al., 2003]**

Организмы	Зола	Белки и родственные вещества	Углеводы	Лигнин	Липиды
<b>Животные</b>					
Энхитреиды	2,5–3	60–75	5–10	–	20–30
Дождевые черви	5–10	60–85	10–20	–	10–35
Моллюски	10–30	40–50	20–40	–	10–40
Мокрицы	20–30	40–50	20–25	–	20–40
Многоножки	10–50	40–80	20–25	–	15–25
Паукообразные	5–8	30–60	20–25	–	10–20
Насекомые	0,5–8	20–50	10–40	–	20–70
Млекопитающие	10–12	50–65	10–20	–	15–40
<b>Объекты питания</b>					
Бактерии	2–10	40–70	12–30	–	1–40
Грибы	4–8	25–45	40–60	–	4–8
Водоросли	20–30	10–15	65–70	–	1–3
Лишайники	2–6	3–5	65–90	8–10	1–5
Мхи	3–10	5–10	45–85	18–25	5–10
Папоротники	6–7	4–5	45–65	25–35	3–12
Древесина	0,1–1	0,5–1	60–80	20–25	5–15
Листья	3–8	4–10	30–50	20–30	5–15
Злаки	5–10	5–12	60–75	15–20	2–10
Бобовые	5–10	10–20	40–60	15–20	2–10
Навоз	10–20	3–15	25–55	25–35	2–5
Бытовые отходы	28–68	1–8	20–50	20–30	1–10

Являясь потенциальным биологическим ресурсом почвы, биомасса педобионтов перспективна именно как природный источник полноценного белка для целей биотехнологии. Поэтому важно оценить его качество и запасы.

В табл. 7.8 дан аминокислотный состав представителей основных групп изучаемых сапрофагов. Наибольшее их содержание обнаружено в дождевых червях, наименьшее – в диплоподах и моллюсках, имеющих кальцинированные покровы (Ганин, 1997; Pokarzhevskii et al., 1997). Кроме того, обращает на себя внимание мизерное количество метионина и триптофана во всех мезопедобионтах. Содержание аминокислот в земляных червях заметно различается от вида к виду (табл. 7.9). Дальневосточные (аборигенные) олигохеты, собранные в

Таблица 7.7

**Содержание важнейших макроэлементов в организме некоторых видов животных [по: Покаржевский, 1985; Ганин, 1997 ]**

Виды	Углерод	Азот	Фосфор	Сера	Кальций	Магний	Калий	Натрий
	% сухой массы				мг/г сухой массы			
<i>Enchytraeus albidus</i>	47,0	6,0	0,32	—	3,1	2,5	5,0	—
<i>Eisenia fetida</i>	40,0	11,5	0,32	1,00	6,9	2,8	15,0	8,0
<i>E. nordenskioldi</i>	49,5	11,1	0,72	0,08	7,0	1,3	7,8	2,4
<i>Lumbricus rubellus</i>	44,5	11,8	1,08	0,42	8,0	1,3	5,0	—
<i>L. terrestris</i>	41,2	10,2	0,83	0,51	10,5	1,7	9,0	3,8
<i>Drawida ghilarovi</i>	48,0	10,6	0,80	0,15	3,0	1,1	5,0	3,3
<i>Arion subfuscus</i>	36,2	9,0	1,27	0,20	12,0	3,0	7,3	4,5
<i>A. sibiricus</i>	41,0	7,4	—	—	90,0	2,7	4,5	2,1
<i>Bradybaena fruticum</i>	36,2	4,0	0,37	0,19	12,0*	2,0	3,0	2,0
<i>B. maacki</i>	23,5	3,5	0,17	0,05	330	1,3	3,2	0,8
Млекопитающие	45,0	10,0	2,50	1,50	40,0	1,5	10,0	3,5

природе, в сравнении с представителями из других регионов превосходят последних по аспарагиновой кислоте, но метионин и триптофан из незаменимых аминокислот, а также цистин у них отсутствуют вовсе. Антропохорная *E. fetida* обладает полным набором аминокислот (табл. 7.10). В целом по этому показателю их биомасса близка к эталонному белку ФАО (FAO) и превосходит мясо крупного рогатого скота.

**Способность олигохет к биоаккумуляции поллютантов**

То, что земляные черви живут в среде, бедной белками и аминокислотами, заставляет их пропускать через себя огромные количества почвы и органических остатков, а вместе с ними возможны заметные объемы тяжелых металлов и ксенобиотиков.

Можно говорить только о нижних уровнях концентрации металлов в телах червей, так как при попадании олигохет в среду с повышенным содержанием микроэлементов они достаточно легко аккумулируют их в своих тканях (фактически на порядки) в силу указанных выше причин. В первую очередь это касается свинца и кадмия

Таблица 7.8

Содержание аминокислот в почвенных животных, мг/г сухой массы  
[по: Покаржевский, 1985; Pokarzhevskii et al., 1997; Ганин, 1997]

Виды	Лиз	Гист	Арг	Тре	Вал	Мет	Илей	Лей	Фен	Три	Вес аминокислоты
<b>Oligochaeta</b>											
<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	39,4	17,4	43,0	29,9	26,4	Н. о.	23,3	48,9	25,4	Н. о.	563
<i>E. nordenskioldi pallida</i>	39,9	21,0	48,1	30,0	23,5	Н. о.	23,9	45,5	27,1	Н. о.	578
<i>Drawida ghilarovi</i>	39,4	21,8	46,5	30,4	25,9	Н. о.	22,5	48,1	26,3	Н. о.	590
<i>Enchytraeidae</i> spp.	31,06	12,55	36,38	30,30	23,91	0,93	20,68	43,37	22,81	—	477
<b>Mollusca</b>											
<i>Arion sibiricus</i>	19,70	10,17	18,51	21,26	18,28	0,80	15,49	31,17	17,61	—	358
<i>Bradybaena taacki</i>	15,82	6,34	18,27	15,15	14,42	1,22	11,49	24,58	14,30	—	283
<i>Discus pauper</i>	7,30	3,13	6,42	7,35	6,68	Н. о.	5,05	10,22	6,41	—	126
<b>Diplopoda</b>											
<i>Skleroprotopus coreanus</i>	14,01	6,76	13,65	13,63	10,02	Н. о.	11,36	18,78	11,69	—	211
<i>Pacificiulus amurensis</i>	11,76	4,26	11,52	11,52	9,80	Н. о.	7,99	15,08	9,67	—	175
<i>Sichotanus eurugaster</i>	12,96	5,27	13,34	7,57	6,82	Н. о.	5,32	10,62	6,94	—	143
Почва бурая лесная	0,20— 1,06	0,39	0,13— 0,46	0,21— 1,57	0,20— 1,16	Сле- ды	0,07— 0,65	0,14— 1,27	0,60	Сле- ды	2,47—16,4

**Примечание.** \* — тело без раковины; прочерк — нет данных; н. о. — не обнаружено.

(Покаржевский, 1985; Pokarzhevskii, Zhulidov, 1995). Такая возможность биоаккумуляции поллютантов педобионтами может быть использована для очистки загрязненных почв и субстратов. Примером могут быть успешные лабораторные опыты по применению вермиккультуры для абсорбции тяжелых металлов из отходов гальванического производства (Jordao et al., 2002).

Проведены лабораторные исследования по изучению возможности очищения осадка сточных вод (ОСВ) городской канализации от части поллютантов I–III классов опасности за счет аккумуляции

Таблица 7.9

**Содержание аминокислот в диких формах червей олигохет, мг/г сухой массы  
[по: Pokarzhevskii et al., 1997]**

Аминокислота	<i>L. rubellus</i>	<i>A. caliginosa</i>	<i>N. roseus</i>	<i>D. octaedra</i>	<i>E. n. nordenskioldi*</i>	<i>E. n. nordenskioldi</i>	<i>E. n. pal-lida</i>	<i>D. ghilardi-roni</i>
Лизин	39,8	46,6	35,6	38,1	47,4	39,4	39,9	39,4
Гистидин	44,0	15,5	12,3	18,7	21,3	17,4	21,0	21,8
Аргинин	23,3	50,1	40,7	30,9	36,6	43,0	48,1	46,5
Треонин	30,4	27,6	30,0	28,6	25,4	29,9	30,0	30,4
Валин	26,4	30,9	23,1	31,3	28,8	26,4	23,5	25,9
Метионин	8,5	9,3	9,4	9,4	10,3	Н. о.	Н. о.	Н. о.
Изолейцин	8,5	22,3	19,3	22,8	24,0	23,3	23,9	22,5
Лейцин	54,1	43,1	39,4	52,3	52,6	48,9	45,5	48,1
Фенилаланин	16,6	33,9	21,1	21,0	23,1	25,4	27,1	26,3
Триптофан	Н. о.	24,8	Н. о.	20,3	Н. о.	Н. о.	Н. о.	Н. о.
Аспарагиновая кислота	91,4	46,0	46,4	50,8	43,5	61,6	61,5	65,8
Серин	43,3	34,1	28,3	28,9	28,6	32,6	30,8	32,1
Глутаминовая кислота	166	127	76,9	110	85,9	98,1	98,8	102,4
Пролин	46,1	26,0	26,6	22,1	23,3	24,5	28,1	25,4
Глицин	60,1	40,5	26,3	30,4	30,0	31,5	31,6	38,4
Аланин	92,5	50,9	37,4	48,4	48,0	40,1	43,8	44,5
Цистин	1,6	2,4	2,2	9,7	4,0	Н. о.	Н. о.	Н. о.
Тирозин	14,4	35,5	19,0	27,1	18,6	21,5	24,0	20,9

*Примечание.* \* – европейская популяция; н. о. – не обнаружено.

Таблица 7.10

 Содержание аминокислот в некоторых организмах и пищевых продуктах,  
 мг/г сухой массы [по: Покаржевский и др., 2004]

Аминокислота	<i>Eisenia fetida</i>	<i>Enchytraeus albidus</i>	<i>Arion subfuscus</i>	Почвенные микроорганизмы	Кормовые дрожжи	Белок ФАО	Яичный белок	Мясо КРС
Лизин	45,0	63,9	29,1	48,3	27,8	55,0	55,4	56,5
Гистидин	11,3	10,0	11,6	6,88	6,6	20,0	24,6	—
Аргинин	42,8	42,7	34,2	14,0	20,1	51,9	46,7	—
Треонин	36,3	42,4	27,3	53,2	21,5	40,0	40,5	34,2
Валин	32,3	37,9	33,0	12,6	24,0	50,0	60,0	34,8
Метионин	13,2	10,2	1,4	2,51	3,9	35,0*	34,9	14,0
Изолейцин	29,7	32,5	21,6	73,9	25,0	40,0	53,4	32,4
Лейцин	39,4	65,5	51,4	7,93	40,1	70,0	77,2	63,0
Фенилаланин	25,2	31,7	23,4	32,0	18,5	60,0**	55,6	30,1
Триптофан	13,2	Н. о.	Н. о.	Н. о.	23,5	10,0	19,4	36,5
Аспарагиновая кислота	66,2	81,8	63,7	38,6	49,4	86,5	66,6	—
Серин	36,5	44,3	24,6	Следы	25,8	69,0	29,4	—
Глутаминовая кислота	83,2	143	67,1	24,7	78,7	124	126	—
Пролин	33,4	27,9	19,4	3,97	9,0	33,9	31,6	—
Глицин	28,4	42,7	35,3	27,6	20,1	33,4	46,5	—
Аланин	34,0	46,4	29,5	39,7	37,3	62,0	45,6	—
Цистин	11,3	Н. о.	—	15,7	3,7	21,5	—	—
Тирозин	21,4	24,1	19,1	1,06	12,0	35,2	23,6	—

*Примечание.* \* – метионин + цистин; \*\* – фенилаланин + тирозин.

в биомассе червей *E. fetida* при их долгосрочном содержании в этом субстрате (табл. 7.11).

По окончании годового эксперимента в контроле (ОСВ без червей) можно констатировать понижение относительно ОСВ исходного концентрации свинца и ртути. Известно, что ртуть (органическая и неорганическая), превращаясь в элементарную форму, может испа-



ряться из осадка, что отмечалось и другими исследователями (обзор: Бутовский, 2005). Концентрация кадмия, меди и цинка в контрольном осадке в конце опыта выше, чем в исходном. Содержание никеля и мышьяка остается без изменений.

Участие червей вносит свои коррективы в этот процесс. По окончании 12-месячной экспозиции в ОСВ после червей в сравнении с контролем несколько снижается концентрация меди. Особенно активно (в два-три раза!) *E. fetida* способствует очищению ОСВ от кадмия, свинца и мышьяка. При этом на концентрацию цинка и ртути в осадке присутствие червей оказывает обратное действие (табл. 7.11). Содержание никеля остается без изменений.

Влияние олигохет на содержание поллютантов в субстрате реализуется двумя путями: через накопление в собственной биомассе и косвенно через активизацию почвенного микробоценоза.

Биоаккумуляция – функция не линейная. Как показано другими исследователями, при содержании земляных червей в загрязненных компостах концентрация никеля и меди в их биомассе достигала постоянного уровня на 55-й день (Hartenstein et al., 1980). По свинцу и цинку то же отмечено и в нашем случае, а по меди и хрому к 60-м сут. выявлены пики с дальнейшим снижением. С никелем ситуация обратная: постоянно отмечалась его пониженная концентрация в биомассе при содержании червей в осадке. В исследованиях Fleckenstein и Graff [1982] в олигохетах концентрация цинка, свинца, ртути, кадмия, мышьяка увеличивалась в течение всего опыта около 100 сут. По двум последним элементам нами наблюдалось то же в течение 360 сут. (табл. 7.11). Ртуть, являясь абиогенным элементом, не аккумулируется червями из данного осадка.

Биогеохимическая функция олигохет в отношении кадмия изменилась: из концентраторов, что было в случае вермикомпоста, *E. fetida* в загрязненной среде перешел в разряд «рассеивателей» (табл. 7.11). В литературе отмечалось как повышение, так и понижение коэффициента накопления у червей с ростом концентрации металла в субстрате (Касатиков, 2002; Бутовский, 2005). Как представляется, величина  $K_n$  без значений по содержанию ТМ в биомассе мало информативна. В нашем эксперименте отмечается тенденция понижения этого коэффициента на фоне растущей концентрации металла в осадке и биомассе. При этом аккумуляция в теле модельных червей не продолжается без конца вслед за концентрацией в субстрате, что говорит о существовании у них пределов физиологической

Таблица 7.11

Динамика содержания поллютантов в биомассе *Eisenia fetida* и осадке сточных вод в ходе эксперимента ( $M \pm m$ )

Наименование образца	Вес Гэкз. г	Орг. В-во %	мг/кг сухого вещества									
			Cd	Pb	Cu	Zn	Ni	Cr	Hg	As		
Вермикомпост (без ОСВ)		—	0,4 ± 0,04	11 ± 1,1	16 ± 1,6	119 ± 12	6,7 ± 0,7	< 143	< 0,11	< 3,7		
<i>E. fetida</i> (исходный)	0,32		0,9 ± 0,04 2,25	1,0 ± 0,05 0,09	7,1 ± 0,36 0,44	64 ± 3,2 0,54	3,5 ± 0,18 0,52	0,3 ± 0,01	0,02 ± 0,001	0,63 ± 0,03 —		
ОСВ исх. (24 мес.)		40	2,2 ± 0,2	221 ± 22	45 ± 4,5	122 ± 12	33 ± 3,3	143 ± 14	0,11 ± 0,01	3,7 ± 0,4		
<i>E. fetida</i> (2 мес.)	0,16		0,6 ± 0,03 0,28	1,8 ± 0,09 0,01	15 ± 0,75 0,34	83 ± 4,2 0,68	2,3 ± 0,11 0,07	0,5 ± 0,02 0,004	0,01 ± 0,001 0,09	0,85 ± 0,04 0,23		
ОСВ п/ч (36 мес.)		10	1,6 ± 0,2	41 ± 4,1	57 ± 5,7	390 ± 39	25 ± 2,5	—	0,08 ± 0,01	1,9 ± 0,2		
<i>E. fetida</i> (12 мес.)	0,05		1,3 ± 0,06 0,8	1,8 ± 0,09 0,04	8,0 ± 0,4 0,14	84 ± 4,2 0,22	3,0 ± 0,15 0,12	0,3 ± 0,01	0,02 ± 0,001 0,25	0,95 ± 0,05 0,26		
<b>Контроль</b>												
ОСВ б/ч (36 мес.)		15	3,6 ± 0,4	135 ± 14	71 ± 7,1	155 ± 16	30 ± 3,0	—	0,02 ± 0,002	3,6 ± 0,4		
Норма*			15	250	750	1750	200	500	7,5	10		

**Примечание.** Над чертой — концентрация поллютанта в теле, под чертой — коэффициент накопления  $K_{\text{н}}$ ; цифры в скобках — возраст осадка, время экспозиции червей; п/ч — осадок после червей; б/ч — осадок без червей; прочерк — нет данных; \* — допустимое валовое содержание в ОСВ I группы (ГОСТ Р 17.4.3.07–2001).

толерантности (правило Шелфорда). Но, судя по известным данным (Покаржевский, 1985; Бутовский, 2005; Ганин, 2008б), такие пределы могут значительно расширяться в ходе селективной адаптации к загрязненному субстрату (табл. 7.12). Это иллюстрирует потенциальные возможности олигохет для целей экобиотехнологии.

Таблица 7.12

**Коэффициент накопления в биомассе *Eisenia fetida* тяжелых металлов и их максимальные безвредные концентрации *NOEC* в субстрате (в мг/кг) [по: Покаржевский, 1985; Бутовский, 2005]**

Показатель	<i>Cd</i>	<i>Pb</i>	<i>Cu</i>	<i>Zn</i>	<i>Ni</i>	<i>Cr</i>	<i>Hg</i>
$K_n$	12–31	4	5–15	5–10	1–5	0,01–23	20
<i>NOEC</i>	300	100	50	200	< 200	100	≥ 0,1

Особенности динамики накопления каждого элемента с позиций биогеохимического барьера связаны с пороговым эффектом аккумуляции при миграции ТМ в трофической цепи почва–педобионты (Ганин, 2008а). В его основе, как говорилось выше, лежит, с одной стороны, видоспецифичность стехиометрических соотношений элементов в биомассе, а с другой – эффект-ориентированные концентрации металла в субстрате. Чем выше исходное (физиологичное) содержание элемента в биомассе, тем выше должны быть эффект-ориентированные концентрации доступных форм этого металла. В свою очередь, доступность элемента зависит от *pH* среды, емкости катионного обмена и т. п. И наоборот, чем ниже исходное содержание элемента в биомассе, тем ниже может быть концентрация ТМ в субстрате, вызывающая аккумуляцию в теле.

При этом важно различать биоконцентрирование и биоаккумуляцию. Долгое пребывание червей в субстрате с аномально повышенным содержанием ТМ приводит к нарушению баланса поступления/выведения. В итоге начинается этап аккумуляции – накопление в неактивной форме. При наличии соответствующих механизмов возможна периодическая экскреция металла из организма. Однако в случае концентраций выше *NOEC* у олигохет проявляются видимые эффекты (например, снижение веса или репродуктивности) и может наступать летальный исход.

Пороговый эффект аккумуляции будет проявляться в ходе минерализации осадка, когда возрастающая концентрация ряда металлов

(в данном случае кадмия, меди и цинка) приводит к нарушению баланса поступление/выведение.

Кроме того, известно о существовании антагонизма и синергизма во взаимодействиях металлов (Бутовский, 1993в). В нашем эксперименте содержание в биомассе свинца и цинка растет вслед за концентрацией в субстратах, достигнув своего предела через 60 сут., и при дальнейшей экспозиции больше не меняется (табл. 7.11). Содержание в червях кадмия и никеля начинает расти после достижения максимума содержания свинца и цинка, т. е. спустя два месяца. В то же время для меди и хрома картина обратная: достигнув максимума к 60 сут., далее их концентрация в теле червя начинает снижаться. При этом мышьяк, не являясь металлом, накапливается в олигохетах весь период наблюдений.

Важным представляется и другое. Ранее установлен факт облигатности микробиального звена в детритной пищевой цепи и селективного потребления земляными червями микробной массы (Криволицкий, Покаржевский, 1988; Pokarzhevskii et al., 1997; Бызов, 2006). Поэтому неразвитость почвенного микробоценоза, а соответственно и дефицит белкового азота и ряда незаменимых аминокислот в субстрате непременно сказываются на биоаккумуляции олигохетами. Это обстоятельство, помимо интоксикации, отражается и в уменьшении живого веса червей при длительном содержании в осадке (табл. 7.11).

Олигохеты своей трофической деятельностью способствуют более активной микробной минерализации субстрата (см. табл. 7.11: пониженный процент органики в ОСВ п/ч). При этом часть неассимилированных ионов металла переходит в водорастворимую форму, что отмечалось другими исследователями (Битюцкий, Кайдун, 2008 и др.), и может вымываться. В нашем случае это видно на примере свинца и меди, содержание которых в ОСВ достоверно ниже после червей и при этом без накопления в их биомассе.

В то же время стимулирование червями роста отдельных групп почвенных микроорганизмов (например, накопление в копролитах мицелия и спор темноокрашенных грибов, развитие некоторых грамотрицательных бактерий, актиномицетов (Бызов, 2006)), способствует избирательному закреплению металлов в микробной массе, а значит и в субстрате. Это объясняет рост концентрации цинка в осадке после червей (390 в сравнении со 155 мг/кг) и ртути (0,08 в сравнении с 0,02 мг/кг) в данном эксперименте (табл. 7.11). Эффект

депонирования химических элементов почвенными микроорганизмами неоднократно отмечался в литературе (Покаржевский, 1985; Оразова и др., 2005).

Важно заметить, что аккумуляция в биомассе тяжелых металлов или органических ксенобиотиков (Edwards, 1992; Donker et al., 1994; Sheppard et al., 1998) при культивировании червей на загрязненных субстратах не является препятствием для вермикультуры, так как разработанные методы очистки позволяют получить препараты, соответствующие нормативам (Покаржевский и др., 2004).

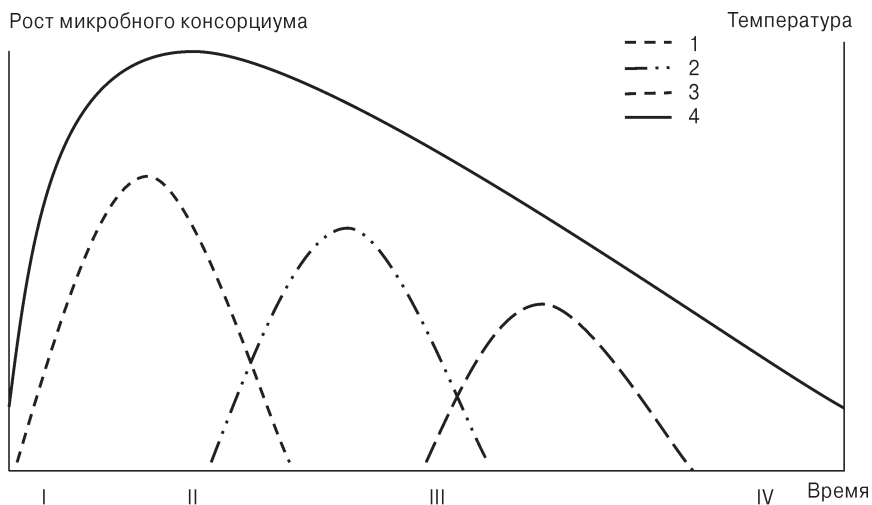
Таким образом, использование свойств вермикультуры (с учетом селективной адаптации) по накоплению поллютантов, ксенобиотиков и ускорению трансформации органики имеет очевидную перспективу как метод экобиотехнологии для целей утилизации осадка сточных вод и вермикомпостированию других органических отходов.

### *Биогуmus – пул полезных почвенных микроорганизмов*

Известно, что при разложении и гумификации органических остатков происходит закономерная смена микробного сообщества в соответствии с последовательностью изменений состава разлагаемых веществ, а также экологической среды, в которой протекают процессы преобразования исходного материала (Экологическая биотехнология, 1990). На рис. 7.3 показаны стадии сукцессии микробного консорциума при деструкции органических остатков в соответствии с изменением температуры в ходе компостирования (Тен, 2004).

I стадия – начальная, во время которой бурно развиваются микромитеты, в том числе и фитопатогенные грибы. Деструкции подвергаются белки, простые углеводы и другие легкоразлагаемые соединения экзоклеточных выделений и внутренней структуры клеточной плазмы. В связи с активной экзотермической реакцией в процессе разложения быстро поднимается температура до 50–60 °С, *pH* слабощелочная.

II стадия – низкое содержание легкоразлагаемых соединений и высокая температура замедляют рост грибов, они переходят в состояние покоя с формированием спор. Одновременно начинается процесс размножения актиномицетов и бациллярного населения, способных к деструкции труднорастворимых соединений (лигнин, гемицеллюлоза) и к растворению грибных гифов, оболочки которых состоят из целлюлозы или хитина. Температура постепенно снижается до уровня окружающей среды, *pH* щелочная.



**Рис. 7.3.** Сукцессионная смена групп микроорганизмов в ходе разложения органических остатков и температурная кривая экзотермической реакции. Стадии развития консорциума: 1-я — преобладание микромицетов, в том числе фитопатогенных грибов; 2-я — развитие бациллярных форм и актиномицетов; 3-я — преобладание актиномицетов и олиготрофных бактерий; 4 — температурная кривая. Технологические стадии компостирования: I — мезофильная; II — термофильная; III — остывание; IV — созревание

III стадия — завершающий этап, в процессе которого происходит образование компоста. Легкоразлагаемые соединения почти отсутствуют, а органические соединения полностью гумифицируются, в результате чего продукты разложения приобретают черный цвет. В составе микробного комплекса преобладают актиномицеты, бациллы, непатогенные грибы и многочисленные олиготрофные бактерии, которые питаются соединениями, образующимися при медленном разложении гумусовых веществ. Температура держится на уровне окружающей среды,  $pH$  близка к нейтральной.

Процесс компостирования технологически принято разделять на четыре фазы: мезофильная (I), термофильная (II), остывание (III), созревание (IV). Первые три фазы протекают достаточно быстро, за дни или недели. Заключительная стадия — созревание, в течение которой потери массы и тепловыделения малы, длится несколько месяцев. Компост, остывая, становится доступным для многих почвенных животных (Чернова, 1966, 1977). Как известно, главную роль в этом

случае играют земляные черви, после которых получается вермикомпост, или биогумус (составная часть компоста с повышенным содержанием копролитов).

Готовое удобрение обладает высокими агрохимическими качествами, в частности необходимым содержанием *НРК* (табл. 7.13).

Необходимость использования вермиккультуры на заключительной низкотемпературной стадии в технологическом цикле переработки органических отходов объективно обоснована. Во-первых, снижается агрессивность среды, наращивается микробная биомасса. А кроме того, в результате температурного шока возможно нарушение стабильности микробоценоза кишечника червей. Это неизбежно приводит к дисбиозу и в итоге к функциональному нарушению роли олигохет в детритной пищевой цепи.

По современным представлениям (Третьякова и др., 1996; Зинин и др., 1999; Бызов, 2001, 2006; Хомяков, Бызов, 2005; Хомяков и др., 2007) в пищеварительном тракте беспозвоночных-сапрофагов, в том числе и дождевых червей, обитают специфические группы аэробных и анаэробных микроорганизмов, которые находятся друг с другом в трофических (пищевых) и энергетических взаимоотношениях. Нарушения пищевого режима (изменение субстрата) и таких экологических факторов жизнедеятельности червя, как температура, влажность, аэробно-анаэробные условия, вызывают изменения общей

Таблица 7.13

**Агрохимическая характеристика различных видов компостов**

Виды компостов	Общие формы, %		
	Азот	Фосфор	Калий
Торфодробинный	1,2–1,5	0,4–1,0	0,3–0,5
Илодробинный	1,4–1,5	1,5–2,0	0,5–0,7
Торфонавозный	0,7–0,8	0,2–0,3	0,1–0,4
Вермикомпост из коровьего навоза	1,2	0,4	0,8
Биогумус из торфа и ферментированной пивной дробины	1,5	1,0	0,5
Биогумус из ила и ферментированных отходов рыбоводства	1,5	1,2	0,6

численности, состава и соотношения отдельных групп в его кишечном микробоценозе. Это может приводить к различным последствиям вплоть до видимых проявлений угнетения и болезненного состояния червей.

Так, в работе Н.В. Верховцевой с соавт. [2004] приведены результаты микробиологического исследования содержимого кишечного тракта *Eisenia fetida* (владимирский гибрид «Старатель»), используемых в вермикомпостировании свиного навоза. Рассмотрены три группы особей: 1) «здоровые», которые работали в компостных грядах при оптимальной температуре 20–22 °С; 2) «больные», подвергнутые температурному шоку, когда не созревший в гряде компост нагревался до 40 °С; 3) «выздоровевшие» особи после коррекции раствором бифидобактерина. Микробиологический анализ содержимого кишечного тракта здоровых и больных червей показал существенные изменения в численности и в структуре его микробного сообщества (табл. 7.14).

Общее количество микроорганизмов снизилось после термошока в 2,5 раза, но осталось высоким –  $5 \times 10^{10}$  кл/г. Доминирующими видами микроорганизмов здоровых червей были трофически полезные анаэробы *Eubacterium* sp., *Lactobacillus* sp. и *Ruminococcus* sp., которые являются нормальными представителями микробиоты слепой и толстой кишки свиньи. В абсолютном выражении их количество снизилось от двух до десяти раз. Почти на порядок уменьшилась численность микроскопических грибов.

Одним из анаэробных видов, который резко увеличил свою численность у больных червей, был отмечен пептострептококк, являющийся облигатным паразитом слизистых оболочек и кишечного тракта млекопитающих и способный играть роль в развитии гнойных инфекций. Изначально содержание бифидобактерий у здоровых червей было невелико (около 1 %), еще более снизившись после термошока.

Процент аэробов и факультативных анаэробов в микробоценозе кишечного тракта червей, находящихся в температурном шоке, снижается в два раза, что объяснимо складывающимися анаэробными условиями в нагревающейся гряде. При этом количество некоторых аэробных и факультативно анаэробных видов снижается в условиях повышенной температуры в 4–5 раз, а для некоторых видов даже на два порядка (*Flavobacterium*, *Pseudomonas*). Учитывая, что эти виды способны к осуществлению гетеротрофной нитрификации, значительное снижение их численности при повышении температуры



Состав микробоценоза кишечного тракта *Eisenia fetida* при оптимальной и повышенной температуре культивирования в грядах, кл/г x 10<sup>6</sup>  
[по: Верховцева и др., 2004]

Микроорганизмы	<i>t</i> optimum	<i>t</i> в гряде ~40°C	После коррекции
<i>Campylobacter mucosalis</i>	0	82	108
<i>Acinetobacter</i> sp.	272	360	0
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	265	0	279
<i>Sphingomonas</i> sp.	278	37	55
<i>Sienotrophomonas maltophilia</i>	510	98	33
<i>Flavobacterium</i> sp.	529	118	338
<i>Esherichia coli</i>	1105	204	628
<i>Aeromonas hydrophila</i>	456	89	0
<i>Chlamydia</i> sp.	17	232	36
<i>Porphyromonas</i> sp.	547	104	90
<i>Selenomonas</i> sp.	336	160	145
<i>Bacteroides fragilis</i>	854	125	0
<i>Bacteroides ruminicola</i>	1190	225	82
<i>Wolinella</i> sp.	1050	302	123
Gram-анаэробы (Miyagawa)	1766	394	111
<i>Bacillus cereus</i>	2338	2877	5020
<i>Clostridium difficile</i>	841	111	160
<i>C. hystolyticum</i>	121	0	0
<i>C. perfringens</i>	2956	228	121
<i>C. propionicum</i>	0	298	620
<i>C. ramosum</i>	1168	1607	163
<i>Lactobacillus</i> sp.	12396	738	1705
<i>Enterococcus</i> sp.	2732	0	0
<i>Peptostreptococcus</i> sp.	3079	10978	1753
<i>Ruminococcus</i> sp.	13572	3692	3170
<i>Staphylococcus</i> sp.	972	228	194
<i>Streptococcus</i> sp.	1570	619	653
<i>Bifidobacterium</i> sp.	632	0	0
<i>Butyrivibrio</i> sp.	5688	1646	1859
<i>Corynebacterium</i> sp.	854	0	0
<i>Eubacterium</i> sp.	42663	19508	9496
<i>Propionibacterium</i> sp.	469	611	2004
<i>Mycobacterium</i> sp.	647	285	406
<i>Nocardia</i> sp.	1376	342	615
<i>Rhodococcus</i> sp.	443	82	446
<i>Pseudonocardia</i> sp.	47	42	30
<i>Streptomyces</i> sp.	3778	2196	1743
<i>Actinomadura</i> sp.	645	5	135
Актиномицеты (другие роды)	448	248	191
<i>Fungi</i>	14561	1476	1730
<b>Сумма</b>	<b>123172</b>	<b>50348</b>	<b>34243</b>

процесса вермикюльтивирования приводит, по-видимому, к нарушению азотного цикла и питания червей этим необходимым биогенным элементом. Именно с нарушением нитрификации в кишечном тракте червя *E. fetida* связывают ухудшение его функционирования. Очевидно, что в таких условиях популяция страдает не только от нехватки питательных веществ, но и от затрудненного дыхания и, следовательно, от недостатка метаболической энергии.

Дисбиоз возможен и в случае присутствия в субстрате антисептических средств и антибиотиков. После проведенной коррекции бифидобактерином структура микробного сообщества кишечного содержимого червей возвращается к первоначальной (табл. 7.14), хотя общая численность микроорганизмов остается втрое ниже, чем у здоровых особей.

Кроме факторов, относящихся к условиям существования педобионтов, важнейшими также являются ресурсные компоненты занимаемой беспозвоночными экологической ниши, их доступность для сапрофагов (Стриганова, 2006; Ганин, 2006).

Животные как консументы — эволюционно более позднее образование, поэтому они занимают следующий за микроорганизмами трофический уровень в детритной пищевой цепи и, следовательно, мертвое органическое вещество не может служить основным источником их пищи (Бызов, 2006). В силу особенностей ферментной системы кишечного тракта земляных червей им самостоятельно недоступен ряд органических соединений, необходим источник всего спектра незаменимых аминокислот.

Вермикомпостирование — это оптимизация микробных сообществ компоста вследствие способности беспозвоночных стимулировать рост на штаммовом уровне, например грамтрицательных аэробных бактерий (*Pseudomonas* и др.) — антагонистов фитопатогедам (Третьякова и др., 1996). Микробицидные агенты образуются в переднем и среднем отделах кишечного тракта мегадририд. Воздействие пищеварительной жидкости избирательно. Экспериментально для червя *Aporrectodea caliginosa* подтверждено (Хомяков и др., 2007) подавление лишь 7 штаммов почвенных бактерий: *Alcaligenes faecalis* 345-1, *Microbacterium* sp. 423-1, *Arthrobacter* sp. 430-1, *Bacillus megaterium* 401-1, *B. megaterium* 413-1, *Kluyvera ascorbata* 301-1, *Pseudomonas reactans* 387-2. Из микромицетов подавлялись споры у *Aspergillus terreus* и *Paecilomyces lilacinus* и рост гиф у *Trichoderma harzianum* и *Penicillium decumbens*, а стимулировались прорастание спор *Alternaria alternata* и

рост гиф *Penicillium chrysogenum*. Пищеварительная жидкость из заднего отдела кишечного тракта не обладала микробицидной активностью.

Облигатная трофическая зависимость червей и их регуляторная способность по отношению к микробному сообществу посредством селективного выедания избытка микробной массы и была положена нами в основу оптимизации функционирования детритной пищевой цепи при решении ряда экобиотехнологических задач. Примером могут быть разработанные регламенты получения биогумуса и компостов (Ганин, 2003, 2005, 2006а) из отходов рыбоводства, пивоварения, осадка сточных вод посредством вермикомпостирования (табл. 7.13), а также регламенты по ускоренному наращиванию микробного протеина посредством ферментации отходов с использованием консорциума активных видов микромицетов, бактерий и актиномицетов (Патент РФ 2213080; Ганин и др., 2004; Патент РФ 2369586).

Нами проведен один из таких опытов (Тен и др., 2006а). Компостных червей *E. fetida* содержали на активном иле из остатков кормов и продуктов жизнедеятельности осетра и карпа, разводимых в установках замкнутого водообеспечения (Ганин, 2003). Свежая пивная дробина, представляющая собой отходы пивоварения и состоящая в основном из оболочек и частиц ядер зерна ячменя, не потребляется компостным червем в нативном виде. Поэтому необходима ее предварительная ферментация компостной закваской в соответствии с формулой изобретения (Патент РФ 2213080). В ходе этого, наряду с биохимической трансформацией дробины, в таком субстрате наращивается микробный клеточный протеин, используемый олигохетами для питания. После двух недель ферментации (I – мезофильная и II – термофильная фазы) пивная дробина для дальнейшей глубокой переработки помещалась на поверхность субстрата с червями, где в течение трех месяцев продолжалось ее превращение в биогумус.

Для понимания механизмов воздействия олигохет на трансформацию растительных остатков и микробное сапротрофное сообщество важно провести параллель между тенденциями этих процессов в природе и искусственно созданных условиях технологического цикла.

О слаженном взаимодействии природных зоомикробных комплексов в ходе биодеградации органики написано достаточно много (Рябинин и др., 1987; Ганин, 1987, 1989а, б, 1997; Тен и др., 1989). Так, в работе Тен Хак Муна и Е.Л. Имрановой [1989] показаны ход био-

химической трансформации лесной подстилки и сопряженная с этим сукцессия почвенного микробного сообщества (табл. 7.15, 7.16) в условиях ненарушенного березового леса при участии в разложении всех групп сапротрофного комплекса, в том числе и земляных червей.

По мере разложения листового опада (табл. 7.15) снижается содержание углерода, сужается отношение  $C/N$ , что указывает на повышение степени минерализации органических остатков. Возрастает общее количество фульво- и гуминовых кислот с преобладанием последних. При деградации микроорганизмами лигниновых соединений, по данным Тен Хак Муна [1983], в продуктах их разложения повышается содержание азота аминокислот и протеина, который в условиях лесной подстилки выедается беспозвоночными. По мере минерализации возрастает зольность опада.

Таблица 7.15

**Химическая трансформация лесного опада и пивной дробины при воздействии зоомикробного комплекса [по: Тен, Имранова, 1989; Тен, Ганин, Кириенко, 2006а]**

Показатели	Лесная подстилка			Дробина		
	I	II	III	I	II	III
C общий, %	32,1	30,5	24,6	39,1	34,8	10,15
N общий, %	0,87	1,09	0,91	3,19	4,20	1,40
C/N	36,9	28,0	27,1	12,3	8,28	7,3
Белковый азот, % от общего	—	—	—	44,6	90,2	—
Протеин, %	7,0	6,2	4,9	8,9	24,8	—
Гумус, %	—	—	—	0	10,91	17,5
Гуминовая кислота (ГК), %	18,83	19,26	24,64	0	25,32	52,02
Фульвокислота (ФК), %	12,18	10,90	15,18	0	—	25,52
ГК/ФК	1,55	1,77	1,62	0	—	2,03
ГК+ФК	31,0	30,2	39,8	0	—	77,5
Зольность	8,0	12,8	28,9	—	—	—

**Примечание.** Лесная подстилка: I—III слои по мере поступления и разложения опада. Дробина: I — свежая, II — после микробной ферментации, III — после вермикомпостирования.

Таблица 7.16

**Структура микробоценоза в разных субстратах после зоомикробной конверсии, кл/г  $\times 10^6$  [по: Тен, Имранова, 1989; Тен, Ганин, Кириенко, 2006а]**

Микроорганизмы	В нижнем слое лесной подстилки	В готовом вермикомпосте	В тепличном грунте	
			Контроль	Опыт с биогумусом
Бактерии (Б)	251	79,1	116	208
Бациллы (СП)	158	46,15	—	—
Актиномицеты (А)	20,0	0,64	2,56	3,79
Грибы (Г)	0,32	0,07	0,73	0,17
Б / Г	784	1 140	159	1211
СП / Г	494	659	—	—
А / Г	63	9,2	3,5	22,1
<i>Rythium</i> sp.	—	Не обнаружен	0,01	Не обнаружен

**Примечание.** Прочерк – не определялось.

Аналогичные процессы, но в более выраженной форме, как можно видеть, отмечаются и в ходе химической трансформации пивной дробины (табл. 7.15) при ее обработке зоомикробным комплексом в условиях заданного технологического цикла (Ганин, 2003; Тен и др., 2006а).

Такие же параллельные тенденции наблюдаются и в изменениях структуры микробного сообщества (табл. 7.16). Сначала, когда по причине распада легкодоступных соединений листовая подстилка отличается повышенной кислотностью, активно функционирует грибное население и преобладают микромицеты с высокой скоростью роста. По мере возрастания зольности высвобождается большое количество оснований, нейтрализующих реакцию среды. Это создает условия для развития актиномицетно-бактериального комплекса, способного к деградации химически устойчивых высокомолекулярных соединений. В конце процесса разложения остатков, по данным Тен Хак Муна, Е.Л. Имрановой [1989], возрастает как плотность, так и видовое разнообразие актиномицетов, бациллярных форм и олиготрофных бактерий.

Аналогичную структуру микробное сообщество приобретает и в условиях заданного технологического цикла в конце вермикомпостирования органических остатков (табл. 7.16). Правда, протекает он намного быстрее, чем в природе, благодаря усиленному прессу со стороны олигохет, а также отсутствию конкурентов и хищников.

Известно, что выделения карбонатпродуцирующих желез дождевых червей способны нейтрализовать кислую реакцию субстрата, тем самым воздействуя на размножение некоторых грибов (Domsch, Banse, 1972; цит. по: Стриганова и др., 1988) и создавая условия для других групп микроорганизмов, в частности бактерий рода *Pseudomonas* – антагонистов к фитопатогенам (Gunady et al., 2000). В то же время известно селективное выедание олигохетами ряда форм микромицетов, а также накопление в копролитах червей мицелия и спор темноокрашенных грибов, чей пигмент рассматривается как структурная единица гумуса (Стриганова и др., 1988). Кроме того, селективное выедание олигохетами избытка целлюлозолитических бактерий активизирует их рост (Flaig, Hartenstein, 1984). Механический перенос микробной массы способствует как тщательной инокуляции, так и дополнительной аэрации компоста. Все это в итоге ускоряет процесс сукцессии.

Структура сообществ микроорганизмов, представленная в табл. 7.16, по соотношению их основных групп (бактерий, грибов, актиномицетов) является конечной в ходе сукцессионного развития микробоценоза как в подстилочном ярусе ненарушенных экосистем, так и в искусственных условиях вермикомпостирования. Такое сообщество обладает признаками стабильности и гомеостаза, характерного в целом для устойчивых биосистем (Свирижев, Логофет, 1976; Тен, 1983).

Являясь пулом агрономически ценных микроорганизмов, в том числе и с сильно выраженными антибиотическими свойствами актиномицетов и ряда грамотрицательных аэробных бактерий, биогумус способен переносить эти качества на почвы с деградированным микробным сообществом. Использование его как биоудобрения – источника полезных микробов – восстанавливает структуру микробоценоза, например, тепличного грунта (Тен и др., 2006а). Условия чрезмерной и неправильной эксплуатации искусственных почвогрунтов часто приводят к потере устойчивости микробных сообществ, что выражается в их структурно-функциональных нарушениях, например в несбалансированном росте фитопатогенных микромицетов – возбудителей корневой гнили *Pythium* sp. Применение вермикомпоста, в частности из пивной дробины, приводит к подавлению этих грибов (табл. 7.16), стабилизируя и восстанавливая баланс между группами микробоценоза, возвращая его структуру к природному устойчивому состоянию.

Известна и уже широко используется способность биогумуса к биоремедиации почв, когда все тот же пул полезных микроорганизмов

из вермикомпоста приводит к ускоренной деградации всевозможных поллютантов и ксенобиотиков (например, нефтепродуктов, фосфорорганических соединений, полихлорированных бифенилов), а тем самым к детоксикации и восстановлению загрязненных деградированных почв (Стом и др., 2003; Жариков и др., 2004, 2007; Зорина и др., 2004; Богуспаев и др., 2004; Севостьянов и др., 2007; Тен и др., 2006б, 2008, 2009).

\*\*\*

В ходе изучения пищевой активности модельных видов сапрофагов (минерализаторов и гумификаторов) показано, что регрессионная зависимость величины рациона от массы тела аборигенных беспозвоночных определяется их видовой спецификой, функциональной характеристикой, качеством пищевого субстрата и уровнем метаболизма животного. Для первичных разрушителей характерна высокая усвояемость, вызванная значительной микробной конверсией опада в условиях гумидного климата региона. Валовая эффективность роста первичных разрушителей низка — около 5 %, что обуславливает высокую активность многоножек в переработке растительного опада. Для вторичных разрушителей характерна значительная степень облигатности микробного компонента в субстрате. Это в целом укладывается в установленные ранее закономерности питания крупных сапрофагов.

Полученные данные по пищевой активности могут иметь практическое значение при биорекультивации отвалов, полигонов твердых бытовых отходов, восстановлении деградированных почв, в том числе пирогенных, при биомелиорации полей орошения или выработанных торфяников, биоремедиации загрязненных почв.

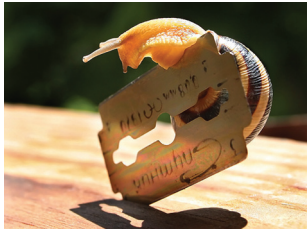
Практическое использование полезных свойств вермикультуры основано на знании их пищевой активности, аминокислотного и биохимического состава, особенностях биоаккумуляции тяжелых металлов и ксенобиотиков. Биомасса аборигенных (дальневосточных) олигохет близка к эталонному белку ФАО (FAO) и превосходит по этому показателю мясо крупного рогатого скота. При этом автохтонные виды имеют 8 из 10 незаменимых аминокислот, антропохорная форма обладает их полным набором. По сравнению с земляными червями из других регионов они богаче по содержанию аспарагиновой кислоты и некоторым другим аминокислотам. Это позволяет уже сегодня использовать смешанную вермикультуру в качестве кормового белка для нужд рыбоводства и животноводства с возможной компенсацией по метионину, триптофану и цистеину, а в обозримом будущем — и для целей фармакологии.

Показана возможность очищения осадка сточных вод от тяжелых металлов с помощью земляных червей. Помимо биоаккумуляции (что в целом имеет подчиненное значение), олигохеты способствуют более активной микробной минерализации осадка, переводя связанные с органикой поллютанты в подвижную водорастворимую форму. Использование возможностей олигохет по накоплению поллютантов и ксенобиотиков с учетом их селективной адаптации к субстрату, а также способность к ускорению трансформации органики имеет очевидную перспективу в комплексе экологических биотехнологий по утилизации и вермикомпостированию любых органических отходов.

Конструирование зоомикробных комплексов основано на ряде фундаментальных принципов взаимоотношений почвенных животных и микроорганизмов. Облигатная трофическая зависимость червей и их регуляторная функция по отношению к микробному сообществу посредством селективного стимулирования и выедания микробной массы лежит в основе оптимизации функционирования детритной пищевой цепи при решении ряда экобиотехнологических задач. Эффекты от взаимодействий микроорганизмов и мезопедобионтов реализуются в процессах деградации и минерализации органического вещества, круговороте биогенных элементов, питания и продуктивности растительных сообществ, в образовании гумуса и возможностях биоудобрений и биоремедиации.

Между животными и микроорганизмами возможен практически весь спектр (кроме конкуренции) взаимодействий: от нейтрализма и протокооперации до хищничества и мутуализма. Зоотический компонент в силу генетически закрепленных особенностей пищеварительного тракта воздействует на сообщество почвенных микроорганизмов, способствуя приведению соотношения основных групп бактерий, микромицетов и актиномицетов в состояние, характерное для стабильных сообществ почвенно-подстилочного яруса ненарушенных биогеоценозов. В свою очередь, микробиальный компонент комплекса определяет физиологическое и функциональное состояние популяций олигохет, возможность их активного роста. Следствием такого симбиоза является формирование как микробных сообществ, так и комплекса фауны, динамика почвенных патогенов, паразитов и т. п. Эти взаимодействия являются результатом длительного периода коэволюции, целесообразность которого подтверждается всей историей развития почвы как среды обитания.





## ГЛАВА 8

### ФАКТОРЫ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ И ПОДДЕРЖАНИЯ ВИДОВОЙ ИЗБЫТОЧНОСТИ МЕЗОПЕДОБИОНТОВ

**П**роблема организации сообщества относится к разделу синэкологии. Выделяют структурный, собственно ценотический и энергетический аспекты организации сообществ, которые несводимы друг к другу и требуют разных принципов и методов изучения (Чернов, 1984). В данной главе эта проблема будет рассмотрена на основе структуры и функционирования сообществ мезопедобионтов основных растительных формаций юга российского Дальнего Востока.

К своему 125-летию знаменитый журнал «Science» опубликовал список величайших загадок, которые стоят перед современной наукой. Их было по числу юбилейных лет журнала, но в 25 главных попала загадка разнообразия видов: почему в одних местах обитают сотни животных и растений, а в других – единицы. Инигма (*enigma* – загадка) «скопления видов», по Майру [1968], аналогичная «планктонному парадоксу» или «видовой избыточности» гидробионтов, озвученная Дж.М. Андерсеном и М.С. Гиляровым для почвенных беспозвоночных в 1970-х годах (Anderson, 1975; Ghilarov, 1977), все еще волнует умы ученых.

Пытаясь ответить на этот вопрос, необходимо, конечно же, проанализировать и обобщить имеющиеся наработки. Существование этого природного явления обеспечивается множеством факторов и их строгой соподчиненностью. В свое время Л.С. Берг [1909; цит. по: Чернов, 1975] выделил три группы факторов формирования ареалов животных: 1) особенности среды в прошлые геологические эпохи; 2) современная физико-географическая обстановка; 3) биотические отношения. Два первых мы бы объединили в группу внешних факторов, детерминирующих последний.

Сообщество педобионтов является частью более крупной биосистемы, управляемой, в первую очередь, природно-климатическими процессами, т. е. **факторами организации, не зависящими от плотности**. В связи с этим на данном уровне неаддитивного соподчинения приемлемы некоторые принципы и правила теории режимно-ресурсной организации (Равкин, Ефимов, 2006). Она объясняет пять основных положений: зональность (поясность) животного населения, его провинциальность, экстра-, интра- и азональность (что согласуется с природно-зональной теорией (Чернов, 1975)), а также территориальная неоднородность животного населения внутри зон и поясов, что определяется доступными ресурсами среды обитания.

Пространственная изменчивость животного населения определяется преимущественно зональными и провинциальными отличиями среды, что связано в основном с продуктивностью сообществ, которая, в свою очередь, определяется зональной (поясной) и внутризональной (внутрипоясной) тепло- и влагообеспеченностью территории (Чернов, 1975). Влияние провинциальности проявляется слабее и связано не только с удаленностью от океана, но и с незавершенностью расселения, в частности послеледникового, и макроклиматической спецификой провинций в горах (интразональностью). Градиенты этих условий в целом определяют отличия доступных животным ресурсов, экологическое разнообразие и качественную специфику условий среды. В первом случае они вызывают изменения плотности населения, во втором — числа видов, в третьем — состава.

Природно-зональный режим доступности ресурсов носит детерминированный характер и распространяется в основном на наземное животное население. Педобионты в силу особенностей почвы как среды обитания часто выпадают из-под влияния этих факторов.

Наряду с предопределенностью, характер режима доступности ресурсов в почве является в большей степени стохастическим, т. е. случайный набор факторов определяет динамику популяций. Согласно теории Мея об устойчивости экосистем (Мэй, 1981), сообщество из двух видов организмов, численность которых в детерминированных условиях изменяется в виде осцилляции, под действием различных случайных возмущающих факторов подвергается стохастической флуктуации вокруг равновесного состояния. Амплитуда колебаний числа этих организмов зависит от силы возмущения. Экологические факторы в почве многочисленны и их влияние неопределенно, поэтому динамику популяций педобионтов можно рассматривать отча-

сти как случайный процесс, непрерывный во времени и дискретный в пространстве (Тен, 1983). Стабильное состояние популяций на биоценологическом уровне поддерживается совокупностью циклов авторегуляции (Чернов, 1984).

