

Б.Р. Стриганова, Н.М. Порядина

# ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ бореальных лесов Западно-Сибирской равнины



Москва ♦ 2005

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова

Б.Р. СТРИГАНОВА, Н.М. ПОРЯДИНА

**ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ  
бореальных лесов  
Западно-Сибирской равнины**

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2005

**Б.Р. Стриганова Н.М. Порядина.** Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 234 с.

Монография посвящена изучению зональных закономерностей формирования животного населения почв тайги Западно-Сибирской равнины. На примере почвенной мезофауны выявлены особенности изменений структуры и разнообразия животного населения почв темнохвойной тайги в центре Евразийского континента в условиях резко выраженного континентального климата. Рассмотрены особенности функциональной структуры почвенных сообществ, детерминированные зональными климатическими факторами и локальными условиями, определяемыми мезорельефом равнинного ландшафта. Дана оценка регионального разнообразия животного населения таежных почв Западной Сибири с определением основных узлов сгущения разнообразия, обсуждаются вопросы охраны разнообразия почвенной биоты тайги в свете поддержания биосферных функций бореальных лесов Евразии. Проведен анализ трансконтинентальных эдафо-климатических вариаций животного населения почв в долготном градиенте в северной Евразии.

Ответственный редактор академик *Ю.И. Чернов*

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution

B.R. STRIGANOVA, N.M. PORJADINA

**SOIL ANIMAL POPULATION  
in boreal forests  
of West-Siberian Plain**

KMK Scientific Press Ltd.  
Moscow ❖ 2005



UDK 502:591.524.21

Editor-in-Chief Academician *Ju.I.Chernov*

**B.R. Striganova, N.M. Porjadina.** Soil animal population in boreal forests of West-Siberian Plain. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2005. 234 p.

The monograph concerns studies of zonal regularities in the formation of a soil animal population in boreal forests of West-Siberian Plain.

On example of the soil macrofauna peculiarities of changes in the structure and diversity of soil animal communities in dark-coniferous taiga forests under conditions of the continental climate in the center of Eurasian continent were revealed. Peculiarities of the functional organization of soil communities determined by both the zonal climatic factors and local mesorelief conditions of the plain landscape are considered.

An assessment of the regional diversity of the soil animal population in taiga soils of West Siberia was carried out and main centers of concentration diversity were determined. Problems of the conservation of soil biota diversity in the Siberian taiga are discussed in terms of support of biosphere functions of boreal forests of Eurasia.

The analysis of transcontinental changes of the soil animal population in the longitudinal edaphic-climatic gradient in Northern Eurasia.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая вниманию читателя монография посвящена изучению зональных особенностей формирования животного населения почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. Анализ закономерностей широтных изменений разнообразия, состава и структуры комплексов мезофауны тайги основан на оригинальном материале, который собирался в течение почти 10-летнего периода (в 1980–90-х гг.) на меридиональном трансекте, пересекающем Тюменскую область с севера на юг. Полевые работы по изучению животного населения почв на трансекте были запланированы и осуществлены в точках, составляющих зональный ряд равнинных ландшафтов, который включает отдельные подзоны тайги и ее экотоны с островными группировками лесной растительности — лесотундру и южную тундру на севере и лесостепь у южного предела распространения бореальных лесов.

Полученные материалы представляют интерес не только для выявления зонального градиента изменений функциональной организации животного населения в тайге Западной Сибири, но и для проведения межрегиональных сравнений состава почвенных сообществ на параллельных зональных трансектах, пересекающих лесную зону двух великих равнин Евразии — Русской (Восточно-Европейской) и Западно-Сибирской.

Изучение почвенной фауны Российского Европейского трансекта было начато еще в начале 1950-х гг. по инициативе акад. М.С. Гилярова и проф. К.В. Арнольди с целью выявления связей животного населения почвы с характером почвенно-растительного покрова и уточнения границ ареалов ряда ключевых видов педобионтов. Полученные данные были опубликованы в многочисленных статьях М.С. Гилярова и представителей его научной школы. Накопленный за многие годы материал позволил провести анализ зональных изменений сообществ почвенных беспозвоночных на Русской равнине (Стриганова, 1996, 1997). Настоящая работа представляет дальнейшее развитие данного географического направления почвенно-зоологических исследований в аспекте анализа изменений населения почвы в долготном градиенте нарастания континентальности с запада на восток на Евразийском континенте.

Экспедиционные работы на стационарных точках Тюменской области были организованы Н.М. Порядиной, которая, вместе со студентами, проводила количественные учеты почвенной мезофауны и первичную обработку материалов. Обследования ряда модельных ландшафтов в 1983–1985 гг. были осуществлены Н.М. Порядиной в ходе подготовки ею кандидатской диссертации, успешно защищенной в 1991 г. Позднее повторные трехкратные почвенно-зоологические обследования в ряде районов были проведены в последующие годы для получения данных по сукцессионным изменениям животного населения на вырубках при восстановлении лесного покрова и для оценки межгодовых флуктуаций обилия и структурных показателей локальных сообществ в лесных и открытых местообитаниях. К сожалению, болезнь и безвременный уход из жизни Н.М. Порядиной не позволили ей участвовать в окончательной подготовке к печати рукописи книги, работе над которой она посвятила последние годы жизни. Черновые материалы и неопубликованные рукописи предоставила мне семья Н.М. Порядиной, которой я выражаю благодарность и глубокое соболезнование.

Б.Р. Стриганова

## ВВЕДЕНИЕ

Бореальные леса (тайга) представляют наиболее распространенный на суше тип зональной растительности, занимающей самое большое пространство во внетропических широтах северного полушария. Зональные черты этой растительности четко очерчивают границы ее распространения и выявляют характерные особенности, отличающие ее от других биомов.

Возраст и пути происхождения тайги как обособленной растительной формации до сих пор являются предметом дискуссии. В литературе активно обсуждается ряд взаимоисключающих гипотез происхождения тайги. Одна из них предполагает приполярное возникновение тайги за северными пределами ее современного распространения, ее продвижение с севера на юг в относительно недавнее время, связанное с эпохой деградации аркто-третичных лесов во время похолодания климата. При этом горные бореальные леса в регионах, расположенных к югу от таежной зоны, рассматриваются как дериваты зональной тайги, внедрившиеся в область распространения других растительных формаций (Попов, 1940, 1949).