Следует подчеркнуть, что все это относится к внешним факторам регулирования и формирования, и что принципиально, фаун, а не сообществ. При прочих равных условиях именно межвидовые отношения являются главными структурообразующими факторами организации сообщества с его обязательными признаками внутренней иерархии.

В.Н. Беклемишев [1951] предпринял попытку систематизации биоценологических отношений, для которых предложил термин «симфизиологические связи». Под ними он понимал совокупность межвидовых взаимодействий или отношений между организмами и средой, ведущих к поддержанию обилия и разнообразия сообществ. Им выделено четыре основных типа связей, которые он расположил по степени их значимости в природе: 1) топические; 2) трофические; 3) фабрические; 4) форические.

Топические и трофические связи больше других определяют принципы использования ресурсов, т. е. являются **факторами организации сообщества, зависящими от плотности**. Основными видами таких отношений принято считать конкуренцию и хищничество. Однако их вклад в сложении разных сообществ различен (Gurevitch et al., 1992; цит. по: обзор Кузнецова, 2005; Morris, 2005; Han et al., 2001). Для сравнения, не конкуренция, а индивидуальные реакции видов на градиенты изменения условий существования играют главную роль и в формировании состава сообщества диатомовых (Heino, Soinen, 2005).

Вероятно, теория конкурентно-равновесного сообщества не объясняет и всех сторон взаимодействий беспозвоночных-педобионтов даже между собой, не говоря уже о мутуализме и протокооперации с почвенными микроорганизмами (Козловская, 1976; Третьякова и др., 1996; Бызов, 2001; Стриганова, 2006; Ганин, 2006, 2009). Устойчивое существование многовидовых (мультитаксонных) сообществ в ограниченном пространстве заселенного почвенного горизонта возможно лишь при наличии неконкурентных отношений, основанных на четком разделении экологических ниш и расширении ресурсной базы сообщества за счет использования не только биопродукции, но и результатов трофической и локомоторной активности отдельных

видов и групп. Общий эволюционный тренд становления взаимовыгодных неконкурентных связей распространяется и на развитие трофических отношений в сообществе педобионтов (Стриганова, 2006).

На основе полученных данных по составу и функционированию мезопедобионтов всех растительных зон юга Дальнего Востока и с использованием концепции экологической ниши были проведены некоторые эмпирические обобщения в виде правил организации их сообществ (Ганин, 2006). Правило 1 освещает структурный аспект организации, 2–4 – ценотический, 5–6 – энергетический (функциональный) и правило 7 – эти три аспекта для эфемерных субстратов. Особое внимание уделяется факторам поддержания «видовой избыточности» у почвенных животных (Ghilarov, 1977), что обосновано такими явлениями, как сосуществование конкурирующих видов, инвазия, биозагрязнение, интродукция, биоразнообразие.

**1. Педобионты в биотопе могут быть представлены близкородственными видами и максимально в экологическом оптимуме растительной зоны / формации.**

Родственные виды, по Майру [1968], – это виды одного рода. Среди них есть близкородственные – виды с одинаковой экологической валентностью и близкими экологическими нишами, часто обитающие совместно. Между такими видами, как писал еще Дарвин, конкуренция будет более жесткой, чем между видами разных родов. *Принцип видо-родового представительства* Й. Иллиеса, как и *правило викариата*, в части невозможности совмещения ареалов близкородственных видов у педобионтов практически не выполняются. На 1 м<sup>2</sup> почвенно-подстилочного яруса очень часто обитает по нескольку близких видов мезопедобионтов (Ганин, 1997; приложение). Лишь на границе растительной зоны / формации (Сочава, 1969; Куренцов, 1965) богатые видами роды могут иметь в биоценозе единственного своего представителя. Так, в ненарушенных кедрово-широколиственных лесах Сихотэ-Алиня это можно проследить на примере ряда групп беспозвоночных (табл. 8.1): двупарноногих многоножек родов *Diplomaragna* и *Uniramidesmus* (4–5 видов в биотопе на юге в центре растительной формации смешанных (кедровники + чернопихтарники) лесов и 1 вид на ее северной границе), геофилид *Escarius* (6–1 соответственно), литобиид *Lithobius* (4–1), моллюсков *Bradybaena* и *Lindholmomneme* (3–7–1), жуужелиц *Carabus*, *Amara*, *Harpalus* (8–14–2–6), стафилинид *Philontus* (6–4) (Ганин, 2006).

**Видовое богатство близкородственных представителей различных групп мезофауны кедровников зоны смешанных и широколиственных лесов**

Юг Сихоте-Алиня * (оптимум зоны)	Север Сихоте-Алиня ** (граница зоны)
<b>Diplopoda</b>	
Diplomaragnidae	
<i>Diplomaragna terricolor</i> Att.	<i>Diplomaragna ganini</i> Mikh.
<i>D. yakovlevka</i> Shear	
<i>D. zimoveinaya</i> Mikh.	
<i>D. anuchino</i> Shear	
<i>D. lysaya</i> Shear	
<i>D. kedrovaja</i> Mikh.	
Polydesmidae	
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.	
<i>U. abberans</i> Mikh.	<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.
<i>U. cornutus</i> Mikh.	
<i>U. alveolatus</i> Mikh.	
Polyzoniidae	
<i>Angarozonium kurschevae</i> (Mikh.)	
<i>A. bonum</i> Mikh.	<i>A. amurense</i> Mikh.
<i>A. valerii</i> Mikh.	
<b>Geophilomorpha</b>	
<i>Escarius koreanus</i> Tak.	
<i>E. japonicus</i> Att.	<i>Escarius japonicus</i> Att.
<i>E. dentatus</i> Tit.	
<i>E. polygonatus</i> Tit.	
<i>E. perelae</i> Tit.	
<i>E. krivolutskij</i> Tit.	
<b>Lithobiomorpha</b>	
<i>Lithobius sibiricus</i> Gerstf.	
<i>L. microcephalus</i> Sseliw.	<i>Lithobius sibiricus</i> Gerstf.
<i>L. proximus</i> Sseliw.	
<i>L. fissuratus</i> Att.	
<b>Gastropoda</b>	
Bradybaenidae	
<i>Bradybaena arcasiana</i> (Cr. et Deb.)	
<i>B. fragilis</i> Pils.	<i>Bradybaena maacki</i> (Gerstf.)
<i>B. maacki</i> (Gerstf.)	
<i>B. ussuriensis</i> (West.)	
<i>B. middendorffi</i> (Gerstf.)	
<i>B. dieckmanni</i> (Mouss.)	
<i>B. ravidata</i> (Bens.)	
Valloniidae	
<i>Vallonia (V.) pulchella</i> (Müll.)	
<i>V. (V.) costata</i> (Müll.)	<i>Vallonia (V.) tenulabris tenulabris</i> (Al. Br.)
<i>V. (V.) amurensis</i> Sterki	
<i>V. (V.) patens</i> Reinh.	

Юг Сихоте-Алиня * (оптимум зоны)	Север Сихоте-Алиня ** (граница зоны)
<b>Coleoptera</b> Carabidae	
<p><i>Carabus (H.) macleayi</i> Dej.  <i>C. (A.) constricticollis</i> Kr.  <i>C. (A.) schrenki</i> Motsch.  <i>C. (A.) canaliculatus praedo</i> Sem. et Zn.  <i>C. (A.) canaliculatus sichotensis</i> Born.  <i>C. (C.) maximoviczi</i> Mor.  <i>C. (C.) granulatus</i> L.  <i>C. (C.) smaragdinus</i> Fisch.  <i>C. (L.) venustus</i> Mor.  <i>C. (T.) billbergi</i> Mnnh.  <i>C. (M.) vietinghoffi</i> Ad.  <i>C. (M.) hummeli</i> Fisch.  <i>C. (E.) arcensis</i> Herbst.  <i>C. (D.) aurocinetus</i> Motsch.</p>	<p><i>C. (A.) schrenki</i> Motsch.  <i>C. (C.) smaragdinus</i> Fisch.  <i>C. (T.) billbergi</i> Mnnh.  <i>C. (M.) vietinghoffi</i> Ad.  <i>C. (M.) hummeli</i> Fisch.  <i>C. (E.) arcensis</i> Herbst.</p>
<p><i>Amara (Z.) plebeja</i> Gyll.  <i>A. (A.) similata similata</i> Gyll.  <i>A. (A.) kingdoni</i> Baliani  <i>A. (A.) aeneola</i> Popp  <i>A. (B.) egorovi</i> Lafer  <i>A. (B.) nigromontana</i> Lafer  <i>A. (B.) minuta</i> Motsch.  <i>A. (B.) pseudosimplicidens</i> Lafer  <i>A. (C.) brunnea</i> Gyll.</p>	<p><i>Amara (Z.) plebeja</i> Gyll.  <i>A. (A.) similata similata</i> Gyll.  <i>A. (B.) minuta</i> Motsch.  <i>A. (C.) brunnea</i> Gyll.  <i>A. (A.) communis</i> (Pz.)</p>
<p><i>Harpalus (H.) corporosus</i> Motsch.  <i>H. (H.) affinis</i> Schrank  <i>H. (H.) quadripunctatus</i> Dej.  <i>H. (H.) distinguendus</i> Duft.  <i>H. (H.) rubripes</i> Duft.  <i>H. (H.) obesus</i> Mor.  <i>H. (H.) xanthopus</i> Gemm. et Har.  <i>H. (H.) fuliginosus</i> Duft.</p>	<p><i>Harpalus (H.) corporosus</i> Motsch.  <i>H. (H.) xanthopus</i> Gemm. et Har.</p>
Staphylinidae	
<p><i>Philonthus laetus</i> Heer.  <i>Ph. nigrolineatus</i> Bh.  <i>Ph. ghilarovi</i> A. Tich.  <i>Ph. albipes</i> Grav.  <i>Ph. eimetarius</i> Grav.  <i>Ph. mercurii</i> A. Tich.</p>	<p><i>Ph. nigrolineatus</i> Bh.  <i>Ph. coruscus</i> Grav.  <i>Ph. addendus</i> Scharp.  <i>Ph. reflexiventris</i> A. Tich.</p>

**Примечание.** \* – Уссурийский, Лазовский заповедники (Приморье, 44° с. ш.); \*\* – Большехехцирский заповедник (хр. Б. Хехцир, Средний Амур, 48,5° с. ш.), г. Гион (Нижний Амур, 49,5° с. ш.); прочерк – отсутствие вида. Расстояние между крайними обследованными точками более 1 000 км.

Как видно, одни и те же буроземы смешанных лесов по градиенту долготности заняты разным количеством близкородственных видов этих беспозвоночных. Это же характерно и для региональных почв зоны темнохвойных и светлохвойных лесов, лесостепи (Ганин, 1997, 2006).

Другими исследователями также неоднократно отмечалось существование близких видов этих педобионтов, наряду с разными местообитаниями, и в одном биотопе. Так, например, в подстилке смешанного леса Приморья, Прибайкалья или в бассейне Верхнего Енисея обитают близкородственные моллюски (Прозорова и др., 2007), двупарноногие многоножки на Сахалине и некоторых островах Курильской гряды (табл. 8.2) (Mikhaljova, Marusik, 2006).

Таблица 8.2

**Видовое богатство близкородственных двупарноногих многоножек островных биотопов [по: Mikhaljova, Marusik, 2006]**

Юг	Север
Сахалин	
<i>Sakhalineuma basarukini</i> Mikh. <i>S. curvatum</i> Mikh. <i>S. globuliferum</i> Mikh. <i>S. molodovae</i> Gol. <i>S. sakhalanicum</i> Mikh. <i>S. tuberculatum</i> Mikh.	<i>Sakhalineuma basarukini</i> Mikh. <i>S. globuliferum</i> Mikh.
Курилы	
<i>S. curvatum</i> Mikh. <i>S. tuberculatum</i> Mikh.	<i>S. tuberculatum</i> Mikh.

Подобное явление можно наблюдать и в одной географической точке на примере таксоцена энхитреид, изученного в прибалтийских болотно-торфяных почвах с разным уровнем залегания грунтовых вод (Didden, Dijk, 2005). В верхнем 0–12-см слое трех массивов в зависимости от микробиологической активности, увлажнения, кислотности и других абиотических факторов обитают, как и следовало ожидать, разные по видовому составу сообщества энхитреид. Однако в любом из этих местообитаний на 1 м<sup>2</sup> отмечается от 1 до 8 близкородственных видов. Причем больше всего таких видов было на лугах со средними условиями обитания. Снижение числа близких видов наблюдалось в условиях крайних значений параметров среды.

Аналогичная ситуация отмечалась для представителей круглых червей – почвенных нематод (Шлепетене, 1986), свободноживущих панцирных клещей (Рябинин, 2004) и др.

Такое «скопление видов» (по: Майр, 1968) становится возможным, как нам представляется, благодаря следующим причинам.

**2. В условиях избыточности ресурсов близкородственные виды педобионтов могут занимать в биотопе одну и ту же нишу без конкурентного исключения.**

Экологическая ниша, по Одуму [1986], как уже говорилось выше, включает все три аспекта: физическое пространство (топическую нишу), функциональный статус вида (трофическую нишу) и положение вида относительно градиентов абиотических факторов (многомерную нишу). Первые два аспекта относятся к ресурсам, последний – к условиям их использования. Топическая и трофическая ниши могут появиться или исчезнуть, например, в ходе сукцессии или катастрофы при достижении критических значений основных переменных. Трофическая ниша характеризуется как шириной, так и емкостью (Ганин, 2006).

Для педобионтов топическая ниша – это, прежде всего, лесная подстилка (или луговой войлок) и гумусированный слой почвы, трофическая ниша – растительная мортмасса, белковая, в частности микробная, масса, необходимые биогенные элементы.

В почвенно-подстилочном ярусе зрелого растительного сообщества принцип конкурентного исключения у педобионтов по большей части не выполняется (Ганин, 1999). Реализуется он в условиях ограниченности какого-либо ресурса, что и было обязательным в экспериментах Гаузе с инфузориями (Одум, 1986). Уильямсоном [1975] отмечена общая закономерность: в бедных биотопах конкуренция приводит к вытеснению одного из конкурентов, в то время как в более богатых биотопах конкурентные виды сосуществуют.

Одну и ту же фундаментальную нишу в биотопе отдаленно родственные и близкие виды педобионтов могут занимать по разным причинам: или в результате наложения фаун различного генеза после исчезновения географической изоляции, уступив часть гетерогенной ниши в результате специализации аборигена (Элтон, 1960), и тогда экологические эквиваленты становятся симпатристами, или при расселении из рефугиума после климатических изменений (смешение шести фаун в Приамурье тому подтверждение (Куренцов, 1965)), по причине разновременной колонизации микроста-



ций в результате вытеснения вселенцами (Майр, 1968) и не только (Степанян, 1983 и др.).

Возможный путь к реколонизации одной ниши — среднесрочная изоляция части популяции одного вида в стадиях переживания в ходе пирогенной сукцессии (Емец, 1987; Ганин, Манухин, 2000; Kiss et al., 2004; Гонгальский, 2006; Ганин, 2009). Учитывая малые размеры индивидуального участка и низкую миграционную способность педобионтов, пирогенная сукцессия может приводить в результате инбридинга и дрейфа генов к возникновению новых геномов, частично закрепляемых естественным отбором. После восстановления лесной подстилки и условий, с нею связанных (иногда в течение 100–150 лет (Соколова, Тетерятникова, 2008), за которые, например, у диплопод сменяется до 50 поколений), проходит взаимная реколонизация стадий переживания, в результате чего опять могут возникать новые сочетания генов, а возможно, и генофонды. Так, Емец [1987], оценивая влияние пожаров в европейской части на микроэволюционные процессы в популяции почвенных жуличиц, отметил, что новая субпопуляция характеризовалась иными морфологическими параметрами, и на основании этого счел возможным считать лесные пожары важным фактором видообразования.

Занятие экологической ниши происходит, как представляется, по *принципу кодового замка*, т. е. попадают в нее те виды, экологический стандарт которых выражается сходными величинами (Ганин, 1999). В качестве представителей одной фундаментальной ниши нами взяты виды одной гильдии — животные из одного таксоцена, сходным образом эксплуатирующие трофический ресурс (Уиттекер, 1980), с близкими размерами взрослой особи или сравнимой массой средней особи вида (например, гильдии диплопод, сапротрофных моллюсков, геофилид, литобиид, имаго хищных жуличиц).

Диапазон размеров всех участников гильдии характеризует ширину фундаментальной трофической ниши, а отдельного вида — реализованной частной ниши по размеру потребляемого корма (Пианка, 1989). Биомасса/численность всех участников гильдии на единице площади подстилично-почвенного яруса отражает, как представляется, полную емкость фундаментальной трофической ниши, т. е. общее количество доступного для этих беспозвоночных ресурса в конкретном биотопе (Ганин, 2006). Биомасса / численность одного вида в этой сумме отражает емкость частной ниши данного вида.

Ниже на примере некоторых таксоценов основных беспозвоночных-геобионтов будут рассмотрены главные факторы, позволяющие сосуществовать близким видам мезопедобионтов на 1 м<sup>2</sup> (Ганин, 2009).

Так, мощная подстилка и верхний слой почвы с благоприятным гидротермическим режимом в ненарушенных биотопах с избытком их главных ресурсов, т. е. фундаментальная ниша большой емкости, служат надежным вместилищем для большого числа педобионтов уссурийской тайги (около 1 550 видов с численностью 80–2 600 экз/м<sup>2</sup>). При этом, например, в кедровниках крупные сапрофаги используют лишь 5–10 % важнейших биогенных элементов (табл. 4.8) от их доступных запасов в среде обитания (Ганин, 1994).

Согласно работе микробиолога Иуна с соавт. (Yoon et al., 1977; цит. по: Тен, 1983), каждый субстрат обладает ингибирующим действием на усвоение другого вещества. Устойчивое сосуществование многовидового сообщества возможно на смешанных субстратах, даже когда все организмы имеют средство к одному и тому же субстрату – *правило лимитирующего звена* (Левич и др., 1993). Поэтому разнообразие корма (например, питание многопородным листовым опадом у двупарноногих многоножек (Ганин, 1988) или всеядное хищничество жуков рода *Carabus*) – залог устойчивого сосуществования нескольких близких видов мезопедобионтов в одной нише.

Известно, что лесная подстилка четко подразделяется на три слоя, качественно отличающихся друг от друга по биохимическому составу, соотношению *C/N*, набору доминирующих групп микроорганизмов: грибов, бактерий, актиномицетов (Чернова, 1966; Тен, Иманова, 1989). В связи с этим отмечают предпочтения диплопод по ботаническому и белково-углеводному составу, степени и характеру разложения опада (рис. 7.2, табл. 7.3), его микрофлоре (Стриганова, 1980; 1996; Ганин, 1989).

Сообщество, следуя *принципу плотной упаковки* Р. Макатура, стремится к максимальной насыщенности видами при высокой степени выровненности, что ограничивается соотношением доступного ресурса и минимальными потребностями популяции, отражаясь в ширине ниши. Это можно проследить на примере соотношения масс участников одной гильдии как показателе градиента размеров потребляемого корма. Так, например, в таксоцене двупарноногих многоножек в кедровниках на северном Сихотэ-Алине среднее соотношение масс одной взрослой особи обитающих в одном биотопе видов близко к 1,9 (табл. 8.3). А вот в кедровниках Сихотэ-Алиня на

Таблица 8.3

**Упаковка экологической ниши гильдии двупарноногих многоножек в кедровниках Сихотэ-Алиня по показателю массы (масса особи вида рассчитана по морфометрическим показателям на основе данных по: Mikhaljova, 2004)**

Ранжир видов по уменьшению массы особи	Вид	Номера сравниваемых видов	Значение соотношения масс особей двух видов	Среднее значение соотношения масс особей видов
<b>Приамурье Северный Сихотэ-Алинь</b>				
1	<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	5 / 6	1,1	<b>1,9</b>
2	<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	1 / 2	1,3	
3	<i>Pacifiosoma cristofer</i> (Mikh.)	6 / 7	1,4	
4	<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	4 / 5	1,9	
5	<i>Crassotyla amurica</i> Gol.	3 / 4	2,1	
6	<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.	2 / 3	3,9	
7	<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerst.)			
<b>Приморье Южный Сихотэ-Алинь</b>				
1	<i>Levizonus thaumasius</i> Att.	5 / 6	1,0	<b>1,4</b>
2a	<i>L. variabilis</i> Lok. et Gol.	2a / 2b	1,0	
2b	<i>Megalotyla brevichaeta</i> Gol. et Mikh.	3 / 4	1,1	
3	<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	6 / 7	1,1	
4	<i>Epanerchodus koreanus</i> Verh.	7 / 8	1,1	
5	<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	14 / 15	1,1	
6	<i>Kopidoiulus continentalis</i> Gol.	18 / 19	1,1	
7	<i>Orientyla dahurica</i> (Gerst.)	21 / 22	1,1	
8	<i>Epanerchodus polymorphus f. digitata</i> Mikh. et Gol.	2ab / 3	1,2	
9	<i>Epanerchodus polymorphus f. simplicata</i> Mikh. et Gol.	4 / 5	1,2	
10	<i>Cawjeekelia koreana</i> (Gol.)	10 / 11	1,2	
11	<i>Diplomaragna terricolor</i> Att.	11 / 12	1,2	
12	<i>Anaulaciulus golovatchi</i> Mikh.	12 / 13	1,2	
13	<i>Diplomaragna lysaya</i> Shear	15 / 16	1,2	
14	<i>Diplomaragna anuchino</i> Shear	13 / 14	1,3	
15	<i>Ussuriulus pilifer</i> Gol.	17 / 18	1,3	
16	<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	20 / 21	1,3	
17	<i>Uniramidesmus abberans f. 1</i> Mikh.	8 / 9	1,4	
18	<i>Maritimosoma piceum</i> (Shear)	16 / 17	1,4	
19	<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.	17 / 18	1,4	
20	<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerst.)	19 / 20	1,7	
21	<i>Uniramidesmus cornutus</i> Mikh.	9 / 10	1,8	
22	<i>Uniramidesmus alveolatus</i> Mikh.	1 / 2	3,9	
23	<i>Hoffmaneuma exiguum</i> Gol.	22 / 23		

юге Приморья такое соотношение составляет уже 1,4. То есть очевидно на более плотная упаковка экологической ниши гильдии диплопод в более зрелых старшевозрастных растительных сообществах.

Заметим, что ни в одном, ни в другом таксоцене конкурентного исключения не происходит, хотя наблюдаемое соотношение масс  $< 2$  (в том числе у многих родственных видов), что в соответствии с *правилом Хатчинсона* определяется как критическое для соседних видов по градиенту одного параметра ниши (Джиллер, 1988). В данном случае, вероятно, важнее полипородность ботанического состава корма, степень его выщелоченности и микробной подготовки (рис. 7.2, табл. 7.3). При этом биомасса многоножек на  $1 \text{ м}^2$  достигает значительных величин (Ганин, 1997). Это значит, что потребляемый корм для диплопод не является лимитирующим фактором.

Таким образом, как писал Джиллер [1988], когда ресурсы сверхобильны, виды с плотно перекрывающимися нишами могут сосуществовать. Поэтому, в связи с вышеизложенным, можно заключить, что избыток разнообразных трофических ресурсов (емкая и широкая трофическая ниша) – важнейший фактор, позволяющий сосуществовать близкородственным педобионтам в одном и том же местообитании без конкурентного исключения.

Чем больше  $\beta$ - и  $\gamma$ -разнообразие, тем менее жестко проявляется взаимоисключение. Южные фитоценозы Сихотэ-Алиня, являясь рефугиумом последнего похолодания, геологически старше и разнообразнее северных, испытавших его последствия (Безверхний и др., 2002). Поэтому они также обладают более сложной организацией, большим количеством микростаций, в том числе и в почвенном ярусе. Так, для сравнения, у раковинных амёб в почвах с ограниченным набором экологических ниш отмечалось невысокое видовое разнообразие сообществ, а в почвах с более широким набором мест обитания (мхи, лесная подстилка и т. п.), наоборот, видовое разнообразие достигает максимальных значений (Корганова, 1999). У фитосапрофагов это могут быть, например, предпочтения по горизонтам обитания подстильно-почвенного яруса. Подобное известно у половозрелых и личиночных стадий таких аборигенных диплопод, как *Levizonus thaumasius*, *L. variabilis*, *L. laqueatus*, *L. malevitschi* (листовая подстилка и горизонт 0–20 см соответственно), а для последнего вида вообще характерно так называемое растянутое размножение с преобладанием в биотопе личиночных стадий (Mikhaljova, 2004). В связи с этим высокая плотность микростаций в одном местообитании

(вместительная топическая ниша) — не менее важный фактор, позволяющий сосуществовать в почвах юга Дальнего Востока значительному количеству близкородственных видов мезопедобионтов.

Наряду с этим, малочисленность популяции также ослабляет конкуренцию, являясь селективным преимуществом.

Экологические адаптации также дают возможность делить нишу без конкурентного исключения. Сосуществование реализуется через условия эксплуатации ресурсов. Известен хрестоматийный пример пиков активности и скоростей роста двух близких популяций мучного хрущака (*Trilobium*) при сочетаниях диаметрально крайних значений температуры и влажности (Одум, 1986). Изучена адаптация двупарноногих многоножек к обитанию в почвах с различным гидротермическим режимом (Стриганова, 1977, 1996), показана температура как фактор разделения ниш земляными червями и другими педобионтами, например, в эфемерных субстратах (Авдонин, Стриганова, 2004; Ганин, 2009). Отмечается комплементарность — использование ниши доминирующими видами в разное время (Борисов, 2006) или их разные пики активности по сезону (Mikhaljova, 2004). Поэтому дифференциальное перекрывание ниши по способам эксплуатации ресурсов также позволяет сосуществовать близкородственным видам мезопедобионтов на 1 м<sup>2</sup>.

На следующем возможном факторе совместного существования близких видов хотелось бы остановиться подробнее.

Хромосомные и геномные мутации, неизбежно накапливающиеся в зрелых сообществах (рефугиумах, центрах видообразования), быстро приводят к репродуктивной изоляции особей (Тимофеев-Ресовский, 2009; Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Это постоянно, на протяжении эволюционного времени, увеличивает число морф, рас, клонов, близких видов. При многих ограничениях, связанных с терминологией, всех подобных мутантов объединяет уникальность и родство генома. Как один из путей мгновенного видообразования полиплоидия хорошо изучена на люмбрицидах (Перель, 1982, 1994; Всеволодова-Перель, Булатова, 2008; Викторов, 1983, 1993, 1996). Она описана и у других обитателей подстилки и верхних слоев почвы, например энхитреид, моллюсков, карабид, долгоносиков и др. (Christensen, 1980; Koch, Tiele, 1980; Kovačević, 1981; Гиляров, 1982). Партеногенез (одна из причин полиплоидии) зарегистрирован, к примеру, у ряда дальневосточных видов почвенных клещей орибатид (Рябинин, Паньков, 1987), диплопод. У последних, в частности,

он отмечен для *Pacificiulus amurensis*, *Orinisobates microthylax*, у многих видов *Diplomaragna* не найдены самки, полиморфизм присущ *Epanerchodus polymorphus*, *Kopidoiulus contitentalis* (Mikhaljova, 2004).

Известно, что полиплоидный геном, благодаря коадаптированным комплексам генов, обладает большим запасом многократно дублированной наследственной изменчивости и соответствующей нормой реакции, сохраняя приспособленность как в адаптивной зоне материнских диплоидов, так и во вновь приобретенной адаптивной зоне (Северцов, 2008). Это позволяет его обладателям выдерживать широкоамплитудные неблагоприятные флуктуации окружающей среды.

На энхитреидах показано, что ди- и полиплоидные расы занимают разные микростанции в одном биотопе (Christensen, 1980), а хромосомные расы так называемых комплексных перергинных видов земляных червей *Eisenia nordenskioldi*, *E. atlavinyteae*, *Lumbricus rubellus* занимают как различные микростанции, так и огромные по ареалу местообитания (Перель, 1982, 1997; Перель и др., 1985; Всеволодова-Перель, Булатова, 2008; Ганин, 1997; Шепелева и др., 2008). Олигохета *Octolasion croaticum* является вообще полиплоидным вариантом червя *O. lissaense*, как и *Eisenia spelaeae*, вероятно, гексаплоид от *E. fetida* (Перель, 1982), все полиплоидные расы *Eisenia*, как считают некоторые исследователи (Viktorov, 1997), являются видами-двойниками, а ивовый и тополевый долгоносики являются разноплоидными расами одного вида (Кова́чеви́ч, 1981). Цитогенетические исследования видов-двойников двупарноногих многоножек, кокцинелид, малярийных комаров показывают различия между ними лишь на уровне ДНК митохондрий (Майр, 1968; Bond, Sierwald, 2002; Kobayashi et al., 2000; Стегний и др., 2005). Это, однако, уже позволяет им занимать различные микростанции и, следовательно, сосуществовать.

Присутствие в одном биотопе близкородственных видов у множества групп беспозвоночных позволяет предположить наличие полиплоидов практически во всех группах почвенного населения. И особенно немало авто- и аллоплоидов должны быть, как представляется, в подстилочном ярусе.

Так, известна устойчивость 8-плоидной расы червей *E. n. nordenskioldi* к экстремальным условиям температуры и влажности почвы на северо-востоке Азии в Магаданской области (Берман, Лейрих, 1985; Берман и др., 2002). Совместное существование без конкурентного исключения двух полиплоидных партеногенетических клонов

дождевых червей в одной экологической нише с широкой природной амплитудой условий отмечалось американскими исследователями (Jaenike, Selander, 1985; цит. по: Викторов, 1993). До 8 близкородственных видов энхитреид, как показано выше, одновременно обитают в нескольких сантиметрах верхнего слоя осушенных торфяных массивов в Эстонии (Didden, Dijk, 2005; Schmelz et al., 2005).

Таким образом, бóльшая устойчивость полиплоидов к бóльшим амплитудам флуктуаций среды и их крайним значениям, являющаяся несомненным селективным преимуществом, – существенный фактор возможного сосуществования видов (Ганин, 2009).

В целом адаптационные стратегии экологического разделения (в том числе и существование при крайних значениях градиентов ниши), наряду с избытком основных трофических и топических ресурсов, являются главными факторами возможной симпатрии у таких беспозвоночных. Важно подчеркнуть, что в этом случае в зоне перекрывания оптимальных диапазонов близких видов горизонтальные отношения между ними будут характеризоваться преобладанием **нейтрализма** (Ганин, 2006). Сосуществование близкородственных видов в одном биотопе при высокой плотности упаковки ниши является несомненным подтверждением такого типа межвидовых взаимодействий. Хищничество и стохастический характер условий по-прежнему остаются регулирующим механизмом по вертикали, который оптимизирует пространство, ослабляет конкуренцию, способствует видовой разнообразию (Павлов и др., 2006; Фенеева и др., 2006).

Данное явление перекликается с *парадоксом Дж. Хатчинсона (принцип сосуществования)*. Он реализуется, видимо, не только в водных экосистемах, но и в почве как переходной многофазной гетерогенной среде. Это правило согласуется также с *гипотезой нейтральности*, выдвинутой относительно недавно С. Хаббеллом (Hubbell, 2001), которая гласит, что виды могут сосуществовать в одной нише, если в расчете на одну особь имеют примерно равные вероятности рождения, гибели, миграции и видообразования (Гиляров, 2007). Хотя эта гипотеза и основана на анализе видового богатства деревьев тропического леса, она вполне может быть отнесена к любым близкородственным видам.

**3. Чем больше насыщена видами гильдия педобионтов в биотопе, тем больше среди них малочисленных.**

Ограниченная поддерживающая емкость среды лежит в основе этого правила. Оно согласуется с *законом частот Раункиера*,

приложимым к обилию видов: в природных сообществах много редких и малочисленных видов, но мало часто встречающихся и обильных.

По правилу Макаурта плотность упаковки ниши будет стремиться к максимально возможной. Возрастание видовой разнообразия гильдии сопровождается уменьшением размеров занимаемой части того или иного градиента экологической ниши (табл. 8.3). Операционально значимые ее составляющие (частные ниши по Вандермееру) – пища, жизненное пространство (места кормления, размножения, убежища) – являются факторами конкуренции, зависящими от плотности. Возможная, в силу редкости и кратковременности катастроф в почве, малочисленность популяции ослабляет конкуренцию, являясь селективным преимуществом. «Одновременная встречаемость всех условий более вероятна в малых масштабах», – писал М.С. Гиляров (цит. по: Чеснова, Стриганова, 1999. С. 93).

Как видно из табл. 8.4, у разных групп подстильно-почвенных беспозвоночных, обитающих в различных растительных сообществах на юге и севере Сихотэ-Алиня, прослеживается одна и та же тенденция в иерархической структуре гильдии. При смене доминантов численность гильдии в первую очередь убывает за счет бывших доминирующих видов, а прирастает за счет некоторых малочисленных. Количество же видов в биотопе убывает и прирастает дополнительными и редкими.

***4. За границей экологического оптимума в первую очередь элиминируются близкородственные виды педобионтов преимущественно из биологически регрессирующих групп.***

Это правило находится в соответствии с *принципом отклонения условий* А. Тиннемана (Реймерс, 1990; Ганин, 1999). Нарушения среды усиливают один экологический фактор за счет других. Это создает преимущество одному-двум толерантным видам. Число сосуществующих видов не может превышать числа различных ресурсов (Амбросов, Ковров, 1977; цит. по: Тен, 1983). Эффект дефицита какого-либо ресурса или ужесточение условий его эксплуатации инициируют переход межвидовых взаимодействий от нейтрализма к **конкуренции** и усиливает ее.

Влияние экстремальных условий (естественно-природных или антропогенных) на педобионтов можно наблюдать на земляных червях, моллюсках, многоножках, личинках двукрылых, жуелицах, стафилинидах обследованных биотопов (Рябинин и др., 1988; Ганин,

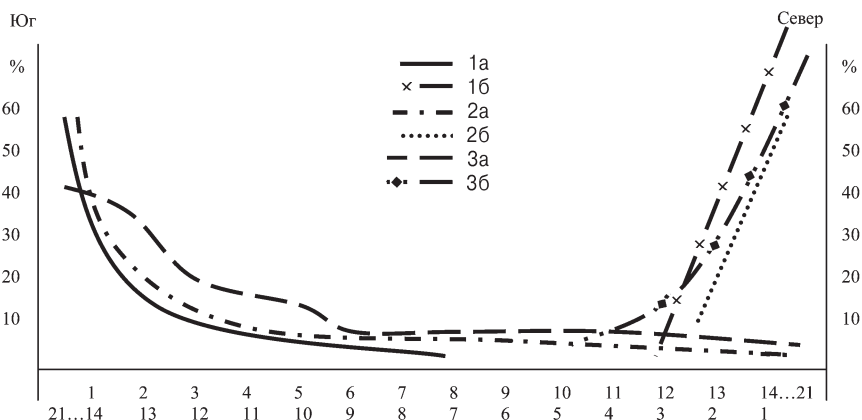


**Видовая насыщенность гильдий мезопедобионтов Сихотэ-Алиня и их иерархическая структура**

Общее количество видов / численность	Доля от общей численности			
	Доминанты (≥ 10 %)	Субдоминанты (3–10 %)	Дополнительные (1–3 %)	Редкие (< 1 %)
<b>Diplopoda</b>				
Юг 22 / 119	0,13	0,14	0,18	0,55
Север 3 / 67	0,92	0,08	0,00	0,00
<b>Geophilomorpha</b>				
Юг 9 / 36	0,22	0,23	0,55	0,00
Север 3 / 82	0,66	0,34	0,00	0,00
<b>Mollusca</b>				
Юг 15 / 184	0,26	0,13	0,27	0,33
Север 6 / 10	0,67	0,17	0,16	0,00
<i>Средняя</i>				
Юг 46	0,20	0,17	0,33	0,30
Север 14	0,75	0,20	0,05	0,00

Манухин, 2000; Михалева, 2007; Гераськина, 2009; Романкина, 2009). Так, при продвижении по Сихотэ-Алинию на север мощность подстилки и слой герпетобия сокращается с 30 см до 3 см. Главные ресурсы этого яруса экосистемы – корм, физическое пространство – становятся ограниченными и доступными часто одному наиболее адаптированному (эврибионтному) виду из рода. При этом в сообществе отмечается смена доминантов, происходит уменьшение выровненности между видами: кривая доминирования / разнообразия из лог-нормального распределения на юге переходит в геометрический ряд на севере (рис.). Это характерно для перехода сообщества из стабильных условий к экстремальным (Уиттекер, 1980; Джиллер, 1988; Кузнецова, 2005). На примере мезопедобионтов лесостепной зоны Центральной России показано снижение видового разнообразия и выровненности даже в масштабах мезорельефа на границах катены ненарушенных местообитаний (Стриганова, 1995).

В кедровниках на их северной границе число всех видов диплопод сокращается с 24 до 7, относящихся уже к разным семействам (табл. 8.3). На западной границе хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока и зоны горных стран в заповеднике (Михалёва, 2007) отмечено 9 видов диплопод, принадлежащих к 8 семействам.



**Рис.** Кривая доминирования/разнообразия многоножек и моллюсков в растительных сообществах Сихотэ-Алиня. Оси ординат – относительное обилие особей вида, %, ось абсцисс – значимость вида по обилию особей. Geophilomorpha: 1a – на юге, 1б – на севере; Diplopoda: 2a – на юге, 2б – на севере; Mollusca: 3a – на юге, 3б – на севере

Представители паукообразных сенокосцы на границе оптимума зоны темнохвойных лесов (в прошлом эдификаторов земли Берингии) как на материковой, так и на островной частях дальневосточного юга представлены 8 видами из 8 родов и 6 видами из 6 родов соответственно (Куренщиков, Тсурусаки, 2000; Кроуфорд, Марусик, 2006). Аналогичную картину можно наблюдать и на Урале, где на южной границе темнохвойной тайги с ее подзонами (южной, средней, горной) отмечаемое разнообразие брюхоногих моллюсков также находится на отдаленно родственном уровне: 11 видов из 11 семейств (Хохуткин и др., 2003; Гребенников, 2005).

Подобное должно происходить и с политипическим видом олигохет *Eisenia nordenskioldi* (Перель, 1982), расселенным 2n–8n-расами практически по всему Дальнему Востоку. Эти разноплоиды, некоторыми авторами рассматриваемые как самостоятельные виды (Викторов, 1996), по всей видимости, реагируют на экстремальные условия аналогичным образом – отбором наиболее адаптированных полиплоидных геномов.

То же происходит и в случае антропогенных возмущающих факторов. Например, в лиственничниках Приамурья вблизи источника эмиссии сернистой кислоты с его комплексным воздействием

на почвенно-подстилочный ярус у педобионтов отмечался рост доминирования (индекс Пиелу падает с 0,46 до 0,04), фоновое число видов личинок мух сокращалось с 9 до 4, диплопод — с 3 до 1, моллюсков — с 3 до 0, индекс Шеннона также снижался на порядок с 2,16 до 0,28 (Рябинин и др., 1988). Возникновение супердоминантов отмечается и при загрязнении искусственных насаждений в условиях степной зоны Приднепровья (Кульбачко, 1999), в луговой степи Нечерноземья (Гречаниченко, 2005), на агроценозах Татарстана (Артемьева, 2005), в северной тайге Западной Сибири (Любечанский, 2005). В то же время у стафилинид на агроценозах Западной Сибири концентрирования доминирования не происходит, а в городских почвах имеет место (Бабенко, 1998). Вырубка леса, сенокос также приводят к росту доминирования в силу тех же причин (Ганин, 1997).

Так, интересные данные получены о видовом составе коллембол и дождевых червей в зоне деятельности норных земляных червей (Тиунов, Кузнецова, 2000). Являясь средой обитания повышенного качества по содержанию органики, микробной биомассы и т. п., норные выбросы привлекают окрестных педобионтов. В них отмечены близкородственные виды коллембол и дождевых червей, чего не наблюдается за пределами норной деятельности, т. е. за пределами относительного оптимума.

Подобное явление отмечается и для ряда наземных моллюсков, у которых одни и те же близкие виды обитают в подстилке одного биотопа смешанного леса в условиях Прибайкалья и в разных местообитаниях — на границе этой формации на юге Дальнего Востока (Прозорова и др., 2007). Для сравнения, родственные сухопутные земноводные исследуемого региона в одном биотопе уже практически (не более 25–30 %) не встречаются (Кузьмин, Маслова, 2005), что говорит о снижении качества среды обитания на их пространственном уровне.

Концентрирование доминирования за пределом экологического оптимума рассматривается как общая закономерность для многовидовых сообществ (Одум, 1986).

Важно отметить, что первыми в этих условиях элиминируются близкородственные виды из эволюционно древних биологически регрессирующих (с малым числом подчиненных таксонов) групп почвенных животных без существенных ароморфозов в онтогенезе: моллюски, многоножки, олигохеты. Именно у них, менее других способных адаптироваться к изменениям среды обитания, независимо

от положения в трофической цепи, субдоминантами, дополнительными или редкими в экстремальных условиях остаются отдаленно родственные виды. В то же время у биологически прогрессирующих групп членистоногих (пауки, насекомые) таковыми могут быть еще близкие виды (табл. 8.1, 8.2).

**5. Биоценологическую значимость педобионтов определяют не число и набор видов, а их биомасса, продуктивность и функциональная взаимозаменяемость.**

В соответствии с *принципом разнообразия* А. Тиннемана, количество видов есть отражение разнообразия условий обитания в биотопе. Функционирование экосистемы в силу *принципа эмерджентности* обусловлено не видовым составом, а набором многовидовых функциональных групп. Этот принцип в полной мере выполняется уже в микробценозах. Так, например, в гидроморфных почвах с неблагоприятными условиями для прокариот и при низком бактериальном разнообразии (уменьшении числа дублеров) функциональное разнообразие реализуется небольшим числом видов одного рода (Добровольская и др., 2000). Место же отдельных видов в биотическом круговороте определяется прежде всего такими показателями, как биомасса и продуктивность (Программа и методика..., 1974; Уиттекер, 1980; Чернов, 1984).

Редуценты (сапрофаги) в исследуемом регионе достигают 60 % численности и 85 % биомассы всех мезопедобионтов. Более 90 % сапрофагов практически во всех обследованных биотопах составляют земляные черви, моллюски и двупарноногие многоножки, на которых приходится лишь около 10 % всех видов крупных педобионтов (Ганин, 1999).

Биоценологическая значимость этих беспозвоночных оценивалась по значениям потока биогенных элементов через их популяции. Расчет проводился на основе собственных и литературных трофологических и биогеохимических данных (Курчева, 1971; Стриганова, 1980; Покаржевский, 1985; Ганин, 1994а, б, 1997). Через популяции этих сапрофагов с опадом проходит 20–40 % *N, P, K, S, Ca, Mg, Na* от их общего потока через почвенный ярус. Наибольшее влияние на круговорот элементов в этом регионе оказывают дождевые черви. В среднем по биотопам на них приходится 70 % общего потока. При этом 6 видов мегадрилид составляют едва ли 1 % видового разнообразия мезофауны юга Дальнего Востока.

Очевидное отсутствие зависимости степени участия педобионтов в биотическом круговороте от обилия видов в биотопе показано в табл. 8.5. Наиболее выразительным примером могут быть обедненные по видам, но значительные по биомассе сообщества периодически затопляемых пойменных лугов, с одной стороны, и насыщенные видами кедровники или темнохвойники, с другой. Биоценотическая значимость этих беспозвоночных иллюстрируется их участием в потоке растительно-почвенного углерода через подстилочный ярус. Условно на один вид педобионтов в таком потоке приходится 0,67, 0,26 и 0,09 г/м<sup>2</sup> соответственно, а в целом его значения на лугу значительно превосходят таковые в темнохвойных лесах. Наибольший прирост биомассы сапрофагов на лугу составляет более 300 %, в лесных же биотопах – 40 % (Ганин, 1997). Именно это, а не количество видов и определяет величины потока.

Таблица 8.5

**Количество видов, значения биомассы и поток углерода через популяции сапрофагов в биоценозах юга Дальнего Востока**

Растительные зоны и подзоны	Число видов	Биомасса	Поток углерода через популяции сапрофагов
Смешанные и широколиственные леса:			
<i>кедровники</i>	<b>231–254</b>	36,58 (5,69– <b>68,72</b> )	66 (10– <b>122</b> )
<i>чернопихтарники</i>	244	38,48 (35,02–41,94)	69 (63–75)
<i>долинные широколиственные и дубовые леса</i>	235	25,83 (3,14–42,92)	42 (6–77)
<i>горные смешанные леса переходного пояса</i>	253	28,86	55
Темнохвойные леса	<b>241</b>	7,66 (2,41– <b>18,98</b> )	21 (5– <b>36</b> )
Светлохвойные леса	186	3,86 (1,33–5,88)	28 (10–45)
Лесостепь	102	10,39 (4,26–16,51)	–
Интразональные биотопы:			
<i>мелколиственные леса</i>	140	14,30	30
<i>пойменные луга</i>	<b>63</b>	<b>18,50</b>	<b>42</b>
<i>болота</i>	24	12,44	28
<i>суходольные луга</i>	75	8,88	20

**Примечание.** Число видов максимальное; биомасса – г/м<sup>2</sup>, средние значения; в скобках – разброс по биотопам в Приамурье и Приморье; поток углерода – г/м<sup>2</sup> х сезон; ошибка средней – ≤ 20 %.

Так, к примеру, при равном количестве видов в смешанных и темнохвойных лесах максимальные значения потока углерода через сапрофагов отличаются почти в 3,5 раза, что соответствует разности биомасс мезопедобионтов в этих растительных зонах. Или, например, вчетверо меньшее количество видов беспозвоночных на пойменных лугах, чем в темнохвойниках, обеспечивает в них близкие максимальные значения потока при равных биомассах беспозвоночных.

Биоценозы складываются из готовых взаимозаменяемых частей в ходе сукцессии (Тишлер, 1971). Чтобы экосистема функционировала, необходимо установление биотических связей между ее основными компонентами. Для этого достаточно минимального (начиная с одного) количества видов организмов в каждом из трех ее функциональных блоков: продуцентов, консументов и редуцентов. При этом должна выдерживаться соразмерность пропускной способности каждого блока. Она же регулируется лишь количеством и / или продуктивностью биомассы его компонентов (ее потребностями в веществе, энергии, информации). При равной массе более продуктивные организмы играют большую роль в круговороте.

Известно, однако, что устойчивость системы к внешним воздействиям в случае моновидовых компонентов будет невысокой (Экосистемы..., 1989; Жирмунский, Кузьмин, 1990 и др.). Для пополнения такой устойчивости каждый ее блок в соответствии с *принципом избыточности* эволюционно развивается в сторону насыщения функционально близкими видами. Их количество характеризует запас устойчивости, система приобретает несколько квазистационарных состояний и, в итоге, она становится в какой-то мере нечувствительной к удалению или добавлению новых видов.

Каждый из подобных видов должен обладать при определенных обстоятельствах потенциальной возможностью одному справиться с нагрузкой всего блока, не нарушив стабильности его работы. Такое явление замещения известно как *экологическое дублирование* (Реймерс, 1990). Оно выполняется в ненарушенных природных сообществах, например, при продвижении по климатическому градиенту, в ходе сукцессии, а также в случае антропогенного нарушения. Экологическими дублерами могут быть таксономически отдаленные представители как одной, так и разных гильдий того или иного функционального блока.

**Экологическое викарирование моллюсков и двупарноногих многоножек на Сихотэ-Алине (биомасса, г/м<sup>2</sup>)**

Фитоценоз	Моллюски	Диплоподы
<b>Кедровники</b>		
Низовья Уссури	32,0	0,2
Южный и Средний Сихотэ-Алинь	0,2	19,0
<b>Широколиственный лес</b>		
Южный Сихотэ-Алинь	1,5	32,5
Средний Сихотэ-Алинь	7,5	0,3

Например, в кедровниках хр. Эповский низовий Уссури моллюски викарируют с диплоподами, практически заменяя их по биомассе в блоке редуцентов (32 и 0,2 г/м<sup>2</sup> соответственно), и наоборот, диплоподы замещают моллюсков в горных лесах южного Приморья (19 и 0,2 г/м<sup>2</sup> соответственно). Аналогичная картина отмечается и в широколиственных лесах (табл. 8.6).

Примечательно, что в обследованном регионе соотношение количества видов-дублеров из одной трофической группы близко к 1:1. Так, например, обитающие здесь фитосапрофаги моллюски и диплоподы имеют по ~ 70–80 видов; хищные литобииды и геофилиды – по ~ 20; фитофаги проволочники и долгоносики – по ~ 40 видов (Ганин, 1997).

Следует подчеркнуть, что сосуществование неродственных видов-экодублеров возможно как в условиях нейтрализма, так и в условиях жесткой конкуренции.

***б. Запас биомассы педобионтов в биоценозе не зависит от их видового разнообразия, а определяется при прочих равных условиях продуктивностью фитоценоза и емкостью ниши.***

Обращает на себя внимание существенный разброс значений общей биомассы мезопедобионтов в пределах одной зоны / формации (табл. 8.5). Как уже говорилось, количество видов в биотопе может быть большим, а суммарная численность/биомасса их редких представителей невысокой. Известно, что количество биомассы на каждом трофическом уровне определяет количество протекающей через сообщество энергии (Мэй, 1981).

В соответствии с *правилом географического оптимума* не только тип растительного покрова будет определять запасы зоомассы, но

и положение фитоценоза относительно экологического оптимума / пессимума растительной зоны, к которой он принадлежит. Составляя приблизительно одну и ту же долю от чистой продукции (Одум, 1986), биомасса редуцентов по градиенту будет соответствовать степени развития фитоценоза, его продуктивности.

Так, в обследованных пессимальных местообитаниях кедрово-широколиственных лесов, находящихся в подзоне чернопихтарников или вблизи морского побережья в Приморье (рис. 3.1), биомасса мезопедобионтов составляет 6–28 г/м<sup>2</sup>, в то время как в их экологическом оптимуме – центр ареала кедровников в Приамурье – зоомасса почвенных беспозвоночных достигает почти 60–70 г/м<sup>2</sup>. В оптимуме темнохвойных лесов дальневосточного юга (включая высотную поясность) – фитоценозы на юге Сихотэ-Алиня, на хр. Большой Хехцир, а также в центре Камчатки: 16 г/м<sup>2</sup>, за пределами оптимума – север Сихотэ-Алиня, Приэворонье, юг Сахалина: 3,5 г/м<sup>2</sup> (Ганин, 1997; приложение). Аналогичные тенденции сочетания развитости фитоценоза и сапротрофного комплекса мезопедобионтов показаны и на Западно-Сибирской равнине (Стриганова, Порядина, 2005), и на азиатском северо-востоке в Верховьях Колымы (Берман, Бухкало, 1985).

В этой части полученные результаты соответствует положениям теории режимно-ресурсной организации сообщества (Равкин, Ефимов, 2006). Емкость ниши педобионтов определяется в основном запасом доступной растительной мортмассы, микробной и другой белковой массы, запасом важнейших биогенов, мощностью обитаемого горизонта.

***7. В эфемерных субстратах сообщество неустойчиво. Разнообразие педобионтов следует за его сукцессионной трансформацией: от моно- или олигодоминантного ценоза с широкими экологическими нишами в сторону полидоминантности, а затем обеднения и деградации / деиндивидуализации. В ходе сукцессии возможно кратковременное сосуществование близкородственных видов, и преимущественно r-стратегов. В таких субстратах видов меньше, а биомасса больше, чем в долгосрочных аналогичных по качеству. Предельные значения биомассы обитателей определяются емкостью их ниши.***

К эфемерным субстратам относят трупы животных, экскременты, компостные кучи и т. п. В силу специфики в них отсутствует часть комплекса педобионтов: фитофаги, многие хищники, характерные для эдафона. В таких богатых органикой субстратах принципы и



правила режимно-ресурсной или конкурентно-равновесной теории не работают по причине однонаправленной смены условий обитания и эксплуатации основных ресурсов, т. е. доминирования факторов, не зависящих от плотности и, как следствие, отсутствие обратной связи.

Франц (Franz, 1950; цит. по: Чернова, 1966) отличал «компостный» комплекс видов от «навозного»; последний характеризуется в связи с особо специфичными условиями существования гораздо меньшим диапазоном входящих в него видов. Обобщая исследования видового состава клещей, нематод и коловраток, населяющих различные органические удобрения, автор заключает, что в процессе разложения отходов «навозный» комплекс видов сменяется «компостным» и затем «почвенным». Это есть общая закономерность сукцессионного формирования и стабилизации природного сообщества педобионтов в эфемерных субстратах (Чернова, 1977).

При отсутствии контакта с почвой эдафона при технологическом разложении субстрата происходит упрощение и полная дегградация сапрофильного сообщества. Близкородственные виды в них могут сосуществовать лишь определенное время в середине сукцессии (фаза созревания и стабилизации субстрата) – в зоне оптимума экологических условий, граничащих по обе стороны с экстремальными значениями значимых характеристик этой экологической ниши (рис. 7.3). В природных условиях такая фаза сукцессии, как правило, подменяется деиндивидуализацией комплекса, т. е. сменой сапрофильного сообщества на эдафическое, с характерной для него структурной и функциональной организацией.

В табл. 8.7 представлены собственные данные по смене видового разнообразия земляных червей в ходе сукцессионной трансформации торфодробинного компоста на пойменных почвах Среднего Приамурья.

В эфемерных субстратах преобладают *r*-стратеги. Так, компостный червь *Eisenia fetida* характеризуется бóльшей скоростью роста (около 21 сут.), в то же время у олигохет эдафона сроки развития значительно больше, например у *Drawida ghilarovi* – около 60 сут. Однако беспозвоночные, приходящие на поздних стадиях колонизации, обладают более высокой способностью к выживанию (в частности, способность к промораживанию).

Аналогичная картина отмечалась ранее и другими исследователями на разных видах компостов как для червей (табл. 8.8), так и

Таблица 8.7

**Изменение видового разнообразия земляных червей  
в торфодробинном компосте в ходе его сукцессионной трансформации**

Отходы	Компост		Почва
	Фаза стабилизации (зона экологического оптимума)	Фаза минера- лизации (зона экологического пессимума)	
Фаза ферментации (зона экологическо- го пессимума)			Эдафон
<i>Eisenia fetida</i>	<i>E. fetida</i> <i>E. n. nordenskioldi</i> <i>E. n. pallida</i> <i>Allolobophora parva</i> <i>Lumbricus rubellus</i>	<i>E. n. pallida</i>	<i>E. n. nordenskioldi</i> <i>E. n. pallida</i> <i>Allolobophora parva</i> <i>Drawida gilarovi</i>

для всего комплекса педобионтов, включая микроартропод. Химическая и физическая трансформации органики с соответствующим температурным режимом субстрата вызывают сукцессионную смену микробного сообщества – микромицеты, бациллы, актиномицеты (Тен, 2004), а это в свою очередь влечет сопряженную сукцессию их потребителей – представителей нано- и микрофауны (Чернова, 1977).

Часто в эфемерных субстратах видов меньше, а биомасса больше, чем в аналогичных по качеству долгосрочных. Анализ опубликованных данных (Чернова, 1966, 1977; Разложение..., 1985 и др.) позволяет заключить, что в целом для краткосрочных субстратов в начале сукцессии характерна моно- или олигодоминантность сообщества с

Таблица 8.8

**Соотношение различных видов  
земляных червей в торфонавозном компосте  
разного возраста, % [по: Чернова, 1966]**

Виды	Возраст компоста	
	4 мес.	16 мес.
<i>Eisenia fetida</i>	100	12
<i>Allobophora caliginosa</i>		40
<i>Octalasion lacteum</i>		5
<i>Eisenia rosea</i>		22

широкими нишами составляющих его видов, которая сменяется по мере ее развития полидоминантным сообществом.

Надо заметить, что эта закономерность относится не ко всем группам сапротрофного комплекса беспозвоночных. У личинок двукрылых этого не наблюдается, так как начальные стадии разложения

растительных органических остатков малопригодны по температурному режиму, а заключительные – по химической характеристике субстрата.

Плотность сапрофильных беспозвоночных в компостах всегда очень высокая (табл. 8.9) и может достигать численности в нескольких тысяч особей в 1 кг или на 1 м<sup>2</sup> компоста (Чернова, 1966, 1977; Ганин, 2003; Тен и др., 2006а). Предельные значения биомассы обитателей эфемерного субстрата определяются емкостью их экологической ниши, т. е. доступным запасом трофических и топических ресурсов. Однако с возрастом компоста на заключительной стадии минерализации численность и групповая насыщенность его обитателей необратимо снижаются.

Такая закономерность определяется тем, что в компосте разложение и гумификация органических остатков представляют собой не циклический (как в лесной подстилке), а однонаправленный процесс. Поэтому комплексы организмов, связанных с разными стадиями переработки органического вещества, не сосуществуют в пространстве, как это наблюдается в природных условиях в разных слоях подстилки и верхнего горизонта почвы, а сменяют друг друга

Таблица 8.9

**Уменьшение численности и группового состава педобионтов с увеличением возраста компоста [по: Чернова, 1966]**

Группы организмов*	Возраст компоста, годы			
	1–2	2–3	3–4	5–6
Бактерии	200 млн	80 млн	30 млн	10 млн
Нематоды	180250	33335	10690	3900
Энхитреиды	2300	115	58	0
Коловратки	474	161	73	0
Многоножки	18	23	5	0
Мокрицы	9	0	3	0
Клещи	1030	145	62	16
Коллемболы	3670	122	61	5
Жуки	12	4	0	0
Двукрылые	155	13	3	0

*Примечание.* \* – число бактерий в пересчете на 1 г, остальных групп – на 1 кг компоста.

во времени (Чернова, 1977; Ганин, 1988; Рябинин, Ганин, 1988; Тен, Иманова, 1989).

\*\*\*

На сегодня известные теории организации сообществ порознь не охватывают всех сторон формирования и функционирования педобиотических сообществ. Синтез их основных положений, собственные эмпирические обобщения дают возможность сформулировать сумму предтеоретических представлений по данной проблеме, адаптированную к мезопедобионтам.

Сообщество педобионтов, являясь частью более крупной биосистемы, управляется, в первую очередь, природно-климатическими процессами. На данном уровне эмерджентности приемлемы некоторые положения теорий природно-зональной и режимно-ресурсной организаций. Они объясняют основные положения зональности (поясности) животного населения, его провинциальности, экстрара-, интра- и азональности. Территориальная неоднородность животного населения внутри зон и поясов определяется доступностью ресурсов среды обитания. Природно-зональный режим доступности ресурсов носит в отношении сообществ детерминированный характер, педобионты, в силу особенностей почвы как среды обитания, часто выпадают из-под влияния таких факторов.

Внутри заданных рамок характер режима доступности ресурсов в почве является в большей степени стохастическим. Экологические факторы в почве многочисленны, и их влияние неопределенно, поэтому динамику почвенных популяций можно рассматривать как случайный процесс, непрерывный во времени и дискретный в пространстве (теория неравновесного сообщества).

Это относится к внешним (т. е. не зависящим от плотности) факторам формирования, и по большей части фаун, а не сообществ. Однако именно межвидовые отношения (т. е. зависящие от плотности) являются главными структурообразующими факторами организации сообщества педобионтов с его обязательными признаками внутренней иерархии. Топические и трофические связи определяют принципы использования общих операционально значимых ресурсов.

Теория конкурентно-равновесного сообщества также не объясняет всех сторон взаимодействий мезопедобионтов. Формирование биоценологических связей между отдаленно родственными видами в почве часто основано на взаимном использовании либо продукции,

либо активности, либо результатов жизнедеятельности партнеров, что приводит к развитию разных форм мутуалистических отношений и синергизма (фабрические или форические связи). Кроме того, важное место в организации сообщества мезопедобионтов играют облигатные симбиотические отношения и протокооперация с почвенными микроорганизмами (терроинтестинальная энтоякия).

В условиях избыточности разнообразных трофических ресурсов, высокой плотности микростаций, малочисленности большинства популяций мезопедобионтов преобладает нейтрализм во взаимодействиях между их потенциальными конкурентами. Сосуществование близкородственных видов в одном биотопе при высоких показателях выровненности и плотности упаковки ниши тому подтверждение. Различные адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса (пищевая специализация, разделение во времени, вертикальные миграции и т. п.), полиплоидия и генотипическая изменчивость, расширяющие границы толерантности, также обеспечивают экологическое разделение таких мезопедобионтов. Редкость и кратковременность катастроф в почве допускают значительное уменьшение реализованной ниши конкретной популяции. Все это позволяет видам, близким таксономически и экологически, максимально плотно контактировать в одном биотопе, обходясь в зоне перекрывания градиентов ниши без конкурентного исключения. Хищники и стохастический характер условий эксплуатации ресурсов поддерживают паритет между такими видами, способствуя видовой избыточности беспозвоночных в почвенном ярусе биогеоценоза.

Тип взаимодействия близких видов меняется в зависимости от условий среды. За пределами экологического оптимума преобладает конкуренция по причине дефицита или недоступности главных ресурсов. Принципы конкурентно-равновесной теории вступают в силу. В этой ситуации в сообществе происходит концентрирование доминирования, видовое разнообразие падает, в первую очередь, за счет исчезновения близкородственных видов мезопедобионтов. Среди них элиминируются преимущественно беспозвоночные биологически регрессирующих групп.

Биоценологическую значимость педобионтов в экосистеме определяют не число и набор видов, а прежде всего их биомасса, продуктивность и функциональная взаимозаменяемость. Количество видов в биотопе может быть большим, а суммарная численность редких представителей невысокой. Развитие биомассы, следуя за продуктив-

ностью фитоценоза, характеризует значимость вида в биотическом круговороте, а ее величина в конкретных условиях ограничивается в основном емкостью ниши. Экологическое дублирование придает сообществу обитателей почвы как системе значительный запас устойчивости в отношении внешних возмущающих факторов при реализации их биоценотической функции.

В эфемерных субстратах сообщество неустойчиво. Доминируют факторы организации, не зависящие от плотности. Разнообразие сапрофильных педобионтов следует за сукцессионной трансформацией растительного субстрата (сначала в сторону обогащения, а затем обеднения и деградации / деиндивидуализации сообщества), в котором на фазе стабилизации возможно кратковременное сосуществование близкородственных видов. Это определяется однонаправленностью смены условий обитания и эксплуатации ресурсов, поскольку разложение компостируемых остатков представляет собой не циклический (как в лесной подстилке), а одnorазовый процесс. Поэтому комплексы организмов, связанные с разными стадиями переработки вещества, не сосуществуют в пространстве, а сменяют друг друга во времени. Среди них чаще преобладают *r*-стратегии. В эфемерном субстрате видов меньше, а биомасса больше, чем в аналогичных по качеству долгосрочных. Большая емкость ниши допускает краткосрочное, но значительное развитие биомассы сапробионтов.

---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

---

Обитатели почвы поддерживают биосферный баланс и, включаясь во многие трофические сети, относятся к потенциальным биоресурсам, изучение которых всегда было ключевым направлением исследований. Почти 98 % всех видов животных суши юга Дальнего Востока приходится на беспозвоночных, подавляющая часть которых в какой-то период жизни связана с почвой. Из них постоянные обитатели всех размерных групп беспозвоночных составляют около 10 % видового богатства. Мезофауна почв региона таксономически представлена 5 типами, 11 классами, около 1 550 видами с численностью от 80 до 2 600 экз/м<sup>2</sup>, что составляет до 40 % всего разнообразия животных-педобионтов. Экологическими доминантами почвенного яруса являются преобладающие по биомассе и продуктивности мезопедобионты, которые составляют 35–70 % всей зоомассы педоценозов. Это определяет их биоценологическую значимость в наземных экосистемах.

Число видов мезофауны основных растительных сообществ района исследований будет расти по мере изучения региона. На сегодня для 840–850 видов, многие из которых эндемичны, установлена биотопическая привязка. На настоящий момент по таксономическим группам животные обследованных фитоценозов распределены следующим образом: Tricladida – 2, Nematoda – 1, Annelida – 32 (Megadrili – 12, Enchytraeidae – ~20), Mollusca – ~80, Diplopoda – 68, Lithobiomorpha – 20, Geophilomorpha – 21, Crustacea – 10, Aranei – 199, Opiliones – 13, Dermaptera – 4, Blattodea – 1, Diptera – 47, Carabidae – 141, Staphylinidae – 148, Elateridae – 37, Curculionidae – 42, Scarabaeidae – 7, Chrysomelidae – 3, Silphidae – 6. Видовой состав и численность этих беспозвоночных в почвах зоны смешанных, темнохвойных, светлохвойных лесов и лесостепи сведены в Педофаунистический кадастр.

Наиболее разнообразна мезофауна зоны смешанных и широколиственных лесов. На настоящее время здесь зарегистрировано 623 вида беспозвоночных. Обитатели длительно-производных фитоценозов смешанных лесов, трофически связанные с подстилкой,

составляют около 70 % от фауны коренных сообществ. Темнохвойные леса, занимая сравнительно небольшие площади, тем не менее отличаются значительным разнообразием педобионтов – 241 вид, светлохвойные – 186 видов. Из открытых местообитаний наиболее богаты остепненные луга – 102 вида этих беспозвоночных, затем суходольные – 75, пойменные луга – 63 и, наконец, болота – 24 вида.

На юге региона биомасса мезопедобионтов в зоне смешанных и широколиственных лесов имеет максимальные значения и составляет по подзонам в среднем 26–39 г/м<sup>2</sup>. В других растительных зонах, представленных в регионе, запасы биомассы существенно меньше: 4–10 г/м<sup>2</sup>. В интразональных биотопах ее значения средние – 9–19 г/м<sup>2</sup>. В целом крупные педобионты составляют 35–70 % всей зоомассы педоценозов юга Дальнего Востока. Очевидным является «южный» характер структуры животного населения почв, присущий лесным экосистемам неморального типа. Сапротрофный комплекс (земляные черви, диплоподы, моллюски) здесь составляет около 85 % биомассы, а хищники – 5–6 % всех крупных педобионтов. Такая особенность отмечена и для южной тайги Русской и Западно-Сибирской равнин, имеющей общий генезис с дальневосточной. В то же время для северной и средней тайги хищники составляют более 50 % биомассы всех крупных беспозвоночных почвы.

Для эволюционно древних педобионтов (планарии, олигохеты, двупарноногие, брюхоногие) характерно относительно небольшое число видов, среди которых есть и редкие. Некоторые беспозвоночные имеют ограниченный ареал или находятся на его периферии. Такие животные нуждаются в охране. Для части педобионтов юг Сихотэ-Алиня является рефугиумом третичной фауны, что отчасти и определяет видовое богатство этого района.

Отмечается сравнимое количество экологически эквивалентных видов животных, занимающих близкие экологические ниши и выполняющих сходную функцию в экосистеме. Среди сапрофагов это моллюски, двупарноногие, двукрылые; среди хищников – литобииды и геофилиды (герпетобий), жужелицы и стафилиниды (собственно подстилка); среди фитофагов – проволочники и долгоносики. Такое экологическое дублирование – один из основных механизмов обеспечения экологической надежности экосистемы.

Проведенная инвентаризация дает представление о современном состоянии педобионтов заповедных и осваиваемых территорий, выявляет виды, нуждающиеся в охране. Педофаунистический кадастр



должен входить органической частью в Почвенный кадастр, а педобионты оцениваться как дополнительный биоресурс.

Скорость деструкции опада прямо коррелирует со значениями биомассы сапрофагов и может снижаться без их участия в 1,5–2 раза. Суммарный вклад крупных сапрофагов в чистую минерализацию опада составляет в условиях региона величину порядка 20 %. Косвенно деятельность этих беспозвоночных способствует процессам гумификации отмершей фитомассы и выведению из нее химических элементов.

Чтобы оценить непосредственное участие педобионтов в биогенном круговороте веществ, необходимо изучение пищевых характеристик животных. В каждой группе доминирующих мезопедобионтов выявлены наиболее активные средообразователи. Корреляционная зависимость величины рациона от массы тела у этих сапрофагов имеет вид линейной регрессии. В лесных биотопах рацион фитосапрофагов составляет опад всех основных лесообразующих пород. Микробная конверсия опада в условиях гумидного климата сказывается на повышенной ассимиляции растительных остатков педобионтами, что является особенностью трофики аборигенных сапрофагов. Из потребленного количества диплоподы усваивают в среднем около 50 % вещества. Усвояемость у фитосапрофагов отрицательно коррелирует с содержанием растительного белка в опаде и его зольностью, положительно – с содержанием клетчатки. Происходит значительная минерализация съеденного опада. Валовая эффективность роста  $P/C$  фитосапрофагов низка и составляет в среднем около 5 %. Это определяет их высокую пищевую активность.

Наибольший прирост биомассы обеспечивают вторичные сапрофаги: в лесных биотопах он составил 40 %, на лугу – более 300 % за вегетационный период. Максимальные значения  $P/B$  отмечены для личинок двукрылых и дождевых червей.

Анализ концентраций  $C$ ,  $N$ ,  $P$ ,  $K$ ,  $S$ ,  $Ca$ ,  $Mg$  и  $Na$  в компонентах почвенного яруса показывает их увеличение в пищевой цепи почва–растительные остатки–фитосапрофаги–хищники. Максимальное концентрирование отмечено для азота, кальция, калия и натрия. Это согласуется с данными, полученными для зонального типа биогенного круговорота веществ. Количественно масса элементов по пищевой цепи распределяется по-иному. Ее доля, передаваемая на следующий трофический уровень в звене сапрофаги–хищники, довольно сходна в разных растительных сообществах и составляет приблизи-

тельно десятую часть от предыдущего. Это соответствует классической экологической пирамиде биомасс для одной размерной группы организмов.

Миграцию элементов в ландшафтах определяют величина и интенсивность потока биогенов через экосистему. Мерой значимости прямого влияния животных на биогенную миграцию является величина потока элементов через их популяции. Наибольшее влияние на круговорот в регионе среди мезопедобионтов оказывают дождевые черви – 2/3 общего потока. Следующие по значимости – личинки двукрылых, далее – диплоподы и моллюски. Доля всех сапрофагов в потоке биогенных элементов, проходящем через почвенный ярус, составляет около 1/3.

В лесных биотопах эффективность освоения  $C / Q$  запасов элементов сапрофагами колеблется в пределах 4–22 % и достигает максимальных значений в кедровнике. Азот, фосфор, калий и натрий в этом биотопе могут лимитировать продукцию сапрофагов. На пойменных лугах эта величина составляет около 1 % от запасов элементов в корневой массе. Эффективность освоения запасов элементов почвы во всех биотопах не превышает 10 %.

Эффективность ассимиляции минеральных биогенов в этом гумидном регионе значительно выше отмеченной для аридной зоны. Это, наряду со значительно большими абсолютными величинами потока элементов, является отличительной особенностью исследуемого региона юга Дальнего Востока.

Полученные данные по пищевым потребностям сапрофагов могут быть использованы для выявления основных групп почвообразователей и определения их участия в биогенном круговороте.

Анализируя характер изменений в структуре сообщества мезопедобионтов под влиянием разного рода возмущающих факторов, становится очевидной неспецифичность воздействия, т. е. результат воздействия не связан с происхождением возмущения.

Структурные изменения сообщества мезопедобионтов можно группировать в следующем порядке. Аэрополлютанты, пожары, промышленные рубки, многолетняя вспашка осушенных болотных массивов одинаково влияют на этих беспозвоночных по следующим позициям:

1. *Снижение численности / биомассы.*
2. *Депрессия и гибель сапрофагов и в первую очередь, минерализаторов.*

3. Усиление пресса хищников.
4. Смена типа трофической цепи с детритной на пастбищную.
5. Дегградация подстилочного комплекса.
6. Изменения пространственного распределения.
7. Обеднение видового состава.

Чрезмерный сенокос на плакоре также негативно сказывается на почвенных беспозвоночных (позиции 1–6). Умеренный выпас способствует сохранению структуры почвы, а следовательно, и мезопедобионтов. Периодические затопления, палы, сенокос на пойменных лугах влияют на структуру педобионтов с проявлениями, обозначенными в позициях 4–7. При этом здесь происходит максимальное упрощение комплекса крупных беспозвоночных, что, однако, не влияет на его бесконечно долгое существование.

Эффект от воздействия зависит, во-первых, от уязвимости конкретного компонента экологической ниши, перехода его в разряд критичных. Все виды воздействия на педобионтов (за исключением, вероятно, контактных ядов и проникающей радиации) реализуются через изменения тех или иных условий обитания, что в свою очередь может приводить к лимитированию их ресурсной базы (обитаемое физическое пространство, объект питания и пр.). Это на фоне остального неизбежно порождает конкурентное напряжение. Во-вторых, эффект определяется характером воздействия: интенсивностью (амплитудой), скоростью нарастания нагрузки и повторяемостью воздействия.

В связи с этим в соответствии с общей концепцией Пригожина для сообществ мезопедобионтов в критических состояниях нами отмечаются три основных типа его динамики в зависимости от характера воздействия. *Tun A* (сильное однократное воздействие, превышающее порог устойчивости биосистемы): необратимость процесса дегградации первоначального сообщества (изменения плотности, видового состава, пространственного распределения, соотношения трофических групп, переориентация биотических связей, изменения функциональных характеристик или биоценотической значимости). *Tun B* (слабое краткосрочное воздействие): по причине достаточной силы связей между внутренними элементами сообщества, т. е. его упругости, происходят несущественные флуктуации значений тех же показателей вблизи точки устойчивости на время действия возмущающих факторов. Динамика сообщества мезопедобионтов в полевом эксперименте по фумигации сернистым ангидридом отражается

этими двумя кривыми. *Тип В* (не превышающие порог устойчивости хронические воздействия): постоянное состояние нестабильности в связи с накоплением дозы приводит к нарастанию во времени амплитуды флуктуаций, разрыву внутренних связей между элементами сообщества и к неизбежному отклику в соответствии с законом «все или ничего», в результате которого осуществляется переход сообщества в новое устойчивое состояние или его полное разрушение. Динамика сообщества мезопедобионтов вблизи сернокислотного производства отражается этой кривой.

Сообщество педобионтов характеризуется низкой интегрированностью (по Шмальгаузену). Подвижность компонентов, взаимозаменяемость, викаривание допускают более или менее автономные преобразования, что ведет к росту устойчивости сообщества к внешней среде.

Регуляция устойчивости осуществляется через структуру функциональных блоков сообщества. Снижение уровня устойчивости может проходить в несколько этапов: I (краткосрочные и обратимые изменения) – смена доминантов в гильдии / функциональной группировке, II (среднесрочные, часто обратимые изменения) – концентрирование доминирования в связи с ростом количества лимитирующих факторов, III (среднесрочные, редко обратимые) – монодоминирование в гильдии / группировке по той же причине при минимуме ее устойчивости, IV (долгосрочные, чаще необратимые изменения) – полная элиминация видов, гильдий и группировок из функционального блока. Этапы отражают переориентацию биотических связей по причине уменьшения объема доступных ресурсов и ужесточения условий их эксплуатации, приводящую к разрушению ценоза. При этом принципиальных различий между природно-климатическим и антропогенным происхождением нарушений нет.

Высокая устойчивость функционального блока обеспечивается главным образом таксономически отдаленными видами с разной физиологической толерантностью, выработанной оригинальным набором лимитирующих и компенсаторных факторов их экологических ниш. С мозаичностью экологического стандарта каждого вида связана разная чувствительность функционально сходных педобионтов к изменению одних и тех же факторов среды. Возмущения однофакторные селективно воздействуют лишь на некоторые из таких видов, многофакторные затрагивают большее, но далеко не все их число. Суммарно это проявляется в эволюционной долговечности функциональной структуры сообщества.

Долгосрочные перестройки в функциональных группировках сообщества мезопедобионтов при наличии экологического дублирования переходят в его функциональные нарушения. Вслед за угнетением биомассы сапрофагов меняются темпы разложения опада и направление его трансформации. Это приводит к локальным изменениям характеристик зонального типа биологического круговорота, качественной смене лимитирующих продукцию биогенных элементов.

Наиболее чувствительными мезопедобионтами к иссушению, изменениям кислотности гумусированного горизонта и механической структуры почвы в Приамурье выступают диплоподы полизонииды *Angarozonium amurense*, геофилморфные многоножки *Escarius japonicus*, фитосапротрофные брюхоногие моллюски *Discus pauper*, земляные кольчатые черви *Eisenia nordenskioldi pallida* и *Drawida ghilarovi*. Эти виды беспозвоночных являются биоиндикаторами антропогенных изменений таких параметров в среде обитания.

Полученные данные могут быть использованы для экологического нормирования в условиях дальневосточного региона.

Можно констатировать видоспецифичность нижних пределов содержания ТМ-микроэлементов в почвенных беспозвоночных, т. е. существование у них генетически закрепленных механизмов устойчивого поддержания жизненно необходимого минимального уровня этих металлов вне зависимости от металлогении района. Отличие абиогенных элементов (ртути и кадмия) состоит в отсутствии у них нижнего предела содержания в биомассе. Пространственная изменчивость биоконцентраций таких элементов контролируется, прежде всего, техногенными потоками и металлогенией региона.

В то же время анализ данных с загрязненных участков показывает порядковые сходства диапазона содержания ТМ у аборигенных видов с беспозвоночными других регионов евразийского континента. Это свидетельствует о существовании у части популяции педобионтов селективной способности к безбарьерному накоплению ряда анализируемых металлов.

Когда концентрация металлов в почве достигает порога интоксикации, следует ожидать давления отбора среди наиболее чувствительных видов и предпочтительных условий существования для более устойчивых. Чувствительные особи и виды будут находиться под влиянием токсиканта раньше, чем будет превышен средний уровень устойчивости для всей популяции и всего сообщества.

Факторы, по-разному влияющие на содержание тяжелых металлов в беспозвоночных, по мере уменьшения своей значимости распределяются в следующем порядке.

I. Геохимический фон территории, ландшафтные особенности миграции ТМ, их биодоступность.

II. Экологическая ниша вида с ее важнейшими условиями и ресурсами (среда обитания, способ и объект питания).

III. Концентрация металлов в корме, их взаимодействия (синергизм / антагонизм).

IV. Эколого-геохимические свойства элементов, включающие биологическую роль ТМ и значение живого вещества в их миграции.

Обозначенные факторы являются существенными для отбора среди мезопедобионтов модельных видов – биоиндикаторов загрязнения почвы ТМ.

Близкородственные виды со сходными экологическими нишами могут быть использованы в качестве единого индикатора. Весь диапазон концентраций ТМ в биомассе вида составляет емкость биоиндикатора – показатель экологической толерантности животного к таким условиям среды.

Наиболее подвижными по амплитуде колебаний микроэлементного состава являются виды беспозвоночных с наименьшими фоновыми концентрациями соответствующих металлов. И наоборот, наиболее стабильны по этому признаку виды с относительно повышенным исходным содержанием металлов.

Существенных различий по содержанию тяжелых металлов-микроэлементов в животных разных трофических групп мезопедобионтов не обнаруживается. Концентрация элементов в большей степени связана с особенностями экологии конкретного вида и определяется особенностями пищевых сетей в почве (облигатностью микробного звена, миксофагией и др.). Концентрирование на трофическом уровне хищников у одноразмерных педобионтов не является правилом и зависит от видовых эколого-физиологических особенностей пары продуцент–консумент или хищник–жертва. В связи с этим методически выдержанным подходом в подобных исследованиях в почве является изучение бионакопления на отдельных видах, а не анализ трофических групп.

В условиях природных концентраций металлы-микроэлементы в животных не аккумулируются и по трофической цепи не накапливаются. Это регулируется, вероятно, на уровне микроэволюционных процессов.

Аккумуляция ртути и кадмия отмечается уже на уровне первичных консументов.

В случае загрязнения почвы ТМ у малозольных высокобелковых педобионтов одной размерной группы с наименьшими исходными фоновыми концентрациями *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* и других микроэлементов раньше, чем у остальных беспозвоночных, повышается уровень этих металлов в биомассе и проявляются иные признаки интоксикации. Именно такие беспозвоночные являются наиболее чувствительными биоиндикаторами на природно-техногенные колебания содержания металлов в почве. Это имеет определяющее значение для ранней индикации почвенного загрязнения ТМ и должно учитываться при нормировании предельных нагрузок на почву.

Олигохеты являются более чувствительными индикаторами в отношении свинца, чем моллюски: при загрязнении почвенного яруса у них первых отмечается рост концентрации этого металла в биомассе, они первыми и погибают. С момента, когда емкость биоиндикатора исчерпана, а процесс поступления поллютанта продолжается, как это бывает в условиях хронического загрязнения, у олигохет раньше других включается механизм закона «все или ничего» и наблюдаемая ответная реакция уже не носит линейного характера.

Зависимость между содержанием микроэлементов в беспозвоночных и среде их постоянного обитания (биодоступные формы) выражается адсорбционной кривой с четырьмя диапазонами. Уровень металла в биомассе может отражать загрязнение лишь после прохождения пороговой точки на последнем этапе аккумуляции при достижении в почве эффект-ориентированных критических концентраций. Уровень металла в теле в точке начала аккумуляции является порогом чувствительности биоиндикатора.

Различаются две стратегии взаимоотношений педобионтов с ТМ: 1) биоконцентрирование – генетически закрепленная способность организма концентрировать в себе определенные химические элементы из окружающей среды, определяется биофильностью элемента и его физиологическими нормами, на абиогены не распространяется; 2) биоаккумуляция – способность (часто приобретенная)

увеличивать концентрации элемента в организме выше физиологического значения, т. е. накопление поллютанта исключительно в условиях техногенного загрязнения, распространяется на все группы металлов. Для абиогенов пассивное накопление при отсутствии физиологических способов экскреции носит безбарьерный характер.

Одно и то же содержание элемента в почве имеет разный эффект даже на трофически близких одноразмерных педобионтов. Это связано с их элементным и биохимическим составом. У геобионтов детритофагов с наименьшей фоновой (стехиометрической) концентрацией металла раньше других наступает этап аккумуляции в случае почвенного загрязнения. Такие животные имеют более низкий порог и являются наиболее чувствительными биоиндикаторами, что выражается в значениях величины  $\dot{S}$ . Выбор вида мезопедобионтов для экологического контроля *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* возможен на основе «рядов чувствительности» потенциальных биоиндикаторов.

Показано, что существует зависимость трактовки результатов биотестирования ксенобиотика от выбранного вида олигохет для целей нормирования экотоксикологической нагрузки на почву. Использование этих результатов важно соотносить с тепловым режимом почвы, учитывать степень структурной развитости / деградации конкретного почвенного покрова. В качестве тест-объектов для нормирования такой нагрузки в условиях региона целесообразно использовать аборигенных олигохет с соответствующим экологическим стандартом вида, являющихся частью комплекса педобионтов почвы зонального типа.

Рекомендуемые дозы инсектицидов должны формироваться с учетом реакции биоценотически значимых групп земляных червей. При контактном воздействии токсиканта зависимость доза–эффект не носит линейного характера: в направлении  $LOEC \rightarrow LC_{50} \rightarrow LC_{100}$  отношение доза / эффект возрастает в несколько раз. Это предполагает селективную адаптацию олигохет к пестицидам при их умеренном использовании.

Полученные данные важно учитывать при нормировании техногенного загрязнения и экотоксикологической нагрузки на почву.

Практическое использование полезных свойств вермикультуры основано на знании их пищевой активности, аминокислотного и биохимического состава, особенностях биоаккумуляции тяжелых металлов и ксенобиотиков. Биомасса аборигенных (дальневосточных) олигохет близка к эталонному белку ФАО (FAO) и превосходит



по этому показателю мясо крупного рогатого скота. При этом аборигенные виды имеют 8 из 10 незаменимых аминокислот, антропохорная форма обладает их полным набором. По сравнению с земляными червями из других регионов они богаче по содержанию аспарагиновой кислоты и некоторым другим аминокислотам. Это позволяет уже сегодня использовать смешанную вермикультуру в качестве кормового белка для нужд рыбоводства и животноводства с возможной компенсацией по метионину, триптофану и цистеину, а в обозримом будущем – и для целей фармакологии.

Использование возможностей олигохет в отношении биоаккумуляции поллютантов и ксенобиотиков с учетом селективной адаптации червей к субстрату, а также их способность ускорять микробную трансформацию органики имеют очевидную перспективу в комплексе экологических биотехнологий по утилизации осадка сточных вод и вермикомпостированию любых органических отходов. Полученные данные по пищевой активности могут иметь практическое значение при рекультивации отвалов, полигонов твердых бытовых отходов, восстановлении деградированных почв, в том числе пирогенных, при биологической мелиорации полей орошения или выработанных торфяников, биоремедиации загрязненных почв.

Между животными и микроорганизмами возможен практически весь спектр (кроме конкуренции) взаимодействий: от нейтрализма и протокооперации до хищничества и мутуализма. Зоотический компонент в силу генетически закрепленных особенностей пищеварительного тракта воздействует на сообщество почвенных микроорганизмов, приводя соотношение основных групп бактерий, грибов и актиногрибов в состояние, характерное для стабильных сообществ почвенно-подстилочного яруса ненарушенных биогеоценозов. В свою очередь, микробный компонент комплекса определяет физиологическое и функциональное состояние популяций олигохет, возможность их активного роста. Следствием такого симбиоза является формирование как микробных сообществ, так и комплекса фауны, динамика патогенов, паразитов и т. п. Эти взаимодействия являются результатом длительной коэволюции, целесообразность которого подтверждается всей историей развития почвы как среды обитания.

Конструирование зоомикробных комплексов основано на ряде фундаментальных принципов взаимоотношений почвенных животных и микроорганизмов. Облигатная трофическая зависимость

червей и их регуляторная функция по отношению к микробному сообществу посредством селективного стимулирования и выедания микробной массы лежат в основе оптимизации функционирования детритной пищевой цепи при решении ряда экобиотехнологических задач. Эффекты от взаимодействий микроорганизмов и мезопедобионтов реализуются в процессах деградации и минерализации органического вещества, круговороте биогенных элементов, в питании и продуктивности растительных сообществ, образовании гумуса и возможностях биоудобрений.

На сегодня известные теории организации сообществ порознь не охватывают всех сторон формирования и функционирования педобиотических сообществ. Синтез их основных положений, собственные эмпирические обобщения дают возможность сформулировать сумму предтеоретических представлений по данной проблеме, адаптированную к мезопедобионтам.

Сообщество педобионтов, являясь частью более крупной биосистемы, управляется, в первую очередь, природно-климатическими процессами. На данном уровне неаддитивного соподчинения приемлемы некоторые положения теорий природно-зональной и режимно-ресурсной организаций. Они объясняют основные положения зональности (поясности) животного населения, его провинциальности, экстра-, интра- и азональности. Природно-зональный режим доступности ресурсов определяет территориальную неоднородность животного населения внутри зон, поясов и носит в отношении сообществ детерминированный характер. Но педобионты, в силу особенностей их среды обитания — многофазности, гетерогенности, избытка ресурсов, редкости и краткосрочности катастроф, часто полностью не укладываются в эти рамки.

Внутри заданных границ характер режима доступности ресурсов в почве является в большей степени стохастическим. Экологические факторы в почве многочисленны и их влияние неопределенно, поэтому динамику почвенных популяций можно рассматривать как случайный процесс, непрерывный во времени и дискретный в пространстве (теория неравновесного сообщества).

Это относится к внешним (т. е. не зависящим от плотности) факторам формирования, и по большей части, фаун, а не сообществ. Однако, при прочих равных условиях, именно межвидовые отношения (т. е. зависящие от плотности) являются главными

структурообразующими факторами организации сообщества педобионтов с его обязательными признаками внутренней иерархии. Трофические и трофические связи определяют принципы использования общих операционально значимых ресурсов.

При этом теория конкурентно-равновесного сообщества также не объясняет всех сторон взаимодействий мезопедобионтов. Формирование биоценологических связей между отдаленно родственными видами в почве часто основано на взаимном использовании продукции либо активности, либо результатов жизнедеятельности партнеров, что приводит к развитию разных форм мутуалистических отношений и синергизма (фабрические или форические связи). Кроме того, важное место в организации сообщества мезопедобионтов играют облигатные симбиотические отношения и протокооперация с почвенными микроорганизмами (терроинтестинальная энтоякия).

В условиях избыточности разнообразных трофических ресурсов, высокой плотности микростаций, малочисленности большинства популяций мезопедобионтов преобладает нейтрализм во взаимодействиях между их потенциальными конкурентами. Сосуществование близкородственных видов в одном биотопе при высоких показателях выровненности и плотности упаковки ниши тому подтверждение. Различные адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса (разделение во времени, вертикальные миграции и т. п.), полиплоидия и генотипическая изменчивость, расширяющие границы толерантности, также обеспечивают экологическое разделение таких мезопедобионтов. Редкость и кратковременность катастроф в почве допускают значительное уменьшение реализованной ниши конкретной популяции. Все это позволяет видам, близким таксономически и экологически, максимально плотно контактировать в одном биотопе, обходясь в зоне перекрывания градиентов ниши без конкурентного исключения. Хищники и стохастический характер условий эксплуатации ресурсов обеспечивают паритет между такими видами, способствуя поддержанию видовой избыточности беспозвоночных в почвенном ярусе биогеоценоза.

Тип взаимодействия видов с одинаковой экологической валентностью меняется в зависимости от условий среды. За пределами экологического оптимума преобладает конкуренция по причине дефицита или недоступности главных ресурсов. Принципы конкурентно-равновесной теории вступают в силу. В этой ситуации в сообществе

происходит концентрирование доминирования, видовое разнообразие падает, и в первую очередь за счет исчезновения близкородственных видов мезопедобионтов. Среди них элиминируются преимущественно беспозвоночные биологически регрессирующих групп.

Биоценотическую значимость педобионтов в экосистеме определяют не число и набор видов, а прежде всего их биомасса, продуктивность и функциональная взаимозаменяемость. Количество видов в биотопе может быть большим, а суммарная численность редких представителей невысокой. Развитие биомассы, следуя за продуктивностью фитоценоза, характеризует значимость вида в биотическом круговороте, а ее величина в конкретных условиях ограничивается, в основном, емкостью ниши. Экологическое дублирование придает сообществу обитателей почвы как системе значительный запас устойчивости в отношении внешних возмущающих факторов при реализации их биоценотической функции.

В эфемерных субстратах сообщество неустойчиво. Доминируют факторы организации, не зависящие от плотности. Разнообразие сапрофильных педобионтов следует за сукцессионной трансформацией растительного субстрата (сначала в сторону обогащения, а затем обеднения и деградаци/деиндивидуализации сообщества), в котором на фазе стабилизации возможно кратковременное сосуществование близкородственных видов. Это определяется однонаправленностью смены условий обитания и эксплуатации ресурсов, поскольку разложение компостируемых остатков представляет собой не циклический (как в лесной подстилке), а одноразовый процесс. Поэтому комплексы организмов, связанные с разными стадиями переработки вещества, не сосуществуют в пространстве, а сменяют друг друга во времени. Среди них чаще преобладают *r*-стратеги. В эфемерном субстрате видов меньше, а биомасса больше, чем в аналогичных по качеству долгосрочных. Большая емкость ниши допускает краткосрочное, но значительное развитие биомассы сапробионтов.

В заключительном абзаце хотелось бы еще раз сказать о том, что материал, изложенный в данной книге, является итогом трех последовательных этапов более чем полувекового развития почвенной зоологии как самостоятельной науки: описание объекта исследований, выяснение его роли в природе, поиск возможностей практического применения. Имеющиеся очевидные результаты позволяют надеяться на дальнейшее развитие этой научной дисциплины как вширь, так и вглубь.

## Conclusion

Soil inhabitants support the biosphere balance and being included into many trophic nets are potential bioresources and as such were always considered to be key research topics. Nearly 98 % of all terrestrial animals of the southern Russian Far East are invertebrates and the life of most of them to a greater or less extent depends on soils. Still only 10 % of invertebrate species of all size-groups permanently live in soil. Soil mesofauna of the region under study is taxonomically represented by 5 types, 11 classes and 1550 species from 80 to 2 600 species/m<sup>2</sup> in number, making 40 % of total biodiversity of pedobiont animals. 35–70 % of total pedobiont zoomass belong to mesopedobionts, which having prevailing biomass and productivity ecologically dominate in the soil horizon. This fact determines biocenotic value of mesopedobionts in terrestrial ecosystems.

The number of mesofauna species in plant communities in the region seems to increase with further studies. Up to now biotopic correlation has been fixed for 840–850 species, many of which are endemic. At present taxonomic groups of studied phytocenoses are described as follows: Tricladida – 2, Nematoda – 1, Annelida – 32 (Megadrili – 12, Enchytraeidae – ~20), Mollusca – ~80, Diplopoda – 68, Lithobiomorpha – 20, Geophilomorpha – 21, Crustacea – 10, Aranei – 199, Opiliones – 13, Dermoptera – 4, Blattodea – 1, Diptera – 47, Carabidae – 141, Staphylinidae – 148, Elateridae – 37, Curculionidae – 42, Scarabaeidae – 7, Chrysomelidae – 3, Silphidae – 6. Species composition and number of pedobionts in soils of mixed, dark and light coniferous forests and forest-steppe zones are presented in the Pedofaunal Cadastre.

Mesofauna of mixed and broad-leaved forests is the most diverse. 623 invertebrate species have been registered here by now. Inhabitants of mixed forest phytocenoses that are trophically dependant on leaf-litter make 70 % of native fauna communities. Although dark coniferous forests occupy a relatively small area they are distinguished by a significant variety of pedobionts (241), whereas light coniferous forests are less specious (186 species). Of the open habitats, steppe meadows are the most specious (102 species), followed by dry meadows (75 species), wetland meadows (63 species) and swamps (24 species).

In the southern Far East the maximum mesopedobiont biomass values (26–39 g/m<sup>2</sup> in subzones on average) are registered in the zone of mixed and broad-leaved forests. In other plant zones of the region biomass reserves are

much lower (4–10 g/m<sup>2</sup>). In the intrazonal biotopes the values are average (9–19 g/m<sup>2</sup>). In general, in the southern Far East larger pedobionts make 35–70 % of the total zoomass of pedocenoses. A southern character of the structure of soil fauna here is evident. It is usually specific to forest ecosystems of a nemoral type. Biomass of a saprotroph complex (earthworms, diplopods and molluscs) is about 85 %, whereas that of predators of all larger pedobionts is only 5–6 %. The same specific feature is found typical to the southern taiga of the Russian and West-Siberian plains, which has common genesis with the Far Eastern taiga. However, in the northern and middle taiga predators make over 50 % of biomass of all larger soil invertebrates.

Evolutionary ancient pedobionts (*Tricladida*, *Oligochaeta*, *Diplopoda*, *Gastropoda*) are typified by a small number of species, among which some are rare. Some invertebrates have limited ranges or are at the edge of their range. Such pedobionts need protection. Some pedobionts living in the south of the Russian Far East remain as relicts of Tertiary fauna; an indication that diversity of this region results from it being a refugium.

We noted an abundance of species occupying similar ecological niches and performing a similar function in the ecosystem. Among saprophages these include *Mollusca*, *Diplopoda*, *Diptera*, among predators – *Lithobiomorpha*, *Geophilomorpha*, *Carabidae*, *Staphylinidae* (leaf litter); among phytophages – *Elateridae* and *Curculionidae*. The number of species is probably determined by the hypervolume of an occupying niche. Such ecological duplication is one of the major mechanisms providing ecological stability of an ecosystem.

Our inventory permits us to have a notion of the present condition of pedobionts on the protected and developed territories, and tends to suggest which species need protection. The Pedofaunal Cadastre should enter as an integral part into the Soil Cadastre and pedobionts should be, in addition, evaluated as a biological resource.

The rate of destruction of leaf litter is directly correlated with biomass of saprophages and can be reduced 1.5–2 times in their absence. In the conditions of this region, the total contribution of larger saprophages in mineralization of leaf litter is 20 %. Indirectly, the activity of these invertebrates does much to promote humification of fallen phytomass and to remove chemical elements from it.

Studies of food characteristics of pedobionts seem necessary to evaluate their direct participation in the biogenic turnover of substances. The most active leaf litter consumers were identified in each group of dominating mesopedobionts. The correlation between consumption and body mass of

these saprophages has the form of a linear regression. In forest biotopes, phytosaprophages consume leaf litter from all main tree species. Microbial conversion of leaf litter in humid climate conditions causes increased assimilation of plant residues by pedobionts, which is typical to the trophism of original saprophages. As to a consumed quantity, *Diplopoda* digest up to 50 % of substances on average. Assimilation of phytosaprophages is negatively correlated with plant protein of leaf litter and its ash content and is positively correlated with cellulose content. Considerable mineralization of consumed leaf litter occurs. Gross growth efficiency  $P/C$  (Production / Consumption) of phytosaprophages is low, and, on average, is near 5 %. This determines their high consumption activity.

The greatest growth of biomass is provided by secondary saprophages as during the growing season they contribute 40 % in the forest biotopes and more than 300 % in the meadows. The maximum values of  $P/B$  ratio (Production / Biomass) are noted for larvae of *Diptera* and earthworms.

The analysis of  $C$ ,  $N$ ,  $P$ ,  $K$ ,  $S$ ,  $Ca$ ,  $Mg$  and  $Na$  concentrations in soil layer components shows their increase in the soil—plant residues—phytosaprophages—predators chain. Nitrogen, calcium, potassium and sodium revealed the maximum concentrations. This is compliant with data obtained for a zonal type of a biogenic element turnover. The quantity of element's mass along a food chain is distributed in another way. This portion, passing on to the next trophic level in the saprophages—predators chain is rather similar for different types of plant communities, and makes approximately 1/10 from the previous one. This corresponds to the classical ecological pyramid of biomasses for one-sized groups of organisms.

Migration of elements in landscapes is determined by a quantity and intensity of the biogenic flow through an ecosystem. The extent of direct influence of invertebrates on biogenic migration is measured by the flow of substances through their populations. Among larger saprophages, earthworms exercise the greatest impact on substance turnover in the southern Russian Far Eastern. On average, depending on a biotope, they are responsible for 2/3 of the total flow of biogenic elements. Next follow *Diptera* larvae, then *Diplopoda* and *Mollusca*. The portion of all saprophages in the flow of biogenic elements through the soil layer makes up about 1/3.

In forest biotopes saprophages consume substance resources with the efficiency  $C/Q$  fluctuating between 4 and 22 % and reaching its maximum in the mixed forests. Nitrogen, phosphorus, potassium and sodium can limit saprophage production in this biotope. In the wetland meadows this value

is only about 1 % of substance resources in the root mass. The efficiency of saprophage consumption of soil substance resources in all biotopes does not exceed 10 %.

Effective assimilation of mineral biogenic elements in this humid region is found much higher compared to the arid zone. Together with significantly higher absolute values of the element flow this fact is a distinguishing feature of the southern Far East region under study.

The obtained data on saprophage food demands may be used for identifying main groups of soil formation agents and for describing their role in the biogenic turnover.

The analysis of changes in the structure of mesopedobiont communities caused by various stress factors revealed that the produced effect is not specific, i. e. effects are not associated with the origin of disturbance. Structural changes of mesopedobiont communities may be grouped in the following order. Air pollutants, fires, timber harvesting, production and long-term ploughing of drained boggy massifs similarly influence pedobionts, manifesting themselves as follows:

1. *Reduction of biomass/in number.*
2. *Depression or death of saprophages, mineralizers first of all.*
3. *Comparative growth of predators.*
4. *Change of a trophic chain from a detrital to pasture type.*
5. *Degradation of a leaf litter complex.*
6. *Changes in accommodation area.*
7. *Depletion of species diversity.*

Excessive haymaking on pasture also produces a negative effect on soil invertebrates (positions 1–6). Moderate pasture promotes soil structure preservation and, consequently, mesofauna conservation. Periodical floods, grassland fires, and haymaking on wetland meadows affect the pedobiont structure as outlined in positions 4–7. There occurs the maximum simplification of the larger invertebrate complex, but doesn't, however, influence its endlessly long existence.

First of all, the effect of stress depends on the fragility of a particular component of an ecological niche and its ranking critical. All types of stress on pedobionts (possibly excluding contact poisons and penetrating radiation) cause these or those changes of habitat conditions, which in their turn may limit a pedobiont resource base (an inhabited physical space, a food object, etc.). This against the background of the rest intensifies competitive tension. Secondly, this effect depends on such characteristics as stress: intensity (amplitude), rate of pressure increase and stress repetition.



Thus, following the above mentioned grounds and Prigozhin's general concept we propose three main types of mezopedobiont dynamics in critical situation depending on stress characteristics. *Type A* (single strong stress that exceeds the threshold of biosystem stability): irreversibility of the process of degradation of the original community (changes of species density, composition, space distribution, functional characteristics or biocenotic importance). *Type B* (weak short stress): due to strong enough links between inner elements of a community, i. e. community resilience, fluctuations of the same indexes close to the stability point are insignificant at the time of exposure to stress. In the field experiment on fumigation with sulfurous anhydride mesopedobiont community dynamics was expressed by two curves. *Type C* (chronic stress not exceeding stability threshold): permanent instability due to accumulation of a dose causes the increase of a fluctuation amplitude in time, break of inner links between community elements and inevitable response according to the "all or none law"; thus a community either transforms to a new stable stage (Holling theory) or is fully destroyed. Such a curve is typical to the dynamics of a mesopedobiont community found close to sulfuric acid production facilities.

According to Shmalgausen, a pedobiont community is characterized with low integrity. Component mobility, interchange and vicariation make possible more or less autonomous transformations, which facilitate community stability in the environment.

Pedobiont stability is regulated through the structure of functional blocks of a community. Stability decrease may have several stages: I (short-term and reversible changes) – change of dominants in the guild / functional grouping; II (medium-term and often reversible changes) – concentration of domination due to increasing number of limiting factors; III (medium-term and rarely reversible changes) – monodominance in the guild / grouping with minimal stability due to the same reason; IV (long-term and often irreversible changes) – complete elimination of species, guilds and groupings from the functional block. These stages reflect re-orientation of biotic links because of the shortage of accessible resources and increasing difficulties of their exploitation. This re-orientation finally leads to cenosis destruction. Still, there are no principle differences between natural-climatic and anthropogenic origin of stress.

High stability of the functional block is provided mainly by taxonomically distant species with different physiological tolerance, developed under a specific combination of limiting and compensating factors in their ecological niches. Mosaicity of the ecological standard of each species can

be ascribed to different sensibility of functionally similar pedobionts to the changes of the same environment factors. Single-factor disturbances selectively affect only particular species whereas multi-factor disturbances affect many more, but not all of them. The totally effect is evolutionary longevity of the functional structure of a community.

Long-term structural changes of functional groupings of mesopedobiont communities turn into functional changes when ecological doubling is possible. As saprophage biomass is depressed, the rate of leaf litter decomposition and the direction of its transformation also change. This can lead to local changes of characteristics of the zonal type of a biological turnover and a qualitative change of biogenic elements that limit production.

The following pedobionts are found most sensitive to siccation, changes of humous horizon acidity and a mechanical structure of soils in Priamurje: millipedes *Angarozonium amurense* (Polyzoniida), *Escarius japonicus* (Geophilomorpha), mollusks-phytosaprophages *Discus pauper* (Gastropoda), earthworms *Eisenia nordenskioldi pallida* (Lumbricidae) and *Drawida ghilarovi* (Moniligastridae). These invertebrate species may serve bioindicators of anthropogenic changes of such parameters in their habitat.

The obtained data may be used for working out ecological standards and norms for the conditions of the Russian Far East.