На основе фауногенетических материалов по орнитологии (Stegman, 1932; Штегман, 1938), поддержанных геоботаническими данными (Сочава, 1933), было развито представление о берингийском происхождении тайги, связывающее место ее возникновения с древней сушей в области Берингова моря. В этой гипотезе подчеркивается особая роль Тихоокеанской области и подразумевается неодновременное появление таежных лесов в разных областях Голарктики.

Филоценогенетическая гипотеза Н.Б. Сочавы (1944, 1946) отвергает представление об аллохтонном происхождении зоны бореальных лесов и рассматривает таежную зону как упрощенный дериват аркто-третичных лесов. Согласно этой теории, современная тайга сохранила лишь наименее теплолюбивые элементы, оставшиеся от аркто-третичных лесов после похолодания климата, которые смогли занять доминирующее положение. Таким образом, зональная и горная тайга рассматриваются как молодой тип растительной формации, возникший в четвертичный период в результате дифференциации и обеднения смешанных аркто-третичных лесов.

Альтернативную идею выдвинул А.И. Толмачев (1943, 1948, 1949, 1954), который связывал возникновение тайги с горными системами умеренного пояса, где таежные сообщества представляли высотно-зональный тип растительности, распространившийся позднее на равнинные пространства по мере деградации третичных смешанных лесов под влиянием похолодания климата. Эта концепция предполагала длительное сосуществование таежных и смешанных аркто-третичных лесов. Поэтому южные формации горной тайги рассматриваются как более древние, сохранившие больше флористических и биоценологических элементов, чем равнинная тайга северных широт.

В лесах северной Евразии и Америки биом бореальных лесов занимает равнинные и горные пространства умеренного севера. Его ареал представляет почти слитную территорию, прерываемую акваторией Тихого океана.

Западный приатлантический форпост бореальных лесов представляют еловые леса Норвегии, темнохвойная тайга является доминирующей формацией в Скандинавии и на севере России. В этом секторе зональный тип таежной растительности — еловые леса. На северо-западе до бассейна Печоры тайга распространяется севернее полярного круга. От Белого моря до Урала еловая тайга непосредственно граничит с тундрой на севере. К Западу от Белого моря между тайгой и тундровыми сообществами развито березовое криволесье.

Южная граница тайги проходит под 57–60° с.ш., но отдельные массивы ельников проникают дальше к югу (Сочава, 1956).

На Западно-Сибирской равнине эдификаторами таежных лесов являются ель, пихта кедр. Сложные древостои, образуемые этими породами, простираются до долины Енисея (Алгизин, 1939; Крылов, 1961). Но северная окраина тайги Западной Сибири занята лиственничными лесами. Южная граница темнохвойной тайги проходит там под 57–58° с.ш., за Обью она смещается к югу на возвышенных формах рельефа, непосредственно примыкающих к территории равнинной таежной области. К востоку от Енисея основными эдификаторами таежных лесов становится лиственница (*Larix dahurica*). В Якутии темнохвойная тайга занимает уже подчиненное положение по отношению к лиственничным группировкам, на крайнем северо-востоке Якутии она исчезает вовсе. Вся территория к северо-востоку от Верхоянского хребта представлена светлохвойной тайгой. На юге Лено-Охотского водораздела и левых притоков Амура темнохвойная тайга появляется снова и, по мере приближения к Охотскому морю, занимает доминирующее положение (Сихоте-Алинь, Сахалин, сев. Хоккайдо). На Американском континенте темнохвойная тайга появляется на Аляске. Вдоль Тихоокеанского побережья она распространяется далеко на юг, до 45° с.ш. В Северной Америке темнохвойная тайга распространяется на восток до Атлантики (п-ов Лабрадор, низовья реки Св.Лаврентия).

На протяжении ареала бореальных лесов состав ее лесообразователей меняется. В Европе единственный эдификатор — европейская ель (*Picea excelsa*). На востоке Кольского п-ова до бассейна Сев.Двины она замещается сибирской елью (*P. obovata*), распространяющейся на восток до бассейнов Лены и Амура. На востоке европейской России к ели присоединяется пихта (*Abies sibirica*) и в Предуралье — сибирский кедр (*Pinus sibirica*). Эти породы являются наиболее характерными эдификаторами в умеренно-высоких широтах. Они формируют таежные группировки на протяжении всей территории Сибири в средней части таежной зоны. У северных ее пределов пихта и кедр исчезают, и там темнохвойные леса образованы исключительно елью (Седых, 1979). У южных пределов тайги роль пихты и кедра возрастает, особенно в горных районах, граничащих с равнинными таежными территориями на юге. В Восточной Сибири в районе Аянского хребта, бассейна Алдана, на Сахалине основным эдификатором становится является аянская ель (*P. ajanensis*), на Сихоте-Алине к ней добавляется белокорая пихта (*A. nephrolepis*), на Сахалине — сахалинская пихта (*A. sachalinensis*). Островные темнохвойные леса Камчатки образованы монодоминантными сообществами аянской ели, либо пихтой *A. gracilis*. В Восточной Азии круг лесообразователей расширяется: южнее бассейна Амура появляется корейская ель (*P. koraiensis*), на юге Сахалина и Хоккайдо — ель Глена (*P. Ghleni*). В Сев.Америке лесообразователями зональной темнохвойной тайги являются виды елей — *P. sitchensis*, *P. canadensis*, *P. Mariana*, *P. glauca*, *P. rubra*, пихт — *A. balsamea*, *A. amabilis*, *A. lasiocarpa* и два вида тсуги — *Tsuga canadensis* и *T. heterophylla* (Толмачев, 1954).

Темнохвойная тайга комбинируется с массивами светлохвойных лесов. На европейской территории России широко развиты сосновые леса. В Западной Сибири, наряду с сосняками, значительную роль играют лиственничники, особенно в северной части зоны. Темнохвойная тайга в этом регионе выщепляется на водоразделы и нагорья. А водораздельные склоны и долины рек, межгорные котловины заняты сосняками и лиственничниками (Нащокин, 1975). На Средне-Сибирском нагорье лиственничники занимают доминирующее положение на всем протяжении таежной зоны. Вблизи Тихоокеанского побережья темнохвойная тайга снова вытесняет лиственничники к самому северу. На Американском континенте темнохвойная тайга остается основной зональной формацией по всей ширине континента.

нента, хотя вкрапления массивов светлохвойных лесов присутствуют во всех регионах Америки.

С севера на юг в пределах таежной зоны наблюдается более интенсивное развитие темнохвойных сообществ, которые достигают максимального уровня разнообразия у южных границ. Если в европейской России ельники достигают северных пределов тайги, то за Уралом граница темнохвойной тайги отступает все дальше к югу в восточном направлении, и к востоку от Лены она отстоит почти на  $10^\circ$  по меридиану от северной границы тайги. В северных районах темнохвойные сообщества встречаются в виде островных массивов, занимая наиболее благоприятные для себя территории (Сочава, 1956).

В горных районах северного полушария во внетропической зоне (умеренные и субтропические широты) темнохвойные леса широко распространены. В горах средней Европы елово-пихтовые леса занимают среднегорные высоты Альп, Шварцвальда, Карпат, Судетов (белая пихта *A. alba*, *P. excelsa*). Пихтовые леса в Европе встречаются на более низких высотах, чем еловые, а также в более низких широтах (Балканы, Аппенины, Пиренеи). В Средиземноморье пихтарники образованы *A. pinsapo* (Испания), *A. cephalonica* (Греция), *A. maroccana*, *A. numidica* (горы северо-западной Африки). На Кавказе елово-пихтовые сообщества (*A. Nordmanniana*, *P. orientalis*) образуют обособленный пояс, расположенный выше буковых лесов. В Центральной Азии в центральном и восточном Тяньшане, Джунгарском Алатау широко распространены леса из тяньшанской ели (*P. Schrenkiana*). На востоке Евразии темнохвойные леса появляются восточнее Центральноазиатской пустынной области в Нань-Шане (*P. Wilsonii*), в горах южного Китая (Сычуань, Юннань), на северо-востоке Бирмы, где они формируются разнообразными экзотическими видами елей и пихт в комбинации с широко распространенными видами. В Северной Америке границы распространения темнохвойной тайги проходят под  $30^\circ$  с.ш.

Таежные леса полностью отсутствуют в тропическом поясе, независимо от наличия там горных систем с подходящими мезоклиматическими условиями на значительных высотах. Эта формация не встречается и в умеренных широтах южного полушария. Таким образом, распространение формаций темнохвойных лесов ограничено внетропической областью северного полушария, где они занимают огромную территорию и составляют основной биосферный ресурс первичной продукции, активность которой обеспечивает поддержание стабильного газового состава атмосферы.

Согласно данным споро-пыльцевого анализа возникновение предшественников тайги предположительно датируется второй половиной третичного периода (Нащокин, 1975), климат которой характеризуется похолоданием и иссушением, сопровождавшимся обеднением широколиственных неморальных лесов. В ледниковый период покровный ледовый щит доходил в Европе до  $45^\circ$  с.ш., а в Западной Сибири — до водораздела Нижней и Подкаменной Тунгусок. Древесная растительность сохранилась лишь в среднегорном поясе гор, окаймлявших великие равнинные пространства Восточной Европы и Западной Сибири. На равнинах в тундростепи у южных пределов ледника было развито светлохвойно-березовое редколесье. В теплое послеледниковое время темнохвойные формации стали активно продвигаться на север на равнинной территории. В это время на юге продолжалась трансгрессия моря, и мягкий климат способствовал распространению там темнохвойных группировок. К востоку сильнее ощущалась континентальность климата на Евразийском континенте (Сукачев, 1938; Криштофович, 1946; Гричук, 1960). Поэтому от правобережья Енисея на восток господствующее положение заняли светлохвойные формации вплоть до районов, климат которых формируется под воздействием Тихого океана.

Таким образом, темнохвойная тайга развивается в условиях достаточного тепло- и влагообеспечения и занимает особенно широкие трансзональные позиции в районах относительно сильного влияния морского климата (Европа и Восточная Сибирь, запад и восток Северной Америки). Территория Западно-Сибирской равнины в центре материка с ярко выраженными чертами континентального климата представляет собой район, где темнохвойная тайга развивается на пределе своего оптимума, что особенно ярко проявляется в ее северной части, где с востока внедряется полоса лиственных лесов, занимающих позиции на разных элементах равнинного мезорельефа. К югу спектр местообитаний светлохвойных группировок сужается, и они вытесняются в болотные азональные биотопы.

В настоящей работе представлены материалы по фауне и структуре населения почв Западно-Сибирской тайги. Задачей исследования является анализ особенностей пространственного распределения почвообитающих беспозвоночных в двухмерной шкале координат — в зональном ряду таежных местообитаний, а в пределах каждой подзоны — в катенной серии биотопов от водоразделов до долинных аллювиальных позиций. Использование разномасштабных топологических трансектов позволяет оценить закономерности широтных изменений разнообразия почвенных сообществ с севера на юг и тренды биотопического распределения разнообразия в пределах отдельных подзон таежной зоны и на ее экотонах.

Начало изучению почвенной фауны Сибири было положено только в середине 50-х гг. Работы по почвенной зоологии были сосредоточены в отдельных широтных зонах Ситбири — в тундре, степи и, в меньшей степени, в тайге. Многолетние стационарные исследования тундровых сообществ были осуществлены Ю.И. Черновым (1975, 1978, 1980) на Таймыре. Кроме того, изучение беспозвоночных тундровых почв было проведено в Салехардской (Стебаев, 1958, 1959, 1962) и Большеземельской (Козловская, 1955, 1957) тундрах. Работы по почвенной фауне открытых ландшафтов и гор южной Сибири были организованы И.В. Стебаевым, который создал свою научную школу в Новосибирске, отпочковавшуюся от московской почвенно-зоологической школы акад. М.С. Гилярова (Стебаев, и др., 1968, 1973; Стебаев, Волковинцер, 1964; Мордкович, 1964, 1973, 1977, 1991, 1995; Мордкович, Волковинцер, 1974; Мордкович и др., 1984; Мордкович и др., 1985; Мордкович, Любечанский, 1998; Любечанский, Мордкович, 1997; Гришина и др., 1991).