We may define the specificity of species of the lower limits of microelement concentrations of heavy metals (HM) in soil invertebrates, i. e. the presence in them of genetically fixed mechanisms that provide stable support of minimal levels of metal concentrations irrespective of metallogeny of the region. On the contrary, abiogenic elements (mercury and cadmium) have no bottom limit of their concentrations in biomass. Spatial fluctuations of such element bio-concentrations are mostly controlled by technogenic flows and metallogeny in the region.

When metal concentrations in soil reach the intoxication threshold, pressure of selection among the most sensitive species and need for preferable existence conditions among more resistance species can be expected. Sensitive species will suffer toxicant stress before the average stability level for the entire population and community is exceeded.

Factors, which differently influence heavy metal concentrations in invertebrates, are ranked in regressive order as follows:

I. Geochemical background in the territory; landscape peculiarities of HM migration and HM availability for species.

II. Species' ecological niche, including its most important conditions and resources (habitat, a food pattern and object).

III. Concentrations of metals in food and their interrelations (synergism / antagonism).

IV. Ecological and geochemical properties of elements, including the biological role of heavy metals and living matter importance for metal migration.

The described factors are significant for selection among model mesopedobiont species that can serve indicators of soil pollution with heavy metals.

Closely related species with similar ecological niches may be used as a uniform indicator. The entire range of HM concentrations in species biomass composes the bioindicator capacity, i. e. an indicator of animal's ecological tolerance of particular environment conditions.

Most flexible as for the amplitude of microelement composition fluctuations are such invertebrate species, which have the lowest background concentrations of respective metals. And vice versa, species with relatively increased original concentrations of metals are considered most stable in this respect.

No significant differences in HM microelement concentrations in animals of various mesopedobiont trophic groups were revealed. Element concentrations to a greater extent depend on ecology specifics of particular species and are determined by food-net properties in soil (microbial link obligation, myxophagy, etc.). Among one-size pedobionts concentration on the predators trophic level is rather not the rule but depends on species' ecological and physiological specifics in the pair producer–consumer or predator–victim. That is why; studies of bioaccumulation by the example of particular species seem a more methodically consistent approach compared to the analysis of trophic groups.

In case of natural environment concentrations, metal microelements are not accumulated in animals and the trophic chain. It is probably regulated on the level of micro-evolutionary processes. On the contrary, abio-genic elements (mercury and cadmium) do passively accumulate. In the polluted areas such accumulation is registered already at the level of primary consumers.

In case of soil pollution with heavy metals, increase of metal concentrations in biomass and other signs of intoxication appear much earlier in low-ach and high-protein pedobionts of a one-size group with the lowest original background concentrations of *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* and other microele-

ments compared to other invertebrates. Such invertebrates are indeed the most sensitive bioindicators of natural and technogenic fluctuations of metal content in soil. This fact is decisive for early detection of soil pollution with HM and should be considered in regulations of limiting soil loads.

Oligochaetes are more sensitive indicators of lead than molluscs. In polluted soil they are first to experience lead increase in biomass and to die. Compared to other species, oligochaetes start the mechanism of the “all or none” law much earlier and their response reaction becomes nonlinear from the moment, when bioindicator capacity is exhausted but pollutant inflow continues.

The correlation between microelement contents in invertebrates and in their permanent habitat (bio-available forms) is expressed with an adsorption curve of four ranges. Metal content in biomass indicates pollution only after it exceeds the threshold point at the last stage of metal accumulation, provided effect-oriented critical concentrations of this metal are reached in soil. Metal content in the species' body at the beginning of metal accumulation is the threshold of bioindicator sensitivity.

The following two stages in a pedobiont reaction to heavy metals are identified: 1) bioconcentration – a genetically fixed ability of an organism to concentrate a definite chemical element from environment, which depends on element biophilic and its physiological norms (except abiogenic elements); 2) bioaccumulation – organism's ability (often acquired) to concentrate element amounts exceeding physiological norms, i. e. to accumulate a pollutant of technogenic environment (includes all metal groups). Passive accumulation of abiogenic elements in the absence of physiological excretion has a non-barrier character.

The same element content in soil may produce different effects even on trophically close pedobionts of the same size due to their element and biochemical composition. In case of soil pollution geobionts detritophages with the smallest background (stoichiometric) concentration of a metal start the first stage of accumulation earlier than other species. They have a lower threshold and are more sensitive bioindicators that is expressed in  $\bar{S}$  values. The selection of mezobiont species for ecological control of *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* becomes possible based on sensitivity ranks of potential bioindicators.

It is noted that interpretations of xenobiotic biotesting results depend on the oligochaete species selected for regulation of eco-toxic loads on soil. Application of such results should be correlated with the soil thermal regime and the degree of structural development/degradation of a particular soil cover. Aboriginal oligochaetes seem to be most appropriate test objects

for soil load regulation in the region of study. Aboriginal oligochaetes in this case should have species' respective ecological standard and belong to the pedobiont complex in soil of the zonal type.

The reaction of earthworm groups of biocenotic importance should be considered when recommended doses of insecticides are calculated. In case of the contact with a toxicant the dose-effect dependence has a non-linear character: the dose / effect ratio increases several times in the  $LOEC \rightarrow LC_{50} \rightarrow LC_{100}$  direction. This means oligochaetes' selective adaptation to pesticides in moderate amounts.

The obtained data seem important to be applied for developing regulations on soil technogenic pollution and eco-toxic loads.

Practical application of useful properties of the worm culture is based on the knowledge of their food activity, amino acid and biochemical composition, heavy metal and xenobiont bioaccumulation specifics. Biomass of aboriginal (Far Eastern) oligochaetes is close to the reference protein (FAO) and exceeds cattle meat in this parameter. Moreover, aboriginal species have 8 out of 10 noncontiguous amino acids and their anthropochorous form has a full set of amino acids. Compared to earthworms of other regions, local ones have greater contents of aspartic and some other amino acids. Thus, even now, Far Eastern oligochaetes may be used as a mixed culture for feed protein in fish and cattle breeding with possible compensation of methionine, tryptophane and cysteine, as well as in pharmacology the nearest future in.

Oligochaete potential of pollutant and xenobiotic bioaccumulation and ability to accelerate transformations of organic matter obviously make them a perspective agent in the complex of ecological biotechnologies for sewage sludge utilization and worm composting of any organic wastes. The obtained data on oligochaete food activity have practical application in reclamation of household solid waste dumps and land fields; recovery of degraded soils, including fire-destroyed soils; biological melioration of irrigated fields or worked-out peat lands; and bioremediation of contaminated soils.

Animals and microorganisms can have a nearly entire spectrum of relations (excluding competition): from neutrality and protocoperation to preying of others and mutualism. Due to genetically fixed specifics of their digestive system, a zoo-complex affects soil microorganism communities and brings the ratio of main groups of bacteria, micromycetes and actinomycetes into a condition, which is specific to stable communities in the wood litter and soil layer of undisturbed biocenoses. A microbial compo-

ment of this complex, in its turn, determines a physiological and functional state of oligochaete populations and their potential for active growth. Formation of both microbial communities and a fauna complex, dynamics of pathogens, parasites, etc. are the results of such symbiosis. These relations themselves are consequences of a long co-evolution period, which vital importance has been proved by the entire development history of soil as life environment.

Construction of zoo-microbial complexes is based on several fundamental principles of interrelations between soil animals and microorganisms. Obligate trophic dependence of worms on a microbial community and their regulatory function of selective stimulating and microbial mass consumption make possible optimization of detritus food chains necessary to solve eco-biotechnological tasks. Effects of interrelations between microorganisms and mesopedobionts are realized in degradation and mineralization of organic matter; turnover of biogenic elements, nutrition and productivity of plant communities; humus formation and prospects of bio-fertilizers.

Individual theories of community organization, known up to now, do not cover all aspects of formation and functioning of pedobiont communities. The synthesis of basic theoretical provisions and our general empirical conclusions on this problem allow formulating a set of pre-theoretical concepts adapted to mesopedobionts.

First of all, as a part of a bigger biosystem, a pedobiont community is governed by natural and climatic processes. Therefore, several provisions of the theory of natural-zonal and regime-resource organization can be applied for this level of non-additive subdomination. These provisions explain main notions of animal population zoning (mountain belting), provinciality, extra-, intra- and a-zoning. The natural-zonal regime of resource availability causes animal population inhomogeneity within zones, and belts and is a determining factor regarding animal communities. But pedobionts, due to their habitat specifics (multi-phase organization, heterogeneity, resource abundance, rarity and a short period of catastrophes) do not fully match these provisions.

Within the set boundaries the character of a regime of resource availability in soil is rather stochastic. As ecological factors in soil are numerous and their effects are uncertain, soil population dynamics may be described as a random process, continuous in time and discrete in space (the theory of a disequilibrium community).

It concerns external (i. e. not depending on density) factors mostly determining formation of fauna but not communities. However, all other conditions being equal, interspecies relations (that depend on species density) are the major factors, which form the organizational structure of pedobiont communities, including obligatory peculiarities of the inner hierarchy. Top-ic and trophic links determine principles of the use of common resources of operational value.

The theory of a competitive-balanced community also does not explain all aspects of mesopedobiont relations. Formation of biocenotic links between distantly related species in soil is often based either on mutual activity or use of products, or results of partners' vital functions that cause development of various forms of mutualism relations or synergism (phoresis links etc.). Obligate symbiotic relations and protocoooperation with soil microorganisms (terrointestinal entoykiya) also play an important role in mesopedobiont community organization.

Neutrality prevails in relations between mesopedobionts and their potential competitors in case of the abundance of diverse trophic resources, high density of microstations and small number of most populations of mesopedobionts. Co-existence of closely related species in the same biotope, when even-spreading and density parameters of niche packing are high, is the proof of it. Various adaptive strategies that animals use to inhabit the soil level (division in time, vertical migrations, etc), polyploidy and genotypic variation and expanding boundaries of tolerance also cause ecological division of such mesopedobionts. Although catastrophes in soil are rare and short in time, still the realized niche of a certain population may be significantly reduced. The described specifics allow maximally dense contacts between taxonomically and ecologically close species in the same biotope without competitive exclusion. Predators and a stochastic character of resource exploitation conditions secure parity between these species and support abundance of invertebrate species in the soil layer of a biogeocenosis.

The type of interrelations of species having a similar ecological valency changes depending on environmental conditions. Competition prevails out of the boundaries of the ecological optimum because of deficit or inaccessibility of main resources. Principles of the theory of a competitive-balanced community come on stage. In this situation concentration of domination in the community takes place and species diversity reduces mostly due to extinction of closely related species of mesopedobionts. Mainly invertebrates of biologically regressing groups are eliminated.

Primarily biomass, productivity and functional interchangeability determine biocenotic importance of pedobionts for the ecosystem but not their number and composition. The number of species in a biotope can be quite big, whereas the total number of rare species can be quite small. After phytocenoses productivity, biomass characterizes species' importance in the biotic turnover and its amount in concrete conditions is limited mainly with a **niche capacity**. Ecological doubling provides soil communities as a system with a significant margin of stability under external disturbing factors, when they realize their biocenotic function.

In the ephemeral substrates a community is not stable. Factors of organization, which do not depend on species density, dominate. Saprophage pedobiont diversity follows sun-genetic transformation of a plant substrate (a community first gets rich and then poor with degradation / deindividuation to follow). At the stabilization phase co-existence of closely related species in the substrate is possible. It is possible as habitat and resource exploitation conditions change in the same direction because decomposition of composted wastes is not a cyclic (like in the leaf litter), but a single process. That is why; microorganism complexes enacted at different stages of substance treatment do not co-exist in space but interchange in time. Most often *r*-strategies prevail. Compared to long-lasting substrates of the same quality, in ephemeral substrates species are less, but biomass is larger. A large niche capacity allows short-term but substantial development of saprophage biomass.

As a result, once more we should say that material stated in the book is the total sum of more a half-century soil zoology development as an original science during three successive states: the description of an investigated object, classification of its role in the nature, and the search for possible practical use. Obvious results (theoretical papers, practical recommendations) allow for the hope of its further development.



---

## ВЫВОДЫ

---

**М**езофауна южной части Дальнего Востока России представлена почти 1550 видами, многие из которых эндемики. Состав таксономических групп определяется типом почв, часть фауны (геофилы и геоксены) находится в границах растительных зон и подзон. Основу сообществ мезопедобионтов составляют сапрофаги (85 % биомассы), что закономерно для лесных экосистем неморального типа. Доля этих животных в деструкции остатков доходит до половины, их вклад в чистую минерализацию опада в условиях гумидности региона около 20 %. Масса биогенных элементов, проходящая через сапрофагов, составляет 1/3 от общего потока через почвенный ярус. Наибольшее влияние на биотический круговорот среди крупных беспозвоночных оказывают доминирующие по биомассе земляные черви, видовое богатство которых составляет менее 1 % всего разнообразия.

Высокая ассимиляция опада является отличительной особенностью аборигенных сапрофагов. В основе оптимизации функционирования детритной пищевой цепи лежит регуляторная роль червей олигохет посредством селективного стимулирования и выедания микробной массы. Структура микробоценозов, возникающих в конечной фазе зоомикробной конверсии растительных остатков в ненарушенных биогеоценозах и в условиях вермикомпостирования, сходна по доминированию бактерий и актиномицетов над грибами. Такое сообщество биогумуса обладает признаками стабильности и гомеостаза, содержит пул агрономически ценных микроорганизмов, в том числе с сильно выраженными антибиотическими и деструкционными свойствами. Способность олигохет к накоплению поллютантов и ксенобиотиков имеет перспективу в комплексе экобиотехнологий.

Существует неспецифичность влияния возмущающих факторов на структуру и функционирование сообществ мезопедобионтов. Эффект зависит от уязвимости компонентов экологической ниши и определяется интенсивностью, скоростью нарастания нагрузки и её повторяемостью. В критических состояниях отмечаются три основных типа динамики педоценозов. Устойчивость детерминируется низкой интегрированностью сообщества и обеспечивается таксономически отдаленными функционально сходными видами. Снижение устойчивости связано с поэтапным переходом к монодомини-

рованию в сапротрофном блоке. В результате этого меняются темпы разложения опада и направление его трансформации, что может приводить к локальным изменениям зонального типа биотического круговорота, смене лимитирующих биофенов.

На юге Дальнего Востока наиболее чувствительными мезопедобионтами к иссушению, изменениям кислотности гумусированного горизонта и механической структуры почвы являются диплопеды полизонииды *Angarozonium amurense*, геофилломорфные многоножки *Escarius japonicus*, фитосапротрофные брюхоногие моллюски *Discus pauper*, земляные кольчатые черви *Eisenia nordenskioldi pallida* и *Drawida ghilarovi*. В условиях региона эти беспозвоночные могут быть биоиндикаторами антропогенных изменений среды обитания.

Содержание микроэлемента в беспозвоночных отражает его повышение в среде обитания лишь после прохождения пороговой точки на этапе биоаккумуляции при достижении в почве эффекторноориентированных концентраций. Впервые установлено, что в теле малозольных высокобелковых геобионтов с наименьшими фоновыми концентрациями *Pb*, *Zn*, *Co*, *Sr* раньше, чем у других беспозвоночных, повышается уровень этих металлов. В качестве тест-объектов для нормирования ксенобиотической нагрузки на почву в условиях региона целесообразно использовать аборигенных олигохет с соответствующим экологическим стандартом вида.

К основным структурообразующим факторам почвенной биоты относятся природно-климатические процессы: качественная специфика условий формирует состав видов, экологическое разнообразие — число видов. Плотность населения и межвидовые отношения регулируются доступностью ресурсов, носящей в почве стохастический характер. Форма таких отношений не зависит от типов почв и растительного покрова. Нейтрализм преобладает в условиях избыточности трофических ресурсов, высокой плотности микростаций, редкости и кратковременности катастроф, а также возможности геномной изменчивости и различных адаптивных стратегий освоения почвенного яруса. Сосуществование близких видов в одном биотопе при высоких показателях выровненности и плотности упаковки ниши характеризует это взаимодействие. За пределами экологического оптимума преобладает конкуренция. В сообществе происходит концентрирование доминирования, элиминируются, в первую очередь, близкородственные виды из биологически регрессирующих групп. В эфемерных субстратах сообщество неустойчиво, в его организации преобладают факторы, не зависящие от плотности.

---

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

---

Авдонин В.В., Стриганова Б.Р. Температура как фактор разделения ниш свободноживущих мезостигматических клещей (Mesostigmata: Arachnida, Parasitiformes) штормовых выбросов // Изв. РАН. Сер. биол. 2004. № 5. С. 589-596.

Адаптация почвенных животных к условиям среды / Отв. ред. М.С. Гиляров. — М. : Наука, 1977. — 192 с.

Аднагулов Э.В., Тарасов И.Г. Амфибии и рептилии Дальнего Востока России. Аннотированный список литературы. — Владивосток : ДВО РАН, 2003. — 154 с.

Александрова Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. — Л. : Наука, 1980. — 287 с.

Ананьева Н.Д., Хасимов Ф.И., Деева Н.Ф., Сусьян Е.А. Влияние полихлорированных бифенилов на микробную биомассу и дыхание серой лесной почвы // Почвоведение. 2005. № 7. С. 871-876.

Андерсен Дж.М., Инесен П. Взаимоотношения почвенных членистоногих и микробного населения в процессах поступления углерода, азота и минеральных питательных веществ из разлагающегося листового опада // Почвенная фауна Северной Европы. — М. : Наука, 1987. — С. 18-33.

Арнольди К.В. Лесостепь Русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых // Тр. Центрально-чернозем. заповедника. Вып. VIII. 1965.

Артёмьева Т.И. Комплексы почвенных животных и вопросы рекультивации техногенных территорий. — М. : Наука, 1989. — 111 с.

Артёмьева Т.И. Почвенные животные в «экологическом земледелии» // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: Материалы докл. IV (XIV) Всерос. совещ. по почв. зоол. — Тюмень, 2005. — С. 306<sup>а</sup>-306<sup>б</sup>.

Ахтямов М.Х., Кремлев С.М., Ким Ен Гель. Пойменные луга Среднеамурской равнины. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1988. — 128 с.

Бабенко А.С. Экология стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) лесных и антропогенно трансформированных экосистем юга Западной Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Новосибирск, 1998. — 39 с.

Бабурич А.А. Элементарный химический состав растений Дальнего Востока // Экосистемы юга Дальнего Востока. — Владивосток, 1981. — С. 36-42.

Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. — М. : Наука, 1993. — 293 с.

Барбашова Л.Б. Фауна почвенных беспозвоночных разнотравно-злакового березняка и ее изменение под влиянием выпаса // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. — М. : Наука, 1983. — С. 186-193.

Барне Ж.А. Ростовой потенциал и весовой рост *Apporectodea rosea* (Sav.) в субстратах разного состава и структуры применительно к биологической мелиорации почв // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 6. С. 744-747.

Барне Ж.А., Стриганова Б.Р. Размножение, эмбриональная смертность и темпы роста молоди *Eiseniella tetraedra* (Oligochaeta, Lumbricidae) // Зоол. журн. 2008. № 5. С. 524-531.

Башкин В.Н., Касимов Н.С. Биогеохимия. — М. : Научный мир, 2004. — 648 с.

Безверхний В.Л., Плетнев С.П., Набиуллин А.А. Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий // Растительный и

животный мир Курильских островов (материалы Междунар. курильского проекта). – Владивосток: Дальнаука, 2002. – С. 9-22.

Безель В.С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. – М.: Наука, 1987. – 128 с.

Безкорвайная И.Н. Роль почвенных беспозвоночных в деструкции органического вещества лесных экосистем Енисейского меридиана: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Красноярск, 2009. – 42 с.

Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. М.: МГУ. С. 3-30.

Беленький М.Л. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. – Л.: Госиздат медицинской литературы, 1963. – 151 с.

Берман Д.И. Экология животных Северо-Восточной Азии и реконструкция плейстоценовых ландшафтов Берингии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2007. – 56 с.

Берман Д.И., Бухало С.П. Население почвообитающих беспозвоночных животных пояса редколесий верховий Колымы (район строительства Колымской ГЭС). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 64-90.

Берман Д.И., Лейрих А.Н. О способности дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Lumbricidae, Oligochaeta) переносить отрицательные температуры // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285, № 5. С. 1258-1261.

Берман Д.И., Бударин А.М., Бухало С.П. Фауна и население беспозвоночных животных горных тундр хребта Большой Анначаг // Почвенный ярус экосистем горных тундр хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 98-133.

Берман Д.И., Лейрих А.Н., Алфимов А.В. Об устойчивости дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) к экстремально низкой влажности почвы на северо-востоке Азии // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 11. С. 1308-1318.

Бессолицына Е.П. Структура и динамика почвенных зооценозов в ландшафтах юга Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Иркутск, 2003. – 54 с.

Бесчаснова О.С. Использование вермикомпоста для выращивания декоративных культур в условиях защищенного грунта // Технология производства вермигумуса: Материалы I науч.-практ. конф. – Астрахань: АГУ, 2006а. – С. 26-27.

Бесчаснова О.С. Использование вермикомпоста для выращивания огурца в условиях защищенного грунта // Технология производства вермигумуса: Материалы I науч.-практ. конф. – Астрахань: АГУ, 2006б. – С. 27-29.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. – М.: Мир, 1989. – 667 с.

Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. – М.: Мир, 1988. – 348 с.

Биоиндикация и биомониторинг радиоактивных загрязнений. – М.: Наука, 1991. – 289 с.

Биологические ресурсы Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН / Под ред. Ю.Н. Журавлева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 326 с.

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. Г.А. Заварзин [и др.] – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 831 с.

Биоразнообразие дальневосточного экорегионального комплекса / В.Н. Бочарников, А.Б. Мартыненко, Ю.Н. Глушенко, П.Г. Горовой, В.А. Нечаев, В.В. Ермошин, В.А. Недолужко, К.В. Горобец, Р.В. Дудкин. – Владивосток: Апельсин, 2004. – 292 с.

Битюцкий Н.П., Кайдун П.И. Влияние дождевых червей на подвижность микроэлементов в почве и их доступность растениям // Почвоведение. 2008. С. 1479-1486.

Блакберн А.А. Микроэлементный состав биоты заповедных экосистем Западного Тянь-Шаня как показатель антропогенного загрязнения (на примере животных Чаткальского биосферного заповедника): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1996. – 22 с.

*Богатов В.В.* Биогеографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Междунар. курильского проекта). – Владивосток: Дальнаука, 2002. – С. 150-160.

*Богатов В.В., Богатова Л.В.* Аккумуляция тяжелых металлов пресноводными гидробионтами в горно-рудном районе юга Дальнего Востока России // Экология. 2009. № 3. С. 202-208.

*Богуслаев К.К., Алимова Н.Ш., Бабырбекова С.Е.* Биоремедиация почв Казахстана, загрязненных 1,1-диметилгидразином с использованием биогумуса // Дождевые черви и плодородие почв: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Владимир, 2004. С. 239-240.

*Болотецкий Н.М., Кодолова О.П.* Генетические аспекты внутривидовой структуры компостного червя *Eisenia fetida* (Sav.), (Oligochaeta, Lumbricidae) // Журн. общ. биол. 2002. № 1, Т. 63. С. 15-25.

*Болотецкий Н.М., Кодолова О.П., Правдухина О.Ю.* Генетическое разнообразие навозного червя *Eisenia fetida* (Sav.) // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 3. С. 404-410.

*Борисов С.Н.* Экологические ниши видов рода *Ischura* (Odonata, Coenagrionidae) в оазисах Памиро-Алтая // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 8. С. 935-942.

*Борисович Т.М., Аляпкина Н.М., Севастьянов В.Д.* Почвенная фауна как компонент биогеоценозов осушенных торфяников // Почвенная фауна и биологическая активность осушенных и рекультивируемых торфяников. – М.: Наука, 1980. – С. 21-82.

*Бурдин К.С.* Основы биологического мониторинга. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 158 с.

*Бурский О.В., Контрищikov В.В.* Гнездовые местообитания таловки и зарнички в Центральной Сибири в связи с особенностями их морфологии и кормового поведения // Орнитология. – М.: Изд-во МГУ, 2003. – С. 59-74.

*Бутовский Р.О.* Тяжелые металлы в наземных членистоногих. 1. Ракообразные, паукообразные, губоногие, кивсяки // Агрохимия. 1993а. № 5. С. 104-112.

*Бутовский Р.О.* Тяжелые металлы в наземных членистоногих. 2. Насекомые // Агрохимия. 1993б. № 7. С. 113-123.

*Бутовский Р.О.* Тяжелые металлы в наземных членистоногих. 3. Механизмы устойчивости // Агрохимия. 1993в. № 8. С. 105-117.

*Бутовский Р.О.* Полиароматические углеводороды, нафталин, бенз(а)пирен, уайт-спирит как техногенные химические загрязнители и их токсичность для почвенных беспозвоночных животных // Агрохимия. 2004. № 6. С. 83-92.

*Бутовский Р.О.* Тяжелые металлы как техногенные химические загрязнители и их токсичность для почвенных беспозвоночных животных // Агрохимия. 2005. № 4. С. 73-91.

*Бухкало С.П.* Структура животного населения почв верховьев Колымы и закономерности его пространственного распределения (на примере мезофауны): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1989. – 22 с.

*Бухкало С.П.* Структура населения герпетобионтов в сообществах верховьев Колымы // Междунар. конф. «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере», Сыктывкар, март 2003: Тез. докл. Сыктывкар, 2003. С. 92.

*Бухкало С.П.* Структура населения и распределение беспозвоночных в почвах континентальных районов Северо-Восточной Азии // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: Материалы докл. IV (XIV) Всерос. совещ. по почв. зоол. – Тюмень, 2005. – С. 57-59.

*Бухкало С.П.* Функциональная и пространственная структура населения почвенных беспозвоночных в лиственничных сообществах северо-востока Азии // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 4. С. 445-452.

*Бызов Б.А.* Трофо-динамические взаимодействия микроорганизмов и животных в почве // Перспективы развития почвенной биологии. Тр. Всерос. конф. МГУ. М.: Микс Пресс, 2001. С. 108-131.

Бызов Б.А. Зоомикробные взаимодействия в почве. М. : Товарищество научных изданий КМК. — 2006. — 240 с.

Бызов Б.А., Зенова Г.М., Бабкина Н.И., Добровольская Т.Г., Третьякова Е.Б., Звягинцев Д.Г. Актиномицеты в пище, кишечнике и экскрементах почвенных многоножек *Rachy-iulus flavipes* С. L. Koch. // Микробиология. 1993. Т. 62, № 5. С. 916-927.

Ван Страален Н.М., Донкер М.Х., Покаржевский А.Д. Механизмы адаптаций почвенных членистоногих при загрязнении окружающей среды тяжелыми металлами // Биоиндикация радиоактивных загрязнений / Под ред. Д.А. Кривоуццкого. — М. : Наука, 1999. — С. 281-297.

Вахрушев А.А., Раутиан А.С. Исторический подход к экологии сообществ // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54, № 5. С. 532-553.

Вермикомпостирование и вермикультивирование как основа экологического земледелия в XXI веке: проблемы, перспективы, достижения. Сб. науч. тр. / ред. кол.: С.Л. Максимова [и др.]. — Минск, 2007. — 164 с.

Вернадский В.И. Живое вещество. — М. : Наука, 1978. — 278 с.

Верховцева Н.В., Кузьмина Н.В., Кощенкова Н.Е. [и др.]. Структура микробного сообщества кишечного тракта компостного червя *Eisenia fetida* и возможность его регулирования // Дождевые черви и плодородие почв: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Владимир, 2004. С. 30-31.

Викторов А.Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae // Успехи соврем. биол. 1993. Т. 113. Вып. 3. С. 304-312.

Викторов А.Г. Проблема таксономического статуса членов полиплоидных серий у дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) // Кариосистематика беспозвоночных животных. Вып. 3. Сб. науч. работ / Отв. ред. В.Е. Гохман, В.Г. Кузнецова. — М. : Изд-во Бот. сада МГУ, 1996. — С. 14-16.

Винберг Г.Г., Лаврентьев Т.М. Зообентос и его продукция. — М. : ЗИН АН СССР : ГосНИОРХ, 1983. — 52 с.

Витковская С.Е., Дричко В.Ф. Влияние компоста из твердых бытовых отходов на урожай зерновых культур и агрохимические свойства дерново-подзолистой почвы // Агрохимия. 2004. № 6. С. 35-41.

Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. — М. : Наука, 1997. — 102 с.

Всеволодова-Перель Т.С. Население почвенных беспозвоночных мезофауны в комплексной полупустыне Прикаспия и его изменение при создании защитных лесных полос // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 3. С. 298-305.

Всеволодова-Перель Т.С., Булатова Н.Ш. Полиплоидные расы дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta), распространенные в пределах Восточно-Европейской равнины и в Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 4. С. 448-452.

Всеволодова-Перель Т.С., Сиземская М.Л. Интродукция дождевых червей в почву под лесными насаждениями в Прикаспии // Почвоведение. 1989. № 5. С. 136-141.

Всеволодова-Перель Т.С., Карпачевский Л.О., Надточий С.Э. Об участии сапрофагов (мезофауны) в разложении листового опада // Почвоведение. 1991. № 8. С. 48-56.

Всероссийное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Ч. 1, 2. — Уфа, 1989. — 120 с.

Воздействие выбросов автотранспорта на природную среду. — Рига : Зинатне, 1989. — 140 с.

Волкова Т.В., Ерошенко А.С., Казаченко И.П. Структура сообществ почвенных нематод в широколиственных лесах юга Приморского края // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: Материалы докл. IV (XIV) Всерос. совещ. по почв. зоол. — Тюмень, 2005. — С. 72-73.

Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. — М. : Наука, 1976. — 245 с.

*Воробейчик Е.Л.* Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Изв. РАН. Сер. биол. 2002. № 3. С. 368-379.

*Воробейчик Е.Л., Позолотина В.Н.* Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки // Экология. 2003. № 6. С. 420-427.

*Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. — Екатеринбург : Наука, 1994. — 280 с.

*Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Михайлова И.Н.* Устойчивость природных экосистем к токсической нагрузке: экспериментальное измерение упругости и эластичности // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга. XI Междунар. симп. Тез. докл. Сыктывкар, 2001. С. 28-29.

*Ву Нгуен Тхань, Бызов Б.А., Бабаева И.П.* Чувствительность дрожжей к пищеварительной жидкости кишечника почвенных многоножек *Pachyiulus flavipes* C.L. Koch // Микробиология. 1994. Т. 63, № 4. С. 715-720.

*Ганин Г.Н.* Оценка роли диплопод кедрово-широколиственных лесов Приамурья в деструкции опада // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1988. № 20. Вып. 3. С. 7-10.

*Ганин Г.Н.* Роль диплопод в разложении и трансформации лесного опада на юге Хабаровского края // Зоол. журн. 1989а. Т. 67(1). С. 145-149.

*Ганин Г.Н.* Структурно-функциональная характеристика почвенной мезофауны кедрово-широколиственных лесов Нижнего Приамурья // Почвенные беспозвоночные юга Дальнего Востока. — Хабаровск: ДВО АН СССР, 1989б. — С. 30-38.

*Ганин Г.Н.* Биогеохимическая индикация заповедных и освоенных территорий (на примере почвенных беспозвоночных животных) // Биогеохимическая индикация природных и техногенных концентраций химических элементов в окружающей среде. — Владивосток: ДВО РАН, 1992. — С. 100-111.

*Ганин Г.Н.* Биоиндикация заповедных и освоенных территорий наземных экосистем российского Дальнего Востока (на примере педобионтов) // Материалы к юбилейным датам. — Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1993а. — С. 46-47.

*Ганин Г.Н.* Уровень содержания ТМ в почвенных беспозвоночных с заповедных территорий Приамурья // Биогеохимическая экспертиза состояния окружающей среды. — Владивосток: ДВО РАН, 1993б. — С. 115-128.

*Ганин Г.Н.* Дождевые черви Приамурья, их пищевая активность и роль в детритных цепях зональных экосистем // Зоол. журн. 1994а. Т. 73. Вып. 7-8. С. 8-13.

*Ганин Г.Н.* Роль почвенной мезофауны в биогенном круговороте элементов в лесных и луговых экосистемах Приамурья // Экология. 1994б. № 5-6. С. 59-67.

*Ганин Г.Н.* Почвенная мезофауна — биоиндикатор состояния агроценозов // Трансформация мелиорированных торфяных почв в Приамурье. — Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 1995а. — С. 101-104.

*Ганин Г.Н.* Тяжелые металлы в почвенных беспозвоночных заповедников российского Дальнего Востока // Экология. 1995б. № 5. С. 368-372.

*Ганин Г.Н.* Почвенные животные Уссурийского края. — Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 1997. — 160 с.

*Ганин Г.Н.* Животные почв Приамурья и сопредельных территорий // Исследования водных и экологических проблем Приамурья. — Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 1999. — С. 33-37.

*Ганин Г.Н.* «Биогумус». Технические условия и технологический регламент. ТУ 219000-002-02698312-97. Изменения № 1 / «БИОТЕХ» ИВЭП ДВО РАН. — Хабаровск, 2003. — 21 с.

*Ганин Г.Н.* Утилизация осадков сточных вод и отходов пивоварения с целью производства компостов // Экологические и технологические вопросы производства и использования органических и органоминеральных удобрений на основе осадков городских сточ-

ных вод и твердых бытовых отходов. Материалы междунар. симп. 16-19 сентября 2003 г. Владимир. Владимир: ВНИПТИОУ РАСХ, 2004. 125-126.

Ганин Г.Н. «Компост торфодробинный». Технические условия. ТУ 0391-001-73667516-2005 / НТЦ «БИОТЕХ». — Хабаровск, 2005. — 22 с.

Ганин Г.Н. «Компост илодробинный». Технические условия. ТУ 0135-002-73667516-2006 / НТЦ «БИОТЕХ». — Хабаровск, 2006а. — 23 с.

Ганин Г.Н. Некоторые правила организации сообщества педобионтов (на примере мезофауны Приамурья) // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 5. С. 613-623.

Ганин Г.Н. Почвогрунты для озеленения и благоустройства городской территории на основе крупнотоннажных отходов пивоварения // Материалы III городской науч.-практ. конф. Хабаровск: Издательство ТОГУ, 2007. С. 61-63.

Ганин Г.Н. Пороговый эффект у беспозвоночных при миграции тяжелых металлов в трофической цепи почва—педобионты // Вестн. ДВО РАН. 2008а. № 1. С. 98-106.

Ганин Г.Н. Биотестирование некоторых ксенобиотиков почвенными олигохетами // Агрохимия. 2008б. № 11. С. 79-85.

Ганин Г.Н. Возможные факторы возникновения и сосуществования близкородственных видов педобионтов // Чтения памяти А.Н. Куренцова. Вып. XX. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 147-156.

Ганин Г.Н., Манухин И.В. Пирогенная сукцессия комплексов педобионтов и их биоиндикационные возможности // Научные исследования в заповедниках Приамурья. — Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 2000. — С. 75-82.

Ганин Г.Н., Михалева Е.В. Двупарноногие многоножки: Дипломарагна Ганина // Красная книга Хабаровского края. — Хабаровск: Издательский дом «Приамурские ведомости», 2008. — С. 579-580.

Ганин Г.Н., Имранова Е.Л., Кириенко О.А. «Компостная закваска». Технические условия и Технологический регламент. ТУ 9291-003-02698312-2001. Изменения № 1. — Хабаровск, 2004. — 24 с.

Ганин Г.Н., Домнин К.В., Архипова Е.Е., Сапожников В.А., Киселёва Н.Н. Утилизация осадка сточных вод методом экологической биотехнологии // Водоснабжение и санитарная техника. 2007. № 6. Ч. 2. С. 66-70.

Гельцер Ю.Г. Свободноживущие *Protozoa* как компонент почвенной биоты // Почвоведение. 1991. № 8. С. 66-79.

Гераскина А.П. Население дождевых червей (Lumbricidae) на зарастающих полях // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 8. С. 901-906.

Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи совр. биол. 1996. Вып. 4. С. 493-506.

Гиляров А.М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. № 11. С. 29-37.

Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых. — М.: Изд. АН СССР, 1949. — 279 с.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. — М.: Наука, 1965. — 278 с.

Гиляров М.С. Условия обитания животных разных размерных групп в почве // Методы почвенно-зоологических исследований / Отв. ред. М.С. Гиляров. — М.: Наука, 1975. — С. 7-11.

Гиляров М.С. Экологическое значение партеногенеза // Успехи совр. биол. 1982. Т. 93. Вып. 1. С. 10.

Гиляров М.С. О «живых ископаемых» // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46, № 2. С. 190-200.

Гиляров М.С., Кривоуцкий Д.А. Жизнь в почве. 3-е изд. — Ростов-на-Дону, 1995. — 238 с.

Гиляров М.С., Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв // Экология почвенных беспозвоночных. — М.: Наука, 1973. — С. 40-59.



- Гиляров М.С., Чернов Ю.И.* Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // Ресурсы биосферы. Ч. I. – М. : Наука, 1975. – С. 218-240.
- Гладышев Г.П.* О динамической направленности биологической эволюции // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. № 1. С. 5-14.
- Головач С.И.* Двупарноногие многоножки // Итоги науки и техники: Зоология беспозвоночных. Т. 7. – М. : ВИНТИ, 1980. – С. 5-62.
- Головач С.И.* Распределение и фауногенез двупарноногих многоножек (Diplopoda) Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1995. – 28 с.
- Головченко А.В., Полянская Л.М.* Сезонная динамика численности и биомассы микроорганизмов по профилю почвы // Почвоведение. 1996. № 10. С. 1227-1233.
- Гонгальский К.Б.* Накопление металлов в детритных пищевых цепях в районе комбината по производству урана // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: Материалы докл. IV (XIV) Всерос. совещ. по почв. зоол. – Тюмень, 2005. – С. 205-207.
- Гонгальский К.Б.* Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных беспозвоночных // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. С. 127-138.
- Гонгальский К.Б., Криволицкий Д.А.* Редкие и рассеянные элементы в почвенных беспозвоночных // Докл. РАН. 2003. Т. 389, № 2. С. 271-273.
- Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А.* Влияние выпаса на пространственное микрораспределение почвенных животных в луговой степи Центрально-черноземного заповедника // Аридные экосистемы. 2005. 11, № 28. С. 71-76.
- Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А.* Пространственное распределение почвенных животных: геостатистический подход // Журн. общ. биол. Т. 70. № 6. С. 484-494.
- Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А., Филлимонова Ж.В.* Беспозвоночные животные бурых лесных почв Абрауского полуострова. I. Численность и биомасса популяций // Биоразнообразие полуострова Абрау. – М. : ГФ МГУ, 2002. – С. 37-43.
- ГОСТ Р 17.4.3.07-2001. Требования к свойствам осадков сточных вод при использовании их в качестве удобрений. 4 с.
- Гребенников М.Е.* Почвенные моллюски в зоне влияния Среднеуральского медеплавильного завода // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв // Проблемы почвенной зоологии. IV (XIV) Всерос. совещ. Материалы докл. / ТГУ. – Тюмень, 2005. – С. 94-95.
- Гречаниченко Т.Э.* Сравнительный анализ структуры карабидокомплексов луговой степи // Проблемы почвенной зоологии. IV (XIV) Всерос. совещ. Материалы докл. / ТГУ. – Тюмень, 2005. – С. 90-91.
- Громыко М.Н.* Изменение характеристики почвенной мезофауны в пирогенных сукцессиях кедровников Сихотэ-Алинского заповедника // Юбилейная сессия: Тез. докл. / Приморское НТО. – Владивосток, 1985. – С. 67-71.
- Громыко М.Н.* Особенности структуры почвенного населения экосистем дубняков Сихотэ-Алинского заповедника // Экологические исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1990. – С. 57-72.
- Громыко М.Н., Громыко Л.Т.* Разложение растительного опада и роль почвенных беспозвоночных в этом процессе // Состояние особо охраняемых природных территорий: Материалы науч.-практ. конф., посвященной 70-летию Лазовского зап.-ка. Владивосток, 2005. – С. 55-59.
- Демин Д.В., Севастьянов С.М., Татаркин И.В.* Разработка биотехнологического производства компоста и биогумуса на очистных сооружениях г. Серпухова // Технологии производства вермигумуса: Материалы I научно-практ. конф. / Под ред. М.В. Лозовской. Астрахань : Изд-во «Астраханский ун-т», 2006. – С. 35-39.
- Джиллер П.* Структура сообщества и экологическая ниша. – М. : Мир, 1988. – 184 с.
- Димо В.Н.* Тепловой режим почв СССР. – М. : Колос, 1972. – 360 с.

Добровольская Т.Г., Меньших Т.Б., Чернов И.Ю., Добровинская Г.Р., Урусевская И.С. Бактерии гидrolитического комплекса в лесных гидроморфных почвах // Почвоведение. 2000. № 10. С. 1242-1246.

Дождевые черви и плодородие почв. II Междунар. науч.-практ. конф. Материалы докл. – Владимир, 2004. – 160 с.

Дылис Н.В. Структурно-функциональная организация биогеоценологических систем и ее изучение // Программа и методика биогеоценологических исследований / Отв. ред. Н.В. Дылис – М.: Наука, 1974. – С. 14-23.

Евдокимова Г.А., Зенкова И.В., Переверзев В.Н. Биодинамика процессов трансформации органического вещества в почвах Северной Фенноскандии. – Аппатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2002. – 154 с.

Елпатьевский П.В., Филатова Л.Д. Почвенная мезофауна в аномальных экологических условиях // Геогр. и природ. ресурсы. 1988. № 1. С. 92-97.

Емец В.М. Изменение некоторых показателей популяции ямчатоточечной жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на гари // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. С. 254-258.

Еремеева Н.И. Структура и экологические механизмы формирования мезофауны членистоногих урбанизированных территорий (на примере г. Кемерово): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Новосибирск, 2006. – 39 с.

Ерёмкина О.Ю., Баканева Е.И., Бутовский Р.О. Сравнительная активность ферментов членистоногих и червей в связи с загрязнением окружающей среды тяжелыми металлами // Агрохимия. 1998. № 5. С. 91-95.

Жариков Г.А., Боровик Р.В., Капралов В.В., Киселёва Н.И., Дядищева В.П., Алдобаев В.Н., Марченко А.И. Экологически безопасная биотехнология биоремедиации почв, загрязненных полихлорированными бифенилами // Супертоксиканты 21 века. 2000. № 5. С. 152-157.

Жариков Г.А., Капралов В.В., Киселёва Н.И. [и др.] Использование микроорганизмов-деструкторов и дождевых червей для биоремедиации почв, загрязненных токсичными химическими веществами // Вермикомпостирование и вермикультивирование как основа экологического земледелия в XXI веке: проблемы, перспективы, достижения. Сб. науч. тр. / ред. колл.: С.А. Максимова и др. – Минск, 2007. – С. 98-100.

Жирхин В.В. Основные закономерности филогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1997. – 80 с.

Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни в развитии природных систем. – Л.: Наука, 1990. – 223 с.

Жуков О.В. Екоморфний аналіз консорцій ґрунтових тварин: моногр. – Д.: Вид-во «Свідлер А.Л.», 2009. – 239 с.

Жулидов А.В., Покаржевский А.Д., Гусев А.А. Фоновые концентрации тяжелых металлов в теле беспозвоночных животных в европейской лесостепи // Структура и функционирование заповедных экосистем. – М., 1988. – С. 76-86.

Журавлёв Ю.Н., Сазонова И.Ю. Формирование видового разнообразия курильской биоты // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Междунар. курильского проекта). – Владивосток: Дальнаука, 2002. – С. 144-149.

Звягинцев Д.Г., Паников Н.С., Горбенко А.Ю. Количественная оценка влияния беспозвоночных животных на рост микроорганизмов в почве // Почвенная фауна и почвенное плодородие. – М.: Наука, 1987. – С. 63-67.

Зейферт Д.В., Бикбулатов И.Х., Рудаков К.М., Григорьева И.Н. Растительные сообщества и почвенная мезофауна территорий химических предприятий в степной зоне Башкирского Предуралья. – Уфа: Изд-во УГНТУ, 2000. – 165 с.

Зенкова И.В. Разнообразие мезофауны в природных и техногенно трансформированных подзолах Кольского полуострова // Междунар. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера». Тезисы. Петрозаводск, 2001. С. 63-64.

Зенкова И.В. Пионерная фауна беспозвоночных нефелиновых песков // Пространственно-временная организация почвенного покрова: теоретические и прикладные аспекты. Материалы междунар. науч. конф. — СПб. : Издательский дом СПб гос. ун-та, 2007. — С. 425-428.

Зинин Н.В., Рабинович Я.М., Демин В.В., Бызов Б.А. Особенности процесса переваживания микроорганизмов почвенными беспозвоночными // Проблемы почвенной зоологии. II (XII) Всерос. совещ. Материалы докл. / ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. — М., 1999. — С. 191-192.

Злотин А.З. Техническая энтомология: справочное пособие. — Киев : Наукова думка, 1989. — 183 с.

Зорина С.Ю., Лаврентьева А.С., Засухина Т.В. Влияние биогумуса на свойства загрязненной фторидами серой лесной почвы // Дождевые черви и плодородие почв. Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. — Владимир, 2004. — С. 237-238.

Иванов Г.И. Почвообразование на юге Дальнего Востока. — М. : Наука, 1976. — 200 с.

Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. — Л., 1985. — 222 с.

Ивашинников Ю.К. Физическая география Дальнего Востока. — Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1999. — 324 с.

Ивашов П.В. Биогеохимия почвенного выветривания. — М. : Наука, 1993. — 379 с.

Ивлева И.В. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. — М. : Наука, 1969. — С. 9-45.

Игонин А.Н. Дождевые черви: как повысить плодородие почв в десятки раз, используя червя-«старателя». — Ковров : Маштекс, 2002. — 192 с.

Израэль Ю.А., Назаров И.М., Прессман А.Я. [и др.] Кислотные дожди. — Л. : Гидрометеоиздат, 1983. — 203 с.

Имранова Е.Л., Кириенко О.А., Кондратьева Л.М. Динамика микробиологических процессов в пирогенных почвах водоохраняемой зоны р. Анюй // Охрана лесов от пожаров в современных условиях. Материалы Междунар. науч.-практ. конф. — Хабаровск, 2002. — С. 225-228.

Казадаева А.А., Везденеева А.С., Сименович Е.И., Гончарова Л.Ю. Влияние биоудобрений на биологическую активность чернозема обыкновенного // Экология и биология почв. Материалы Междунар. науч. конф. Ростов-на-Дону, 2007. — С. 111-114.

Карташев А.Г., Козлов К.С., Грязнов А.Г. Влияние нефтезагрязнений на выживаемость дождевых червей // Сибирский экологический журн. 2006. № 5. С. 629-637.

Киреева Н.А. Использование биогумуса для ускорения деструкции нефти в почве // Биотехнология. 1995. № 5-6. С. 32-35.

Киреева Н.А., Мифтахова А.М., Ямалетдинова Г.Ф. Биоремедиация почв, загрязненных нефтью // Проблемы, способы и средства защиты окр. среды от загрязнений нефтью и нефтепродуктами: III науч.-практ. конф. Тез. докл. — Москва, 1999. — С. 107.

Ковальский В.В. Геохимическая экология. — М. : Наука, 1974. — 299 с.

Ковда В.А. Биогеохимические циклы в природе и их нарушение человеком. — М. : Наука, 1975. — 73 с.

Кодолова О.П., Стриганова Б.Р., Сидорова Т.Н. Сравнительное исследование репродукционного потенциала локальных поселений компостного червя *Eisenia fetida* (Sav., 1926) (*Oligochaeta*, *Lumbricida*) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1993. № 4. С. 558-568.

Кожухова О.А., Рябинин Н.А. Эколого-фаунистическая характеристика почвенной мезофауны луговых ценозов Еврейской автономной области // Экосистемы юга Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 74-78.

Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. — Л. : Наука, 1976. — 211 с.

Козловская Л.С. Методы изучения отношений почвенных беспозвоночных с микроорганизмами // Разложение растительных остатков в почве. — М. : Наука, 1985. — С. 112-131.

- Коква В.Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных. — Новосибирск : Изд-во «Наука» Сибирское отделение, 1982. — 168 с.
- Количественные методы в почвенной зоологии / Ю.Б. Бызова, М.С. Гиляров, В. Дунгер [и др.]. — М. : Наука, 1987. — 288 с.
- Кондева Э.А. Пищевая активность кивсяков *Pachyiulus flavipes* (C. L. Koch, 1847), (Diplopoda, Pachyiulidae) и их роль в разложении листового опада // Докл. АН СССР. 1980. Т. 254, № 6. С. 1511-1514.
- Кондратьева Л.М. Экологический риск: Препр. № 51. — Хабаровск : Изд-во ДВГУПС, 2003. — 62 с.
- Корганова Г.А. Организация почвенных сообществ раковинных амёб (Protozoa, Testacea) // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 12. С. 1396-1406.
- Кот Ф.С. Рассеянные металлы в горных бурых лесных и горных буротаежных почвах Среднего Амура // Геохимические и биогеохимические процессы в экосистемах Дальнего Востока. Вып. 9. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 69-79.
- Кохия М.С. Питание мокриц (Opiscodea) Казбергского района и их энергетические потребности // Сообщ. АН СССР. 1986. Т. 122 (1). С. 161-164.
- Кохия М.С. Участие почвенных сапрофагов в деструкционных процессах в смешанных лесах Грузии // Тр. Ин-та зоол. АН Грузии. 2000. Вып. 20. С. 142-144.
- Крамной В.Я. Влияние наводнений на орибитид — промежуточных хозяев гельминтов сем. Aporroserphalidae // Экология и фауна животных. — Тюмень : ТГУ, 1977. — С. 18-21.
- Краснощекоев Ю.Н., Валендик Э.Н., Безкоровайная И.Н. [и др.] Почвенно-экологические изменения при контрольном выжигании шелкопрядников в южной тайге Приенисейской Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. 2004. № 3. С. 375-384.
- Криволицкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. — М. : Наука, 1994. — 270 с.
- Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д. Микробальное звено в трофических цепях // Экология. 1988. № 5. С. 10-20.
- Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д., Сизова М.Г. Почвенная фауна в кадастре животного мира / Ростов. ун-т. — Ростов-на-Дону, 1985. — 96 с.
- Кроуфорд Р.Л., Марусик Ю.М. Сенокосцы (Arachnida: Phalangida или Opiliones) острова Монерон // Растительный и животный мир острова Монерон (материалы Междунар. сахалинского проекта). — Владивосток : Дальнаука, 2006. — С. 196-201.
- Крыжановский О.Л., Тихомирова А.Л., Филатова Л.Д. Стафилины (Coleoptera, Staphylinidae) Южного Приморья // Экология почвенных беспозвоночных. — М. : Наука, 1973. — С. 144-173.
- Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. — М. : ГНО «Прометей» МПГУ, 2005. — 244 с.
- Кузьмин С.А., Маслова И.В. Земноводные российского Дальнего Востока. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. — 434 с.
- Кузьмина Н.В., Верховицева Н.В. Микробиологические свойства вермикомпостов // Агротех. вестн. 2003. № 1. С. 14.
- Кувавская Е.А., Безкоровайная И.Н. Оценка влияния пожара на состав почвенных зооценозов средней тайги // Непрерывное экол. образование... Тез. конф. — Красноярск, 2002. — С. 158-159.
- Культбачко Ю.Л. Изменения структуры фауны герпетобионтов искусственных лесных насаждений под влиянием выбросов промышленных предприятий // Проблемы почвенной зоологии. II (XII) Всерос. совещ. Материалы докл. — М., 1999. — С. 272-273.
- Кураков А.В., Харин С.А., Нечитайло Т.Ю. [и др.]. Модификация численности, биомассы и состава грибов при прохождении почвы через пищеварительный тракт дождевого червя *Aporrectodea caliginosa* // Экология и биология почв. Материалы Междунар. науч. конф. — Ростов-на-Дону, 2005. — С. 255-259.