В таежной зоне крупные исследования были проведены в средней Сибири (Козловская, 1957а, 1959, 1962, 1976, 1980, 1981; Горбачев и др., 1982; Гришина, Андриевский, 1985; Гришина, Махмудова, 1989; Бессолицына, 1991, 2001). На Западно-Сибирской равнине достаточно детально исследована фауна микроартропод (Стебаева, 1970; Голосова, 1977, 1987, Давыдова, Никольский, 1986; Порядина, 1982; Мордкович и др. 2003), муравьев (Омельченко, 1996; Омельченко, Жигульская, 1997, 1998).

В 80-х гг. были начаты планомерные исследования мезофауны почв равнинных таежных экосистем природных и антропогенных ландшафтов (Мордкович, Корсунов, 1978; Порядина, 1991; Striganova, 1996; Стриганова, 1997, 2001), результаты которых излагаются ниже.

# ГЛАВА 1. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БОРЕАЛЬНО-ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Западно-Сибирская равнина с севера ограничена акваторией морей Северного Ледовитого океана, с запада — Уральским хребтом, вытянутым в меридиональном направлении, с юга — Алтайской горной системой, Салаиром и Кузнецким Алатау, с востока — Средне-Сибирским нагорьем. Восточная граница Западно-Сибирской равнины проходит по долине р. Енисей.

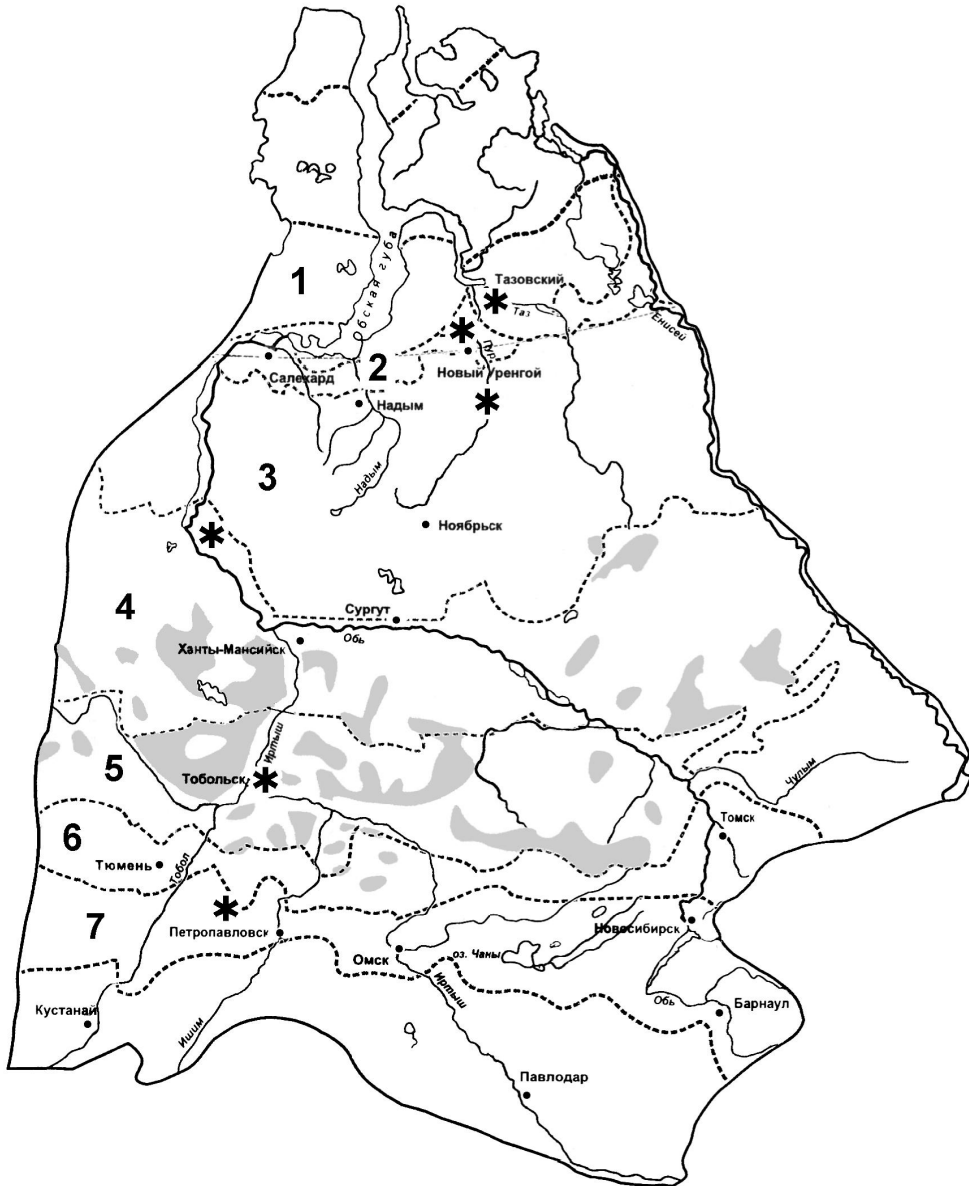
На равнине выражены почти все природно-климатические зоны внетропического пояса (кроме пустынь) (рис. 1). Поэтому, наряду с Восточно-Европейской (Русской) равниной, Западная Сибирь является уникальной природной моделью, демонстрирующей влияние факторов природной зональности на все компоненты природных экосистем. Сравнения структурно-функциональной организации зональных экосистем Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин в западно-восточном направлении позволяют проследить закономерности их изменений в градиенте нарастания континентальности климата.

Западно-Сибирская равнина — одна из классических областей развития темнохвойной тайги (Толмачев, 1954). Эта территория характеризуется холодным климатом с избыточным увлажнением, способствующим формированию бореально-лесных и лесоболотных экосистем (Сочава, 1952, 1953, 1980). Для территории характерна «черневая тайга» с преобладанием ели, кедра, пихты. Чистые еловые насаждения встречаются вдоль речных долин узкими полосами. На мерзлотных почвах, холодных суглинках и на торфяных болотах в северной части равнины развиваются лиственничники, песчаные гривы заняты сосняками, проникающими далеко на юг за пределы лесной зоны (Комаров, 1953). Площади темнохвойной тайги в регионе сильно сократились за последнее столетие в результате антропогенных воздействий. Особенно губительную роль в уничтожении коренных типов леса сыграли лесные пожары (Ильина, 1984). Ниже дается зональная характеристика климатических и почвенно-растительных условий области бореальных лесов Западной Сибири.

## Климатические условия

Климат региона континентальный, в различной степени суровый, определяется географическим положением, величиной территории, характером подстилающей поверхности, циркуляционных процессов, положения барических центров. На его формирование влияют четыре основных фактора — удаленность от Атлантического и Тихого океанов, значительная протяженность равнины с севера на юг, преобладание равнинного ландшафта, открытого для проникновения с севера холодного арктического воздуха и с юго-востока — теплого воздуха из Центральной Азии, наличие Уральского хребта, перехватывающего значительную часть влаги из атлантических воздушных масс (Будыко и др., 1989).

Для равнины характерны два типа циркуляции воздушных масс — меридиональный и широтный. Они определяют изменчивость погодных условий, особенно сильно выраженную вблизи южной границы распространения бореальных лесов, и сильные ветры до 10 м/сек. Среднегодовая температура в северо-западной части равнины  $-8...-11^{\circ}\text{C}$  — в южных районах —  $0...+1^{\circ}\text{C}$ . Температура самого холодного месяца (январь)  $-18...-28^{\circ}\text{C}$ , отдельные дни до  $-40^{\circ}\text{C}...-48^{\circ}\text{C}$ , в наиболее холодные годы — до  $-50...-55^{\circ}\text{C}$ . Температура самого теплого месяца (июль) составляет  $+4...+5^{\circ}\text{C}$  на севере и  $+18...+19^{\circ}\text{C}$  — на юге. Период со среднесуточной температурой выше  $0^{\circ}$  возрастает от крайнего севера к югу с 10 до 190–200 дней.



**Рис. 1.** Зональное деление лесной полосы Западно-Сибирской равнины (по Равкин и др., 2001).

1 — подзона южной тундры, 2 — лесотундра, 3 — подзона северной тайги, 4 — подзона средней тайги, 5 — подзона южной тайги, 6 — полоса подтаежных лесов, 7 — лесостепь.

\* отмечены пункты исследований (объяснения см. в табл. 6).

**Fig. 1.** Zonal structure of the forest belt in West-Siberian Plain (after Ravkin et al., 2001).

1 — southern tundra subzone, 2 — forest-tundra, 3 — northern taiga subzone, 4 — middle taiga subzone, 5 — southern taiga subzone, 6 — sub-boreal forests, 7 — forest-steppe

\* points of soil-zoological investigations (explanations in Tab. 6).



Мощность снежного покрова в тайге варьирует в пределах 65–90 см, а за пределами лесной зоны в тундре и лесостепи вдвое меньше. Количество осадков составляет 450–500 мм в тайге и снижается к северу и югу (Агроклиматический атлас, 1972).

Западно-Сибирскую равнину в климатическом отношении можно разделить на три неравные по территории части: 1) избыточно-влажные холодные заполярные районы, 2) бореально-лесная область, 3) лесостепная область на юге, относительно сухая и с теплым летом (Западная Сибирь, 1963).

В заполярной части наибольшее влияние на климат оказывают своеобразие радиационного режима, близость холодного моря, снижающего летнюю температуру, и сильно развитая циклоническая деятельность. Основной особенностью режима инсоляции служат широкие сезонные флуктуации в количестве поступающей радиации, связанные с сезонными различиями светлой части суток и высотой солнца над горизонтом. В июне-августе свободная от снежного покрова земная поверхность заполярной части поглощает количество солнечного тепла лишь ненамного меньше, чем в лесостепной зоне региона (табл. 1).

Этому способствует большая продолжительность светового дня, прозрачность атмосферы, небольшая мощность и низкая водность облаков. В середине лета в безоблачные дни солнечная радиация может достигать 800 ккал/см<sup>2</sup>/сут., что сравнимо с Крымом и Кавказом. Зимой солнечная радиация очень низка. Заполярная территория получает в год около 70 ккал/см<sup>2</sup> тепла, из которых 3/4 теряется на отражение и эффективное излучение, остальное тепло затрачивается на таяние снега, испарение с поверхности почвы и нагревание приземных слоев воздуха.

На формирование температурного режима, наряду с радиационными факторами, оказывает влияние перенос морских воздушных масс с севера и запада и континентальных масс — с юга. В теплый сезон преобладают ветры западных румбов, снижающие температуру воздуха, хотя влияние инсоляции значительно, особенно в тихую погоду; сумма температур деятельной поверхности (растительность, почва) за теплый период в тундре почти вдвое больше суммы температур воздуха на высоте 2 м. Зимой преобладает вынос относительно теплых воздушных масс с запада и юго-запада, благодаря чему температура зимних месяцев на западе Заполярья мало отличается от таковой в северо-восточных районах европейской России. Циклоническая активность высока во все сезоны, и количество выпадающих осадков приближается к величинам, характерным для европейского севера.

Сезоны года по времени их наступления и продолжительности в заполярной части значительно отличаются от лесной зоны и тем более от южных районов равнины. Весенний переход температуры воздуха к положительным значениям сопровождается появлением отдельных дней со сменой положительной и отрицательной температуры в течение суток на юге — в марте, на севере — в мае. Число дней с переходом температуры через 0° в течение суток достигает 50% на юге — в апреле, а на севере — в июне.

Весной в тундре быстро нарастает освещенность. На широте северного полярного круга продолжительность светлой части суток в середине марта достигает 12, в середине апреля — 15,5 час. Рассеянная облаками и отражением от снежного покрова солнечная радиация создает высокую освещенность. В июне после схода снежного покрова суточные суммы освещенности продолжают оставаться высокими за счет большой продолжительности дня на полуостровах Ямал и Гыданском. Вдоль 70° с.ш. период с незаходящим солнцем длится около 2 мес.

Период со среднесуточной температурой выше +5°C продолжается около 3 мес. (с половины июня до половины сентября). Однако при вторжении теплых континентальных масс

**Таблица 1.** Среднемесячное поглощение солнечной энергии (ккал/см<sup>2</sup>/сут.) земной поверхностью на разных широтах Западно-Сибирской равнины.