- Куренцов А.И.* Зоогеография Приамурья. — М.; Л.: Наука, 1965. — 155 с.
- Куренцов Д.К.* Арахнофауна хребта Большой Хехцир, юг Хабаровского края // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 7. — Владивосток: Дальнаука, 1997. — С. 151-156.
- Куренцов Д.К.* Палеархтарктический элемент в аранеофауне хребта Большой Хехцир // Научные исследования в заповедниках Приамурья. — Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 2000. — С. 100-104.
- Куренцов Д.К., ТсурусакИ Н.К.* фауне сенокосцев (Arachnida, Opiliones) Большехехцирского заповедника // Научные исследования в заповедниках Приамурья. — Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 2000. — С. 105-108.
- Курчева Г.Ф.* Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. — М.: Наука, 1971. — 155 с.
- Курчева Г.Ф.* Почвенные беспозвоночные советского Дальнего Востока. — М.: Наука, 1977. — 130 с.
- Курчева Г.Ф.* Численность и соотношение почвенных беспозвоночных в некоторых типах леса Верхнеуссурийского стационара // Экология и биология членистоногих юга Дальнего Востока. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. — С. 3-16.
- Курчева Г.Ф.* Роль беспозвоночных животных в деструкции лесного опада на Дальнем Востоке СССР // IX Междунар. колл. по почв. зоологии. Тез. докл. — Вильнюс, 1985. — С. 152.
- Кутюева О.В., Василенко Е.С.* Характеристика микрофлоры и направленности процессов в агродерновоподзолистой почве и в копролитах дождевых червей // Экология и биология почв. Материалы Междунар. науч. конф. — Ростов-на-Дону: ЮФУ, 2007. — С. 143-144.
- Кутырева Л.Т.* Аспекты изучения ногохвосток из сем. *Hipogastruridae* в дальневосточном регионе // Новые исследования (Биология. Экология. Образование): Сб. науч. тр. / Под ред. А.Е. Тихоновой. Вып. 6. — Хабаровск: Изд-во ДВГГУ, 2005. — С. 41-47.
- Лебедев Б.И.* Очерки по биоразнообразию и эволюционной паразитологии. — Владивосток: Дальнаука, 1995. — 208 с.
- Левич А.П., Замолодчиков Д.Г., Алексеев В.А.* Правило лимитирующего звена для многовидовых сообществ, потребляющих взаимозаменяемые ресурсы // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54, № 3. С. 271-286.
- Лелей А.С., Стороженко С.Ю., Холин С.К.* Насекомые (Insecta) // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Междунар. курильского проекта). — Владивосток: Дальнаука, 2002. — С. 96-108.
- Логинова Н.Г.* Роль диплопод в биологическом круговороте лесов Большого Кавказа // Зоол. журн. 1993. Т. 72 (7). С. 151-154.
- Логинова Н.Г., Кузьминых М.С.* Изменение почвенной мезофауны центральной части Мордовии в антропогенных и естественных условиях // Экология и биология почв. Материалы Междунар. науч. конф. — Ростов-на-Дону: ЮФУ, 2007. — С. 143-144.
- Любчанский И.И.* Хищные герпетобионты (Aganei и Sarabidae) северной тайги Западной Сибири в естественных и антропогенных местообитаниях // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Материалы докл. IV (XIV) всерос. совещ. по почв. зоол. — Тюмень, 2005. — С. 152-153.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 597 с.
- Мамилев А.Ш., Бызов Б.А., Покаржевский А.Д., Звягинцев Д.Г.* Регуляция микрофауны биомассы и активности почвенных микроорганизмов // Микробиология. 2000. Т. 69, № 5. С. 727-736.
- Мамонтова Е.А., Тарасова Е.Н., Мамонтов А.А.* Биоиндикация загрязнения хлорорганическими соединениями почв Прибайкалья // Агрохимия. 2009. № 5. С. 62-68.
- Маргалев Р.* Облик биосферы. — М.: Наука, 1992. — 214 с.

*Марусик Ю.М.* Дождевые черви (*Oligochaeta*) // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Междунар. курильского проекта). — Владивосток : Дальнаука, 2002. — С. 67-68.

*Матвеев В.А.* Почвенная мезофауна в сосновых насаждениях на гарях 1972 г. Республики Марий Эл // Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России. Науч. конф. Йошкар-Ола, 1995. — С. 58-59.

*Махинова А.Ф.* Почвенный покров Нижнего Приамурья. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — 144 с.

*Мелецис В.П.* Биоиндикационное значение коллембол (*Collembola*) при загрязнении почвы березняка-кисличника индустриальной кальцийсодержащей пылью // Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. — Рига : Зинатне, 1985. — С. 149-209.

Методы почвенно-зоологических исследований / Отв. ред. М.С. Гиляров. — М. : Наука, 1975. — 280 с.

Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей: методическое руководство / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев (ред.). — М. : ИПЭЭ РАН, 2003. — 100 с.

*Минеева Н.Я.* Почвенные беспозвоночных широколиственных лесов Среднего Сихотэ-Алиня // Зоол. журн. 1978. Т. 57(12). С. 1799-1805.

*Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. — М. : Наука, 1985. — 137 с.

*Михайлов К.Г.* Каталог пауков территорий бывшего Советского Союза (*Arachnida*, *Aganei*). Дополнение 3. — М. : Зоол. музей МГУ, 2000. — 33 с.

*Михалёва Е.В.* Двупарноногие многоножки (*Diplopoda*) Сибири и Дальнего Востока России // *Arthropoda Selecta*. 1993. Вып. 2 (2). С. 3-36.

*Михалёва Е.В.* Двупарноногие многоножки (*Diplopoda*) заповедника «Бастак» // Материалы науч.-практ. конф., посвященной 10-летию заповедника «Бастак». Биробиджан, 2007. С. 80-83.

*Михайловский Г.Е.* Специфика экологических систем и проблемы их изучения // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 1. С. 66-76.

*Молодова Л.П.* Фауна почвенных беспозвоночных южного Сахалина // Экология почвенных беспозвоночных. — М. : Наука, 1973. — С. 60-74

*Мордкович В.Г.* Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. — Новосибирск : Изд-во «Наука» Сибирское отделение, 1977. — 110 с.

*Мордкович В.Г., Андриевский В.С., Березина О.Г., Марченко И.И.* Зоологический метод диагностики почв в северной тайге Западной Сибири // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 188-196.

*Мордкович В.Г., Березина О.Г., Любчанский И.И., Андриевский В.С., Марченко И.И.* Трансформация органического вещества почвы сообществом микроартропод в Западно-Сибирской северной тайге // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 1. С. 95-101.

*Морев Ю.Б.* Искусственное разведение дождевых червей (литературный обзор). — Фрунзе : Илим, 1990. — 63 с.

*Мэй Р.М.* Эволюция экологических систем // Эволюция. — М. : Мир, 1981. — С. 173-193.

*Мэннинг У.Д., Федер У.А.* Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений. — Л. : Гидрометеоздат, 1985. — 141 с.

Наземные млекопитающие Дальнего Востока России. Определитель / Отв. ред. В.Г. Кривошеев. — М. : Наука, 1984. — 358 с.

Насекомые — разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья / Под ред. Б.М. Мамаева. — М. : Наука, 1974. — 127 с.

*Никитина Л.И.* Почвенные инфузории Среднего Приамурья: Монография. — Хабаровск : Изд-во ХГПУ, 1997. 102 с.

*Никитина Л.И.* Почвенные инфузории в Большехехирском заповеднике Приамурья // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Материалы докл. IV (XIV) всерос. совещ. по почв. зоол. — Тюмень, 2005. — С. 179-181.

*Никитина Л.И., Ганин Г.Н., Рябинин Н.А.* Экологические особенности энхитреид (*Oligochaeta, Enchytraeidae*) из почв лесов южной части Дальнего Востока // Актуальные вопросы преподавания биологии в ВУЗе в условиях Приамурья. — Хабаровск : ХГПИ. 1987. — С. 36-42.

*Новиков М.Н., Кузнецов А.В.* Агрохимическая оценка различных видов и форм органических удобрений в полевом опыте // Экологические и технологические вопросы производства и использования органических и органоминеральных удобрений на основе осадков городских сточных вод и твердых бытовых отходов. Материалы Междунар. симп. 16-19 сентября 2003 г. Владимир. Владимир : ВНИПТИОУ РАСХ, 2004. С. 43-52.

*Одум Ю.* Экология: в 2 т. — М. : Мир, 1986. Т. 1. — 328 с.; Т. 2. — 376 с.

Они должны жить. Моллюски, кольчатые черви. — М. : Агропромиздат, 1988. — 64 с.

Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 1-6 / Под ред. П.А. Лера. — Л. : Наука, 1986-2003.

*Орзова М.Х., Добровольская Т.Г., Семенова Т.А., Звягинцев Д.Г.* Бактериально-грибные комплексы в подстилке, почве и копролитах дождевых червей // Почвоведение. 2005. № 8. С. 974-977.

*Орлова Н.Е., Майоров Е.И., Битюцкий Н.П.* Промоутерная роль экскрементов дождевых червей при трансформации растительных остатков // Гуминовые вещества в биосфере. Тр. IV Всерос. конф. СПб, 2007. С. 71-75.

*Островская Р.М., Ситникова Т.Я., Яковлева Ю.Я., Финогенко Ю.А.* Полиплоидия у байкальских эндемичных моллюсков // Кариосистематика беспозвоночных животных. Вып. 3: Сб. науч. работ / Отв. ред. В.Е. Кохман, В.Г. Кузнецова. — М. : Изд-во Бот. сада МГУ, 1996. — С. 54-55.

*Павлов Д.С., Фенеева И.Ю., Будаев С.В., Дгебугдзе Ю.Ю.* Роль биотических взаимоотношений в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // ДАН. 2006. Т. 408, № 1. С. 139-141.

*Паников Н.С., Семёнов Ю.В.* Влияние микроартропод на скорость разложения растительного опада // Экология. 1986. № 4. С. 10-17.

Пат. 2213080 Российская Федерация. Способ приготовления компостной закваски / Тен Хак Мун, Г.Н. Ганин, Е.Л. Имранова, О.А. Кириенко // Бюл., № 27. 2003.

Пат. 2296732 Российская Федерация. Способ приготовления торфодробинного компоста / Тен Хак Мун, Г.Н. Ганин; НТЦ «Биотех» // Бюл., № 10. 2007а.

Пат. 2299872 Российская Федерация. Способы приготовления органического удобрения из осадка сточных вод (варианты) / Тен Хак Мун, Г.Н. Ганин; НТЦ «Биотех» // Бюл., № 15. 2007б.

Пат. 2369586 Российская Федерация. Способ приготовления илодробинного компоста / Г.Н. Ганин, К.В. Домнин; НТЦ «Биотех» // Бюл., № 28. 2009.

*Перель Т.С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. — М. : Наука, 1979. — 272 с.

*Перель Т.С.* Географические особенности размножения дождевых червей сем. Lumbricidae (*Oligochaeta*) // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43. Вып. 5. С. 649-658.

*Перель Т.С.* О природе эвритопности полиплоидных видов дождевых червей в связи с использованием их для биологической мелиорации почв // Почвенная фауна и почвенное плодородие: Тр. IX междунар. коллоквиума по почв. зоол. — М. : Наука, 1987. — С. 162-165.

*Перель Т.С.* Дождевые черви (*Oligochaeta, Lumbricidae*) в лесах Западного Саяна (с описанием нового вида) // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 2. С. 19-22.

*Перель Т.С., Булатова Н.Ш., Викторов А.Г.* Хромосомные расы и ареал *Eisenia atlayana* (*Oligochaeta, Lumbricidae*) // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282, № 2. С. 499-500.

- Петербургский А.В.* Практикум по агрономической химии. — М. : Колос, 1968. — 496 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. — М. : Мир, 1989. — 399 с.
- Пилипенко А.Ф., Ганин Г.Н., Смирнов Ю.Б.* О положительном воздействии двупарноногих и литобиоморфных многоножек на процессы трансформации микроэлементов в системе опад—подстилка—почва // Исчезающие и редкие растения, животные и ландшафты Днепропетровщины: Сб. науч. тр. / ДГУ им. 300-летия воссоединения Украины с Россией. — Днепропетровск : ДГУ, 1983. — С. 97-102.
- Покаржевский А.Д.* Геохимическая экология наземных животных. — М. : Наука, 1985. — 300 с.
- Покаржевский А.Д.* Экосистемный круговорот и эколого-геохимическая классификация элементов // Биология почв Северной Европы. — М. : Наука, 1988. — С. 72-84.
- Покаржевский А.Д.* Геохимическая экология наземных и почвенных животных (биоиндикационные и радиологические аспекты): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1993. — 40 с.
- Покаржевский А.Д., Криволицкий Д.А.* Круговорот элементов и структура сообществ животных в лесостепи // Экология. 1981. № 4. С. 67-72.
- Покаржевский А.Д., Гордиенко С.А.* Почвенные животные в биогенной миграции фосфора в лесостепных экосистемах // Экология. 1984. № 3. С. 34-37.
- Покаржевский А.Д., Филимонова Ж.В., Горячев О.А.* Продолжительность жизненного цикла как фактор, влияющий на видовые различия чувствительности энхитреид к токсикантам // ДАН. 2003. Т. 390, № 3. С. 427-429.
- Покаржевский А.Д., Забоев Д.П., Панченко И.А.* Химический состав дождевых червей и вермикультура // Дождевые черви и плодородие почв: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Владимир, 2004. С. 122-125.
- Покаржевский А.Д., Периот Т., Панченко И.А.* Влияние различных форм азота и фосфора на популяцию энхитреид *Cognettia sphagnetorum* в мор-гумусе // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: Материалы докл. IV (XIV) Всерос. совещ. по почв. зоол. Тюмень, 2005. С. 205-207.
- Покаржевский А.Д., Страален ван Н.М., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С., Бутовский Р.О.* Трофическая структура экосистем и экотоксикология почвенных организмов // Экология. 2000. № 3. С. 211-218.
- Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А.* Пространственная экология почвенных животных. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 174 с.
- Покровская С.Ф.* Использование дождевых червей для переработки органических отходов и повышения плодородия почв (вермикультура): Обзорная информация / ВНИИ-ТЭИагропром. — М., 1991. — 39 с.
- Полянская Л.М., Тиунов А.В.* Заселенность микроорганизмами стенок нор дождевых червей *Lumbricus terrestris* L. // Микробиология. 1996. Т. 65. С. 99-101.
- Порядина Н.М.* Почвенная фауна (мезофауна) и ее изменения под действием антропогенных факторов // Экология и охрана окружающей среды. Междунар. науч.-практ. конф. Тез. докл. Пермь, 1995. С. 75-76.
- Порядина Н.М., Лаповенко С.Н.* Влияние выбросов Тюменской ТЭЦ-1 на численность и видовое разнообразие почвенной мезофауны // Проблемы почвенной зоологии. Биоразнообразие и жизнь почвенной системы. II (XII) Всерос. совещ. Материалы докл. М.: 1999. С. 286-287.
- Потапов Д.С.* Разработка и применение новых биотестов с использованием олигохет: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 1999. — 25 с.
- Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса / Пер. с англ. — М. : Эдиториал УРСС, 2000. — 312 с.
- Преображенский Б.В.* Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. — М. : Наука, 1982. — 157 с.



*Преображенский Б.В., Жариков В.В., Дубейковский Л.В.* Основы подводного ландшафтоведения: (Управление морскими экосистемами). — Владивосток : Дальнаука, 2000. — 360 с.

Программа и методика биогеоценотических исследований / Отв. ред. Н.В. Дылис. — М. : Наука, 1974. — 403 с.

*Прозорова Л.А., Богатов В.В., Кавун К.В.* Новые данные по фауне наземных моллюсков острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (материалы Междунар. сахалинского проекта). Ч. I. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — С. 138-144.

*Прозорова Л.А., Богатов В.В., Кавун К.В.* Наземные моллюски острова Монерон // Растительный и животный мир острова Монерон (материалы Междунар. сахалинского проекта). — Владивосток : Дальнаука, 2006. — С. 158-166.

*Прозорова Л.А., Шумеев А.Н.* Новая находка крупной наземной планарии на юге Дальнего Востока России // Вестн. ДВО РАН. 2007. № 3. С. 65-68.

*Прозорова Л.А., Засыпкина М.О., Кавун К.В.* Виды рода *Columella* Westerlund, 1878 (Gastropoda: Pulmonata: Truncatellinidae) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бюл. Дальневост. малакологического об-ва. 2007. Вып. 11. С. 75-81.

*Равкин Ю.С., Ефимов В.М.* Пространственная организация животного населения: эмпирические и теоретические представления // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 418-432.

Радиоэкология почвенных животных / Отв. ред. Д.А. Криволицкий. — М. : Наука, 1985. — 215 с.

Разложение растительных остатков в почве / Отв. ред. М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова. — М. : Наука, 1985. — 144 с.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г.В. Добровольский. — М. : Наука, 2002. — 364 с.

*Реймерс Н.Ф.* Природопользование: Словарь-справочник. — М. : Мысль, 1990. — 637 с.

*Роговин К.А.* Эколого-географические аспекты организации сообществ мелких млекопитающих пустынь: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1997. — 45 с.

*Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот. — Л. : Наука, 1965. — 253 с.

*Розенберг Г.С., Смелянский И.Э.* Экологический маятник // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58, № 4. С. 5-19.

*Романкина М.Ю.* Структурная организация населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесополос Тамбовской области // Проблемы региональной экологии. 2009. № 5. С. 92-97.

*Росликова В.И.* Почвы Приамурья. — Хабаровск : ИВЭП ДВО РАН, 2006. — 161 с.

*Рябинин Н.А.* Сезонные изменения численности некоторых групп почвенных беспозвоночных в трех типах леса хребта Хехцир // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 1. С. 133-136.

*Рябинин Н.А.* Комплексы почвенных беспозвоночных лесов хребта Хехцир // Экология и фауна животных. — Тюмень : ТГУ, 1977. — С. 63-76.

*Рябинин Н.А.* Панцирные клещи (Acariformes: Oribatida) Дальнего Востока России: автореф. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2004. — 32 с.

*Рябинин Н.А., Ганин Г.Н.* Сезонная динамика отдельных групп мезофауны в почве разнотравно-вейникового луга // Почвенные беспозвоночные юга Дальнего Востока. — Хабаровск: ДВО АН СССР, 1989. — С. 81-91.

*Рябинин Н.А., Криволицкий Д.А.* Современное состояние и задачи почвенно-зоологических исследований на Дальнем Востоке // Почвенные беспозвоночные юга Дальнего Востока. — Хабаровск : ДВО АН СССР, 1989. — С. 3-19.

*Рябинин Н.А., Паньков А.Н.* Роль партеногенеза в биологии панцирных клещей // Экология. 1987. № 4. С. 62-64.

*Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н.* Об устойчивости почвенной биоты к загрязнению сернистым ангидридом // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. — М. : Наука, 1987. — С. 279-284.

Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н. Влияние отходов сернокислотного производства на комплексы почвенных беспозвоночных // Экология. 1988. № 6. С. 29-37.

Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н., Кириенко О.А. О некоторых особенностях устойчивости почвенной биоты к загрязнению сернистым ангидридом // Влияние пром-предприятий на окружающую среду. Всес. совещ. Тез. докл. Пушино, 1984. С. 161-163.

Самедов Н.Г., Бабабекова Л.А., Логинова Н.Г. Роль почвообитающих беспозвоночных в накоплении и миграции зольных элементов в биогеоценозах сухостепной зоны Азербайджана // Экология. 1987. № 3. С. 87-89.

Сапаев В.М. Подходы к сохранению зооразнообразия позвоночных животных Хабаровской части территории Сихотэ-Алиня // Исследования водных и экологических проблем Приамурья. – Владивосток; Хабаровск : Дальнаука, 1999. – С. 155-158.

Свирижев Ю.М. Послесловие. Вито Вольтерра и современная математическая экология // Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М. : Наука, 1976. – С. 245-253.

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ – М. : Наука, 1978. – 352 с.

Северцов А.С. Причины и условия формирования ароморфозной организации // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69, № 2. С. 94-101.

Северцов А.С. Биогеоэкологический контроль естественного отбора и темпы эволюции. К 150-летию первого издания книги «Происхождение видов...» Ч. Дарвина // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 9. С. 1027-1038.

Севостьянов С.М., Аладин Д.Ю., Демин Д.В. Адаптация *Eisenia foetida* к осадкам сточных вод и загрязненной хлорорганическими соединениями почвам // Вермикомпостирование и вермикультивирование как основа экологического земледелия в XXI веке: проблемы, перспективы, достижения. Сб. науч. тр. / Ред. кол.: С.Л. Максимова [и др.]. Минск, 2007. С. 84-85.

Сетров М.И. Организация биосистем. – Л. : Наука, 1971. – 275 с.

Соколов Б.С. Динамика разнообразия органического мира: палеонтологическая ретроспектива // Вестн. РАН. 1995. С. 324-329.

Соколов В.Е., Криволицкий Д.А., Усачев В.Л. Дикие животные в глобальном радиоэкологическом мониторинге. – М. : Наука, 1989. – 150 с.

Соколова Г.В., Тетерятникова Е.П. Проблемы долгосрочного прогнозирования пожарной опасности в лесах Хабаровского края и Еврейской автономной области по метеорологическим условиям. – Хабаровск : ДВО РАН, 2008. – 150 с.

Сочава В.Б. Ботанико-географические соотношения в бассейне Амура // Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). – Л. : Наука, 1969. – С. 5-15.

Сравнительная физиология животных. Т. 1 / Под ред. С.Л. Prosser. – М. : Мир, 1977. – 570 с.

Стебаев И.В., Колпаков В.Э. Роль экоморф в почвенно-зоологическом учении и первая попытка их классификации // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 224-228.

Стегний В.Н., Пестрякова Т.С., Кабанова В.М. Цитогенетическая идентификация видов-двойников малярийного комара *Anopheles maculipennis* и *A. messeae* (Diptera, Culicidae) // Зоол. журн. 2005. Т. 52, № 11. С. 1671-1676.

Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авиафауне СССР. – М. : Наука, 1983. – 293 с.

Стол Д.И., Потапов Д.С., Балаян А.Е., Матвеева О.Н. Трансформация нефти в почве микробным препаратом и дождевыми червями // Почвоведение. 2003. № 3. С. 352-361.

Стратегия сохранения биоразнообразия Сихотэ-Алиня / В.В. Богатов, Д. Микэлл, В.А. Розенберг, Б.А. Воронов, С.М. Краснопеев, Т. Мерилл. – Владивосток : Зов тайги, 2000. – 135 с.

*Стриганова Б.Р.* Адаптация двупарноногих многоножек (Diplopoda) к обитанию в почвах с различным гидротермическим режимом // Адаптация почвенных животных к условиям среды. — М. : Наука, 1977. — С. 151-166.

*Стриганова Б.Р.* Питание почвенных сапрофагов. — М. : Наука, 1980. — 243 с.

*Стриганова Б.Р.* Методы исследования питания почвенных беспозвоночных и оценки их роли в трансформации растительных остатков // Количественные методы в почвенной зоологии. М. : Наука, 1987. С. 125–165.

*Стриганова Б.Р.* Изменения структуры и биоразнообразия животного населения почвы на лесостепной катене в Центральной России // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. № 2. С. 191-208.

*Стриганова Б.Р.* Адаптивная стратегия освоения животными почвенного яруса // Почвоведение. 1996. № 6. С. 714-721.

*Стриганова Б.Р.* Влияние эдафического фактора на формирование животного населения почв агроценозов // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 2. С. 178-187.

*Стриганова Б.Р.* Пространственные вариации структуры сообществ населения степных почв Европейской России // Поволжский экологический журн. 2005. № 3. С. 268-276.

*Стриганова Б.Р.* Системный анализ биоценологических связей в почвенных сообществах // Чтения памяти академика М.С. Гилярова. 1-е чтения — 1 октября 2002 г., г. Йошкар-Ола / Под ред. проф. Б.Р. Стригановой. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. — С. 16-38.

*Стриганова Б.Р., Тиунов А.В.* Пищевая стратегия дождевых червей в горных почвах на многолетней мерзлоте // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 3. С. 435-445.

*Стриганова Б.Р., Порядина Н.М.* Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. — 234 с.

*Стриганова Б.Р., Марфенина О.Е., Пономаренко В.А.* Некоторые аспекты влияния дождевых червей на почвенные грибы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1988. № 5. С. 715-719.

*Стриганова Б.Р., Бобров А.А., Евсюнин А.А. [и др.]* Структурно-функциональная организация животного населения почвы // Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г.В. Добровольский. — М. : Наука, 2002. — С. 227-273.

*Сукачёв В.Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. — М. : Наука, 1964. — С. 5-49.

*Суцены Л.М.* Количественные закономерности питания ракообразных. — Минск : Наука и техника, 1975. — 208 с.

*Таран Д.О., Стам Д.И., Лухнёв А.Г., Бархатова О.А.* Модификация токсичности нитробензола гуматами // Гуминовые вещества в биосфере. Тр. IV Всерос. конф. СПб, 2007. С. 375-378.

*Тен Хак Мун.* Микробиологические процессы в почвах островов Притихоокеанской зоны. — М. : Наука, 1977. — 180 с.

*Тен Хак Мун.* Закономерности формирования и стабилизации микробиоценозов в почве. — М. : Наука, 1983. — 105 с.

*Тен Хак Мун.* Микробиологический метод агротехники / ИВЭП ДВО РАН. — Хабаровск : Крайстат, 2004. — 97 с.

*Тен Хак Мун.* Аноксигенные фототрофные бактерии: Практический аспект для охраны окружающей среды. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — 116 с.

*Тен Хак Мун, Имранова Е.Л.* Микробиологическая и биохимическая дифференциация лесной подстилки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1989. С. 125-130.

*Тен Хак Мун, Кириченко О.А.* Экологические технологии: компостирование отходов в зимнее время // Инженерная экология. 2007. № 5. С. 16-28.

*Тен Хак Мун, Ганин Г.Н., Казачек Т.А.* Деструкция остатков вейника Лангсдорфа при различном режиме увлажнения почвы (на примере о-ва Славянского) // Почвообразовательные процессы в Приамурье / ДВО АН СССР. — Владивосток, 1989. — С. 48-54.

Тен Хак Мун, Ганин Г.Н., Кириенко О.А. Эффективность влияния вермикомпоста на почвенную микробиоту и плодородие тепличного грунта // Научные основы повышения сельскохозяйственного производства на Дальнем Востоке России. Материалы IV Казьминских чтений. Хабаровск, 2006а. С. 92-96.

Тен Хак Мун, Ганин Г.Н., Кириенко О.А. Восстановление деградированных почв путем применения многотоннажного компоста из ОСВ // Научные основы повышения эффективности сельскохозяйственного производства на Дальнем Востоке России. Материалы IV Казьминских чтений. Хабаровск, 2006б. С. 103-108.

Тен Хак Мун, Кириенко О.А., Имранова Е.Л. Влияние качества компостов на скорость деградации нефтепродуктов в почве // Вестн. ДВО РАН. 2008. № 1. С. 82-84.

Тен Хак Мун, Чень Ван Хен, Имранова Е.Л., Кириенко О.А., Ганин Г.Н. Влияние компостной закваски на ускорение компостирования органических веществ // Агрехимия. 2004. № 2. С. 63-64.

Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. — М. : Наука, 1985. — 254 с.

Терехова В.А., Семёнова Т.А. Динамика структуры микробиоты в ходе разложения растительного опада // Биогеография почв. Междунар. конф., посвящ. 90-летию академика М.С. Пиларова. Тез. Докл. Сыктывкар, 2002. С. 46.

Терещенко Н.Н., Наплекова Н.Н. Влияние различных экологических групп дождевых червей на интенсивность азотфиксации // Изв. РАН. Сер. биол. 2002. № 6. С. 763-768.

Технология производства вермигумуса: Материалы I науч.-практ. конф. / под науч. ред. М.В. Лозовской. — Астрахань : Издательский дом «Астраханский университет», 2006. — 56 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. — Екатеринбург : Токмас-Пресс, 2009. — 240 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. — М. : Наука, 1977. — 297 с.

Тиунов А.В. Влияние нор дождевых червей *Lumbricus terrestris* L. на пространственное распределение и таксономическую структуру почвенных сообществ // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 269-274.

Тиунов А.В., Кузнецова Н.А. Средообразующая деятельность норных дождевых червей (*Lumbricus terrestris* L.) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 607-617.

Тиунов А.В., Добровольская Т.Г., Полянская Л.М. Микробное сообщество стенок нор *Lumbricus terrestris* L. // Микробиология. 1997. Т. 66, № 3. С. 415-420.

Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. — М. : Колос, 1971. — 455 с.

Третьякова Е.Б., Добровольская Т.Г., Бызов Б.А., Звягинцев Д.Г. Сообщества бактерий, ассоциированные с почвенными беспозвоночными // Микробиология. 1996. Т. 65, № 1. С. 102-109.

Тыщенко В.П. Физиология насекомых. — М. : Высшая школа, 1986. — 304 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М. : Прогресс, 1980. — 327 с.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. — М. : Мир, 1975. — 271 с.

Умаров М.М., Стрианова Б.Р., Костин Н.В. Особенности трансформации азота в кишечнике и копролитах дождевых червей // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 6. С. 746-756.

Урсова О.А. Почвенные беспозвоночные мезофауны горных лесов южного Приамурья // Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 2. С. 305-307.

Фенеева И.Ю., Будаев С.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Иммитационное моделирование стратегий выживания ветвистоусых ракообразных в условиях дефицита пищи // Экология. 2006. № 1. С. 32-38.

Филатова Л.Д. Использование мер включения для сравнения комплексов стафилинид в разных местообитаниях // Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях. Владивосток, 1983. — С. 66-77.

Филимонова Ж.В., Покаржевский А.Д., Зайцев А.С., Криволицкий Д.А., Фергус С.К. Экологические механизмы устойчивости почвенной биоты к загрязнению металлами // ДАН. 2000. Т. 370, № 4. С. 571-573.

Хейне П. Экономический образ мышления. Пер. с англ. Изд. 2-е, стереотипное. М. : Изд-во «Дело»: при участии Изд-ва «Catalaxu», 1993. — 704 с.

Хомяков Н.В., Бызов Б.А. Микробицидная активность пищеварительных экстрактов дождевых червей // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Материалы докл. IV (XIV) всерос. совещ. по почв. зоол. — Тюмень, 2005. — С. 280-282.

Хомяков Н.В., Харин С.А., Нечитайло Т.Ю. [и др.]. Реакция микроорганизмов на воздействие пищеварительной жидкости дождевых червей // Микробиология. 2007. Т. 76, № 1. С. 55-65.

Хотько Э.И., Ветрова С.Н., Матвеевко А.А., Чумаков Л.С. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. — Минск : Наука и техника, 1982. — 264 с.

Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г. Гребенников М.Е. Моллюски: Биоразнообразие, экология. — Екатеринбург : УрО РАН, 2003. — 230 с.

Христофорова Н.К. Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. — Л. : Наука, 1989. — 192 с.

Христофорова Н.К., Шулькин В.М., Кавун В.Я., Чернова Е.Н. Тяжелые металлы в промысловых и культивируемых моллюсках залива Петра Великого. — Владивосток : Дальнаука, 1993. — 296 с.

Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. — М. : Наука, 1987. — 176 с.

Челомин В.П. Экоотоксикологические аспекты биоаккумуляции кадмия (на примере морских двусторчатых моллюсков): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 1998. — 50 с.

Челомин В.П., Бельчева Н.Н., Захарцев М.В. Биохимические механизмы толерантности мидии к тяжелым металлам // Биология моря. 1998. Т. 24, № 5. С. 319-325.

Черников В.А., Соколов А.В. Особенности устойчивости биоты к тяжелым металлам // Экологические и технологические вопросы производства и использования органических и органоминеральных удобрений на основе осадка городских сточных вод и твердых бытовых отходов. Материалы Междунар. симп. 16-19 сентября 2003 г. Владимир. — Владимир : ВНИПТИОУ РАСХ, 2004. — С. 58-60.

Чернова Н.М. Зоологическая характеристика компостов. — М. : Наука, 1966. — 155 с.

Чернова Н.М. Закономерности сукцессии почвенных беспозвоночных при разложении растительного опада. — М. : Наука, 1977. — 200 с.

Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Принципы организации многовидовых группировок сапрофагов // Общие проблемы биогеоценологии. — М. : Наука, 1986. — С. 158-160.

Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. С. 1221-1238.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. — М. : Мысль, 1975. — 222 с.

Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филогенез. — М. : Наука, 1984. — С. 5-24.

Чеснова Л.В., Стриганова Б.Р. Почвенная зоология — наука XX века / Под ред. Г.В. Добровольского. — М. : Янус-К, 1999. — 156 с.

Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. — М. : Наука, 1973. — С. 213-228.

Шепелева О.А., Кодолова О.П., Жуковская Е.А., Стриганова Б.Р. Генетическое разнообразие популяций дождевого червя *Lumbricus rubellus* (Hoffm.) (Oligochaeta, Lumbricidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 2. С. 196-204.

- Шлепетева Ю.А. Антропогенное воздействие на почвенных и растительных нематод. – Вильнюс : Моклас, 1986. – 192 с.
- Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск, 1968. – 224 с.
- Штина Э.А. Взаимодействие водорослей и беспозвоночных в почве // Разложение растительных остатков в почве. – М. : Наука, 1985. – С. 90-104.
- Штина Э.А. Регулирование развития водорослей в почве // Почвоведение. 1991. № 8. С. 57-65.
- Экологическая биотехнология / Под ред. К.Ф. Форстера, Д.А. Дж. Вейза. – Л. : Химия, 1990. – 283 с.
- Экосистемы в критических состояниях. – М. : Наука, 1989. – 155 с.
- Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. – М. : Изд-во Иностранной литературы, 1960. – 230 с.
- Южная часть Дальнего Востока. – М. : Наука, 1969. – 420 с.
- Allen T.E.H., Starr T.B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. – Chicago : Univ. Chicago, 1982. – 216 p.
- Amorim M., Römbke J., Soares A. Avoidance behavior of *Enchytraeus albidus*: effects of Benomyl, Carbendazim, phenmedipham and different soil types // Chemosphere. 2005a. Vol. 59. P. 501-510.
- Amorim M., Soares A., Römbke J. Comparison of the influence of an artificial and a natural soil on the behavior of *Enchytraeus albidus* – laboratory tests // Proc. of the EAS. Biology Ecology. Dec. 2005b. Vol. 54. № 4. P. 335-341.
- Anderson J.M. The enigma of soil animal species diversity // Progress in soil zoology / Vanek J. (ed.). – Praha: Academia, 1975. – P. 51-58.
- Anderson J.M. Food web functioning and ecosystems processes: problems and perception of scaling // Coleman D.C. and Hedrix P.F. (eds). Invertebrates as Webmasters in Ecosystems. 2000. CABI Publishing. P. 3-24.
- Andrea-de Mara M., Papini S. Influence of soil properties on bioaccumulation of C<sup>14</sup>-simazine in earthworms *Eisenia foetida* // J. Environ. Sci. and Health. B. 2005. Vol. 40. № 1. P. 55-58.
- ASTM (American Society for Testing and Materials). 2004. Standard guide for conducting laboratory soil toxicity or bioaccumulation test with the lumbricid earthworm *Eisenia foetida* and the enchytraeid potworm *Enchytraeus albidus* // Annual Book of ASTM Standards. 1676. – P. 1-26.
- Aubert M., Heddle M., Decaens T., Beraud F., Margerie P., Alard D. Effects of tree canopy composition on earthworms and other macro-invertebrates in beech forests of Upper Normandy (France) // Pedobiology. 2003. Vol. 47. P. 904-912.
- Bardgett R.D. Causes and consequences of biological diversity in soil // Zoology. 2002. Vol. 105. P. 367-374.
- Bartosova M., Povolny D. Schwermetallgehalte bei Fleischfliegen und ihren Wirten in ausgewählten Habitaten Niederosterreichs und Sudmährens // Verh. Zool.-Bot. Ges. Osterr. 2000. Bd. 137. P. 175-204.
- Biological monitoring of exposure to chemicals: metals / Ed. by H. Kenneth Dillon, Mat H. No. – N.Y. : Willey-Intersci. Publ., 1991. – 280 p.
- Bond J.E., Sierwald P. Cryptic speciation in the *Anadenobolus excisus* millipede species complex on the island of Jamaica // Evolution (USA). 2002. Vol. 56. № 6. P. 1123-1135.
- Bruneau P.M.C., Davidson D.A., Grive I.C. et al. The effects of soil horizons and faunal excrement on bacterial distribution in an uoland grassland soil // FEMS Microbiology and Ecology. 2005. Vol. 52. P. 139-144.
- Bruns E., Egeler Ph., Römbke J., Scheffczyk A., Spörlein P. Bioaccumulation of lindane and hexachlorobenzene by the oligochaetes *Enchytraeus luxuriosus* and *E. albidus* (Enchytraeidae, Oligochaeta, Annelida) // Hydrobiologia. 2001. Vol. 463. № 1-3. P. 185-196.

*Butovsky R.O., Verhoef S.C., Zaitsev A.S., van Straalen N.M.* Heavy metals in different invertebrate groups as related to soil contamination // *Pollut.-Induced Changed Soil Invertebrate Food-Webs*. Vol. 2. Amsterdam-Moscow, 1999. P. 117-127.

*Boyd W.A., Williams P.L.* Availability of metals to the nematode *Caenorhabditis elegans*: toxicity based on total concentrations in soil and extracted fractions // *Environ. Toxicol. and Chem.*, 2003. Vol. 22. № 5. P. 1100-1106.

*Chaudhuri P.S., Pal T.K., Bhattacharjee G., Dey S.K.* Chemical changes during vermicomposting (*Perionyx excavates*) of kitchen wastes // *Trop. Ecol.* 2000. Vol. 41. № 1. P. 107-110.

*Chaoni H., Brickner A.* Effect of sterilizing vermicompost on plant growth and suppression on *Pythium damping off* severity and *Rhizoctonia* root Rot. // *Vermillionium*. Kalamazoo, Michigan, USA. — Michigan, 2000. — P. 6-9.

*Christensen B.* Constant differential distribution of genetic variants in polyploidy parthenogenetic forms of *Lumbricillus lineatus* (Enchytraeidea, Oligochaeta) // *Hereditas*. 1980. Vol. 92. P. 193.

*Dash K.H., Beura N.B., Dash C.M.* Gut load, transit time, gut microflora and turnover of soil, plant, and fungal material by some tropical earthworms // *Pedobiologia*. 1986. Vol. 29. P. 13-20.

*Davies N.A., Hodson M.E., Black S.* Changes in toxicity and bioavailability of lead in contaminated soils to the earthworm *Eisenia fetida* after bone meal amendments to the soil // *Environ. Toxicol. and Chem.* 2002. Vol. 21. № 12. P. 2685-2691.

*Diamond J.M.* Assembly of species communities // *Ecology and evolution of communities* / Eds. Cody M.L., Diamond J.M. — Cambridge : Berknap., 1975. — P. 342-344.

*Dickschen F., Topp W.* Feeding activities and assimilation efficiencies of *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae) on a plant-only diet // *Pedobiologia*. 1987. Vol. 30 (1). P. 31-37.

*Didden W., Römbke J.* Enchytraeids as indicator organisms for chemical stress in terrestrial ecosystems // *Ecotox. and Environ. Safety*. 2001. Vol. 50. P. 25-43.

*Didden W., Dijk J.* Enchytraeid communities in grassland on peat at different groundwater levels // *Proc. of the EAS. Biology. Ecology*. Dec. 2005. Vol. 54. № 4. P. 315-322.

*Donker M., Eijsackers H., Heimbach F.* (eds) *Ecotoxicology of soil organisms*. — Boca Raton : Lewis Press, 1994. — 470 p.

*Douce C.K., Crossley D.A., jun.* The effect of soil fauna on litter mass and nutrient loss dynamics in arctic tundra at Barrow, Alaska // *Ecology*. 1982. Vol. 63. № 2. P. 523-537.

*Edwards C.A.* *Ecotoxicology of earthworms*. — Andover: Intercept. 1992. — P. 75-84.

*Edwards C.A., Loftly J.R.* *Biology of Earthworms*. 2nd ed. — London : Chapman & Hall., 1980. — 200 p.

*Flaig F.M., Hartenstein R.* Growth of the earthworm *Eisenia foetida* on microorganisms and cellulose // *Soil. biol. and biochem.* 1984. Vol. 16(5). P. 491-495.

*Fleckenstein J., Graff O.* Schwermetallaufnahme aus Mullkompost döring den Regenwürm *Eisenia foetida* Sav., 1826 // *Landbauforsch. Volkenrode*. 1982. Bd. 32. H. 4. S. 198-202.

*Ganin G.N.* Biogeochemical indication for protected and developed territories (on the example of soil invertebrates) // *The Science of the Total Environment*. P. 1. — Amsterdam : Elsevier Science Publish. B.V., 1993. — P. 217-223.

*Ganin G.N.* The threshold effect at the HM's bioaccumulation in system «soil-pedobionts» // *Risk Assessment for Environmental Contamination*. First Russian SETAC Symp. Abstracts. Sanct-Petersburg, 1998. P. 57.

*Ganin G.N.* Earthworms of Russia's Far East, their nutritional activity and role in detrital chains // *Inter. Confer. on Vermiculture and Vermicomposting «Merging the best from science and industry»*. Kalamazoo, Michigan, USA. Sept. 2000. — Michigan : Ohio St. Univer., 2000. P. 1. — S. 4-31.

*Ganin G.N.* Toxicity of trichlorethylene on three species of Oligochaetes // *3rd Intern. Workshop on Earthworm Ecotoxicology*. Abstracts. Denmark. — Aarhus: National Environmental Research Institute, 2001. — P. 21.

- Ganin G.N.* Biotesting of some chemicals by model species of enchytraeids // 5th Colloquium on Enchytraeidae. Abstracts. The Netherlands. – Wageningen, 2002. – P.11.
- Ganin G.N.* Ecotoxicology of pedobionts for the Amur-river region // 2th Asian Intern. Conf. on Ecotoxicology and Environmental Safety. China, Dalian, October, 2003. P. 12-13.
- Ganin G.N., Kot F.S., Dedov A.V., Adnagulov E.V.* Biological monitoring of protected territories in the Russian Far East // *Archiwum ochrony srodowiska*. № 3-4. Polska Academia Nauk, 1995. P. 141-149.
- Gartner T.B., Cardon Z.G.* Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter // *Oikos*. 2004. Vol. 104. P. 230-246.
- Gestel van C.A.M.* Earthworms in ecotoxicology. – Amsterdam : Free Univ. Press., 1991. – 197 p.
- Gestel van C.A.M., Straalen van N.M.* Ecotoxicology test systems for terrestrial invertebrates // *Ecologically of soil organisms*. Boca Raton : Lewis Publishers, 1994. P. 205-228.
- Gilarov M.S.* Why so many species and so many individuals can coexist in the soil? // *Ecol. Bull.* (Stockholm), 1977. Vol. 25. P. 593-597.
- Gomot-de V.A., Pihan F.C.* Methods for toxicity assessment of contaminated soil by oral or dermal up take in land snails: metal bioavailability and bioaccumulation // *Environ. Toxicol. and Chem.* 2002. Vol. 21. № 4. P. 820-827.
- Greenslade P., Mott J.J.* Effect of fire on invertebrates in an Australian tropical grassland / Ed. by Ph. Lebrun et al. 1983. P. 635-637.
- Gunadi B., Lada S., Edwards C.* Identification and quantification of plant growth regulation in vermicompost // *Inter. Confer. on Vermiculture and Vermicomposting «Merging the best from science and industry»*. Kalamazoo, Michigan, USA. Sept. 2000. – Michigan : Ohio St. Univer., 2000. – P. 5-10.
- Han Gui-Zhong, Li Zi-Chao, Lin Shun-Tong.* Экологическая ниша двух видов минеров и их естественные враги на поле фасоли // *Entomol. Knowl.* 2001. Vol. 38. № 1. P. 39-43. – Кит. яз., рез. англ.
- Hartenstein R., Leaf A.L., Neuhauser E.F., Bickelhaupt D.* Composition of earthworm *Eisenia foetida* and assimilation of 15 elements from sludge during growth // *Comp. Biochem. Physiol.* 1980. Vol. 66. № 2. P. 187-192.
- Hassal M., Sutton S.L.* Immobilization of mineral nutrients by *Philoscia muscorum* (Isopoda, Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem // *Soil fauna and soil fertil.* Proceed. of the 9th intern. coll. on soil zool. – M. : Nauka, 1987. – P. 29-37.
- Heneghan L., Coleman D.C., Zou X., Crossley Jr. D.A., Haines B.L.* Soil microarthropod contribution dynamics: tropical-temperate comparisons of a single substrate // *Ecology*. 1998. Vol. 80. № 6. P. 1873-1882.
- Heino J., Soininen J.* Assembly rules and community models for unicellular organisms: Patterns in diatoms of boreal streams // *Freshwater Biol.* 2005. Vol. 50. № 4. P. 567-577.
- Herlitzius H.* Decomposition in five woodland soils: relationships with some invertebrate populations and with weather // *Biol. Fert. Soils*. 1987. Vol. 3. № 1-2. P. 85-89.
- Holmstrup M.* Field assessment of toxic effects of reproduction in the earthworms *Aporrectodea longa* and *A. rosea* // *Environ. Toxicol. and Chem.* 2000. Vol. 19. № 7. P. 1781-1787.
- Holmstrup M., Bayley M., Sjørusen., Hojer R., Bossen S., Friis K.* Interactions between climatic stress tolerance of soil invertebrates and toxic compounds in the environment // *Simp. on Insecta and Plant Cold Tolerance. Cryo-Lett.* 2000. 21. № 3. P. 194.
- Hopkin S.P., Jones D.T., Dietrich D.* The isopod *Porcellio scaber* as a monitor of the bioavailability of metals in terrestrial ecosystems: towards a global «woodlouse watch» scheme // *The Sci. Tot. Envir. Supplement*. 1993. Part I. P. 357-366.
- Hubbell S.P.* Unified neutral theory of biodiversity and biogeography. – Princeton; Oxford, 2001. P. 11.



- Inamory Y., Matsushige K., Sudo R., Kikuchi H. Effect of organochlorine compounds on existence and growth of soil organisms // Water Sci. and Technol. 1989. Vol. 21. № 2. P. 1887-1890.
- Ireland M.P. Heavy metal sources-uptake and distribution in terrestrial macroinvertebrates // Biological monitoring of exposure to chemicals: metals. — N.-Y.: Willey-Intersci. Publ., 1991. — P. 263-276.
- ISO (International Organization for Standardization). 2003. Soil quality-effects of pollutants on Enchytraeidae (*Enchytraeus sp.*). Determination of effects on reproduction and survival. ISO 16387. Genève.
- Jimenez J.J., Decaëns T. The impact of soil organisms on soil functioning under neotropical pastures: a case study of a tropical earthworm species // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2004. Vol. 103. P. 329-342.
- Jimenez J.J., Rossi J.-P., Lavelle P. Spatial distribution of earthworms in acid-soil savannas of the eastern plains of Colombia // Applied Soil Ecology. 2001. Vol. 17. P. 267-278.
- Jordao C.P., Pereira M.D., Einloft R., Santana M.B., Bellato C.R., de Mello J.W.V. Removal of Cu, Cr, Ni, Zn, and Cd from electroplating wastes and synthetic solutions by vermicompost of cattle manure // J. Environ. Sci. and Health. Part A. 2002. Vol. 37. P. 875-892.
- Kabayashi K., Tainaka K. Critical phenomena in cyclic ecosystems: Parity law and selfstructuring extinction Pattern // J. Phys. Soc. Jap. 1997. Vol. 66. № 1. P. 38-41.
- Kapusta P., Sobczyk K.L., Rozen A., Weiner J. Species diversity and spatial distribution of enchytraeid communities in forest soils: effects of habitat characteristics and heavy metal contamination // Applied Soil Ecology. 2003. Vol. 23. P. 187-198.
- Kimball K.D., Levin S.A. Limitation of laboratory bioassays: the need for ecosystem // BioScience. 1985. Vol. 35. № 3. P. 165-171.
- Kim J.-P., Kurenschikov D.K. Preliminary spiders species list (Arachnida, Aranei) of Khabarovsk Territory Southern Part // Korean Arachnol. 1995. Vol. 11(1). P. 55-72.
- Kiss L., Magnin F., Torre F. The role of landscape history and persistent biogeographically patterns in shaping the responses of Mediterranean land snail communities to recent fire disturbances // J. Biogeogr. 2004. Vol. 31. P. 145-157.
- Kobayashi N., Shirai Y. Two cryptic species of the phytophagous ladybird beetle *E. vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) detected by analyses of mitochondrial DNA and karyotypes, and crossing experiments // Zool. Sci., 2000. Vol. 17. № 8. P. 1159-1166.
- Koch D., Thiele H.U. Zur ökologisch-physiologischen Differenzierung und Speziation der Laufkäfer-Art *Pterostichus nigrata* (Coleoptera: Carabidae) // Entom. Gener. 1980. Vol. 6. № 2-4. P. 135.
- Kohler H-R. Localization of metals in cells of saprophagous soil arthropods (Isopoda, Diplopoda, Collembola) // Microsc. Res. and Techn. 2002. Vol. 56. № 5. P. 393-401.
- Koneko Nobuhiro, Ito Masamichi T. Биоразнообразие и экосистемные функции почвенных животных // Jap. J. Ecol. 2004. Vol. 54. № 3. P. 201-207. — Яп. яз., рез. англ.
- Kong Jun-miao. Влияние ацетохлора на биоразнообразие сообществ почвенной мезофауны // J. Agro-Environ. Sci. 2005. Vol. 24. № 3. P. 576-580. — Кит. яз., рез. англ.
- Kot F.S., Matyushkina L.A. Mercury in the soils of the Middle Amur Lowland // Agricultural Chemistry. 1997. Vol. 1. № 1. P. 84-88.
- Kovačević Z. Zaspuljenost partenogeniskih *Otiorrhynchus roda* u Jugoslaviji // Zaštita bilja. Beograd. 1981. Vol. 32(3). № 157. P. 213.
- Lee K.E. Earthworms. — Sydney: Acad. Press, 1985. — 412 p.
- Lelaud J.E., Mulling D.E., Berry D.F. Evaluating environmental hazards of land applying composted diazinon using earthworm bioassays // J. Environ. Sci. and Health. B. 2001. Vol. 36. № 6. P. 821-834.
- Li Guiting, Liang Lungi. Влияние редкоземельных элементов на структуру сообщества почвенной фауны и их экотоксичность для *Holotrichia papallela* // Chin. J. Appl. Ecol. 2006. Vol. 17. № 1. P. 159-162.