**Table 1.** Mean monthly accumulation of the sun energy (ccal/cm<sup>2</sup>/day) by the ground surface at different latitudes of West-Siberian Plain.

Пункты	Широты	Месяцы				
		Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Салехард	66° 35'	8,6	11,9	11,6	7,4	3,3
Омск	61° 30'	12,1	12,9	12,4	10,1	6,2

**Таблица 2.** Длина светового дня на разных широтах Западно-Сибирской равнины.

**Table 2.** Longevity of a light daytime at different latitudes of West-Siberian Plain.

Широта (°)	67	68	69	70	71	72	73	74
Полярный день (сут.)	34	46	58	68	77	84	92	99
Полярная ночь (сут.)	—	—	37	50	58	67	74	82

температура воздуха может достигать +25°C. Но летом возможны и отрицательные температуры, особенно в июне и августе.

Осадков в тундре выпадает немного, но при недостатке тепла количество их оказывается избыточным. Испарение во все месяцы меньше объема выпадающих осадков, и относительная влажность поддерживается на высоком уровне.

Переход осенью к отрицательным температурам происходит быстрее, чем весенний переход к положительным. Отдельные дни с переходом через 0°C отмечаются уже в августе, в сентябре их число достигает 50%, в октябре преобладают морозные дни, и появляется снежный покров. При этом различия между севером и югом равнины не столь резко выражены в сравнении с весной, что определяется эффектом вхождения холодных масс, быстро распространяющихся в южные районы Западной Сибири. В табл. 2 показана продолжительность полярного дня и полярной ночи на разных широтах.

В период полярной ночи усиливается циклоническая деятельность с резкими перепадами температуры в диапазоне более 15 градусов в течение суток, с сильными ветрами, усиливающими эффект низких температур. Ветры вызывают перераспределение снега, сметая его с возвышенностей и накапливая в понижениях. В тундре сильные ветры определяют суровость климата, несмотря на относительную умеренность температурного режима. На востоке резкие похолодания связаны с развитием восточносибирских антициклонов. Число дней со среднесуточной температурой ниже 25°C составляет на севере области треть от общей продолжительности зимнего сезона.

В бореально-лесной области климат имеет более континентальный характер. Летний период характеризуется высокой температурой воздуха и низкой влажностью. Континент-

тальность усиливается к югу, что связано с выносом воздушных континентальных масс в передней части циклонов и по периферии антициклонов.

Весной переход температуры через  $0^{\circ}\text{C}$  наблюдается в апреле. В этот период облачность низкая, и суточная амплитуда температур относительно широка, что определяется в основном радиационными факторами. В мае преобладают дни с положительной температурой. Но повышение ее весной замедляется таянием глубокого снежного покрова и постепенным размораживанием обширных болотных пространств. Поэтому испарение оказывается ниже суммы выпадающих осадков, и влажность воздуха и почвы остается высокой. Лишь при переходе температуры через  $+5^{\circ}\text{C}$  (с середины мая) испарение начинает превышать поступление осадков, и в этот период начинается подсыхание верхнего слоя почвы, что обуславливает начало зоогенной активности. Переход к суточным температурам выше  $10^{\circ}\text{C}$ , совпадающий с прекращением весенних заморозков и началом вегетационного периода, в центральной части таежной зоны наблюдается в начале июня, а на юге — в середине мая. Однако сроки весенних заморозков в большей части определяются не широтным положением, а микрорельефом территории, характером почвы и степенью заболоченности. В северных районах заморозки на почве возможны и в летние месяцы. Первая половина лета сухая, осадков немного, и испарение превышает поступление осадков. В конце лета температура снижается, а выпадение осадков повышается в связи с прохождением фронтов и высоким влагосодержанием воздушных масс, приходящих с юга. Поэтому вторая половина лета оказывается избыточно влажной на фоне недостатка тепла. Летом температура колеблется в среднем в пределах  $10\text{--}20^{\circ}\text{C}$ , с кратковременными повышениями температуры выше  $20^{\circ}\text{C}$ . При этом влажность может опускаться до 30% даже в центральной части тайги. В сентябре появляются дни со сменой положительных и отрицательных температур, в октябре число таких дней достигает 50%, в ноябре увеличивается число морозных дней. Снежный покров устанавливается с начала октября, часто на мерзлой земле. В ноябре устанавливается температура ниже  $-10^{\circ}\text{C}$ . Температура наиболее холодных дней зимой  $-20^{\circ}\text{C}$ , число таких дней в декабре–январе составляет треть от общего периода.

Циклоническая деятельность в холодное время развивается преимущественно на севере лесной зоны. На юге имеет место перенос холодного континентального воздуха по западной окраине Восточносибирских антициклонов. Быстрое понижение температуры усиливается низкой облачностью и ослаблением ветров в антициклонах. Лесистость территории также ослабляет силу ветра в сравнении с тундровыми и южными степными районами, что способствует образованию мощного снежного покрова. Снежный покров достигает максимальной мощности на северо-восток, его накопление длится до конца марта.

Лесостепные районы южной части равнины отличаются недостатком увлажнения и превышением испарения над осадками весной и в первую половину лета. В малоснежные годы это ведет к нарушениям почвенной биодинамики в период весеннего максимума биологической активности. Годовой радиационный баланс существенно выше по сравнению с тайгой: отдача тепла в атмосферу возрастает в лесостепи почти вдвое.

Период со среднесуточной температурой выше  $+5^{\circ}\text{C}$  почти на месяц длиннее, чем в тайге. В середине мая среднесуточная температура превышает  $+10^{\circ}\text{C}$ , а в начале июня она достигает  $+15^{\circ}\text{C}$ . Летом часты подъемы температуры выше  $20^{\circ}\text{C}$ , весна и начало лета часто засушливы, испарение превышает вдвое поступление осадков, но во второй половине лета устанавливается баланс осадков/испарения (табл. 3).