- Liu Xianghui, Ge Fend, Xu Zhang-hong [et al.]* Токсичность селенита натрия для дождевых червей и влияние на них накопления селена // *Chin. J. Appl. and Environ. Biol.* 2001. Vol. 7. № 5. P. 457-460. — Кит. яз., рез. англ.
- Lock K., Janssen C.R.* The effect of ageing on the toxicity of zinc for the potworm *Enchytraeus albidus* // *Environ. Pollution.* 2002. Vol. 116. № 2. P. 289-292.
- Marusik Yu.M., Tanasevitch A.V., Kurenshchikov D.K., Logunov D.V.* A check-list of the spiders (Araneae) of the Bolshekhkhtsyrski Nature Reserve, Khabarovsk Province, the Russian Far East // *Acta Arachnologica Sinica.* 2007. Vol. 16 (1). P. 37-64.
- Mikhailjova E.V.* The Millipedes (Diplopoda) of the Asian part of Russia. — Sofia-Moscow : Pensoft, 2004. — 292 p.
- Mikhailjova E.V., Marusik Yu.M.* Millipedes (Diplopoda) of the Kurile Islands // *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin.* 2006. № 2. P. 115-127.
- Miyazaki Akane, Amano Tsutomu, Saito Hotaka, Nakano Yoshio.* Acute toxicity of chlorophenols to earthworms using a simple paper contact method and comparison with toxicities to fresh water organisms // *Chemosphaera.* 2002. Vol. 47. № 1. P. 65-69.
- Morowati M.* Histochemical and histopathological study of the intestine of the earthworm (*Pheretima elongata*) exposed to a field dose of the herbicide glyphosate // *Environmentalist.* 2000. Vol. 20. № 2. P. 105-111.
- Morris R., Lewis O.T., Godfray H.C.* Apparent competition and insect community structure: Towards a spatial perspective // *Ann. Zool. Fenn.* 2005. Vol. 42. № 4. P. 449-462.
- Nahmani J., Rossi J.P.* Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by HM // *C. r. Biol. Acad. Sci. Paris,* 2003. 326. № 3. P. 295-303.
- OECD (Organisation for Economic Co-Operation and Development). 1984. Guideline for testing of chemicals № 207. Earthworm Acute Toxicity Test. Paris.
- OECD (Organisation for Economic Co-Operation and Development). 2004. Guideline for testing of chemicals. № 220. Enchytraeidae Reproduction Test. Paris.
- Petrauskiene L.* Water and sediment toxicity assessment by use of behavioural responses of medicinal leeches // *Environ. Int.* 2003. Vol. 28. № 8. P. 729-736.
- Petric I.* Enrichment and characterization of PCB-degrading bacteria as potencial seed cultures for bioremediation of contaminated soil // *Food Technol. and Biotechnol.* 2007. Vol. 45. № 1. P. 11-20.
- Pimm S.L.* The complexity and stability of ecosystems // *Nature.* 1984. № 307. P. 321-326.
- Pokarzhevskii A.D., Zhulidov A.V.* Halogenes in soil animal bodies: a background level // *Contaminated Soil.* 1995. P. 403-404.
- Pokarzhevskii A.D., Zabojev D.P., Ganin G.N., Gordienko S.A.* Amino acids in earthworms: are earthworms ecosystemivorous? // *Soil Biol. Biochem.* 1997. Vol. 29. № 3/4. P. 559-567.
- Pokarzhevskii A.D., van Straalen N.M., Zabojev D.P., Zaitsev A.S.* Microbial links and element flows in nested detrital foodwebs // *Pedobiologia.* 2003. Vol. 47. P. 213-224.
- Qiao Yuhui, Wu Wenliang.* Внесение удобрений и вторичная сукцессия дождевых червей на мелиорированных засоленных почвах в Северном Китае // *Chin. J. Appl. Ecol.* 2001. 12. № 3. P. 414-416. — Кит. яз., рез. англ.
- Römbke J.* Ecotoxicological laboratory tests with enchytraeids: a review // *Pedobiologia.* 2003. Vol. 47. P. 607-616.
- Römbke J., Moltmann I.F.* Applied Ecology. — Boca Raton : Lewis Publisher, 1995. — 282 p.
- Römbke J., Moser T., Knacker T.É.* Enchytraeids reproduction test // *Advances in earthworm toxicology.* SETAC. Pensacola, 1998. P. 83-97.
- Römbke J., Jänsch S., Moser T.* State-of-the-art: the use of Enchytraeidae (Oligochaeta) as test and indicator organisms in standardized ecotoxicological tests // *Proc. of the EAS. Biology. Ecology.* Dec. 2005. Vol. 54. № 4. P. 342-346.
- Römbke J., Sousa J.-P., Schouted T., Riepert F.* Monitoring of soil organisms: a set of standardized field method proposed by ISO // *European Journal of Soil Biology.* 2006. Vol. 42. P. 61-64.

- Ruf A., Beck J., Römbke J., Spelda J. Standortspezifische Erwartungswerte für die Gemeinschaftsstruktur ausgewählter Taxa der Bodenfauna als Bodenqualitäts kriterium // Ber. Naturwiss. — med. Ver Inusbruck. 2000. Vol. 87. S. 365-379.
- Sabine J.R. Earthworms as a source of food and drugs // Earthworm ecology. London : Chapman & Hall, 1983. P. 285-296.
- Sanjat K. Sahu, Smeeta Pauda Impact of carbofuran on *Drawida willsi* Michaelsen, a dominant arthworm in Indian rice fields // XII Inter. Coll. On Soil Zoology. Česke Budejovice. Aug. 2000. P. 256.
- Satchell J.E. Earthworm ecology. — L. : Chapman & Hall, 1983. — 250 p.
- Scheu S. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives // Pedobiologia. 2003. № 5-6. P. 846-856.
- Scheu S., Theenhaus A., Jones T.H. Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development // Oecologia. 1999. Vol. 199. P. 514-551.
- Scheu S., Schlitt N., Tiunov A.V., Newington J.E. Effects of the presence and community composition of earthworms on microbial community functioning // Oecologia. 2002. № 133. P. 254-260.
- Schmelz R.M., Arslan N., Bauer R. Estonian Enchytraeidae (Oligochaeta). 2. Results of a faunistic workshop held in May 2004 // Proc. of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology. Dec. 2005. Vol. 54. № 4. P. 255-270.
- Sheppard S.C., Bembridge J.D., Holmstrup M., Posthuma L. (eds) Advances in earthworm ecotoxicology. — Pensacola : SETAC, 1998. — 472 p.
- Short J.C.P., Frederikson J., Morris R.M. Evaluation of tradicional windrow-composting and vermicomposting for the stabilization of waste paper sludge (WPS) // Pedobiologia. 1999. № 43. P. 735-743.
- Shuster W.D., Subler S., McCoy E.L. The influence of earthworm community structure on the distribution and movement of solutes in a chise-tilled soil // Applied Soil Ecology. 2002. Vol. 21. P. 159-167.
- Somogyi Z., Bakonyi G., Kiss J. Effects of microelements in calcareous loamy chernozem soil on *Enchytraeus albidus* under laboratory conditions // Proc. of the EAS. Biology. Ecology. Dec. 2005. Vol. 54. № 4. P. 331-334.
- Straalen van N.M. Soil and sediment data criteria derived from invertebrate toxicity data // Ecotoxicology of metals in invertebrates. — Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. — P. 427-441.
- Straalen van N.M. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities // Applied Soil Ecology. 1998. Vol. 9. P. 429-437.
- Straalen van N.M., Ernst W.H.O. Metal biomagnifications may endanger species in critical pathways. Oikos. 1991. № 62. P. 255-256.
- Straalen van N.M., Vaal M.A. Physiological mechanisms underlying adaptation to environmental stress // The Sci. Tot. Envir. Supplement. 1993. Pt. 2. P. 1783-1787.
- Striganova B.R. Veränderung der trophischen struktur der tiergemeinschaften in waldboden bei der störung der pflanzendecke // Materialien des «Intern. Workshop on Problems of Bioindication...» Vol. 27. Bis. 31. M-L Univer., 1979. S. 3-9.
- Sun Zhenjun. Pharmaceutical value and use of earthworms in China // Дождевые черви и плодородие почв. Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Владимир, 2004. P. 49-57.
- Sverdrup L.E., Jensen J., Kelley A.E. [et al.] Effects of 8 polycyclic aromatic compounds on the survival and reproduction of *Enchytraeus crypticus* (Oligochaeta, Clitellata) // Environ. Toxicol. and Chem. 2002. Vol. 21. № 1. P. 109-114.
- Szczecz M., Smolinska U. Comparison of suppressiveness of vermicomposts produced from animal manures and sewage sludge against *Phytophthora nicotianae* Brade de Haan var. nicotianae // Phytopath. Zeitschrift. 2001. Vol. 149. P. 77-82.
- Takeda Hiroshi, Abe Takuya. Templates of food-habitat resources for the organization of soil animal in temperature and tropical forests // Lab. Anim. 2002. Vol. 36. № 3. P. 961-973.

*Tomoko Uchida, Nobuhiro Kaneko.* Comparison of feeding habit of four earthworm species (Megascollecidae, Pheretima) in surface layer of forest soil in Japan // XIII Intern. Coll. on Soil Zoology. Abstracts. češke Budejovice, 2000. P. 95.

*Tong Fuchun, Wang Qingli, Liu Xianshuang, Xiao Yihua.* Динамика сообщества почвенной фауны в ходе процесса сукцессии вторичных лесов // Chin. J. Appl. Ecol. 2004. Vol. 15. № 9. P. 1531-1535. — Кит. яз., рез. англ.

Vermillennium. Inter. Confer. on Vermiculture and Vermicomposting «Merging the best from science and industry». Kalamazoo, Michigan, USA. Sept. 2000. — Michigan : Ohio St. Univer.: 2000. — 40 p.

*Viktorov A.G.* Diversity of polyploidy races in the family Lumbricidae // Soil Biol. Biochem. 1997. Vol. 29. P. 217-221.

*Wang Zhen-zhong, Zhang Yonmei, Li Zhong-wu, Xing Xiejia.* Токсичность фосфорорганических пестицидов для почвенных животных // Chin. J. Appl. Ecol. 2002. Vol. 13. № 13. P. 1663-1666. — Кит. яз., рез. англ.

*Wardle D.A.* The influence of biotic interactions on soil biodiversity // Ecology Letters. 2006. Vol. 9. P. 870-886.

*Wardle D.A., Bouner K.J., Barker G.M.* Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores // Functional Ecology. 2002. Vol. 16. P. 585-595.

*Wardle D.A., Yeates G.W., Barker G.M., Bouner K.J.* The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity // Soil Biol. and Biochem. 2006. Vol. 38. P. 1052-1062.

*Wilson E.O.* The diversity of life. — Cambridge : The Belknap Press of Harvard University Press, 1992. — 120 p.

*Wolters V.* Biodiversity of soil animals and its function // European J. of Soil Biology. 2001. Vol. 37. P. 221-227.

*Wolters V., Bengtsson J., Zaitsev A.S.* Relationship among the species richness of different taxa // Ecology. 2006. Vol. 87. P. 1886-1895.

*Yan Dong-chun.* Влияние сточных вод на структуру сообщества педобионтов пахотных земель // J. Yantai Univ. Natur. Sci. and Eng. 2000. Vol. 13. № 4. P. 282-285. — Кит. яз., рез. англ.

*Yu Xie-Zhi, Cheng Jie-Min.* Влияние дождевых червей на биодоступность Cd и Cu в почве // Acta Ecol. Sin. 2003. Vol. 23. № 5. P. 922-928. — Кит. яз., рез. англ.

*Zhang Chao-Jan, Xu Jian-min.* Влияние внесения органических и неорганических удобрений на биоиндикаторов качества почвы // J. Guangxi Agr. and Biol. Sci. 2004. Vol. 23. № 1. P. 81-85. — Кит. яз., рез. англ.

*Zhang Xue-Ping, Li Chun-Yan, Zhang Si-Chong.* Роль многоножек в деструкции вещества // Acta Ecol. Sin. 2001. Vol. 21. № 21. P. 75-79. — Кит. яз., рез. англ.

*Zhang, Liping.* Pharmacological study and clinical application of earthworms // Fujian J. of Traditional Chinese Medicine. 1990. Vol. 2 (6). P. 52.

*Zhon Ke-xin, Xu Mu-Qi, Coa Hong, Ning Ying-Zhi.* Почвенные простейшие как индикатор состояния окружающей среды // Chin. J. Zool. 2003. Vol. 38. № 1. P. 80-84. — Кит. яз., рез. англ.

*Zhu Yongheng, Pu Lijie, Wang Zhongguang.* Влияние загрязнения почвы на структуру почвенных ценозов в природе Уху, провинции Аньхой (КНР) // Chin. J. Appl. and Environ. Biol. 2005. Vol. 11. № 3. P. 319-323. — Кит. яз., рез. англ.

## Приложение. ПЕДОФАУНИСТИЧЕСКИЙ КАДАСТР

### МЕЗОФАУНА ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Таблица 1

#### Видовой состав и обилие почвенной мезофауны кедровников Приамурья

Группа	Бассейн р. Уссури	Средний Амур		Нижний Амур
	Хр. Эповский	Хр. Большой Хехцир*	Хр. Малый Хинган**	Хр. Гион
1	2	3	4	5
Oligochaeta				
Lumbricidae	75 / 22,7	39 / 17,3	38 / 16,9	39 / 28,0
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	70	39	38	39
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+	+	+	+
<i>E. fetida</i> (Sav.)		+		
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	4,7	+	—	—
Moniligastridae	4,7 / 5,64			
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates	4,7	—	—	—
Enchytraeidae	400 / 2,40	470 / 2,80	380 / 2,26	280 / 0,56
Gastropoda	184 / 32,0	53 / 2,37	5,7 / 0,12	10 / 1,85
Discidae				
<i>Discus pauper</i> (Gould)	47		+	6,4
<i>D. ruderatus</i> (Stud.)	20		++	
Bradybaenidae				
<i>Bradybaena ussuriensis</i> West.	53		+	—
<i>B. ravida</i> (Bens.)	1,4		—	
<i>B. maacki</i> (Gerstf.)	4,3		—	1,6
Cochlicopidae				
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gall.)	16		++	
Euconulidae				
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	0,7		+	
Zonitidae				
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müll.)	—		+	
<i>Z. arboreus</i> (Say)	—		+	
<i>Nesovitrea petronella</i> (L. Pfr.)	—		+	

1	2	3	4	5
Valloniidae				
<i>Zoogenetes harpa</i> (Say)	0,7		+	
<i>Vallonia (V.) tenuilabris tenuilabris</i> (Al. Br.)	+		+	+
Philomycidae				
<i>Meghimatium bilineatum</i> (Bens.)	23		–	
Agriolimacidae				
<i>Deroceras (A.) agreste</i> (L.)	4,3		–	
Arionidae				
<i>Arion (M.) sibiricus</i> Simroth.	2,0		+	2,2
Hygromiidae				
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A. Schm.)	7,2		+	
<i>Lindholmomnene kudiensis</i> (Cock.)	1,4		–	–
<i>L. nordenskioldii</i> (West.)	–	–	–	+
<i>Chilanodon gerstfeldtii</i> (Dyb.)	–	+	–	+
Succineidae				
<i>Succinea lauta</i> Gould.	2,9		–	
Diplopoda	39 / 0,21	13 / 0,17	63 / 0,82	23 / 0,62
Polyzoniida				
<i>Angarozonium amurense</i> (Gerstf.)	+	+	3,7	–
Julida				
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	4,3	+	7,7	2,8
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	2,7	+	9,0	5,3
<i>Orinisobates microthylax</i> Engh.	+	+	+	+
Chordeumatida				
<i>Underwoodia kurtischevae</i> Gol.	13	+	3,7	7,3
<i>Crassotyla amurica</i> Gol.	–	–	–	+
<i>Pacifiosoma cristofer</i> (Mikh.)	9,8	+	–	0,6
<i>Maritimosoma schawalleri</i> (Mikh.)	+	–	–	–
<i>Orientyla dahurica</i> (Gerstf.)	–		16	–
Polydesmida				
<i>Cawjeekelia koreana</i> (Gol.)	–		+	–
<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	2,7	+	4,0	8,0
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.	6,6	–	–	+
<i>U. septimus</i> Mikh.	+	+	–	–
<i>U. abberans</i> f. 2 Mikh.	+	–	–	–
<i>U. constrictus</i> Mikh.	+	–	–	–
<i>U. bastakensis</i> Mikh.	–	–	19	–
Lithobiomorpha	74 / 0,32	9,0 / 0,05	31 / 0,17	25 / 0,19
<i>Lithobius sibiricus</i> Gerstf.		3,0	++	
<i>L. microcephalus</i> Ssel.		4,5	+	
<i>L. brandtii</i> Ssel.		0,5	–	
<i>L. proximus</i> Ssel.		–	+	
<i>Monotarsobius nihamensis</i> Murak.		0,5	–	
<i>M. minorniha</i> Zal.		–	++	

1	2	3	4	5
<i>M. nordenskioldi</i> Stuxb.		—	++	
Geophilomorpha	54 / 0,13	28 / 0,11		44 / 0,25
<i>Pachymerium ferrugineum</i> C. Koch	—	—	+	
<i>Escaryus japonicus</i> Att.	—	12	++	
<i>E. koreanus</i> Tak.	11	3,5	++	++
<i>E. perelae</i> Titova	—	4,3	++	
<i>Strigamia acuminata</i> (Leach.)	—	—	+	
<i>Arctogeophilus macrocephallus</i> Folk.	43	5,5	++	++
<i>Geophilus</i> sp.	—	2,0	++	
Aranei	50 / 0,27	38 / 0,20	38 / 0,20	25 / 0,13
Linyphiidae				
<i>Maso sundevalli</i> (West.)	4,0			
<i>Parasisis amurensis</i> Esk.	18			
<i>Tibioploides arcuatus</i> (Tull.)	5,0			
<i>Maro flavescens</i> (O.P.-Camb.)	3,0			
<i>Asperthorax logunovi</i> Esk.	—	+		
<i>A. kurenstikov</i> Esc.	—	+		
<i>Bathyphantes eumenis</i> (L. Koch.)	—	+		
<i>Glyphesis asiaticus</i> Esk.	—	+		
<i>Lephyphantes karpinskii</i> (O.P.-Camb.)	—	+		
<i>Lophomma cognatum</i> Holm	—	+		
<i>Micragus herbigradus</i> (Black.)	—	+		
<i>Microneta viaria</i> (Black.)	—	+		
<i>Savignya borea</i> Esk.	—	+		
<i>Tibioploides arcuatus</i> (Tull.)	—	+		
<i>Walckenaeria fraudatrix</i> Mill.	—	+		
<i>W. lepida</i> Kul.	—	+		
<i>Wubanoidea enormitus</i> (Tan.)	+	—		
Clubionidae				
<i>Clubiona chabarovi</i> Mich.		+		
<i>C. kimyongkii</i> Paik		+		
<i>C. logunovi</i> Mich.		+		
<i>C. microsapporensis</i> Mich.		+		
<i>C. ussurica</i> Mich.		+		
<i>C. bakurovi</i> Mich.		+		+
<i>C. ezoensis</i> Hayashi			+	
<i>C. pseudogermanica</i> Sch.		+		
<i>C. irinae</i> Mich.	1,0			
<i>C. paiki</i> Mich.		+		
Liocraniidae				
<i>Agroeca</i> sp.		+		

1	2	3	4	5
Theridiidae				
<i>Euryopes flavomaculatus</i> (C.L. Koch)	1,0	+		
Thomisidae				
<i>Oxyptila utochkini</i> Mar. et Chev.		+		
<i>Xysticus lepnevae</i> Ut.	5,0	+		
Salticidae				
<i>Euophrys frontalis</i> (Black.)	1,0			
<i>Phintella castrisiana</i> (Grube)	1,0			
Agelenidae				
<i>Tegenaria</i> sp.	1,5			
Philodromidae				
<i>Philodromus margaritatus</i> (Cl.) ?	1,0	+		
Tetragnathidae				
<i>Tetragnatha isidis</i> (Simon)	1,0	+		
Gnaphosidae				
<i>Drassylus</i> sp.	1,5	+		
<i>Haplodrassus</i> sp.	1,0	+		
Araneidae	3,0			
Lycosidae				
<i>Alopecosa pictillis</i> (Em.)	3,0	+		
Dermaptera				
Forficulidae	1,3 / 0,11	1,0 / 0,02	5,4 / 0,11	14 / 0,14
<i>Timomenus komarovi</i> Sem.				
<i>Forficula vicaria</i> Sem.		+	+	
<i>F. robusta</i> Sem.				
<i>Anechura japonica</i> Borm.				
Diptera	40 / 0,38	33 / 0,26	42 / 0,33	53 / 0,32
Bibionidae				
<i>Bibio</i> spp.		+	36	
Tipulidae				
<i>Tipula</i> spp.		+	3,8	
Limoniidae		+		
Phryneidae		+		
Lycoriidae		+		
Asilidae				
<i>Philonicus</i> sp.		+		
Rhagionidae				
<i>Ragio</i> sp.		7,0		
<i>Chrisopilus</i> sp.		+		
Dolichopodidae	0,5			
<i>Dolichopus</i> sp.		+		
<i>Neurogona</i> sp.		+		



1	2	3	4	5
Empididae				
<i>Hilara</i> sp.		+		
<i>Rhamphomyia</i> sp.		+		
<i>Ocydromia</i> sp.		+		
Cecidomyiidae		+		
Muscidae				
<i>Phaenia</i> sp.		+		
Calliphoridae				
<i>Pollenia</i> sp.		+		
Syrphidae		+		
Ulidiidae		+		
Otitidae		+		
Sarcophagidae		+		
Coleoptera				
Carabidae	9,0 / 0,26	9,0 / 0,51	9,1 / 0,52	9,2 / 0,75
<i>Carabus (Tylocarabus) billbergi</i> Mnhh.		++		
<i>C. (Acoptolabrus) schrenki</i> Motsch.		+		
<i>C. (Eutelocarabus) arcensis</i> Hbst.		+		
<i>C. (Morphocarabus) hummeli</i> Fisch.		+		
<i>C. (Megodontus) vietinghoffi</i> Ad.		+		
<i>C. (Coptolabrus) smaragdinus</i> Fisch.		+		
<i>Calasoma (Campalita) chinense</i> Kirby		+		
<i>Badister (Baudia) nigriceps</i> A. Mor.		+		
<i>Leistus niger</i> Gebl.	1,2	+		
<i>Agonum (Agonum) sculptipes</i> Bat.		+		
<i>A. (A.) dolens</i> C. Sahlb.		+		
<i>A. (Europhilus) subtruncatum</i> Motch.		+		
<i>Pterostichus (B.) neglectus</i> A. Mor.		+		
<i>Pt. (A.) eobius</i> Tschitsch.	1,2	–		
<i>Pt. (E.) arsenjevi</i> Lafer	2,3	–		
<i>Pt. (E.) sutschanensis</i> Jedl.	0,6	–		
<i>Pt. (B.) adstrictus</i> Eschsch.	0,6	++		
<i>Pt. (S.) alacer</i> A. Mor.		+		
<i>Pt. (M.) interruptus</i> Dej.		+		
<i>Pt. Pr. jungens</i> Tschitsch.		++		
<i>Pt. (S.) orientalis</i> Motsch.	0,6	+		
<i>Stenolophus castaneipennis</i> Motsch.		+		
<i>Poecilus (Poecilus) reflexicollis</i> Gebl.		+		
<i>Bembidion (B) elevatum elevatum</i> Motsch.	0,6	+		
<i>Chlaenius pallipes</i> Gebl.		+		
<i>Trechus apicalis</i> Motsch.		+		
<i>Pristosia proxima</i> A. Mor.		+		

1	2	3	4	5
<i>Harpalus (Haploharpalus) xanthopus</i> Gemm.		+		
<i>H. (H.) latus ussuriensis</i> Mlynar	1,2	—		
<i>H. (H.) corporosus</i> Motsch.		+		
<i>Bradycellus (Tachycellus) glabratus</i> Reitt.	1,2	—		
<i>Lebia (Poecilothais) bifenestrata</i> Mor.	0,6	—		
<i>Amara (Celia) brunnea</i> Gyll.	0,6	—		
<i>Anisodactylus (Anisodactylus) signatus</i> Pz.		+		
<i>Tachycellus</i> sp.		+		
<i>Parena tripunctata</i> Bat.		+		
Staphylinidae	37 / 0,11	19 / 0,05	23 / 0,06	12 / 0,02
<i>Astilbus canaliculatus</i> F.	—	+		
<i>Astilbus</i> sp.	—	+		
<i>Stenus rugipenis</i> Sharp.	—	+		
<i>Lathrobium wuesthoffi</i> Koch.	—	+		
<i>L. geminum</i> Kr.	1,0	+		
<i>Xantholinus ussuricus</i> A. Tich.	—	+		
<i>Philonthus addendus</i> Scharp.	—	+		
<i>Ph. reflexiventris</i> A. Tich.	—	+		
<i>Ph. nigrolineatus</i> Bh.	—	5,0		
<i>Ph. strandi</i> Smet.	4,1	—		
<i>Ph. coruscus</i> Grav.	8,1	+		
<i>Ph. ventralis</i> Grav.	2,1	—		
<i>Ph. setosus</i> Sahlb.	9,2	—		
<i>Gabrius verualis</i> Gr.	—	+		
<i>G. mandschuricus</i> Bh.	—	2,0		
<i>Gabrius</i> sp.	—	+		
<i>Ocypus graeseri</i> Epp.	0,6	—		
<i>O. subtilis</i> A. Tisch.	—	+		
<i>Quedius molochinus</i> Grav.	2,1	+		
<i>Q. laevigatus</i> Gyll.	—	+		
<i>Quedius</i> sp.	—	+		
<i>Conosoma pedicularium</i> Grav.	—	+		
<i>Atheta</i> spp.	3,6	++		
<i>Aleochara ripicola</i> Muls., Rey	0,6	—		
<i>Aleocharinae</i> gen. sp.	1,0	+		
<i>Domene procera</i> Epp.	—	+		
<i>Drusilla canaliculata</i> F.	1,5	—		
<i>Tachyporus hypnorum</i> F.	2,1	—		
<i>Scopalus</i> sp.	0,6	—		
<i>Bryocharis cingulata</i> Manuch.	0,6	—		

1	2	3	4	5
Elateridae	34 / 0,23	10 / 0,07	16 / 0,11	3,5 / 0,03
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> Mnnh.	2,0	++		++
<i>Cidnopus parallelus</i> Motsch.	—	+		
<i>Selatosomus reichardti</i> Denis	3,4	+		
<i>S. impressus</i> F.	0,3	—		
<i>Ectinus dahuricus</i> Cand.	20	++		++
<i>Dalopius puerilis</i> Cand.	7,5	+		
<i>Ampedus sanguinolentus</i> (Schrk.)	—	+		
<i>A. balteatus</i> L.	0,3	—		
Curculionidae	2,0 / 0,01	4,0 / 0,03	12 / 0,09	30 / 0,26
<i>Centorhynchus nitidulus</i> Fst.	0,6	—		
<i>Centorhynchus</i> sp.	0,6	—		
<i>Hypera rugulosa</i> Petri	0,6	—		
<i>Hylobius haroldi</i> Fst.	—	+		
<i>H. piceus</i> De Gur.	—	—		++
<i>Omyas</i> sp.	—	—		+
<i>Polydrusus ligurimis</i> Gyll.	—	+		
<i>Bradybatus scharpi</i> Tourn.	—	+		
Curculionidae gen spp.	+	—	+	+
Scarabaeidae	—	2,6 / 0,44	14 / 2,4	26 / 4,42
<i>Sericania fuscolineata</i> Motsch.		+		
<i>Serica</i> sp.		+		
Scarabaeidae gen spp.		+		+
Chrysomelidae				
<i>Syneta betulae amurensis</i> Pic.	1,3 / 0,01	2,8 / 0,18	2,7 / 0,17	3,9 / 0,32
Chrysomelidae gen. spp.		+		
Cantharidae	—	1,4 / 0,01	—	1,7 / 0,01
Silphidae	0,4 / 0,02	0,3 / 0,02	0,3 / 0,02	—
<i>Oiceoptoma thoracicum</i> L.		+		
<i>Phosphuga atrata</i> L.		+		
<i>Necrophorus vespilloides</i> Herbst.		+		
<i>N. praedator praedator</i> Rtt.		+		
<i>Silpha perforata</i> Gebl.	+	+	+	+
<b>ВСЕГО: 231 вид</b>	<b>930 / 59,32</b>	<b>710 / 30,59</b>	<b>680 / 24,41</b>	<b>540 / 37,47</b>

**Примечание.** Числитель — численность, экз / м<sup>2</sup>; знаменатель — биомасса, г / м<sup>2</sup>; \*,\*\* — в основе данные (Рябинин, 1975; Урсова, 1983; Ганин, 1997; Magusik et al., 2007; Mikhajlova, 2004); — не зарегистрирован; качественные сборы: + — обычный или редкий, ++ — доминирующий; пустая графа — нет данных; здесь и далее дробление групп на отряды и семейства проведено в зависимости от их биоценотической значимости и видового богатства; ^ — антропохорный вид компостных червей.

## Видовой состав и обилие почвенной мезофауны дубняков Приамурья

Группа	Средний Амур	
	Хр. Большой Хехцир	Хр. Малый Хинган
1	2	3
Oligochaeta		
Lumbricidae	130 / 57,7	10 / 3,50
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	130	10
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+	+
Enchytraeidae <sup>^</sup>	2400 / 4,8	400 / 2,38
<i>Mesenchytraeus</i> spp.	490	
<i>Henlea perpusilla</i>	+	
<i>Henlea</i> sp. n. A	+	
<i>Henlea</i> sp. n. B	120	
<i>Henlea</i> sp. n. B <sub>1</sub>	260	
<i>Henlea</i> sp. n. B <sub>2</sub>	+	
<i>Bryodrilus</i> sp. N. 1	300	
<i>Bryodrilus</i> sp. N. 2	+	
<i>Hemifridericia parva</i>	+	
<i>Merionina communis</i>	+	
<i>Fridericia</i> spp.	820	
Gastropoda	21 / 4,76	19 / 1,6
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gall.)	+	3,8
<i>Vallonia (V.) costata</i> (Müll.)		+
<i>Zoogenetes harpa</i> Say		+
<i>Nesovitrea petronella</i> (L. Pfr.)		+
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)		3,0
<i>Zonitoides nitidus</i> Müll.		+
<i>Z. arboreus</i> Say		3,8
<i>Bradybaena ussuriensis</i> West.	+	3,0
<i>B. maacki</i> (Gerstf.)	++	—
<i>B. schrencki</i> Midd.	—	+
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A. Schm.)	+	+
<i>Arion (M.) sibiricus</i> Simr.	+	+
<i>Discus pauper</i> (Gould.)	+	3,0
Diplopoda	1,0 / 0,03	31 / 0,43
<i>Angarozonium amurense</i> (Gerstf.)	—	2,0
<i>Pacifiulus amurenensis</i> (Gerstf.)	+	4,0
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	+	4,0
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	+	2,0
<i>Orienthylla dahurica</i> (Gerstf.)		7,0
<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	+	2,2
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.?		9,6

1	2	3
<i>U. bastakensis</i> Mikh.		+
<i>Orinisobates microthylax</i> Engh.	+	+
Lithobiomorpha	0,6 / 0,1	23 / 0,08
<i>Lithobius sibiricus</i> Gerstf.	+	++
<i>L. microcephalus</i> Ssel.	+	++
<i>Chinobius orientalis</i> Ssel.	+	+
<i>Monotarsobius minorhina</i> Zsl.	—	++
<i>M. nordenskioldi</i> Stuxb.	—	+
<i>Bothropolis</i> sp.	—	+
Geophilomorpha	34 / 0,14	19 / 0,02
<i>Arctogeophilus macrocephallus</i> Folk.	15	++
<i>Geophilus</i> sp.	—	++
<i>Escaryus japonicus</i> Att.	12	+
<i>E. koreanus</i> Tak.	1	+
<i>E. perelae</i> Titova	—	+
Aranei	40 / 0,25	100 / 0,29
Linyphiidae		
<i>Lepthyphantes ussuricus</i> Tan.	“	“
<i>Macrargus multessimus</i> (O.P.-Camb)	“	“
<i>Nerienne japonica</i> (Oi)	“	“
<i>Parrhomma lonjiangensis</i> Zhu et Wang	“	“
<i>Savignya amurensis</i> Esk.	“	“
Clubionidae		
<i>Clubiona irinae</i> Mich.	+	+
<i>C. neglecta</i> O.P.-Camb.	—	+
<i>C. riparia</i> L. Koch	—	+
<i>C. sopaikensis</i> Paik	—	+
<i>C. wolchongsensis</i> Paik	—	+
Theridiidae		
<i>Stenops nipponicus</i> Yag.	“	“
Thomisidae		
<i>Pistius undulatus</i> Karsch.	“	“
<i>Xysticus audax</i> (Schrenk)	“	“
<i>X. viduus</i> Kulc.	“	“
Salticidae		
<i>Myrmarachne formicaria</i> (De Geer)	+	—
<i>M. lugubris</i> (Kulc.)	“	“

1	2	3
<i>Phintella linea</i>	“	“
Philodromidae		
<i>Philodromus cespitum</i> (Walck.)	—	+
<i>Ph. Rufus</i> Walck.	—	+
Gnaphosidae		
<i>Zelotes fratris</i> Chamb.	—	+
<i>Callilepis schuszteri</i> (Her.)	“	“
<i>Callilepis</i> sp.	“	“
<i>Drassylus pussilus</i> (C.L. Koch)	“	“
<i>Gnaphosa muscorum</i> L. Koch	“	“
<i>Zelotes</i> sp.	“	“
Lycosidae		
<i>Alopecosa aculeata</i> (Clerck)	+	—
<i>A. pictillis</i> (Em.)	“	“
<i>Pardosa chionophila</i> L. Koch	+	+
<i>P. laura</i> Karsch	+	—
<i>T. ruricola</i> (De Geer)	“	“
<i>Xerolycosa nemoralis</i> (West.)	“	“
Hahniidae		
<i>Hahnia nava</i> (Black.)	“	“
Dictynidae		
<i>Dictyna arundinacea</i> (Linn.)	“	“
<i>D. felis</i> Bosen. et Str.	“	“
Opiliones	0,1	0,1
<i>Caddo agilis</i>	“	
<i>Melanopa grandis</i>	+	
Dermaptera	0,6 / 0,01	—
Diptera	8,5 / 0,07	6,0 / 0,04
Bibionidae		
<i>Bibio</i> sp.	+	
<i>Bibionidae</i> gen. sp.	+	
Limoniidae	+	
Asilidae		
<i>Neoitamus</i> sp.	+	
<i>Diocria</i> sp.	+	

1	2	3
Rhagionidae	2,0	
<i>Rhagio</i> sp.	+	
<i>Rhagionidae</i> gen. sp.	+	
Dolichopodidae	2,6	
<i>Dolichopus</i> sp.	+	
<i>Neurogona</i> sp.	+	
Empididae		
<i>Hilara</i> sp.	+	
<i>Ocydromia</i> sp.	+	
Anthomyidae	+	
Calliphoridae	+	
Coleoptera		
Carabidae	6,2 / 0,35	20 / 0,48
<i>Carabus (E.) arcensis</i> Hbst.	+	
<i>C. (T.) billbergi</i> Mnnh.	+	
<i>C. (M.) hummeli</i> F.-W.	+	
<i>Calasoma (C.) chinense</i> Kirby	+	
<i>Leistus niger</i> Gebl.	+	
<i>Notiophilus impressifrons</i> Mor.	+	
<i>C. (M.) vietinghoffi</i> Ad.	+	
<i>Bembidion elevatum lamprosimile</i> Net.	+	
<i>Synuchus (Pristodactyla) agonus</i> Tschitsch.	+	
<i>Pterostichus (B.) adstrictus</i> Eschsch.	++	
<i>Pt. (S.) alacer</i> Mor.	+	
<i>Pt. (M.) interruptus</i> Dej.	+	
<i>Pt. Pr. jungens</i> Tschitsch.	++	
<i>Pt. (S.) orientalis</i> Motsch.	+	
<i>Pt. (A.) eobius</i> Tschitsch.	+	
<i>Poecilus (P.) reflexicollis</i> Gebl.	+	
<i>Amara (Amathitis) coreica</i> Kolbe	+	
<i>Harpalus (Hypsinephus) lokayi</i> Jedl.	+	
<i>H. (Haploharpalus) corporosus</i> Motsch.	+	
<i>H. (H.) xanthopus</i> Gemm. et Har.	+	
Staphylinidae	9,3 / 0,03	35 / 0,25
<i>Domene procera</i> Epp.	+	

1	2	3
<i>Xantholinus ussuricus</i> A. Tich.	+	
<i>Philonthus cyanipennis</i> F.	+	
<i>Ph. nigrolineatus</i> Bh.	++	
<i>Ph. albipes</i> Gr.	+	
<i>Gabrius vernalis</i> Gr.	++	
<i>G. mandshuricus</i> Bh.	+	
<i>Quedius</i> sp.	+	
<i>Atheta</i> spp.	++	
<i>Omalium</i> sp.	+	
Elateridae	20 / 0,14	45 / 0,48
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> (Mnnh.)	2,0	
<i>Selatosomus reichardti</i> Denis.	+	
<i>Ectinus dahuricus</i> (Cand.)	17	
<i>Ampedus nigrinus</i> (Hbst.)	+	
Scarabaeidae	0,8 / 0,14	0,7 / 0,51
<i>Gnorimus subopacus</i> Motsch.	+	
<i>Lasiotrichius succinetus</i> Pall.	+	
<i>Glycyphana fulvistema</i> Motsch.	+	
<i>Sericania fuscolineata</i> Motsch.	+	
<i>Serica</i> sp.	+	
Curculionidae	6,3 / 0,05	2,0 / 0,05
<i>Sitona abberans</i> Fst.	+	
<i>Blosurus faleatus</i> Fst.	+	
Chrysomelidae	1,7 / 0,11	3,3 / 0,04
<i>Syneta betulae</i> F.	+	
Cantharidae	0,3 / 0,02	—
Silphidae	0,1 / 0,01	0,3 / 0,01
<i>Oiceoptoma tharacicum</i> L.	+	
<i>Phosphuga atrata</i> L.	+	
<i>Necrophorus vespilloides</i> Herbst.	+	
<i>N. praedator praedator</i> Rtt.	+	
<i>Silpha perforata</i> Gebl.	+	+
<b>ВСЕГО: 147 видов</b>	<b>2580 / 68,22</b>	<b>550 / 10,16</b>

**Примечание.** ^ — в основе данные (Ганин, 1997); “ — все представители отмечены в подстилке дубняков нижеамурской поймы (Marusik et al., 2007); остальные обозначения см. в табл. 1.



**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны  
широколиственных лесов Приамурья**

Группа	Средний Амур, хр. Малый Хинган*
1	2
Nematoda	
Mermithidae	1,3 / 0,01
Oligochaeta	
Lumbricidae	40 / 13,07
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	4–37
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+
<i>Allolobophora parva</i> Eis.	2,7
Enchytraeidae	540 / 3,22
Gastropoda	70 / 3,81
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gall.)	34
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	11
<i>Nesovitrea hammonis</i> Ström.	1,2
<i>N. petronella</i> (L. Pfr.)	+
<i>Zonitoides nitidus</i> Müll.	+
<i>Z. arboreus</i> Say	+
<i>Arion (M.) sibiricus</i> Drap.	4,0
<i>Bradybaena dieckmanni</i> (Mouss.)	2,4
<i>B. middendorffi</i> (Gerstf.)	4,0
<i>B. schrencki</i> Midd.	+
<i>Discus pauper</i> (Gould.)	4,0
<i>D. ruderatus</i> (Stud.)	+
<i>Zoogenetes harpa</i> (Say)	1,2
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> A. Schm.	0,6
<i>Vallonia (V.) costata</i> (Müll.)	+
<i>Carychium sibiricum v. pessimum</i> Pilsb.	1,8
<i>Succinea oblonga</i> Drap.	1,2
<i>Deroceras (A.) agreste</i> (L.)	0,6
Diplopoda	92 / 1,46
<i>Angarozonium amurense</i> (Gerstf.)	4,4
<i>Pacifiulus amurenensis</i> (Gerstf.)	6,3–8,8
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	10–33
<i>Ansiulus aberrans</i> Mikh. & Korsos	+
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	9,2–37
<i>Orientya dahuryca</i> (Gerstf.)	9,0–18
<i>Cawjeekelia koreana</i> (Gol.)	1,0
<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	1,7–4,4
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh. ?	19–23
<i>U. bastakensis</i> Mikh.	+
<i>Orinisobates microthylax</i> Engh.	+

1	2
Lithobiomorpha	100 / 0,47
<i>Monotarsobius minorniha</i> Zal.	++
<i>Lithobius sibiricus</i> Gerstfeldt	++
<i>L. microcephalus</i> Sseliw.	+
<i>L. proximus</i> Sseliw.	+
Geophilomorpha	40 / 0,04
<i>Arctogeophilus macrocephallus</i> Folk.	26
<i>Escaryus japonicus</i> Att.	0,6
<i>E. koreanus</i> Tak.	+
<i>E. perelae</i> Tit.	+
<i>Strigamia acuminata</i> (Leach.)	3,2
<i>Geophilus</i> sp.	1,9
<i>Pachymerium ferrugineum</i> C. Koch	1,9
Aranei	96 / 0,29
Linyphiidae	
<i>Centromerus ussuricus</i> Esk. et Mar.	6,7
<i>C. pacificus</i> Esk. et Mar.	6,7
<i>Lepthyphantes mengei</i>	13
<i>Savignya borea</i> Esk.	“
<i>S. zero</i> Esk.	“
<i>Scotinotylus kimjoopili</i> Esk. et Mar.	“
<i>Tibiotloides arcuatus</i> (Tull.)	“
<i>Walckenaeria fraudatrix</i> Mill.	“
<i>W. lepida</i> Kult.	“
<i>W. enormitus</i> (Tan.)	“
Hahniidae	
<i>Hahnia nava</i> (Black.)	1,0
Philodromidae	
<i>Philodromus ceptinum</i> (Walck.)	4,0
<i>Ph. rufus</i> Walck.	3,7
Thomisidae	
<i>Tmarus piger</i> (Walck.)	2,9
<i>Xsisticus viduus</i> Kul.	4,8
<i>Oxyptila utochkini</i> Mar. et Cher.	“
<i>Pistius undulatus</i> Karsch.	“
<i>Xysticus lepnevae</i> Ut.	“
Lycosidae	25
<i>Pardosa chionophila</i> L. Koch	+
<i>Acantholycosa pictillis</i> (Em.)	“
Gnaphosidae	15
<i>Zelotes fratris</i> Chamb.	+
Theridiidae	
<i>Euryopes flavomaculatus</i> (C. L. Koch)	“
Salticidae	
<i>Mymarachne formicaria</i> (De Geer)	“

1	2
Araneidae	9,6
<i>Araneus</i> sp.	+
Dictynidae	1,9
<i>Dictyna arundinacea</i> (Linn.)	+
Clubionidae	4,8
<i>Clubiona irinae</i> Mich.	+
<i>C. neglecta</i> O.P.- Cemb.	+
<i>C. riparia</i> L. Koch	+
<i>C. sapaikensis</i> Paik	+
<i>C. wolchongensis</i> Paik	+
<i>Phrurolithus festivus</i> (C. L. Koch)	+
Diptera	98 / 0,61
Coleoptera	
Carabidae	20 / 0,48
<i>Carabus (M.) vietinghoffi</i> Ad.	0,8
<i>C. (A.) schrenki</i> Motsch.	+
<i>Asaphidion semilucidum</i> Motsch.	0,8
<i>Bembidion (M.) elevatum</i> Motsch.	0,8
<i>Pterostichus (A.) eobius</i> Tschitsch.	2,5
<i>Pt. (M.) interruptus</i> Dej.	1,7
<i>Pt. (F.) sungariensis</i> Lafer	2,5
<i>Synuchus (P.) agonus</i> Tschitsch.	1,7
<i>Bradycellus (T.) glabratus</i> Reitt.	5,0
<i>Badister (B.) bipustulatus</i> (F.)	1,7
<i>B. (B.) ussuriensis</i> Jedl.	0,8
Staphylinidae	35 / 0,25
Elateridae	45 / 0,48
<i>Ectinus dahuricus</i> Cd.	27
<i>Dalopius puerilis</i> Cd.	12
<i>Cryptohypnus convetus</i> Tsch.	1,4
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> Mnnh.	1,4
<i>Selatosomus spretus</i> Mnnh.	1,8
<i>S. impressus</i> (F.)	1,4
<i>S. reichardti</i> Den.	1,4
Curculionidae	2,0 / 0,01
<i>Brachysomus echinatus</i> Bousd.	1,2
<i>Sitona amurensis</i> Tst.	0,4
<i>Trichalophus rudis</i> Boh.	0,4
Scarabaeidae	0,7 / 0,51
Chrysomelidae	3,3 / 0,04
Silphidae	0,3 / 0,01
<b>ВСЕГО: 138 ВИДОВ</b>	<b>1250 / 25,75</b>

**Примечание.** \* – в основе данные (Урсова, 1983; Микhaljova, 2004) и собственные данные по Хинганскому заповеднику (Ганин, 1997); “ – широколиственные леса хр. Большой Хехцир и Нижнего Амура (Kim, Kurenshchikov, 1995; Marusik et al., 2007).

Таблица 4

**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны мелколиственных лесов Приамурья**

Группа	Средний Амур*	Нижний Амур**
1	2	3
Oligochaeta		
Lumbricidae	24 / 7,47	35 / 10,9
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	24	21
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+	13
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoff.	+	
Moniligastridae		
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates	–	0,3
Enchytraeidae	400 / 0,79	360 / 0,71
Gastropoda	11 / 0,95	8,6 / 0,27
<i>Discus pauper</i> (Gould.)	++	8,6
<i>Deroceras (A.) altaicum</i> (Sim.)	+	–
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gall.)	++	+
<i>Bradybaena schrencki</i> Midd.	+	–
<i>Vallonia (V.) amurensis</i> St.	+	+
Diplopoda	29 / 0,70	18 / 0,47
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	3,0	14
<i>Angarozonium amurense</i> (Gerstf.)	2,0	4,0
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	5,0	–
<i>Uniramidesmus bastakensis</i> Mikh.	10	–
<i>Orietyla dahurica</i> (Gerstf.)	8,7	–
<i>Orinisobates microthylax</i> Engh.	+	+
Lithobiomorpha	19 / 0,12	
<i>Monotarsobius minorniha</i> Zal.	++	
<i>Lithobius sibiricus</i> Gerstfeldt	++	
<i>L. microcephalus</i> Ssel.	+	
Geophilomorpha	16 / 0,04	35 / 0,08
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i> Folk.	++	32
<i>Strigamia sulcatus</i> Ssel.	–	2,6
<i>Escaryus japonicus</i> Att.	+	0,4
<i>E. koreanus</i> Tak.	+	–
<i>Geophilus</i> sp.	+	–
Aranei	30 / 0,09	29 / 0,13
Linyphiidae		
<i>Microneta viaria</i> (Black.)		0,6

1	2	3
<i>Ceratinella rosea</i> Oliger		0,9
<i>Ceraticellus</i> sp.		0,6
<i>Asagena</i> sp.		0,3
<i>Centromerus pacificus</i> Esk. et Mar.		0,6
<i>Maro flavescens</i> (O.P.-Camb.)		1,5
<i>Maro sibiricus</i> Esk.		0,3
<i>Lasiargus zhui</i> Esk.		0,3
<i>Linyphia</i> sp.		0,3
<i>Lepthyphantes karpinskii</i> (O.P.-Camb)		0,6
<i>Diplocephalus</i> sp.		0,6
<i>Asperthorax communis</i> (Oi)		1,2
<i>Erigonidium graminicolum</i> (Sund.)		1,5
<i>Erigoninae</i> gen. sp.		0,3
Clubionidae		
<i>Phrurolithus festivus</i> (C. L. Koch)		2,0
<i>Clubiona irinae</i> Mich.		2,5
<i>C. rostrata</i> Paik		1,0
Thomisidae		
<i>Xysticus ephippiatus</i> Simon		0,6
<i>Oxyptila sincera</i> Kul.		0,9
Theridiidae		
<i>Crustillina</i> sp.		0,6
<i>Dipoena</i> sp.		0,2
<i>Theridion bimaculatum</i> (Linn.)		0,2
Gnaphosidae		
<i>Micaria</i> sp.		1,7
<i>Poecilochroa</i> sp.		0,9
Zoridae		
<i>Zora spinimana</i> Sund.?		0,3
Titanoecidae		
<i>Titanoeca</i> sp.		0,3
Lycosidae		
<i>Trochosa ruricola</i> (De Geer)		2,0
Salticidae		
Araneidae		
<i>Euophrys frontalis</i> (Black.)		0,3
<i>Sitticus cutieri</i> (Pr.)		0,2
<i>Araneus</i> sp.		0,3
Dictyniidae		
<i>Dictyna arundinacea</i> (Linn.)		2,8
<i>D. felis</i> Bos. Et Str.		1,0

1	2	3
Tetragnathidae		
<i>Tetragnatha caudicula</i> (Karsch.)?		0,3
Philodromidae		
<i>Philodromus cespitum</i> (Walck.)?		0,3
Amaurobiidae	2,6	
Diptera	40 / 0,25	39 / 0,24
<i>Biblio</i> sp.		30
<i>Tipula</i> sp.		1,7
Coleoptera		
Carabidae <sup>#</sup>	30 / 0,15	30 / 0,15
<i>Pterostichus</i> ( <i>B.</i> ) <i>neglectus</i> Mor.		5,7
<i>Pt.</i> ( <i>S.</i> ) <i>orientalis</i> Motsch.		0,3
<i>Pt.</i> ( <i>B.</i> ) <i>adstrictus</i> Eschs.		0,6
<i>Amara</i> ( <i>Amathitis</i> ) <i>communis</i> (Pz.)		5,7
<i>A</i> ( <i>A.</i> ) <i>similata similata</i> Gyll.		1,2
<i>A.</i> ( <i>C.</i> ) <i>brunnea</i> Gyll.		1,2
<i>A.</i> ( <i>Zezea</i> ) <i>plebeja</i> (Gyll.)		0,3
<i>A.</i> ( <i>Bradycelia</i> ) <i>minuta</i> Motsch.		0,3
<i>Agonum</i> ( <i>Agonum</i> ) <i>nitidum</i> Motsch.		1,2
<i>A.</i> ( <i>A.</i> ) <i>sculptipes</i> Bat.		0,9
<i>Bradycellus</i> ( <i>T.</i> ) <i>glabratus</i> Reitt.		6,9
<i>B.</i> ( <i>Tachycellus</i> ) <i>nigritulus</i> Rtt.		0,3
<i>Stenolophus propinquus</i> Mor.		0,3
<i>Anisodactylus signatus</i> Pz.		0,3
<i>Bembidion</i> ( <i>Ch.</i> ) <i>foveum</i> Motsch.		3,0
<i>B.</i> ( <i>E.</i> ) <i>sibiricum</i> Dej.		0,3
<i>Cymindis</i> ( <i>Tarulus</i> ) <i>vaparariorum</i> L.		0,3
<i>Notiophilus brevisculus</i> Sols.		1,2
<i>Elaphrus</i> ( <i>Elaphrotatus</i> ) <i>riparius</i> L.		0,3
<i>Chlaenius</i> ( <i>Agostenus</i> ) <i>quadrisulcatus</i> Pk.		0,3
<i>Harpalus</i> ( <i>Hypsinephus</i> ) <i>latus latus</i> L.		0,3
<i>H.</i> ( <i>H.</i> ) <i>obesus</i> Mor.		0,3
<i>Poecilus</i> ( <i>Poecilus</i> ) <i>nitidicollis</i> Motsch.		0,3
Staphylinidae	20 / 0,02	17 / 0,02
<i>Ontholestes orientalis</i> Bh.		0,5
<i>Conosoma pedicularium</i> Grav.		4,3
<i>Atheta</i> sp.		1,5
<i>Atheta</i> sp. 1		1,5
<i>Atheta</i> sp. 2		0,9

1	2	3
<i>Atheta</i> sp. 3		0,3
<i>Atheta</i> sp. 4		0,2
<i>Gabrius vernalis</i> Gr.		1,2
<i>Gymnusa</i> sp.		1,2
<i>Gymnusa</i> sp. 1		0,3
<i>Lathrobium latum</i> A. Tich.		0,2
<i>L. wuesthoffi</i> Koch.		0,9
<i>L. fennicum</i> Renk.		1,2
<i>L. brunnipes</i> F.		0,2
<i>Aleocharinae</i> gen. sp.		0,7
<i>Tachyporus macropterus</i> Steph.		1,9
<i>Philonthus amicus</i> Sharp.		0,5
<i>Ph. rutiliventris</i> Sharp.		0,2
<i>Gabrius vernalis</i> Grav.		0,3
<i>Stenus rugipennis</i> Sharp.		0,2
<i>Gnypeta</i> sp.		0,2
<i>Lyras</i> sp.		0,3
Elateridae	30 / 0,30	27 / 0,24
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> Mnnh.		19
<i>Ectinus dahuricus</i> Cd.		7,3
<i>E. piloselloides</i> Schwarz		0,1
<i>Agriotes zinovjeevi</i> Gor.		0,3
<i>Denticollis cinetus</i> Gebl.		0,1
<i>D. linearis</i> L.		0,1
<i>Selatosomus reichardti</i> Denis		0,1
<i>Ampedus sanguinolentus</i> Schrk.		0,3
Curculionidae	10 / 0,08	12 / 0,09
<i>Polydrusus flavipes</i> Deg.		8,9
<i>Dorytomus subcinctus</i> Tst.		2,3
<i>Lepyryus nebulosus</i> Motsch.		0,5
<i>Bagous tophyosus</i> Gyll.		0,5
Scarabaeidae	4,0 / 2,91	4,4 / 0,76
Chrysomelidae	4,0 / 0,05	3,6 / 0,30
Cantharidae	0,3 / 0,01	0,3 / 0,01
Silphidae	0,1 / 0,02	0,1 / 0,02
<b>ВСЕГО: 141 вид</b>	<b>580 / 13,95</b>	<b>620 / 14,6</b>

**Примечание.** \* – горный осиново-березовый лес, подножье хр. Малый Хинган (Урсова, 1983; Mikhaljova, 2004); \*\* – пойменный березняк, подножье г. Гион (Ганин, 1997); # – поверхностно-подстилочные и обитатели гемиздафона; зарегистрированы взрослые и личинки.

## Видовой состав и обилие почвенной мезофауны суходольных лугов Приамурья

Группа	Средний Амур	
	Бабстово*	Малый Хинган**
1	2	3
Nematoda		
Mermithidae	—	5,0 / 0,01
Oligochaeta		
Lumbricidae	21 / 2,56	
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	21	19
Enchytraeidae	+	410 / 3,24
Gastropoda	+	78 / 1,98
<i>Carychium sibiricum pessimum</i> Pils.		21
<i>Nesovitrea hammonis</i> Ström.		18
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)		8,3
<i>Bradybaena dieckmanni</i> (Mouss.)		9,3
<i>Deroceeras (A.) agreste</i> (L.)		8,3
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gall.)		7,7
<i>Vertigo (J.) modesta alpestris</i> Ald.		4,3
Diplopoda	9,0 / 0,08	6,0 / 0,05
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	9,0	6,0
Lithobiomorpha	+	16 / 0,23
<i>Monotarsobius minorhiha</i> Zal.		+
<i>Lithobius sibiricus</i> Gerstf.		+
<i>Chinobius orientalis</i> Ssel.		+
Geophilomorpha	+	3,4 / 0,01
<i>Strigamia acuminata</i> (Leach.)		0,7
<i>Pachymerium ferrugineum</i> C. Koch	+	2,7
Aranei	+	50 / 0,12
Linyphiidae		
<i>Carorita limnaea</i> Cr. et Bish.		2,0
<i>Tibioploides arcuatus</i> (Tull.)		5,0
<i>Ceratinella rosea</i> Oligier		2,0
<i>Parrhomma lonjiangensis</i> Zhu et Wang		2,0
<i>Entelecara media</i> Kulcz.		1,0
Zoridae		
<i>Zora spinimana</i> Sund. ?		0,7
Thomisidae		
<i>Oxyptila sincera</i> Kul.		2,7
<i>Tmarus piger</i> (Walck.)		2,7
<i>Heriaeus mellottei</i> Simon		0,7
Lycosidae*		5,7
<i>Alopecosa pictillis</i> (Em.)		+
<i>Pardosa adustella</i> (Roew.)		+
<i>P. lugubris</i> (Walck.)		+



1	2	3
<i>P. plumipes</i> (Thor.)		+
<i>P. selengensis</i> (Oden.)		+
<i>Trochosa terricola</i> Thor.		+
Theridiidae <sup>#</sup>		0,3
<i>Achaearanea simulans</i> (Thor.)		+
Gnaphosidae <sup>#</sup>		1,3
<i>Gnaphosa niggerrima</i> L. Koch		+
<i>Gnaphosa</i> sp.		+
Clubionidae <sup>#</sup>		3,3
<i>Clubiona interjecta</i> L. Koch ?		+
<i>C. irinae</i> Mich.		+
<i>C. kurilensis</i> Bos. et Str. ?		+
<i>C. odesanensis</i> Paik ?		+
<i>C. riparia</i> L. Koch		+
<i>C. sopaikensis</i> Paik		+
Philodromidae <sup>#</sup>		2,3
<i>Philodromus cespitum</i> (Walck.)		+
<i>Ph. rufus</i> Walck.		+
<i>Tibellus marginatus</i> Cl.		+
Araneidae (larvae)		7,7
Diptera	14 / 0,05	57 / 0,22
Coleoptera		
Carabidae	8,0 / 0,02	19 / 0,05
<i>Bembidion (E.) ganini</i> Lafer		11
<i>Lasiofrichus discus</i> F.		0,7
<i>Epaphius dorsistriatus</i> Mor.		1,4
<i>Pterostichus (A.) morawitzianus</i> Csiki		1,4
<i>Amara (Z.) plebeja</i> Gyll.		0,7
<i>Acupalpus (Setacupalpus) hilaris</i> Tschitsch.		2,8
<i>Bradycellus (Tachycellus) auchomenoides</i> (Bat.)		0,7
Staphylinidae	1,0 / 0,01	22 / 0,06
Elateridae	1,0 / 0,02	16 / 0,26
<i>Agriotes zinovjevi</i> Gur.		+
Curculionidae	5,0 / 0,06	5,3 / 0,06
<i>Brachysomus echinatus</i> Bonsd.		1,3
<i>Sitona amurensis</i> Fst.		2,3
<i>Trichalophus rudis</i> Boh.		0,7
<i>Bagous rufipennis</i> Eg. et Gr.		0,3
<i>Grypus mannerheimi</i> Fst.		0,7
Scarabaeidae	60 / 5,70	2,0 / 0,19
Chrisomelidae	1,0 / 0,01	1,3 / 0,01
<i>Altica weisei</i> Jacobs.		+
Silphidae		0,3 / 0,01
<b>Всего: 75 ВИДОВ</b>	<b>630 / 8,89</b>	<b>640 / 8,88</b>

**Примечание.** \* – Еврейская автономная область (Кожухова, Рябинин, 1981); \*\* – Хинганский заповедник, Богучанская марь; # – видовой состав по данным (Kim, Kurenschchikov, 1995; Ганин, 1997).

**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны пойменных  
разнотравно-вейниковых лугов Приамурья**

Группа	Средний и Нижний Амур
1	2
Oligochaeta	
Lumbricidae	62 / 17,0
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)*	62
Criodrilidae	
<i>Criodrilus lacuum</i> Hoff.**	+
Enchytraeidae	150 / 0,43
Gastropoda	
<i>Discus pauper</i> (Gould.)	12 / 0,36
Aranei#	13 / 0,03
Linyphiidae	
<i>Bathyphantes jeniseicus</i> Esc.	+
<i>Erigonidium graminicolum</i> (Sund.)	+
<i>Hypomma bituberculatum</i> (Wid. et Reuss)	+
<i>Maro sibiricus</i> Esc.	+
<i>Parrhomma lonjiangensis</i> Zhu et Wang	+
<i>Savignya amurensis</i> Esc.	+
<i>Walckenaeria clavicornis</i> (Em.)	+
<i>W. picetorum</i> Palm.	+
Lycosidae	
<i>Pardosa adustella</i> (Roew.)	+
<i>P. agrestis</i> (West.)	+
<i>P. astrigera</i> L. Koch	+
<i>P. plumipes</i> (Thor.)	+
<i>P. selengensis</i> (Oden.)	+
<i>Trochosa ruricola</i> (De Geer)	+
Pisauridae	
<i>Dolomedes</i> sp.	+
Salticidae	
<i>Aelurillus festivus</i> (C. L. Koch)	+
<i>Harmochirus nigriculus</i> Log. et Wes.	+
<i>Sitticus floricola</i> (C. L. Koch)	+
Thomisidae	
<i>Oxyptila sincera</i> Kul.	+
<i>Xysticus audax</i> (Schr.)	+
Araneidae	
<i>Gibbaraneea abscissus</i> (Karsch)	+
Clubionidae	
<i>Clubiona riparia</i> L. Koch	+

1	2
Dictynidae	
<i>Lathys puta</i> (O.P.-Camb.)	+
Gnaphosidae	
<i>Gnaphosa nigerrima</i> L. Koch	+
<i>Gnaphosa</i> sp.	+
Diptera	24 / 0,09
<i>Ragio</i> sp.	
Coleoptera	
Carabidae	24 / 0,20
<i>Agonum (A.) dolens</i> C. Sahlb.	+
<i>A. (E.) thoreyi</i> Dej.	+
<i>A. (A.) fallax</i> Mor.	+
<i>A. (P.) magnum</i> Bat.	+
<i>Harpalus (H.) pallidipennis</i> Mor.	+
<i>Poecilus (P.) nitidicollis</i> Motsch.	+
<i>P. (M.) fortipes</i> Chaud.	+
Staphylinidae	57 / 0,10
<i>Tachyporus macropterus</i> Stephen	16
<i>T. chrysoelinus</i> L.	5,0
<i>T. obtusus</i> L.	4,0
<i>Aleocharina</i> gen spp.	11
<i>Aleochara ripicola</i> Muls. et Rey	0,6
<i>Atheta</i> sp.	6,3
<i>Falagria sulcata</i> Payk.	5,1
<i>Phylontus punctus</i> Gr.	1,1
<i>Conosoma pedicularium</i> Gr.	0,6
<i>Eusphalerum minutum</i> F.	0,6
<i>Omalium</i> sp.	1,1
<i>Stenus comma</i> Leconte	0,2
<i>S. rugipennis</i> Sharp.	1,1
<i>Octephilum fracticorne</i> Gr.	0,6
<i>Dolichron</i> sp.	0,6
<i>Othius laeviusculus</i> Stephen	1,1
Elateridae	1,2 / 0,01
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> Mnnh.	1,2
Curculionidae	2,0 / 0,06
<i>Chlorophanus sibiricus</i> Gyll.	2,0
<b>ВСЕГО: 63 вида</b>	<b>350 / 18,50</b>

**Примечание.** \* – представлен маломерной формой (Ганин, 1997); \*\* – отмечен по берегам Амура (Перель, 1997); # – видовой состав по данным (Kim, Kurenschchikov, 1995).

**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны пойменных  
кустарничково-сфагновых болот Приамурья**

Группа	Нижний Амур
1	2
Nematoda	
Mermithidae	1,0 / 0,002
Oligochaeta	
Moniligastridae	
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates	10 / 11,80
Enchytraeidae	23 / 0,18
Lithobiomorpha	7,0 / 0,10
<i>Chinobius orientalis</i> Ssel.?	+
<i>Lithobius brandtii</i> Ssel.?	+
Aranei#	11 / 0,03
<i>Clubiona charitonovi</i> Mich.?	+
<i>C. irinae</i> Mich.?	+
<i>Dictyna arundinacea</i> (Linn.)	+
<i>Tibellus oblongus</i> (Walck.)	+
<i>Xysticus ephippiatus</i> Simon?	+
Coleoptera	
Carabidae	4,0 / 0,24
<i>Harpalus (H.) pallidipennis</i> Mor.	+
<i>Agonum (A.) nitidum</i> Motsch.	+
<i>A. (A.) scultipes</i> Bat.	+
<i>A. (P.) magnum</i> Bat.	+
<i>A. (A.) thereyi</i> Dej.	+
<i>A. (A.) fallax</i> Mor.	+
<i>A. (A.) dolens</i> C. Sahlb.	+
Staphylinidae	9,0 / 0,02
<i>Tachyporus macropterus</i> Steph.	+
<i>Atheta</i> sp.	+
Curculionidae	1,0 / 0,03
<i>Polydrusus flavipes</i> Deg.	+
Helodidae	+
<i>Cyphon abberans</i> Klaus. ?	+
Hymenoptera	
Formicidae	8,0 / 0,04
<i>Mirmica</i> sp.	+
<b>ВСЕГО: 24 вида</b>	<b>76 / 12,44</b>

*Примечание.* # – видовой состав по данным (Kim, Kurenschikov, 1995);  
остальное по (Ганин, 1997).

## Видовой состав и обилие почвенной мезофауны чернопихтарников Приморья

Группа	Южный Сихотэ-Алинь*	Чёрные горы** хр. Чанбайшань
1	2	3
Nematoda		
Mermithidae	6,3 / 0,02	5,0 / 0,02
Oligochaeta		
Lumbricidae	33 / 13,70	46 / 19,10
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	33	46
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+	+
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Sav.)	+	+
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	+	+
Moniligastridae	5,3 / 6,36	5,3 / 6,36
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates	5,3	5,3
Enchytraeidae	36 / 0,22	24 / 0,15
Gastropoda <sup>#</sup>	7,3 / 1,63	6,8 / 1,52
Cyclophoridae		
<i>Palaina amurensis</i> (Mouss.)	+	+
Carychiidae		
<i>Carychium sibiricum pessimum</i> Pils.	+	+
Succineidae		
<i>Succinea lauta</i> Gould.	+	+
Cochlicopidae		
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müll.)	+	+
<i>C. lubricella</i> (Porro)	+	+
Vertigiidae		
<i>Gastrocopta theeli</i> (West.)	+	+
<i>Vertigo (I.) modesta alpestris</i> Ald.	+	+
<i>V. (I.) japonica</i> Pils. et Hir.	+	+
<i>Columella edentula</i> (Drap.)	+	+
Pupillidae		
<i>Pupilla (P.) muscorum</i> (L.)	+	+
Valloniidae		
<i>Vallonia (V.) pulchella</i> (Müll.)	+	+
<i>V. (V.) costata</i> (Müll.)	+	+
<i>V. (V.) amurensis</i> Sterki	+	+
<i>V. (V.) patens</i> Reinh.	+	+
<i>Zoogenetes harpa</i> (Say)	+	+

1	2	3
Strobilopsidae		
<i>Strobilops coreana</i> Pils.	+	+
Punctidae		
<i>Punctum pygmaeum ussuriensis</i> Lich. et Ramm.	+	+
Discidae		
<i>Discus ruderatus</i> (Stud.)	+	+
<i>D. pauper</i> (Gould.)	+	+
Bradybaenidae		
<i>Bradybaena arcasiana</i> (Cr. et Deb.)	+	+
<i>B. fragilis</i> Pils.	+	+
<i>B. maacki</i> (Gerstf.)	+	+
<i>B. ussuriensis</i> (West.)	+	+
<i>B. middendorffi</i> (Gerstf.)	+	+
<i>B. dieckmanni</i> (Mouss.)	+	+
<i>B. ravida</i> (Bens.)	+	+
Zonitidae		
<i>Hawaiiia minuscula</i> (Binney)	+	+
<i>Kaliella sinapidium</i> (Reinh.)	+	+
<i>Nesovitrea hammonis</i> Ström.	+	+
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müll.)	+	+
Euconulidae		
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	+	+
Arionidae		
<i>Arion (M.) sibiricum</i> Simroth.	+	+
Philomycidae		
<i>Meghimatium bilineatum</i> (Bens.)	+	+
Agriolimacidae		
<i>D. (D.) laeve</i> (Müll.)	+	+
Hygromiidae		
<i>Pseudotrachia rubiginosa</i> (A. Schm.)	+	+
<i>Lindholmomneme nordenskioldi</i> (West.)	+	+
<i>L. kudiensis</i> (Cock.)	+	—
<i>L. notophila</i> Cock.	+	+
<i>Chilanodon gerstfeldti</i> (Dyb.)	+	+

1	2	3
Diplopoda	119 / 12,05	107 / 10,92
Polyzoniida		
<i>Angarozonium bonum</i> (Mikh.)	0,8	28
Julida		
<i>Anaulaciulus golovatchi</i> Mikh.	6,8	17
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	8,7	3,0
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	19	0,3
<i>Kopidoiulus continentalis</i> (morpha 1) Gol.	0,7	–
<i>K. continentalis</i> (morpha 2) Gol.	–	0,3
<i>K. khasanicus</i> Mikh.	–	+
<i>Ussuriulus pilifer</i> Gol.	1,0	–
<i>Orinisobates microthylax</i> Hoff.	+	–
Chordeumatida		
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	8,8	2,8
<i>Diplomaragna terricolor</i> Att.	1,8	+
<i>D. kedrovaja</i> Mikh.	0,3	1,3
<i>Orientyla dahurica</i> (Gerstf.)	+	–
<i>Hoffmaneuma exiguum</i> Gol.	4,3	+
<i>Megalotyla brevichaeta</i> Mol. et Mikh.	+	–
Polydesmida		
<i>Levizonus thaumasius</i> Att.	52	51
<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	7,0	2,5
<i>Cawjeekelia koreana</i> Gol.	2,3	–
<i>Epanerchodus polymorphus f. simplicata</i> Mikh. et Gol.	0,9	+
<i>E. polymorphus f. digitata</i> Mikh. et Gol.	0,9	+
<i>E. koreanus</i> Verh.	0,2	+
<i>Uniramidesmus alveolatus</i> Mikh.	0,8	–
<i>U. dentatus</i> Mikh.	2,8	–
<i>U. detersus</i> Gol.	+	–
<i>U. aberrans</i> Mikh.	–	0,5
Lithobiomorpha <sup>#</sup>	27 / 0,12	22 / 0,10
<i>Lamyctes pachepes</i> Tak.	+	+
<i>Dakrobium krivolutskiyi</i> Zal.	+	+
<i>Chinobium sachalinus</i> Verh.	+	+
<i>Lithobium sibiricum</i> Gerstf.	+	+
<i>L. microcephalus</i> Ssel.	+	+
<i>L. proximus</i> Ssel.	+	+

1	2	3
<i>L. fissuratus</i> Att.	+	+
<i>Monotarsobius nihamensis</i> Murak.	+	+
<i>M. kurchevae</i> Zal.	+	+
Geophilomorpha	26 / 0,06	55 / 0,13
<i>Escaryus koreanus</i> Tak.	11	—
<i>E. japonicus</i> Att.	+	—
<i>E. dentatus</i> Tit.	1,1	1,3
<i>E. polygonatus</i> Tit.	1,1	1,3
<i>E. perelae</i> Tit.	1,1	1,3
<i>E. krivolutskji</i> Titova	1,1	1,3
<i>Geophilus sounkyoensis</i> Tak.	4,4	50
<i>Arctogeophilus sachalinus</i> Verh.	3,4	—
<i>Strigamia transsilvanicus</i> Verh.	+	+
<i>Prolamnonyx mamaevi</i> Tit.	—	+
Aranei	7,0 / 0,04	8,8 / 0,05
Diptera	12 / 0,18	12 / 0,18
Axymyidae	0,3	0,3
Hesperinidae	—	0,5
<i>Hesperinus rohdendorfi</i> Kriv.		+
<i>Protaxymyia melanoptera</i> Mam. et Kriv.		+
Bibionidae	—	0,8
Tipulidae	2,3	1,3
Heleidae	—	0,5
Rhagionidae	3,0	2,5
Glutopidae	5,0	2,5
Dolichopodidae	0,3	0,5
Empididae	—	2,3
Phaonidae	0,3	—
Coleoptera		
Carabidae^	6,0 / 0,17	4,3 / 0,12
<i>Carabus (T.) billbergi</i> Mnnh.	+	—
<i>C. (T.) fraterculus</i> Rtt.	+	+
<i>C. (C.) jankowskii</i> Kr.	—	+
<i>Epaphius dorsostratus</i> Mor.	+	—
<i>Pterostichus (S.) orientalis</i> Motsch.	+	+
<i>Amara (B.) amplipennis</i> Baliani	+	+
<i>Pseudoophonus tridens</i> Mor.	+	—
<i>Lebia bifenestrata</i> Mor.	—	+
<i>Parena tripunctata</i> Bat.	+	—



1	2	3
Staphylinidae	6,7 / 0,02	4,0 / 0,01
<i>Philonthus laetus</i> Heer.	+	—
<i>Ph. nigrolineatus</i> Scheerp.	+	—
<i>Staphylinus teter</i> Boundr.	+	—
<i>Ocypus coreanus</i> J. Mull.	—	—
<i>Ocypus inexpectatus</i> Epp.	+	+
<i>O. subtilis</i> A. Tich.	+	—
<i>Xantholinus ussuricus</i> A. Tich.	+	+
<i>Gabrius mahdschuricus</i> Bernh.	+	+
<i>Lathrobium alexandrii</i> A. Tich.	—	+
<i>L. latum</i> A. Tich.	+	—
<i>Oxyporus maxillosus</i> F.	+	+
<i>Astilbus</i> sp.	+	—
<i>Conosoma pedicularium</i> Grav.	+	+
<i>Atheta</i> sp.	+	—
<i>Stenus</i> spp.	+	—
<i>Paederus latro</i> Smet.	—	+
<i>Bolitobius pygmaeus</i> L.	—	+
<i>Bryoporus gracilis</i> Sharp.	—	+
<i>Megarthritis impessiollis</i> Epp. ##	—	+
<i>Phloeostiba lapponica</i> Zett.	+	—
<i>Acidota crenata</i> F.	+	—
<i>Paraleaster coreanus</i> Wat.	+	+
<i>Boreaphilis kurentzovi</i> A. Tich.	+	+
<i>Throgphloeus</i> spp.	+	—
<i>Oxytelus rugosus</i> F.	+	—
<i>Mycetoporus mandshuricus</i> Bernh.	+	—
<i>M. similis</i> A. Tich.	+	—
<i>M. fusciventris</i> A. Tich.	+	+
<i>Mycetoporus</i> sp.	—	+
<i>Bolitobius striatus</i> L.	+	+
<i>Conosoma pseudolittoreum</i> Bernh.	+	+
<i>C. germanum</i> Sharp.	+	—
<i>Tachinus nigerrimus</i> Solsky	+	—
<i>T. gelidus</i> Epp.	+	+
<i>T. rufipennis</i> Gyll.	—	+
<i>Tachyporus obtusus</i> L.	+	+
<i>T. abdominalis</i> F.	+	+
<i>Stenus tichomirovae</i> Puthz.	+	—
<i>S. rufescens</i> Sharp.	—	+
<i>S. friebi</i> Bck.	+	—

1	2	3
<i>Medon laticeps</i> Ramb.	+	+
<i>Domene procera</i> Epp.	+	+
<i>D. curtipennis</i> Sharp.	+	+
<i>Lathrobium geminum</i> Kr.	+	—
<i>L. arnoldii</i> A. Tich.	+	—
<i>Philonthus ghilarovi</i> A. Tich.	+	—
<i>Ph. albipes</i> Grav.	+	+
<i>Ph. eimetarius</i> Grav.	+	+
<i>Ph. mercurii</i> A. Tich.	+	—
<i>Staphylinus chrysocomus</i> Mnnh.	+	—
<i>Heterothops cognatus</i> Sharp.	+	+
<i>Quedius grandiceps</i> Kr.	—	+
<i>Quedius</i> sp.	+	—
Elateridae	4,7 / 0,03	1,5 / 0,01
<i>Selatosomus reichardti</i> Denis	+	—
<i>Athous oblongus</i> Sols.	+	+
<i>Dalopius puerilis</i> Cand.	+	+
<i>Ectinus dahuricus</i> Cand.	+	+
<i>E. pilloseoides</i> Schum.	—	+
Curculionidae	—	3,8 / 0,02
Scarabaeidae	2,3 / 0,39	19 / 3,22
<i>Sericania fuscolineata</i> Motsch.	+	+
<i>Holotrichia diomphalia</i> Bater	+	—
Chrysomelidae	0,7 / 0,01	—
<i>Agelasa nigriceps</i> Motsch.	+	—
Cantharidae	0,3 / 0,01	0,7 / 0,03
Alleculidae	0,3 / 0,01	—
Silphidae	0,3 / 0,02	0,4 / 0,03
<i>Oiceoptoma thoracicum</i> L.	+	+
<i>Phosphuga atrata</i> L.	+	+
<i>Necrophorus vespilloides</i> Herbst.	+	+
<i>N. praedator praedator</i> Rtt.	+	+
<i>Silpha perforata</i> Gebl.	+	+
<b>ВСЕГО: 244 вида</b>	<b>300 / 35,02</b>	<b>324 / 41,94</b>

**Примечание.** \* — Уссурийский заповедник; \*\* — заповедник «Кедровая Падь» по данным (Гиляров, Перель, 1973; Крыжановский и др., 1973; Mikhalojuva, 2004); # — по данным (Курчева, 1977) (без биотопической привязки); биомасса рассчитана с использованием собственных данных по хр. Эповский (Ганин, 1997); ^ — только обитатели гемиэдафона, остальные виды показаны в табл. 9; ## — здесь и далее стафилиниды даны без биотопической привязки (Крыжановский и др., 1973).

**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны  
кедровников Приморья**

Группа	Южный Сихотэ-Алинь*		Средний Сихотэ-Алинь**
	горные леса	Долинные леса	Долинные леса
1	2	3	4
Tricladida	—	+	—
Nematoda	0,3 / 0,001	—	—
Oligochaeta			
Lumbricidae	33 / 14,68	14 / 4,24	11 / 4,37
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	33	14	11
<i>E.nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+	+	—
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	+	+	—
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen)***	—	+	—
Moniligastridae			
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates.	4,3 / 5,16	—	0,8 / 0,60
Hirudinea			
<i>Orobdella whitmani</i> Oka <sup>^</sup>	1,5 / 1,8	—	—
Enchytraeidae	41 / 0,25	14 / 0,09	9,2 / 0,02
Gastropoda <sup>#</sup>	5,0 / 1,12	15 / 3,36	2,4 / 0,16
Diplopoda	140 / 15,77	140 / 18,82	7,6 / 0,09
Polyzoniida			
<i>Angarozonium kurtschevae</i> (Mikh.)	7,0	—	—
<i>A. bonum</i> (Mikh.)	2,7	—	+
Julida			
<i>Anaulaciulus golovatchi</i> Mikh.	5,7	7,0	+
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	11	11	+
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	+	6,0	+
<i>Kopidoiulus continentalis</i> Gol.	4,6	—	—
<i>Ussuriulus pilifer</i> Gol.	+	5,0	—
<i>Orinisobates microthylax</i> Hoff.	+	+	—
Chordeumatida			
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	5,5	6,0	+
<i>Diplomaragna terricolor</i> Att.	1,2	0,5	—
<i>D. yakovlevka</i> Shear	—	+	—
<i>D. zimoveinaya</i> Mikh.	—	—	+
<i>D. anuchino</i> Shear	+	+	—
<i>D. lysaya</i> Shear	+	+	—
<i>Orietyla dahurica</i> (Gerstf.)	0,7	—	—

1	2	3	4
<i>Maritimosoma piceum</i> (Shear)	+	+	—
<i>Hoffmaneuropa exiguum</i> Gol.	2,6	4,3	—
<i>Megalotyla brevichaeta</i> Gol. et Mikh.	+	0,3	—
Polydesmida			
<i>Levizonus thaumasius</i> Att.	44	87	—
<i>L. distinctus</i> Mikh.	—	—	+
<i>L. malewitschi</i> Lok. et Gol.	—	—	+
<i>L. variabilis</i> Lok. et Gol.	34	3,0	—
<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	2.3	6,0	+
<i>Epanerchodus polymorphus f. simplicata</i> Mikh. et Gol.	0,8	1,0	—
<i>E. polymorphus f. digitata</i> Mikh. et Gol.	0,7	1,0	—
<i>E. koreanus</i> Verh.	+	—	—
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.	6,5	0,5	+
<i>U. abberans f. 1</i> Mikh.	2,0	—	+
<i>U. cornutus</i> Mikh.	8,3	—	—
<i>U. alveolatus</i> Mikh.	+	+	—
<i>U. lingulatus*</i> Mikh.			—
<i>Cawjeekelesia koreana</i> (Gol.)	0,8	+	+
Polyxenida			
<i>Polyxenus</i> sp.	—	—	+
Lithobiomorpha <sup>#</sup>	18 / 0,08	36 / 0,16	21 / 0,09
Geophilomorpha	36 / 0,08	38 / 0,08	19 / 0,07
<i>Escaryus koreanus</i> Tak.	18	+	
<i>E. japonicus</i> Att.	0,9	+	
<i>E. dentatus</i> Tit.	1,1	+	
<i>E. polygonatus</i> Tit.	1,1	+	
<i>E. perelae</i> Tit.	1,1	+	
<i>E. krivolutskji</i> Tit.	1,1	+	
<i>Geophilus souyunkyoensis</i> Tak.	0,9	+	
<i>Arctogeophilus sachalinus</i> Verh.	11	+	
<i>Strigamia hirsutipes</i> (Tat.)	0,9	+	
<i>Krateraspis striganovae</i> Tit.	—	+	
Aranei	0,5 / 0,01	11 / 0,22	7,6 / 0,02
Dermaptera			
Forficulidae			
<i>Anechura japonica</i> (Born.)	—	+	+
<i>Timomenus komarovi</i> Sem.	+	+	+

1	2	3	4
<i>Forficula robusta</i> Sem.	+	+	+
<i>F. vicaria</i> Sem.	+	+	+
Diptera	8,8 / 0,13	—	2,8 / 0,03
Axymyidae	0,5	—	
Limoniidae	1,0	—	
Rhagionidae	1,0	—	
Glutopidae	1,0	—	
Dolichopodidae	0,5	—	
Empididae	2,0	—	
Scatopsidae	1,0	—	
Coleoptera			
Carabidae <sup>#</sup>	3,0 / 0,09	2,0 / 0,06	2,0 / 0,06
<i>Carabus (H.) macleayi</i> Dej.	+	+	
<i>C. (A.) constricticollis</i> Kr.	+	+	
<i>C. (A.) schrencki</i> Motsch.	+	+	
<i>C. (A.) canaliculatus praedo</i> Sem. et Zn.	+	+	
<i>C. (A.) canaliculatus sichotensis</i> Born.	+	—	
<i>C. (C.) maximoviczi</i> Mor.	+	—	
<i>C. (C.) granulatus</i> L.	+	+	
<i>C. (C.) smaragdinus</i> Fisch.	+	+	
<i>C. (L.) venustus</i> Mor.	+	+	
<i>C. (T.) billbergi</i> Mnnh.	+	+	
<i>C. (M.) vietinghoffi</i> Ad.	+	+	
<i>C. (M.) hummeli</i> Fisch.	+	+	
<i>C. (E.) arcensis</i> Herbst.	+	+	
<i>C. (D.) aurocinetus</i> Motsch.	+	+	
<i>Leistus niger</i> Gebl.	+	+	
<i>Calasoma (C.) chinense</i> Kirby	+	+	
<i>Synuchus (C.) rjabuchini</i> Lafer	+	+	
<i>S. (P.) intermedium</i> Lindr.	+	+	
<i>S. (P.) agonus</i> Tschitsch.	+	+	
<i>Amara (Z.) plebeja</i> Gyll.	+	+	
<i>A. (A.) similata similata</i> Gyll.	+	+	
<i>A. (A.) kingdoni</i> Baliani	+	+	
<i>A. (A.) aeneola</i> Popp.	+	+	
<i>A. (B.) egorovi</i> Lafer	+	+	
<i>A. (B.) nigromontana</i> Lafer	+	+	

1	2	3	4
<i>A. (B.) minuta</i> Motsch.	+	+	
<i>A. (B.) pseudosimplicidens</i> Lafer	+	+	
<i>A. (C.) brunnea</i> Gyll.	+	+	
<i>Harpalus (H.) corporosus</i> Motsch.	+	—	
<i>H. (H.) affinis</i> Schrank	+	+	
<i>H. (H.) quadripunctatus</i> Dej	+	+	
<i>H. (H.) distinguendus</i> Duft.	+	+	
<i>H. (H.) rubripes</i> Duft.	+	+	
<i>H. (H.) obesus</i> Mor.	+	+	
<i>H. (H.) xanthopus</i> Gemm. et Har.	+	+	
<i>H. (H.) fuliginosus</i> Duft.	+	+	
<i>Bradycellus (T.) glabratus</i> Rtt.	+	+	
<i>B. (T.) nigrifulus</i> Rtt.	+	+	
<i>Cymindis (T.) vavariorum</i> L.	+	+	
<i>Agonum (E.) bellicum</i> Lutsch.	+	+	
<i>A. (P.) assimile</i> Payk.	+	+	
<i>A. (G.) atricomis</i> Bat.	—	+	
<i>A. (A.) fallax</i> Mor.	—	+	
<i>A. (A.) impressum</i> Pz.	—	+	
<i>Pterostichus (B.) neglectus</i> A. Mor.	+	+	
<i>Pt. (A.) eobius</i> Tschitsch.	+	+	
<i>Pt. (E.) sutschanensis</i> Jedl.	+	+	
<i>Pt. (B.) adstrictus</i> Eschsch.	+	+	
<i>Pt. (E.) arsenjevi</i> Lafer	+	+	
<i>Pt. (S.) alacer</i> A. Mor.	+	+	
<i>Pt. (M.) interruptus</i> Dej.	+	+	
<i>Pt. pr. jungens</i> Tschitsch.	+	+	
<i>Pt. (S.) orientalis</i> Motsch.	+	+	
<i>Pt. (A.) morawitzianus</i> Csiki	+	+	
<i>Pt. (A.) djakonovi</i> Lafer	+	+	
<i>Poecilus (P.) reflexicollis</i> Gebl.	+	+	
<i>Bembidion (M.) elevatum elevatum</i> Motsch.	+	+	
<i>B. (M.) elevatum lamprosimile</i> Net.	+	+	
<i>B. (Ch.) foveum</i> Motsch.	+	+	
<i>B. (E.) sibiricum</i> Dej.	+	+	
Staphylinidae <sup>#</sup>	4,5 / 0,01	3,0 / 0,01	5,3 / 0,01
Elateridae	1,8 / 0,01	8,0 / 0,04	10 / 0,05

1	2	3	4
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> Mnnh.	+	+	++
<i>Ectinus dahuricus</i> Cand.	+	+	++
<i>Cidnopus koltzei</i> Reitt.	+	+	+
<i>Selatosomus reichardti</i> Denis	+	+	+
<i>Dalopius puerilis</i> Cand.	+	+	+
<i>Athous oblongus</i> Sols.	+	+	+
Curculionidae	1,5 / 0,01	2,0 / 0,01	—
Scarabaeidae <sup>#</sup>	0,8 / 0,14	2,0 / 0,30	0,5 / 0,07
Chrisomelidae <sup>#</sup>	1,0 / 0,01	1,0 / 0,01	—
Cantharidae	1,8 / 0,06	—	—
Silphidae	0,3 / 0,02	—	—
<b>ВСЕГО: 254 вида</b>	<b>300 / 39,47</b>	<b>290 / 27,47</b>	<b>110 / 5,69</b>

**Примечание.** \* – Уссурийский, Лазовский заповедники (Гиляров, Перель, 1973; Титова, 1975; Mikhaljova, 2004); \*\* – Сихотэ-Алинский биосферный заповедник (Громыко, 1985; Михалёва, 1993); \*\*\* – отмечен только в гниющих пнях Уссурийского зап-ка; # – видовой состав дан в табл. 8; ^ – хищная олигохета (наземная пиявка); ## – видовой состав поверхностно-подстилочного комплекса и обитателей гемиэдафона дан без биотопической привязки (Определитель насекомых..., т. 3, ч. 1, 1989; т. 3, ч. 2, 1992; Ганин, 1997); \* – вид отмечен вблизи оз. Ханка в лесостепной зоне на южной оконечности Сихотэ-Алиня (Mikhaljova, 2004).

Таблица 10

**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны дубовых  
и широколиственных лесов Приморья**

Группа	Чёрные горы*	Южный Сихотэ-Алинь**	Средний Сихотэ-Алинь***	
		Дубняки	Широколиственные леса	
1	2	3	4	5
Nematoda				
Mermithidae	5,5 / 0,02	0,5 / 0,001	—	—
Oligochaeta				
Lumbricidae	16 / 4,85	41 / 18,24	23 / 9,14	23 / 9,31
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	—	+	23	23

1	2	3	4	5
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	16	41	+	+
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	+	+	+?	+?
<i>Dendrodriilus rubidus tenuis</i> (Eisen)	+	—		
Moniligastridae				
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates	7,5 / 9,0	5,5 / 6,60	4,0 / 3,0	—
Enchytraeidae	13 / 0,09	24 / 0,17	20 / 0,05	20 / 0,04
Gastropoda <sup>#</sup>	6,5 / 1,46	14 / 3,15	23 / 1,53	115 / 7,48
Diplopoda	27 / 2,78	170 / 32,48	21 / 0,25	144 / 11,41
<i>Angarozonium valerii</i> (Mikh.)		+	—	—
<i>A. bonum</i> (Mikh.)		—	+	+
<i>Pacificiulus amurensis</i> (Gerstf.)		4,5	+	++
<i>Anaulaciulus golovatschi</i> Mikh.		1,0	+	+
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)		—	+	+
<i>Orinisobates microthylax</i> Hoff.		+	—	+
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.		0,5	+	++
<i>Diplomaragna dalnegorica</i> Mikh.		—	+	—
<i>D. terricolor</i> Att.		+	—	—
<i>D. anuchino</i> Shear		+	—	—
<i>D. lysaya</i> Shear		+	—	—
<i>D. zimoveinaya</i> Mikh.		—	+	+
<i>Orientyla dahurica</i> (Gerstf.)		—	+	+
<i>Pacificosoma kuruma</i> (Mikh.)		—	+	+
<i>Levizonus laqueatus</i> Mikh.		166	—	—
<i>L. malewitschi</i> Lok. et Gol.		—	++	++
<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.		—	+	+
<i>Epanerchodus polymorphus</i> <i>f. simplicata</i> Mikh. et Gol.		0,8	+	+
<i>E. polymorphus f. digitata</i> Mikh. et Gol.		0,7	+	+
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.		—	+	++
<i>Cawjeekelia koreana</i> (Gol.)		—	—	+
Lithobiomorpha <sup>#</sup>	24 / 0,11	8 / 0,04	41 / 0,21	150 / 0,66
Geophilomorpha	52 / 0,12	16 / 0,04	35 / 0,09	160 / 0,57
<i>Escaryus koreanus</i> Tak.	19		++	++
<i>E. japonicus</i> Att.	—		+	+
<i>E. dentatus</i> Tit.	4,5		—	—
<i>E. polygonatus</i> Tit.	4,5		—	—
<i>E. krivolutskji</i> Tit.	4,5		+	+



1	2	3	4	5
<i>E. pereli</i> Tit.	—		+	++
<i>Geophilus souyunkyoensis</i> Tak.	16		++	+
<i>Arctogeophilus sachalinus</i> Verh.	+		+	+
<i>Strigamia hirsutipes</i> Tat.	+		+	+
<i>S. transsylvanicus</i> Verh.	+			
Aranei	8,5 / 0,17	9,0 / 0,17	25 / 0,07	130 / 0,36
Blattodea				
<i>Cryptocerus relictus</i> B.-Bien.	+	—	—	—
Diptera	12 / 0,18	7,0 / 0,11	3,5 / 0,04	8,0 / 0,08
Hesperinidae	1,0	—		
Tipulidae	2,0	—		
Limoniidae	2,0	—		
Rhagionidae	3,0	4,0		
Glutopidae	2,0	3,0		
Cyclorrhapha	1,5	—		
Coleoptera <sup>#</sup>				
Carabidae	6,5 / 0,20	10 / 0,31	1,8 / 0,05	3,0 / 0,08
Staphylinidae	3,0 / 0,01	2,0 / 0,01	2,5 / 0,01	30 / 0,12
<i>Lathrobium alexandri</i> A. Tich.	+	—	+	+
<i>L. latum</i> A. Tich.	—	+	++	++
<i>Oxyporus maxillosus</i> F.	+	+	++	++
<i>Bryoporus friebi</i> Scheerp.	+	—	+	+
<i>Philonthus reflexiventris</i> A. Tich.	—	—	+	+
<i>Paederus latro</i> Smet.	+	—	—	—
<i>Bolitobius pygmaeus</i> L.	+	—	—	—
<i>Ocipus coreanus</i> J. Hull.	+	—	—	—
<i>Xantholinus ussuricus</i> A. Tich.	+	—	—	—
<i>Gabrius mandschuricus</i> Bernh.	+	+	—	—
Elateridae	2,5 / 0,01	4,0 / 0,02	5,8 / 0,03	15 / 0,08
Curculionidae	6,0 / 0,01	—	1,0 / 0,01	2,0 / 0,02
Scarabaeidae	22 / 0,14	2,0 / 0,01	1,5 / 0,20	1,0 / 0,13
Chrisomelidae	—	—	1,8 / 0,02	3,0 / 0,03
Cantharidae	—	—	1,0 / 0,01	—
Silphidae	—	1,0 / 0,06	+	—
<b>ВСЕГО: 216 видов</b>	<b>220 / 19,15</b>	<b>300 / 61,41</b>	<b>190 / 14,71</b>	<b>800 / 30,37</b>

**Примечание.** \* — заповедник «Кедровая Падь» (Гиляров, Перель, 1973; Титова, 1973); \*\* — Уссурийский (Гиляров, Перель, 1973) и Лазовский заповедники (Mikhailova, 2004); \*\*\* — рассчитано по данным (Минеева, 1978 (п. Кавалерово), Михалёва, 1993; Ганин, 1997); # — видовой состав дан в табл. 8, 9.

**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны подзон долинных широколиственных и дубовых лесов**

Группа	Южный Сихотэ-Алинь*	Хр. Тукурингра**
	Широколиственные леса	Дубняк
1	2	3
Nematoda		
Mermithidae	12 / 0,04	—
Oligochaeta		
Lumbricidae	37 / 15,36	5,0 / 1,35
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)	37	5,0
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+	+
<i>E. fetida</i> (Sav.)^	+?	—
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	+	+
Moniligastridae	4,5 / 5,4	—
<i>Drawidae ghilarovi</i> Gates	4,5	—
Enchytraeidae	1360 / 2,72	30 / 0,15
Gastropoda#	26 / 5,81	5,0 / 0,30
Diplopoda	90 / 9,55	1,5 / 0,02
Julida		
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	14	—
<i>Anaulaciulus golovatchi</i> Mikh.	1,8	—
<i>Ussuriulus pilifer</i> Gol.	4,5	—
<i>Ansiulus abberans</i> Mikh. & Korsos	+	—
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	0,5	—
<i>S. schmidti</i> Gol.	+	—
<i>Orinisobates microthylax</i> Hoff.	+	—
Chordeumatida		
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	4,0	—
<i>Diplomaragna yakovlevka</i> Shear	+	—
<i>D. terricolor</i> Att.	+	—
<i>D. anuchino</i> Shear	+	—
<i>D. lysaya</i> Shear	+	—
<i>Maritimosoma reductum</i> (Shear)	+	—
<i>M. turova</i> (Mikh.)	+	—
<i>Orientyla dahurica</i> (Gerstf.)	5,5	—
<i>Hoffmaneuma exiguum</i> Gol.	0,3	—
<i>Megalotyia brevichaeta</i> Gol. et Mikh.	+	—

1	2	3
Polydesmida		
<i>Levizonus thaumasius</i> Att.	40,0	—
<i>L. variabilis</i> L.	3,0	—
<i>Sychotanus eurygaster</i> Att.	2,8	—
<i>Epanerchodus polymorphus</i> f. <i>simplicata</i> Mikh. et Gol.	3,5	—
<i>E. polymorphus</i> f. <i>digitata</i> Mikh. et Gol.	3,0	—
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Gol.	1,8	—
<i>U. bastakensis</i> Mikh.	—	1,5
<i>U. detersus</i> Gol.	0,3	—
<i>Cawjeekelia koreana</i> (Gol.)	2,3	—
Lithobiomorpha	67 / 0,30	13 / 0,06
<i>Lithobius microcephalus</i> Ssel.	+	1,0
<i>L. sibiricus</i> Gerstf.	+	3,0
<i>L. proximus</i> Ssel.	+	—
<i>L. fissuratus</i> Att.	+	—
<i>Monotarsobius nihamensis</i> Mur.	+	5,0
<i>M. minorniha</i> Zal.	—	2,5
<i>M. kurchevae</i> Zal.	+	—
<i>Dakrobium krivolutskyi</i> Zal.	+	1,0
<i>Chinobius sachalinus</i> Verh.	+	—
Geophilomorpha	81 / 0,19	6,5 / 0,03
<i>Geophilus souyunkyoensis</i> Tak.	+	—
<i>Geophilus</i> sp.	—	+
<i>Escaryus koreanus</i> Tak.	++	—
<i>E. perelae</i> Tit.	+	—
<i>E. dentatus</i> Tit.	+	—
<i>E. polygonatus</i> Tit.	+	—
<i>E. krivolutskji</i> Tit.	+	—
<i>Arctogeophilus sachalinus</i> Verh.	+	—
<i>Strigamia hirsutipes</i> Tat.	+	—
Aranei	30 / 0,17	25 / 0,05
Diptera	65 / 0,59	16 / 0,13
<i>Tipula</i> sp.		15
<i>Dioctria</i> sp.		0,5
Coleoptera		
Carabidae##	18 / 0,51	3,5 / 0,21
<i>Carabus(A.)canaliculatus canaliculatus</i> Ad.		0,5

1	2	3
<i>Amara (C.) brunnea</i> Gyll.		0,5
<i>Poecilus (M.) fortipes</i> Chaud.		0,5
<i>Bradycellus (T.) glabratus</i> Rtt.		2,0
Staphylinidae##	14 / 0,04	7,5 / 0,05
<i>Tachiporus nitidulus</i> F.		+
<i>Stenus</i> sp.		+
<i>Xantholinus ussuricus</i> A. Tich.		+
<i>Philonthus mongolicus</i> Cziki.		+
<i>Aleocharinae</i> gen. sp.		+
Elateridae	30 / 0,19	61 / 0,65
<i>Selatosomus reichardti</i> Denis		15
<i>S. ussuriensis</i> Denis		3,5
<i>Selatosomus</i> sp.		0,5
<i>Anostirus boeteri</i> (Cand.)		2,5
<i>Cidnopus parallelus</i> Motsch.		30
<i>C. koltzei</i> Rtt.		5,0
<i>Negastrius</i> sp.		3,0
<i>Athous oblongus</i> Solsky		0,5
<i>Hypnoidus</i> sp.		0,5
Curculionidae	20 / 0,11	3,0 / 0,02
<i>Sitona aberrans</i> Fst.		+
<i>S. amurensis</i> Fst.		+
Scarabaeidae	9,0 / 1,53	0,5 / 0,09
Chrysomelidae	1,0 / 0,01	–
<i>Syneta</i> sp.	+	
Cantharidae	12 / 0,40	1,0 / 0,03
<b>ВСЕГО: 232 и 100 видов соответственно</b>	<b>1880 / 42,92</b>	<b>180 / 3,14</b>

**Примечание.** \* – Верхнеуссурийский стационар (Курчева, 1979), Уссурийский и Лазовский заповедники (Mikhaljova, 2004); \*\* – Зейский заповедник (Рябинин, 1975; Перель, 1997); # – видовой состав в табл. 8; биомасса расчетная (Ганин, 1997); ## – только обитатели гемизафона; ^ – антропохорный вид компостных червей.

**Видовой состав и обилие почвенной мезофауны подзоны  
горных смешанных лесов переходного пояса**

Группа	Хр. Большой Хехшир*
1	2
Nematoda	
Mermithidae	4,8 / 0,04
Oligochaeta	
Lumbricidae	57 / 14,71
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen)**	52
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	4,6
Enchytraeidae	460 / 4,14
Gastropoda	49 / 7,28
<i>Discus pauper</i> (Gould.)	26
<i>Bradybaena maacki</i> (Gerstf.)	4,9
<i>B. ravida</i> (Bens.)	3,1
<i>B. ussuriensis</i> (West.)	2,3
<i>B. dieckmanni</i> (Mouss.)	1,1
<i>Succinea oblonga</i> Drap.	5,1
<i>S. lauta</i> Gould.	1,4
<i>Arion (M.) sibiricus</i> Simroth.	0,9
<i>Meghimatium bilineatum</i> (Bens.)	0,6
<i>Deroceras (A.) agreste</i> (L.)	0,3
<i>Pseudotrachium rubiginosa</i> (A. Schm.)	1,7
<i>Vertigo (I.) modesta alpestris</i> Ald.	0,3
<i>Zoogenetes harpa</i> (Say)	0,6
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gall.)	0,3
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	0,3
Diplopoda	52 / 0,49
<i>Angarozonium amurense</i> (Gerstf.)	1,1
<i>Orinisobates microthylax</i> Engh.***	+
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	7,0
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	19
<i>Diplomaragna ganini</i> Mikh.	14
<i>Pacifiosoma cristofer</i> (Mikh.)	2,1

1	2
<i>Sychotanus eurygaster</i> Att.	2,0
<i>Uniramidesmus septimus</i> Mikh.	7,1
Lithobiomorpha	49 / 0,31
<i>Lithobius microcephalus</i> Ssel.	+
<i>L. sibiricus</i> Gerstf.	+
<i>L. brandtii</i> Ssel.	+
<i>Monotarsobius nihamensis</i> Murak.	+
<i>M. tuberculatus</i> Murak.	+
<i>Chinobius orientalis</i> Ssel.	+
Geophilomorpha	55 / 0,13
<i>Escarius japonicus</i> Att.	25
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i> Folk.	18
<i>Strigamia acuminata</i> (Leach.)	12
Aranei <sup>#</sup>	18 / 0,09
Linyphiidae	
<i>Nenilium asiaticum</i> Esk.	4,0
<i>Oia imadatei</i> (Oi)	3,4
<i>Savignia zero</i> Esk.	1,1
<i>Wubanoidea pacificus</i> Esk. et Mar.	0,9
<i>Mirconeta viaria</i> (Black.)	0,9
<i>Centromerus pacificus</i> Esk. et Mar.	0,3
<i>Maro flavescens</i> (O.P.- Camb.)	0,3
<i>Asperthorax logunovi</i> Esk.	+
<i>A. kurenstikov</i> Esk.	+
<i>Bathyphantes eumenis</i> (L. Koch)	+
<i>Glophesis asiaticus</i> Esk.	+
<i>Lepthyphantes karpinskii</i> (O.P.- Camb.)	+
<i>Lophomma cognatum</i> Holm.	+
<i>Micragus herbigradus</i> (Black.)	+
<i>Savignya borea</i> Esk.	+
<i>Walckenaeria fraudatrix</i> Mill.	+
Thomisidae	
<i>Xysticus hedini</i> Sch.	0,9
<i>X. lepnevae</i> Ut.	1,0
<i>X. soldatovi</i> Ut.	0,9
<i>Oxiptila utochkini</i> Mar. et Chev.	+
<i>Pistius undulatus</i> Kar.	+
Salticidae	
<i>Phintella parva</i> (Wes.) ?	0,3

1	2
Clubionidae	
<i>Clubiona pseudogermanica</i> Sch.	0,6
<i>C. chabarovi</i> Mich.	0,6
<i>C. kimyongkii</i> Paik	0,4
<i>C. logunovi</i> Mich.	0,5
<i>C. microsapporensis</i> Mich.	0,5
Philodromidae	0,6
<i>Philodromus margaritatus</i> (Cl.)	+
<i>Ph. poecilus</i> Thor.	+
<i>Thanatus striatus</i> C.L. Koch	+
<i>Tibellus maritimus</i> (Men.)	+
Gnaphosidae	0,3
<i>Drassylus</i> sp.	+
<i>Haplodrassus</i> sp.	+
Liocraniidae	
<i>Agroeca</i> sp.	+
Lycosidae	
<i>Alopecosa pictillis</i> (Em.)	+
Theridiidae	
<i>Euryopes flavomaculatus</i> (C. L. Koch)	+
Opiliones <sup>#</sup>	1,0
<i>Hamitergum eobius</i> (Red.)	+
<i>Caddo agilis</i> Banks	+
<i>Melanopa grandis</i> Roewer	+
<i>Mitopus mongolicus</i> Roewer	+
<i>Nelima</i> sp.	+
<i>Odiellus tienmushnensis</i> (Wang)	+
<i>Taracus birsteini</i> (Liov.)	+
<i>Homolophus arcticus</i> Banks	+
Diptera	33 / 0,17
<i>Bibio</i> sp.	8,0
<i>Tipula</i> sp.	3,5
<i>Haematopota pluvialis</i> Big.	0,9
<i>H. pluvialis tristis</i> Big.	0,9
<i>Dolichopodidae</i> gen spp.	3,0
Coleoptera	
Carabidae	12 / 0,30
<i>Carabus (M.) hummeli</i> Fisch.	0,3
<i>C. (A.) canaliculatus careniger</i> Chaud.	+
<i>C. (T.) billbergi</i> Mnnh.	+
<i>C. (M.) vietinhoffi</i> Ad.	+
<i>Pterostichus (A.) eobius</i> Tschitsch.	0,7
<i>Pt. (Cryobius)</i> sp.	0,3

1	2
<i>Pt. (A.) djakonovi</i> Lafer	0,7
<i>Pt. (F.) chechcirensis</i> Lafer	0,3
<i>Pt. (B.) neglectus</i> Mor.	0,3
<i>Pt. (B.) adstrictus</i> Eschsch.	+
<i>Pt. (S.) alacer</i> A. Mor.	+
<i>Amara (A.) communis</i> Pz.	1,7
<i>Bradycellus (T.) glabratus</i> Rtt.	6,6
<i>Dromius (D.) augusticollis</i> J. Sahlb.	0,3
<i>Lebia bifenestrata</i> Mor.	0,3
Staphylinidae	40 / 0,06
<i>Atheta</i> spp.	23
<i>Philodromus setosus</i> Sahlb.	2,6
<i>Ph. carbonarius</i> Gyll.	1,4
<i>Gyrohypnus augustus</i> Steph.	1,4
<i>G. triticornis</i> Mueller	0,3
<i>Quedius longicornis</i> Kr.	0,3
<i>Enaesthetus granulipennis</i> Epp.	0,6
<i>Oxyroda</i> sp.	0,3
<i>Tachinus bicuspidatus</i> Sahlb.	0,3
<i>Stenus clavicornis</i> Scop.	0,3
Elateridae	19 / 0,40
<i>Ectinus dahuricus</i> (Cand.)	7,7
<i>Hypoganomorphus laeivollis</i> (Mnnh.)	6,9
<i>Dalopius puerilis</i> Cd.	3,1
<i>Cidnopus parallelus</i> Motsch.	0,3
<i>Denticollis varians</i> Germ.	0,3
<i>Athous subfuscus</i> Müll.	0,3
Curculionidae	13 / 0,04
<i>Sitona amurensis</i> Fst.	5,4
<i>Cyriophthalmus variegatus</i> Motsch.	4,3
<i>Curculio pictus</i> Roel.	3,4
Scarabaeidae	2,4 / 0,01
Chrysomelidae	3,4 / 0,10
Cantharidae	0,4 / 0,01
Silphidae	0,8 / 0,14
<b>ВСЕГО: 153 вида</b>	<b>870 / 28,86</b>

**Примечание.** \* – Большехехцирский заповедник, 300–400 м над ур. м.; \*\* – выделяется укрупненная полиплоидная форма червей-норников (Ганин, 1997); \*\*\* – подкорвовый вид; # – видовой состав частично приведен по данным (Куренщиков, Теурусак, 2000; Marusik et al., 2007).