Недостаточная влагообеспеченность особенно влияет на состояние почвенно-растительного покрова, когда засухи и суховеи степного юга Западной Сибири распространяются в лесостепную часть. Осенью температура опускается ниже  $+5^{\circ}\text{C}$  уже в начале октября, а в кон-

**Таблица 3.** Соотношение осадков и испарения в лесостепной части Западно-Сибирской равнины.

**Table 3.** Relations of precipitation/evaporation in the forest-steppe part of West-Siberian Plain.

Метео-показатели	май	июнь	июль	август	сентябрь
осадки	30	55	70	60	40
испарение	60	80	80	50	30

це октября появляется снежный покров, который устанавливается в ноябре. Период устойчивых морозов  $-10^{\circ}\text{C}$  устанавливается с конца ноября. Снежный покров формируется в ноябре-декабре, в январе-марте преобладает антициклон. Снежный покров на открытых пространствах не превышает 30 см. Поэтому во второй половине зимы создается опасность глубокого промерзания почвы в местах с недостаточным снежным покровом, т.к. среднемесячный минимум температуры достигает  $-20^{\circ}\text{C}$ . Снежный покров оседает в марте и сходит в апреле.

Таким образом, важнейшими климатообразующими факторами на Западно-Сибирской равнине являются интенсивность солнечной радиации и циркуляция воздушных масс. Величина солнечной радиации возрастает от Заполярья до лесостепных районов Западно-Сибирской низменности с 60 до 120 ккал/см<sup>2</sup>/год, а продолжительность солнечного сияния — с 1050 до 2100 час/год. Азиатский антициклон обеспечивает вынос воздуха из области высокого давления в область низкого давления. Это обуславливает преобладание ветров южных румбов и большое число дней с ясной морозной погодой. Число дней с антициклонной погодой увеличивается с севера на юг. При ослаблении влияния Азиатского циклона в регионе усиливается роль западных атлантических масс, связанных с повышением температуры и снегопадами зимой и сильными ливнями — летом. Летом на равнине усиливается территориальный перенос воздушных масс из средней Азии и с севера. В табл. 4 показаны зональные изменения климатических характеристик на равнине.

### Ландшафты и почвы

Формирование ландшафта Западно-Сибирской равнины происходило в неоген-четвертичное время, история которого определила структурные различия северной и южной частей.

Равнина сложена горизонтальными отложениями четвертичного и третичного периодов, в долине Оби были найдены выходы мезозойских пород. Ледниковые отложения занимают весь север равнины примерно до  $61^{\circ}$  с.ш. Ледники спускались на равнину с северного Урала и с Таймыра (Берг, 1938).

К северу от Сибирских Увалов преобладают ландшафты морских, ледниковых и озерно-аллювиальных равнин, сложенных преимущественно мерзлыми ледниковыми породами. На юге формировались ледниковые, водно-ледниковые и озерно-аллювиальные равнины четвертичного и более раннего времени, сложенные незамерзшими слоистыми песчано-глинистыми отложениями, превращенными в верхних слоях в покровные суглинки. На равнине широко развиты болотные и другие гидроморфные ландшафты. Поэтому выделяют два ряда ландшафтов, в которых по-разному проявляется широтная зональность (Западная Сибирь, 1963).

**Таблица 4.** Широтно-зональные особенности климатических параметров Западно-Сибирской низменности.**Table 4.** Zonal-latitude characteristics of climatic parameters of West-Siberian Plain.

Зоны	Сев. тундра	Лесотундра	Средняя тайга	Лесостепь
Срок установления снежного покрова (месяцы)	середина октября	конец октября	начало ноября	середина ноября
Продолжительность снежного покрова (сут.)	270	250	200	150
Высота снежного покрова (см)	20–25	40–50	60–100	20–30
Морозный период (сут.)	210	200	155	130
Начало лета	конец июня	конец июня	май–июнь	середина мая
Средняя температура января (t°C)	–24...–27	–23...–24	–22	–17
Минимальная температура (t°C)	–57	–55	–50	–50
Средняя температура июля (t°C)	+4...–4	+4–14	+16–18	+22
Максимальная температура (t°C)	+23	+25	+30	+45
Количество осадков	350	350	550–650	350

**Ландшафты относительно дренированных равнин.** Тундровые ландшафты с низкими тепловыми ресурсами сформировались на многолетней мерзлоте. Здесь развиты глеевые почвы с преобладанием мохово-лишайниковых растительных сообществ, в которых процессы биологического круговорота протекают очень медленно.

Лесотундровые группировки развивались на древних морских и аллювиальных террасах, сложенных суглинками и супесями. Многолетняя мерзлота залегает на глубине 80–100 см. Лесотундра занимает относительно узкую полосу, отличающуюся наибольшим сгущением летних изотерм. Здесь особенно резко выражены широтные изменения температурного режима, поэтому на разных элементах мезорельефа, различающихся по интенсивности оттока поверхностных вод и сумме солнечного тепла, сменяются тундровый и лесной типы растительности.

Как и в тундре, в формировании рельефа большую роль играют мерзлотные факторы, здесь характерны такие явления, как пучение, солифлюкция, термокарст. Часто встречаются бугры — гидролакколиты, образование которых происходит при сочетании многолетней мерзлоты и торфяного слоя. В тундре, где торфяной горизонт менее мощный, наблюдается течение грунта. В лесотундре 1–2-метровая толща торфа и меньшая расчлененность рельефа препятствует этому.

В формировании мезорельефа лесотундры помимо мерзлотных факторов, активно участвуют и эрозионные процессы. Придолинные склоны, надпойменные террасы, междуречья

ные равнины, ориентированные на юг, представляют наиболее прогреваемые участки поверхности; они заняты листовенничными сфагново-лишайниковыми редколесьями. Слабо дренированные вогнутые склоны и плоские плакоры зарастают моховыми ерниками, развивающимися на торфяно-глеевых почвах. Плакорные депрессии с плохим оттоком поверхностных вод заняты бугристыми сфагновыми болотами или мохово-лишайниковой тундрой на элювиально-глеевых почвах. На центральных участках террас, сложенных слоистыми песками и оглеенными супесями, и на ледниковых холмах развиваются глеевато-подзолистые почвы под ерниками и листовенничным редколесьем. На пойменных песчаных террасах формируются элювиально-железистые почвы под ерниками.

Лесные таежные ландшафты занимают территорию, простирающуюся с севера на юг более чем на 1000 км. В таежной зоне многолетняя мерзлота залегает глубже, к югу она исчезает.