Видовой состав и обилие почвенной мезофауны темнохвойных лесов юга Дальнего Востока

Группа	Сахалин*		Южный Сихотэ-Алинь**		Северный Сихотэ-Алинь		Приамурье					
	Горный	2	Горный	3	Горный***	4	Долинный****	5	Горный*****	6	Долинный*****	7
1												
Nematoda												
Mermithidae	–		3,8 / 0,01		–							
Oligochaeta												
Lumbricidae	1,3 / 0,12		29 / 9,11		–			0,3 / 0,16		14 / 7,06		3,0 / 0,48
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	+		29		–			0,3		5,0		3,0
<i>nordenskioldi</i> (Eisen)*												
<i>E. nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	–		–		–			–		9,0		–
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	+		+		–			+		–		+
<i>Dendrodriilus rubidus tenuis</i> (Eisen)	1,3		–		–			–		–		–
Moniligastridae												
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates	–		0,8 / 0,96		–			–		–		–
Megascoclecidae	+ ?		–		–			–		–		–
Enchytraeidae	290 / 1,09		720 / 2,71		78 / 0,30			410 / 1,54		245 / 3,56		200 / 0,76
Gastropoda	1,4 / 0,08		1,8 / 0,10		9,6 / 0,18			19 / 2,18		3,0 / 1,04		18 / 0,22
Cochlicopidae	+		+		+			+		+		+
<i>Cochlicopa shikotanica</i> (Star.)												
Succineidae	+				–			–		–		–
<i>Succinea lauta</i> Gould.								7,7		1,1		–
<i>S. oblonga</i> Drap.	–				–			–		–		–

1	2	3	4	5	6	7
Valloniidae						
<i>Zoogenetes harpa</i> (Say)	+		0,6	3,3	—	0,4
<i>Vallonia (V.) costata</i> (Müll.)	0,3		0,3	1,7	—	—
Zonitidae						
<i>Pristiloma japonica</i> Pils. et Hir.	0,6			—	—	—
<i>Nesovitrexa hammonis</i> (Ström.)	+		4,7	1,3	—	7,3
Euconulidae						
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	0,2		3,7	2,7	—	6,6
Agriolimnacididae						
<i>Deroceas (D.) laeve</i> (Müll.)	0,3		—	—	—	—
Bradybaenidae						
<i>Karaffohelex weyrichii</i> (Schr.)	+		—	—	—	—
<i>Bradybaena maacki</i> (Gerstf.)	—		—	2,0	1,0	—
<i>B. ravidula</i> (Benson)	—		—	0,7	0,4	—
Vertiginidae						
<i>Vertigo (I.) modesta modesta</i> (Say)	+		—	—	—	—
<i>V. (I.) modesta alpestris</i> Ald.	—		—	0,3	—	0,4
<i>Collumella edentula</i> (Drap.)	+		—	—	—	—
Arionidae						
<i>Arion (M.) sibiricus</i> Simroth.	—		0,3	0,6	—	0,7
Discidae						
<i>Discus pauper</i> (Gould.)	+		—	2,3(330)	0,4	0,4(150)
Philomycidae						
<i>Meghimatium bilineatum</i> (Bens.)	—		—	—	—	0,7

1	2	3	4	5	6	7
Diplopoda	28 / 0,28	103 / 2,06	47 / 0,31	20 / 0,12	54 / 0,19	10 / 0,03
Polyzoniida						
<i>Angarozonium amurense</i> (Gerstf.)	+	-	-	-	2,6	-
<i>A. bonum</i> (Mikh.)	-	+	-	-	-	-
<i>A. aduncum</i> (Mikh.)	+	-	-	-	-	-
Julida						
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	-	++	5,0	0,3	-	-
<i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.)	-	+	-	-	-	-
<i>Ussuriulus pilifer</i> Gol.	-	+	-	-	-	-
<i>Orinisobates soror</i> Enghoff.	+	-	-	-	-	-
<i>O. microthylax</i> Engh.	+	+	-	+	-	+
Chordeumatida						
<i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol.	+	++	21	8,3	14	7,5
<i>Hoffmaneuropa exiguum</i> Gol.	-	+	-	-	-	-
<i>Crassolyta amurica</i> Gol.	-	-	+	+	-	-
<i>Diplomaragna terricolor</i> Att.	-	++	-	-	-	-
<i>D. ganini</i> Mikh.	-	-	-	-	8,7	-
<i>Pacifosoma cristofer</i> (Mikh.)	-	-	21	11	-	2,5
<i>Sakhalineuropa molodovae</i> Gol.	+	-	-	-	-	-
<i>Golovatchia magda</i> Shear"						
<i>Orienthylla bureyinskaya</i> (Mikh.)"						
Polydesmidae						
<i>Uniramidesmus septimus</i> Mikh.	+	-	-	-	28	-
<i>U. dentatus</i> Mikh.	-	+	-	-	-	-
<i>Levizonus variabilis</i> Lok. et Gol.	-	+	-	-	-	-
<i>L. malewitschi</i> Lok. et Gol.	-	+	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7
<i>Sichotanus eurygaster</i> Att.	—	—	—	—	—	—
Lithobiomorpha	21 / 0,07	119 / 0,4	119 / 0,39	55 / 0,21	50 / 0,16	52 / 0,23
<i>Chinobius sachalinus</i> Verh.	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. orientalis</i> Ssel.	+	+	+	+	+	+
<i>Lithobius brandtii</i> Ssel.	+	+	+	+	+	+
<i>L. sibiricus</i> Gerst.	+	+	+	+	+	+
<i>L. proximus</i> Ssel.	+	+	—	—	—	—
<i>L. haasci</i> Att.	+	—	—	—	—	—
<i>L. otasanus</i> Tak.	+	—	—	—	—	—
<i>Monotarsobius porathi</i> Ssel.	+	+	+	+	+	+
<i>M. takakuwai</i> Verh.	+	—	—	—	—	—
Geophilomorpha	45 / 0,14	250 / 0,78	82 / 0,26	84 / 0,21	145 / 0,36	39 / 0,22
<i>Arctogeophilus sachalinus</i> Verh.	14	—	—	—	—	—
<i>A. macrocephalus</i> Folk.	—	—	61	65	87	++
<i>Strigamia saccolinensis</i> Mein.	5,0	—	—	—	—	—
<i>S. acuminata</i> (Leach.)	—	—	4,0	7,0	14	+
<i>Escaryus japonicus</i> Att.	5,2	+	18	12	50	++
<i>E. molodovae</i> Tit.	0,9	—	—	—	—	—
<i>E. hirsutus</i> Tit.	2,6	—	—	—	—	—
<i>Prolamnonyx dentatus</i> Tak.	17	—	—	—	—	—
Amphipoda						
Talitridae						
<i>Orchesita</i> sp.	+	—	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7
Aranei	71 / 0,08	48 / 0,06	77 / 0,10	52 / 0,11	26 / 0,04	154 / 0,17
Linyphiidae						
<i>Agyneta canta</i>			—	—	—	3,3
<i>Microneta viaria</i> (Black.)			—	—	+	—
<i>Oreonetides badjalenensis</i> Esk.			—	—	—	1,1
<i>O. helsingeni</i> Esk.			—	—	+	—
<i>Neriene japonica</i> (Oi)			—	—	—	1,1
<i>Gonatum pacificum</i> Esk.			—	4,8	4,7	—
<i>Bathuphantes eumenis</i> (L. Koch)			—	0,4	—	—
<i>Parasisis amurensis</i> Esk.			—	1,2	—	—
<i>Tibioploides arcuatus</i> (Tull.)			1,4	—	—	—
<i>Maso sundevalli</i> (West.)			—	1,2	—	—
<i>Centromerus amurensis</i> Esk. et Mar.			1,4	—	—	1,4
<i>C. pacificus</i> Esk. et Mar.			1,4	8,4	3,2	2,2
<i>Maro flavescens</i> (O. P.-Camb.)			—	1,2	—	—
<i>M. borealis</i> Esk.			—	—	—	3,2
<i>Lepthyphantes ussuricus</i> (Tan.)			0,4	—	—	—
<i>L. karpinskii</i> (O. P.-Camb.)			1,0	—	—	—
<i>Savignio zero</i> Esk.			—	1,2	6,6	—
<i>Wubanooides pacificus</i> Esk. et Mar.			6,2	—	1,6	3,3
<i>W. septentrionalis</i> (Oi)			—	4,8	—	—
<i>Scotinotylus alpinus</i> (L. Koch)			1,4	—	—	—
<i>Erigoninae</i> gen sp.			—	1,7	—	—
<i>Walckenaeria picetorum</i> Palm.			—	—	—	+

1	2	3	4	5	6	7
<i>W. lepta</i> Kul.			+	+	-	-
<i>W. karpinskii</i> (O.P.-Camb.)			-	-	-	+
<i>W. clavicornis</i> (Em.)			-?	+	-	-
<i>Nenilium asiaticum</i> Esk.			20	1,2	1,6	5,5
<i>Oia imadatei</i> (Oi)			15	5,5	-	117
<i>Asperthorax logunovi</i> Esk.			-	-	-	+
<i>Ceratinella rosea</i> Ol.			-	-	-	1,1
<i>Metopobacterus prominulus</i> (O.P.-Camb.)			-	-	-	+
Philodromidae						
<i>Philodromus</i> sp.			-	1,0	-	-
<i>Tibellus</i> sp.			1,4	-	-	-
Thomisidae						
<i>Xysticus lepnevae</i> Ut.			15	5,2	+	-
<i>Oxyptila balcaricka</i> Ov.			-	4,2	-	-
<i>O. sakhalinensis</i> Ono			-	-	-	+
<i>O. sincera</i> Kul.			-	-	-	5,5
<i>Tmarus</i> sp.			1,4	-	-	-
Salticidae						
<i>Euophrys frontalis</i> (Black.)			-	1,4	-	-
Hahniidae						
<i>Hahnina nava</i> (Black.)			3,6	3,2	-	3,3
Clubionidae			1,0	0,4	-	-
<i>Clubiona kimyongkii</i> Paik			-	-	3,2	-
<i>C. interfecta</i> L. Koch			-	-	-	1,1

1	2	3	4	5	6	7
<i>C. evoronensis</i> Mich.			-	-	-	+
<i>C. chabarovi</i> Mich. Theridiidae			-	-	+	+
<i>Robertus kastoni</i> Esk.			0,4	-	-	-
<i>Theridion bimaculatum</i> (Linn.) Gnaphosidae			-	-	-	+
<i>Micaria pulicaria</i> (Sun.) Ageleidae			2,4	1,0	1,6	-
<i>Coelotes</i> sp. Lycosidae			-	3,8	-	-
<i>Pardosa eiseni</i> (Thor.) Dictynidae			-	0,4	1,6	-
<i>Dicyna arundinacea</i> (Linn.) Araneidae			0,4	-	-	+
Opiliones			0,4	-	1,6	-
<i>Homolophus areticus</i> Banks			2,4 / 0,03	-	1,2 / 0,02	-
<i>Taracus birsteini</i> (Ljov.)			+	-	+	-
<i>Nipponopsalis yezoensis</i> (Suzuki)			+	-	+	-
Diptera	+	-	-	-	-	-
Tipulidae	10 / 0,09	35 / 0,32	10 / 0,14	17 / 0,09	19 / 0,39	23 / 0,43
<i>Tipula</i> sp.	0,7				0,4	
Limoniidae						
<i>Limonia</i> sp.	1,1					

1	2	3	4	5	6	7
<i>Hexatoma</i> sp.	0,3					
Tendipedidae	0,4					
Cecidomyiidae	1,1					
Stratiomyidae	0,4					
Rhagionidae						
<i>Rhagio</i> sp.	4,2					
<i>Symphoromyia</i> sp.	0,8					
Empididae	0,6			+	+	
Dolichopodidae	—					
Bibionidae	—			+		
<i>Biblio</i> sp.						
Tabanidae						
<i>Hybomitra stigmoptera</i> Ols.	—				1,1	
<i>H. distinguenda configna</i> Ols.	—				0,4	
<i>Haematopota pluvialis</i> Big.	—				2,9	
<i>H. pluvialis tristis</i> Big.	—				2,9	
<i>Chrysops</i> sp.	—				0,7	
Coleoptera	44 / 1,21	89 / 2,34	68 / 0,70	57 / 0,54	30 / 0,38	78 / 0,67
Carabidae	4,8 / 0,66	22 / 1,10	0,3 / 0,04	3,0 / 0,13	4,0 / 0,13	6,0 / 0,38
<i>Carabus (A.) avinovi</i> Sem. et Zn.	+		—	—	—	—
<i>C. (A.) lopatini</i> Mor.	+		—	—	—	—
<i>C. (A.) canaliculatus diamesus</i> Sem. et Zn.	+		—	—	—	—



1	2	3	4	5	6	7
<i>C. (A.) arboreus</i> Lew.	+		—	—	—	—
<i>Leistus niger</i> Gebl.	+		—	—	—	—
<i>Notiophilus fasciatus</i> Makl.	+		—	—	—	—
<i>Trechus nakaguroi nakaguroi</i> Veno	—		+	—	+	—
<i>T. apicalis</i> Motsch.	—		—	2,3	—	2,5
<i>T. nakaguroi sachalinensis</i> Lafer	+		—	—	—	—
<i>Pterostichus (S.) alacer</i> A. Mor.	+		—	—	—	—
<i>Pt. (S.) orientalis</i> Motsch.	—		—	0,3	—	—
<i>Pt. (E.) eximius</i> Mor.	—		0,3	—	—	—
<i>Pt. (A.) djakonovi</i> Lafer	—		—	—	—	1,7
<i>Pterostichus (Criobius) sp.</i>	—		—	0,3	—	—
<i>Synuchus (S.) congruus</i> Gyll.	+		—	—	—	—
<i>Calathus (C.) micropterus</i> Duft.	+		—	—	—	—
<i>Brachycellus (T.) glabratus</i> Reitt.	—		—	—	2,6	1,7
Staphylinidae	15 / 0,05	28 / 0,09	21 / 0,02	20 / 0,06	12 / 0,05	43 / 0,09
<i>Pseudopsis sulcata</i> Neum.	+		—	—	—	—
<i>Nordenskoeldtia glacialis</i> J. Sahlb.	+		—	—	—	—
<i>Lathrobium japonicum</i> Bernh.	+		—	—	—	—
<i>L. geminum</i> Kr.	—		2,2	—	—	—
<i>L. latum</i> A. Fich.	—		—	—	—	—
<i>L. brunripes</i> F.	—		—	0,5	—	—
<i>L. sachalinensis</i> A. Tich.	+		—	3,7	—	—
<i>L. molodovi</i> A. Tich.	+		—	—	—	—
<i>Lathrobium</i> sp.	—		—	—	0,4	—
<i>Oxyopoda</i> spp.	+		—	—	0,4	—
<i>Philonthus addendus</i> Sharp	+		—	—	—	—
<i>Ph. albipes</i> Grav.	—		—	1,4	—	—

1	2	3	4	5	6	7
<i>Ph. varius</i> Gyll.	—				—	
<i>Ph. carbonarius</i> Gyll.	—			0,7	0,8	
<i>Quedius molochinus</i> Grav.	+				—	
<i>Q. falgidus</i> F.	—				0,8	
<i>Tachinus nigerrimus</i> Solsky	+				—	
<i>T. (Drymoporus)</i> sp. 1	+				—	
<i>T. bicuspidatus</i> Sahlb.	—				0,4	
<i>Tachinus</i> sp. 2	+		5,7	11	—	
<i>Atheta</i> spp.	+				2,6	
<i>Bolitobius trinitatus</i> Er.	+				—	
<i>B. arquatatus</i> Fauv.	+				—	
<i>B. thoracicus</i> F.	+				—	
<i>Sipalia circellaris</i> Grav.	+				—	
<i>Aleochara</i> sp.	+				—	
<i>Aleocharinae</i> gen spp.	+		3,3	—	1,8	
<i>Ontholestes tessellatus</i> Four.	—		—	0,7	—	
<i>Stenus ruralis</i> Er.	—		4,7	—	—	
<i>S. similis</i> Most.	—		1,4	—	—	
<i>S. junco</i> F.	—		—	—	0,4	
<i>Omsilla canaliculatus</i> F.	—		1,0	—	—	
<i>Gyrochypum augustatus</i> Steph.	—		0,5	—	—	
<i>Enaestethus granulipennis</i> Epp.	—		0,5	—	—	
<i>Arpedium quadratum</i> Grav.	—		0,5	—	—	
<i>Drusilla canaliculata</i> F.	—		—	—	0,7	
<i>Bryocharis cingulata</i> Gyll.	—		—	—	0,4	

1	2	3	4	5	6	7
<i>Hyctoporus punctatus</i> Gyll.	—					
Elateridae	14 / 0,20	11 / 0,16	13 / 0,24	22 / 0,27	0,4 24 / 0,05	—
<i>Athous inornatus</i> Lew.	+					
<i>A. subfuscus</i> Mьll.	—			4,3	0,4	
<i>Denticollis varians</i> Germ.	+			5,7	0,8	
<i>Selatosomus rugosus</i> Germ.	+		2,0	1,0		
<i>S. puncticollis</i> Motsch.	+					
<i>S. reichardtii</i> Denis	—		0,3			
<i>S. nigricornis</i> Pz.	—		0,3			
<i>Ampedus pomorum</i> Herbs.	+					
<i>A. nigror</i> Rtt.	—		2,3	1,3	0,4	
<i>A. balteatus</i> L.	—		2,0			
<i>A. lepidus</i> Mäkl.	—		1,3			
<i>A. nigrinus</i> Holst.	—		0,7			
<i>A. basalis</i> Mnnh.	—		0,3			
<i>Ampedus</i> sp.	+			0,3		
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> Mnnh.	+			6,3	0,8	
<i>Eanus costalis</i> Payk.	—			3,0		
<i>Liotrichus (L.) affinis</i> Payk.	—			0,7		
<i>Cidnopus parallelus</i> Motsch.	—		1,3			
<i>C. koltzei</i> Rtt.	—		3,3			
<i>Lacon conspersus</i> Gyll.	—		0,3			
Curculionidae	3,1 / 0,05	2,0 / 0,03	9,6 / 0,15	2,0 / 0,02	3,0 / 0,01	6,5 / 0,07
<i>Curculio cerasorum</i> Payk.	+					—
<i>Kurilionus insolitus</i> Sharp.	+					—

1	2	3	4	5	6	7
<i>Cyriophthalmus inquinatus</i> Fst.	+		—	—	—	—
<i>C. variegatus</i> Motsch.	—		7,0	2,0	0,5	6,0
<i>Hylobius pinastri karafutonis</i> Köno	+		—	—	—	—
<i>H. pinastri</i> Gyll.	—		2,3	—	—	—
<i>Omitas</i> sp.	—		0,3	—	—	—
<i>Dactylothus</i> sp.	—		—	—	2,0	—
<i>Sitona amurensis</i> Fst.	—		—	—	0,5	—
<i>Grypus mannerheimi</i> Fst.	—		—	—	—	0,5
Scarabaeidae	1,0 / 0,02	—	0,7 / 0,02	—	1,2 / 0,01	—
<i>Sericania sachalinensis</i> Mats.	+		—	—	—	—
Chrysomelidae	1,6 / 0,08	11 / 0,55	—	0,8 / 0,04	—	—
<i>Syneta betulae amurensis</i> Pic.	+	+	—	—	—	—
Cantharidae	3,3 / 0,01	10 / 0,03	—	—	—	—
<i>Cantharis livida</i> L.	+		—	—	—	—
Silphidae	1,0 / 0,14	—	—	—	0,2 / 0,05	—
<i>Necrophorus tenuipes</i> Lem.	+		—	—	—	—
<i>N. praedator</i> Rtt.	+		—	—	—	—
<i>N. vespilloides</i> Herbst.	+		—	—	—	—
<b>ВСЕГО: 241 вид</b>	<b>510 / 3,16</b>	<b>1410 / 18,98</b>	<b>480 / 2,41</b>	<b>720 / 5,0</b>	<b>580 / 13,20</b>	<b>570 / 3,21</b>

**Примечание.** \* — г. Чехова (Молодова, 1973; Титова, 1975); \*\* — Верхнеуссурийский стационар (Курчева, 1979); \*\*\* — хр. Скалистый, г. Шаман; \*\*\*\* — хр. Большой Хехир, заповедник; \*\*\*\*\* — Приэвронье; # — в горном Приамурье выделяется укрупненная полиплоидная форма червей (Ганин, 1997); в скобках — качественный сбор в период засухи во влажных пнях и под корой валежин; / — отмечены по нашим сборам в пихтарнике с лиственницей хр. Баджал, Верхнебуруинский район (Mikhajlova, 2004).

## Видовой состав и обилие почвенной мезофауны листенничников

Группа	Нижний Амур				Хр. Тукурингра
	Листеннично-березовый лес*	Листенничник разноотравный**	Листенничник разноотравно-багульниковый***	Листенничник багульниково-зеленомошный****	
1	2	3	4	5	6
Nematoda					
Mermithidae	0,5 / 0,002	—	—	—	—
Oligochaeta					
Lumbricidae	+	11 / 2,0	9,7 / 1,13	0,1 / 0,02	8,5 / 1,36
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i> (Mal.)	+	11	7,0	0,1	8,5
<i>Allolobophora parva</i> Eisen	—	—	2,7	—	—
Moniligastridae					
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates	+	+	6,0 / 1,85	—	—
Enchytraeidae					
Gastropoda	220 / 0,84	160 / 0,77	30 / 0,15	80 / 0,44	380 / 1,90
<i>Arion (M.) sibiricus</i> Simiroth.	3,0 / 0,03	21 / 0,51	25 / 1,11	18 / 0,32	22 / 0,73
<i>Bradybaena dieckmanni</i> (Mouss.)	—	—	2,3	—	—
<i>B. maacki</i> (Gerstf.)	—	—	1,5	1,8	—
<i>Discus ruderatus</i> (Stud.)	—	—	“	—	—
<i>D. pauper</i> (Gould.)	—	++	1,5	—	—
<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	—	++	4,6	—	—
<i>Nesovitrea hammonis</i> (Strom.)	1,0	+	3,8	1,8	—
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gall.)	2,0	+	6,1	14	—
	—	+	4,6	—	—

1	2	3	4	5	6
Diplopoda	17 / 0,15	30 / 0,39	20 / 0,16	8,4 / 0,06	6,0 / 0,05
<i>Angarozonium amurense</i> (Gerstf.)	7,0	21	4,0	0,8	
<i>Underwoodia kurtischevae</i> Gol.	1,0	6,0	12	2,0	
<i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerstf.)	—	3,5	2,7	—	
<i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh.	—	0,3	—	—	
<i>Pacifiosoma cristofer</i> (Mikh.)	8,5	—	0,3	5,6	
<i>Mongoliulidae</i> gen. sp.	—	—	1,3	—	
Lithobiotomorpha	21 / 0,13	45 / 0,27	57 / 0,24	34 / 0,21	22 / 0,14
<i>Lithobius microcephalus</i> Ssel.					0,5
<i>L. sibiricus</i> Gerstf.					1,5
<i>Monotarsobius nihamensis</i> Mur.					3,0
<i>M. alticus</i> Loksa					11
<i>M. minorniha</i> Zal.					6,0
Geophilomorpha	50 / 0,43	82 / 0,30	46 / 0,15	15 / 0,06	50 / 0,25
<i>Arctogeophylus marcocephalus</i> Folk.		47	26	6,4	—
<i>Escartius japonicus</i> Att.		12	17	8,0	23
<i>Escartius sibiricus</i> Cook.		—	—	—	21
<i>Strigamia acuminatus</i> (Leach.)		—	3,0	0,6	1,0
<i>S. sulcatus</i> Ssel.		6,0	—	—	—
<i>Geophilus</i> sp.		17	—	—	4,5
Aranei	74 / 0,23	40 / 0,13	110 / 0,21	78 / 0,14	76 / 0,14
Linyphiidae					
<i>Maro borealis</i> Esk.	+		—	4,7	

1	2	3	4	5	6
<i>M. flavescens</i> (O.P.-Camb.)	+		—	—	
<i>Otia imadatei</i> (Oi)	—		45	25	
<i>Orepretides helsingeni</i> Esk.	—		—	1,6	
<i>Centromerus amurensis</i> Esk. et Mar.	—		4,7	3,1	
<i>C. orientalis</i> Esk.	+		—	—	
<i>Micragus herbigradus</i> (Black.)	—		—	1,6	
<i>Ceratinella rosea</i> Ol.	—		7,3	—	
<i>Carorita linnaea</i> Gr. et Bish.	—		—	1,6	
<i>Tibioploides arcuatus</i> (Tull.)	—		2,1	—	
<i>Hylyphantes nigrinus</i> (Sim.)	—		—	3,1	
<i>Parasisis amurensis</i> Esk.	—		2,1	—	
<i>Microneta viaria</i> (Black.)	—		1,1	—	
<i>Neriene emphana</i> (Walck.)	+		—	—	
<i>Ceraticellus</i> sp.	—		1,1	—	
<i>Lepthyphantes ussuricus</i> Tan.	—		1,1	—	
<i>Ceratinopsis interventa</i> Ch.	+		—	—	
<i>Erigoninae</i> gen sp.	—		1,1	3,1	
<i>Concavocephalus rubens</i> Esk.	+		—	—	
<i>Linyphia</i> sp.	—		1,1	—	
<i>Miniotulus pusilus</i> (Wid. et Reuss)	—		+	+	
<i>Scotinotylus amurensis</i> Es. et Mar.	—	+	0,5	—	
<i>Wubanooides pacificus</i> Esk et Mar.	+		—	—	
Thomisidae					
<i>Oxyptila sincera</i> Kul.	—		7,9	1,6	

1	2	3	4	5	6
<i>Xysticus ephippiatus</i> Sim.	—		1,1	1,0	
Philodromidae					
<i>Tibellus marginatus</i> Cl.	+		—	—	
<i>T. oblongus</i> (Walck.)	—		1,6	1,6	
<i>Philodromus</i> sp.	—		7,9	1,6	
Clubionidae					
<i>Clubiona subborealis</i> Mich.	—		3,7	2,1	
<i>C. irinae</i> Mich.	—		1,1	—	
<i>C. bakurovi</i> Mich.		+			
Theridiidae					
<i>Theridion varians</i> Hahn.	—		1,1	—	
<i>Achaearanea</i> sp.1	—		0,3	—	
<i>Achaearanea</i> sp.2	—		0,2	—	
<i>Robertus unguilatus</i> Vog.	—		—	4,7	
<i>Theridion bimaculatum</i> (Linn.)	—		+	+	
Tetragnathidae					
<i>Tetragnatha isidis</i> (Sim.)	—		1,5	—	
Araneidae					
<i>Hyposinga pygmaea</i> (Sun.)	—		4,7	0,5	
Salticidae					
<i>Euophrys frontalis</i> (Black.)	—		1,1	—	
<i>Evarcha arcuata</i> (Cl.)	—		—	0,5	



1	2	3	4	5	6
Gnaphosidae					
<i>Haplodrassus hiemalis</i> (Em.)	—		4,7	2,6	
Agelenidae	—		1,1	1,0	
Lycosidae	—		3,7	16	
Dictynidae	—		3,2	—	
Opiliones			+	—	—
<i>Mitopus mongolicus</i>	2,5 / 0,04	—	+	—	—
Diptera	70 / 0,55	40 / 0,23	22 / 0,18	9,0 / 0,02	16 / 0,16
Rhagionidae		+	0,7	—	3,5
<i>Rhagio</i> sp.					
Empididae					1,0
<i>Empus</i> sp.					
Bibionidae		30	2,0	—	4,5
<i>Biblio</i> sp.					
Tipulidae	45	3,0	0,3	—	—
<i>Tipula</i> sp.		+			
Tabanidae					
<i>Haematopota tamerlani</i> Szil.			0,7	—	—
<i>H. pluvialis tristis</i> Big.			1,0	—	—
<i>H. pluvialis</i> L.			0,7	0,7	—
Cecidomyiidae					0,5
Muscidae					2,5
Phoridae					0,5
Calliophoridae					1,0
Coleoptera	36 / 0,68	102 / 1,32	62 / 0,70	32 / 0,07	63 / 0,48
Carabidae	12 / 0,36	27 / 0,48	9,0 / 0,10	3,0 / 0,02	8,0 / 0,11

1	2	3	4	5	6
<i>Carabus (M.) vietinghoffi</i> Ad.		+			
<i>C. (A.) canaliculatus sichotensis</i> Born.		++			
<i>Harpalus (H.) quadripunctatus</i> Dej.	-	0,4	-	-	-
<i>H. (H.) xanthopus</i> Gem. et Har.	-	0,6	-	-	-
<i>H. (H.) modestus</i> Dej		+			
<i>H. (H.) lokayi</i> Jedl.	-	+	-	-	1,0
<i>H. (H.) fuliginosus</i> Duft.	-	-	-	0,5	-
<i>Pterostichus (B.) adstrictus</i> Eschsch.	-	0,1	-	-	-
<i>Pt. (A.) morawitzianus</i> Csiki	0,7	0,1	-	-	-
<i>Pt. (B.) neglectus</i> Mor.	-	0,1	0,5	-	-
<i>Pt. (E.) eximilis</i> Mor.	0,3	0,2	-	-	-
<i>Pt. (A.) djakonovi</i> Lafer	2,3	-	-	0,5	-
<i>Pt. (F.) procax</i> Mor.		++			
<i>Amara (A.) communis</i> Pz.	-	3,2	-	-	-
<i>A. (A.) aeneola</i> Popp.	-	-	-	-	4,5
<i>A. (A.) consimilis</i> Baliani	-	0,2	-	-	-
<i>A. (B.) majuscula</i> Chaud.	-	-	-	-	1,0
<i>A. (A.) familiaris</i> Duft.		+			
<i>A. (Z.) plebeja</i> Gyll.	0,6	+	-	-	-
<i>A. (A.) lunicollis</i> Schiodte		+			
<i>A. (C.) sichotana</i> Lafer	0,3	-	-	-	-
<i>Bembidion (M.) elevatum</i> Motsch.	0,6	0,2	-	-	0,5
<i>B. (E.) ganini</i> Lafer	2,2	-	-	-	-
<i>Agonum (A.) dolens</i> C. Sahlb.	-	0,7	-	-	-
<i>Bradycellus (T.) glabratus</i> Rtt.	0,7	2,8	6,7	0,9	-

1	2	3	4	5	6
<i>Elaphrus (E.) riparius</i> L.	—	0,1	—	—	—
<i>Badister (B.) bipustulatus</i> F.	—	+	—	—	—
<i>Poecilus (P.) nitidicollis</i> Motsch.	—	+	—	—	—
<i>P. (M.) fortipes</i> Chaud.	0,3	+	—	—	—
<i>P. (P.) reflexicollis</i> Gebl.	—	—	1,0	—	—
<i>Blethisa multipunctata aurata</i> Fisch.	+	+	—	—	—
<i>Cymindis (T.) vaporariorum</i> L.	—	—	1,0	—	—
<i>Trechus apicalis</i> Motsch.	—	—	—	0,9	—
<i>Dyschirius (D.) globosus</i> Herbst.	4,0	—	—	8,0 / 0,01	—
Staphylinidae	12 / 0,02	38 / 0,32	18 / 0,12	—	12 / 0,02
<i>Oxytelus rugosus</i> F.	—	0,5	—	—	—
<i>O. tetracariniatus</i> Block.	—	1,0	—	—	—
<i>Conosoma littoreum</i> L.	—	0,3	—	—	—
<i>Megarhirus nitidulus</i> Kr.	—	0,8	—	—	—
<i>Falagria sulcata</i> Payk.	—	1,0	—	—	—
<i>Atheta elougatula</i>	—	1,5	—	—	—
<i>Atheta</i> spp.	—	15	—	—	—
<i>Drusilla canaliculata</i> F.	—	1,8	—	—	—
<i>Tachyporus abdominalis</i> F.	—	1,5	—	—	—
<i>Oxyptoda</i> sp.	—	4,5	—	—	—
<i>Lathrobium latum</i> A. Tich.	—	0,8	—	—	—
<i>L. brunripes</i> Fabr.	—	0,8	—	—	—
<i>L. geminum</i> Kr.	—	0,3	—	—	—
<i>Philonthus varius</i> Gyll.	—	0,8	—	—	—
<i>Acidota crenata</i> F.	—	0,8	—	—	—
<i>Falagria nigra</i>	—	1,5	—	—	—

1	2	3	4	5	6
<i>Aleocharinae</i> gen. spp.		2,5			+
<i>Olophrum consimila</i> Gyll.		0,3			-
<i>Gnypeta</i> sp.		1,3			-
<i>Xantholinus linearis</i>		0,8			-
<i>Oxyporus aequicollis</i> Bh.		0,3			-
<i>Ocypus coreanus</i> J. Mull.		0,3			-
<i>Zyrras</i> sp.		-			+
<i>Gyrophaena affinis</i> Suhlb.		-			+
Elateridae	4,0 / 0,05	26 / 0,41	11 / 0,09	4,0 / 0,02	20 / 0,16
<i>Hypoganomorphus laevicollis</i> Mnnh.			2,3	-	3,0
<i>Athous subfuscus</i> Müll.			3,3	-	-
<i>Ampedus lepidus</i> Makl.			0,7	0,4	2,5
<i>A. sylvaticus</i> Gur.			0,3	-	-
<i>A. basalis</i> Muh.			0,3	-	-
<i>A. nigrov</i> Rff.			-	0,8	4,0
<i>Paranomus costalis</i> Pk.			-	0,4	-
<i>Selatonomus ussuriensis</i> Denis			-	-	3,0
<i>Cidnopus parallelus</i> Motsch.			-	-	3,5
<i>C. koltzei</i> Rtt.			-	-	4,0
Curculionidae	5,0 / 0,11	7,0 / 0,06	5,0 / 0,11	0,4 / 0,01	1,5 / 0,02
<i>Sitona amurensis</i> Fst.	-	-	-	-	+
<i>S. lineatus</i> L.	0,3	1,2	-	-	-

1	2	3	4	5	6
<i>Phytomyza mesellus</i> Fst.	—	—	—	—	+
<i>Cariophthalmus variegatus</i> (Motsch.)	4,1	1,7	1,0	+	—
<i>Omius</i> sp.	—	3,2	0,7	—	—
<i>Phyllobius meulosis</i> Motsch.	—	0,3	—	—	—
<i>Ph. hochmuthi</i> Tst.	—	—	0,3	—	—
<i>Dorytomus subcinctus</i> Fst.	—	0,2	—	—	—
<i>Apion flavipes</i> Payk.	—	0,2	—	—	—
<i>Bagous rufipennis</i> Eg. et Gr.	—	—	1,0	—	—
<i>Elleucus bipunctatus</i> Z.	—	0,5	—	—	—
<i>Zaclaclus asperulus</i> Fst.	—	—	0,3	—	—
<i>Hylobius albosparsus</i> Boh.	—	—	0,3	—	—
<i>Grypus mannerheimi</i> Fst.	0,5	—	—	—	—
Scarabaeidae	1,0 / 0,10	0,5 / 0,01	1,2 / 0,14	—	0,5 / 0,01
<i>Netocia (P.) famelica</i> Janson	—	+	+	—	—
<i>N. (P.) metallica</i> Herbst.	—	+	+	—	—
Chrysomelidae	0,2 / 0,01	—	—	—	15 / 0,10
<i>Syneta betulae</i> F.	—	—	—	—	15
Cantharidae	—	3,3 / 0,04	1,2 / 0,01	—	6,0 / 0,06
Silphidae	—	—	1,2 / 0,01	—	—
Tenebrionidae	0,2 / 0,01	—	—	—	—
<b>ВСЕГО: 186 видов</b>	<b>490 / 3,06</b>	<b>531 / 5,81</b>	<b>382 / 5,88</b>	<b>260 / 1,33</b>	<b>620 / 5,21</b>

**Примечание.** \* — Призворонье; \*\* — хр. Мая-Чан; \*\*\* — Комсомольский заповедник, устье р. Горин; \*\*\*\* — Зейский заповедник, Амурская обл. (Рябинин, 1975); “ — отмечен в дубовых релках в больших количествах (Ганин, 1997).

## Видовой состав и обилие почвенной мезофауны лугов лесостепной зоны

Группа	Остепненные луга <sup>†</sup>	
	Сенокос	Пастбище
1	2	3
Nematoda		
Mermithidae	2,0 / 0,01	6,0 / 0,02
Oligochaeta		
Lumbricidae	3,7 / 2,07	20 / 11,2
<i>Eisenia atlavinyteae</i> Perel et Graph.	3,7	20
Moniligastridae		
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates <sup>‡</sup>	—	—
Enchytraeidae	22 / 0,08	140 / 0,47
Gastropoda	0,6 / 0,20	—
Agriolimacidae		
<i>Deroceras (A.) agreste</i> (Linn.)	0,6	—
Diplopoda		
Polydesmida		
<i>Uniramidesmus lingulatus</i> Mikh.**	—	—
Lithobiomorpha	1,3 / 0,01	7,0 / 0,08
Geophilomorpha	—	0,7 / 0,01
<i>Pachymerium ferrugineum</i> C. Koch	—	0,7
Aranei	48 / 0,11	37 / 0,22
Linyphiidae		
<i>Mirconeta nigra</i>	14	—
<i>Gnathonarium dentatum</i> (Wid. et Reuss.)	11	—
<i>Erigone atra</i> Black.	3,9	—
<i>Collisia japonica</i>	—	3,8
<i>Savignya nenilini</i> Mar.	—	2,0
Clubionidae		
<i>Clubiona kurilensis</i> Bos. et. St.	2,9	2,0
Lycosidae	5,6	—
Dictynidae	4,6	—
Araneidae	7,3	13
Gnaphosidae	3,4	—
Salticidae	0,5	0,9
<i>Euophrys frontalis</i> (Walck.)	+	+
<i>Philaeus chrysops</i> (Poda)	+	+
Philodromidae	—	2,9
<i>Philodromus cespitum</i> (Walck.)		
<i>Ph. histrio</i> (Latr.)	—	+
Tetragnathidae		
<i>Tetragnatha pinicola</i> L. Koch	—	0,9
Thomisidae		
<i>Xysticus</i> sp.	0,5	—
Opiliones	4,4 / 0,01	1,0 / 0,01
<i>Mitopus mongolicus</i> Roew.	4,4	1,0

1	2	3
Diptera	140 / 0,50	56 / 1,04
Tabanidae		
<i>Haematopota tamerlani</i> Szil.	124	5,3
<i>H. pluvialis</i> Big.	2	0,3
<i>Hybomitra montana</i> Mg.	1,3	—
<i>H. brevis</i> Lyn.	0,3	1,7
<i>H. lundbecki</i> Lyn.	0,3	—
Dolichopodidae		
<i>Dolichopus</i> sp.	—	0,3
Bibionidae		
<i>Biblio</i> sp.(?)	2,0	23
Coleoptera	228 / 1,27	197 / 2,35
Carabidae	40 / 0,25	18 / 0,29
<i>Bembidion (B.) mandli</i> Net.	9,3	0,6
<i>Dyschirius (D.) globosus</i> Herbst.	2,7	1,1
<i>Poecilus (P.) encopoleus</i> Sols.	0,7	—
<i>P. (M.) gebleri</i> Dej.	0,7	—
<i>P. (M.) fortipes</i> Chaud.	—	1,1
<i>P. (P.) reflexicollis</i> Gebl.	—	0,6
<i>Amara (A.) communis</i> Pz.	1,3	2,8
<i>A. (A.) coreica</i> Kolbe	0,7	0,6
<i>A. (A.) tibialis</i> Pz.	4,0	5,0
<i>A. (Z.) plebeja</i> Gyll.	—	0,6
<i>Pterostichus (P.) haptoderoides</i> Tschitsch.	0,7	0,6
<i>Pt. (P.) gibbicollis</i> Motsch.	—	1,7
<i>Pseudoophonus (P.) eous</i> Tschitsch.	1,3	—
<i>P. (P.) jureceki</i> Jedl.	0,7	—
<i>Harpalus (H.) bungei</i> Chaud.	0,7	2,3
<i>Acupalpus (A.) limbatus</i> Gebl.	5,3	—
<i>Bradycellus (T.) anchomenoides</i> (Bat.)	5,3	—
<i>Microlestes minutulus</i> Goeze	6,0	—
<i>Lachnolebia cribricollis</i> Mor.	—	0,6
Staphylinidae	104 / 0,08	88 / 0,08
<i>Philonthus fordidus</i> Grav.	0,9	—
<i>Ph. quisquiliarius</i> Gyll.	0,9	—
<i>Ph. lepidus</i> Grav.	7,7	0,9
<i>Ph. albipes</i> Grav.	5,6	—
<i>Aleochara</i> sp.	8,6	—
<i>Lathrobium elongatum</i> L.	—	0,9
<i>L. brunnipes</i> Fabr.	1,5	0,4
<i>L. terminatum</i> Hr.	5,6	1,8
<i>Tachyporus marcopterus</i> Steph.	—	0,9
<i>T. chrysomelinus</i> L.	—	10
<i>T. hypnorum</i> F.	2,4	—
<i>T. solutus</i> Er.	—	3,5
<i>Paederus riparius</i> L.	4,7	0,9

1	2	3
<i>Platystethus nodifrons</i> Sahlb.	20	20
<i>Alpoderus caelatus</i> Grav.	20	23
<i>Oxytelus rugosus</i> F.	3,2	10
<i>Falagria sulcata</i> Payk	13	0,9
<i>Bledius subterraneus</i> Er.	3,2	–
<i>Gyrophypnus triticornis</i> Mueller	1,5	–
<i>G. augustus</i> Steph.	–	0,9
<i>Atheta</i> sp.	3,9	9,2
<i>Leptacihus batychnus</i> Gyll.	0,9	0,9
<i>Stenus morio</i> Grav.	–	1,8
<i>Mycetoporus</i> sp.	–	0,9
Elateridae	53 / 0,20	50 / 0,48
<i>Agriotes zinovjevi</i> Gur.	26	43
<i>Oedostethus quadrum</i> Cd.	27	6,3
Curculionidae	7,2 / 0,03	6,4 / 0,04
<i>Sitona lineelus</i> Bousd.	3,6	–
<i>Baris</i> sp.	3,6	–
<i>Centorhynchus punctiger</i> Gyll.	–	1,7
<i>Tychius picirostris</i> F.	–	1,7
<i>Zacladus radula</i> Hochh.	–	0,5
<i>Rhinoncusbruchoides</i> Hbst.	–	0,5
<i>Chlorophanus sibiricus</i> Gyll.	–	1,7
Scarabaeidae	16 / 0,06	7,0 / 0,24
Chrysomelidae	3,9 / 0,03	3,7 / 0,19
Silphidae	0,7 / 0,02	5,0 / 0,55
Lathridiidae	2,3 / 0,07	–
Nitidulidae	0,3 / 0,03	–
Cryptophagidae	0,3 / 0,03	–
Salpingidae	0,3 / 0,03	–
<i>Salpingus depressifrons</i> Nik. et Bel.?	+	–
Culujidae	–	0,3 / 0,14
Anthicidae	–	–
<i>Anthicus</i> sp.	–	0,7 / 0,34
Hemiptera	11 / 0,05	23 / 0,06
Hymenoptera	2 / 0,02	0,7 / 0,16
Lepidoptera	5,6 / 0,37	8,8 / 0,90
<b>ВСЕГО: 102 вида</b>	<b>446 / 4,26</b>	<b>443 / 16,51</b>

*Примечание.* # – Зейско-Буреинская равнина, Амурская обл., Тамбовский р-н, окр. с. Козьмодемьяновка (Ганин, 1997); \* – Ханкайская равнина, юг Приморья, вблизи оз. Ханка (Перель, 1997); \*\* – вблизи оз. Ханка на берегах ручьев (Mikhaljova, 2004).



---

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

---

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	5
ВВЕДЕНИЕ.....	7
<i>Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</i> .....	11
<i>Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ</i> .....	60
<i>Глава 3. МЕЗОПЕДОБИОНТЫ – БИОРЕСУРС ПОЧВ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ</i> .....	68
3.1. Мезопедобионты зоны смешанных и широколиственных лесов.....	72
3.2. Мезопедобионты зоны темнохвойных лесов .....	79
3.3. Мезопедобионты зоны светлохвойных лесов .....	80
3.4. Мезопедобионты зоны лесостепи.....	81
<i>Глава 4. БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ МЕЗОПЕДОБИОНТОВ В ОСНОВНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ПРИАМУРЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ</i> .....	83
4.1. Трофическая структура сообществ и биомасса крупных почвенных беспозвоночных .....	84
4.2. Оценка участия мезопедобионтов в биотическом круговороте .....	89
4.2.1. Значение в разложении опада .....	89
4.2.2. Пищевые потребности популяций доминирующих видов .....	96
4.2.3. Миграция биогенных элементов через популяции сапрофагов	102
<i>Глава 5. СООБЩЕСТВА МЕЗОПЕДОБИОНТОВ В КРИТИЧЕСКИХ СОС- ТОЯНИЯХ</i> .....	114
5.1. Влияние техногенного загрязнения на почвенных беспозвоночных	115
5.2. Влияние других внешних факторов.....	130
<i>Глава 6. ПОЧВЕННАЯ ФАУНА В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ КОНТРОЛЕ</i> .....	143
6.1. Содержание тяжелых металлов в мезопедобионтах из заповедных и освоенных территорий: определяющие факторы .....	143
6.2. Пороговый эффект у некоторых беспозвоночных при миграции тяжелых металлов в трофической цепи почва–педобионты .....	167
6.3. Особенности выбора олигохет для биотестирования ксенобиоти- ков в разных почвенно-экологических условиях .....	181
<i>Глава 7. ЗООМИКРОБНЫЕ КОМПЛЕКСЫ: ОБОСНОВАНИЕ И ВОЗ- МОЖНОСТИ</i> .....	193
7.1. Пищевая активность модельных видов сапрофагов .....	194
7.2. Вермикультивирование как метод экологической биотехнологии	204
<i>Глава 8. ФАКТОРЫ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ И ПОДДЕРЖАНИЯ ВИДОВОЙ ИЗБЫТОЧНОСТИ МЕЗОПЕДОБИОНТОВ</i> .....	226
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	256
ВЫВОДЫ .....	282
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	284
Приложение. ПЕДОФАУНИСТИЧЕСКИЙ КАДАСТР.....	310

---

---

## CONTENTS

---

FOREWORD .....	5
INTRODUCTION .....	7
<i>Chapter 1. LITERATURE REVIEW</i> .....	11
<i>Chapter 2. RESEARCH MATERIALS AND METHODS</i> .....	60
<i>Chapter 3. MESOPEDOBIANTS AS A SOIL RESOURCE OF THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EAST</i> .....	68
3.1. Mezopedobionts of mixed and broad-leaved forests zone .....	72
3.2. Mezopedobionts of dark coniferous zone forests zone .....	79
3.3. Mezopedobionts of light coniferous forests zone .....	80
3.4. Mezopedobionts of forest-steppe zone .....	81
<i>Chapter 4. BIOGENOTIC IMPORTANCE OF MESOPEDOBIANTS IN THE MAIN PLANT COMMUNITIES OF PRIAMURJE AND ADJACENT TERRITORIES</i> .....	83
4.1. Community trophic structure and biomass of larger soil invertebrates .....	84
4.2. Assessment of mesopedobiont participation in the biotic turnover .....	89
4.2.1. Capacities of leaf litter decomposition .....	89
4.2.2. Food demand of dominant species populations .....	96
4.2.3. Migration of biogenic elements through saprophage populations .....	102
<i>Chapter 5. MESOPEDOBIANT COMMUNITY IN CRITICAL STATES</i> .....	114
5.1. Technogenic pollution effects on soil invertebrates .....	115
5.2. Effects of other external factors .....	130
<i>Chapter 6. SOIL FAUNA IN THE ECOLOGICAL CONTROL</i> .....	143
6.1. Heavy metal concentrations in mesopedobionts in reserved and developed areas: key factors .....	143
6.2. Threshold effects in invertebrates under heavy metal migration in the soil– pedobionts trophic chain .....	167
6.3. Specifics of the selection of oligochaetes for biotesting xenobiotics in various soil- environmental conditions .....	181
<i>Chapter 7. ZOOMICROBIAL COMPLEXES: VALIDATION AND POTENTIALS</i> .....	193
7.1. Model species of saprophages activity in the soil .....	194
7.2. Worm cultivation as a method and ecological biotechnology .....	204
<i>Chapter 8. FACTORS OF MESOPEDOBIANT COMMUNITY ORGANIZATION AND SUPPORT OF SPECIES ABUNDANCE</i> .....	226
CONCLUSION .....	256
INFERENCES .....	282
REFERENCES .....	284
Appendix: THE PEDOFAUNAL CADASTRE .....	310

Научное издание

*Геннадий Николаевич Ганин*

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ  
ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ  
МЕЗОПЕДОБИОНТОВ  
ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Редактор *К.В. Коростелёва*  
Художник *Г.П. Писарева*  
Технический редактор *В.М. Мошкина*  
Оператор верстки *С.С. Евсюкова*

Подписано к печати 02.12.2010 г.  
Гарнитура «Ньютон». Бумага офсетная. Формат 60х90/16. Печать офсетная.  
Усл. п. л. 23?75. Уч.-изд. л. 23.09. Тираж 200 экз. Заказ 136

ФГУП Издательство «Дальнаука» ДВО РАН  
690041, г. Владивосток, ул. Радио 7

Отпечатано в типографии издательства «Дальнаука» ДВО РАН  
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7