В северной редкостойной тайге на суглинках развиты таежные поверхностно-глеевые почвы, кислые, ненасыщенные, малогумусные. На песках формируются иллювиально-железистые и иллювиально-гумусные подзолы, которые относятся также к кислым малогумусным разновидностям подзолистых почв. Реакция этих почв (рН солевая) не превышает 3–4. Они не насыщены основаниями, имеют низкое содержание фосфора, калия. Содержание гумуса около 1%. Почвы отличаются высоким содержанием кремнезема и широким отношением кремнезема к железу и алюминию.

На дренированных приречных равнинах перемежаются иллювиально-подзолистые и подзолисто-элювиальные почвы. Речные воды относятся к гидрокарбонатно-кальциевому типу. Они имеют относительно высокое содержание органических кислот, что определяет их высокую кислотность и агрессивную реакцию.

На плоских равнинах, сложенных горизонтально залегающими рыхлыми отложениями, (пески, глины, суглинки) развиты лесоболотные ландшафты. Там наиболее распространены ельники и елово-кедровые леса. Слабый дренаж поверхностного слоя почвы приводит к оторфовыванию лесной подстилки, развитию глеевых процессов, ухудшению состояния древостоя. В местах с более расчлененным и возвышенным рельефом заболоченность снижается, а густота и высота древостоя повышается. На дренированных увалистых равнинах развиваются слабо-торфянистые подзолистые почвы под еловыми лесами. На водоразделах появляются торфяно-подзолисто-глеевые почвы, на которых формируются долгомошные и сфагновые ельники.

На юге таежной зоны широко распространены пихтово-еловые и липово-березовые травяные леса на дерново-подзолистых почвах, где глеевые процессы развиваются лишь на большой глубине. Среди дерново-подзолистых почв встречаются почвы со вторым гумусовым горизонтом. Во втором погребенном гумусовом горизонте содержание гумуса значительно выше, чем в современном маломощном. Верхняя часть реликтового гумусового горизонта значительно оподзолена, неравномерно окрашена, пористая, с белесой присыпкой. Основная часть гумусового горизонта очень плотная, влажная, крупно-ореховатой структуры. Образование вторичных подзолистых почв связано с климатическими колебаниями и наложением процесса оподзоливания на ранее развитые здесь луговой или черноземно-луговой процессы. Дерново-подзолистые почвы имеют кислую реакцию (рН солевая 4–5,5, содержание гумуса около 2%. Почвы слабонасыщенные основаниями. В Западно-Сибирской тайге выделяются подзоны северной, средней и южной тайги и полоса лугово-лесных группировок (подтайга). Подтаежные ландшафты развиваются на озерных и речных отложениях на высотах 80–120 см. Динамика почвообразовательного процесса в настоящее время определяется современным климатическим трендом, она характеризуется сменой процессов засоления развитием солон-

цевания, осоложения, оподзоливания. Признаки осолодения отмечены в серых лесных почвах практически повсеместно, сильно выражен дерновый процесс.

Почвенный покров на юге лесной зоны отличается комплексностью, определяемой мозаичностью микрорельефа (Ливеровский, 1974; Добровольский, 1976). На дренированных участках преобладают дерново-подзолистые почвы, часто высокогумусные, в сочетании с серыми лесными. Серые лесные почвы характеризуются малой мощностью гумусового горизонта, но высоким содержанием в нем гумуса: у темносерых почв глубина гумусового горизонта составляет 30–40 см, светлосерых — 12–15 см; содержание гумуса варьирует в пределах 3–9%. Реакция почв кислая или слабокислая. Они почти не содержат подвижных форм азота и фосфора, а содержание подвижного калия очень высокое. Эти почвы слабо структурированы, пылеватые. Во многих местах в них имеются признаки осолодения и оглеения.

На склонах южной экспозиции формируются лугово-черноземные почвы. На слабо дренированных междуречьях развиты луговые, серые лесные осолоделые глееватые и черноземно-луговые осолоделые почвы. Последние встречаются в условиях близкого залегания грунтовых вод (2–3 м). На этих почвах развиваются луга и березовые травяные леса. Мощность гумусового горизонта в этих почвах достигает 60 см, содержание гумуса 6–15%. В условиях сильного увлажнения гумусовый профиль лугово-черноземных почв укорачивается. При отсутствии дренажа образуются торфяно-глеевые почвы, по периферии болот — лугово-болотные почвы. В южной части встречаются пятна солончаков, солонцов и солодей.

Лесостепные ландшафты, формирующиеся на юге, занимают озерные и аллювиальные равнины с покровом лессовидных суглинков, на которых развиваются лесные и степные группировки. Островные лесные группировки (колки) занимают междуречные равнины и западины, ориентированные на север. В составе древесного яруса преобладают мелколиственные породы. Под этими лесами развиваются серые лесные почвы и солоды. Среди лесных группировок встречаются участки луговых степей на выщелоченных и обыкновенных черноземах. В понижениях образуются кочкарные минеральные болота и зарастающие солончатые озера. Иногда осоково-ивняковые болота формируются в центре лесных колков на солодах. Котловины, западины и древние ложбины стока заняты озерами, часто солончатыми или солеными с гидрокарбонатно-хлоридо-кальциевым составом воды.

В почвообразовательном процессе в условиях сибирской лесостепи ослабевают промывной режим. Только под лесом накапливается значительная масса снега, и задерживаются летние осадки. Там развиваются процессы подзолообразования и формируются серые и черноземные оподзоленные почвы. Разнообразие литолого-геоморфологических факторов определяет формирование двух рядов почв — автоморфного ряда в приречных дренированных участках с холмистым увалистым рельефом и гидроморфного ряда на плоских недренированных междуречных равнинах. В почвообразовании автоморфного ряда большую роль играют близко залегающие слабо минерализованные грунтовые воды в сочетании с глубоким промерзанием почв зимой и медленным оттаиванием весной. Поэтому для большинства автоморфных почв характерны признаки гидроморфизма — оподзоливание, олуговение, осолодение, засоление.

**Ландшафты переувлажненных равнин.** В этом ряду различают три типа ландшафтов — болотный, луговой и пойменный. Болотные ландшафты развиваются в условиях непрерывного поверхностного или грунтового переувлажнения. Луговые ландшафты встречаются в местах неглубокого залегания грунтовых вод, периодически затопляемых. Пойменные ландшафты формируются в условиях периодического подтопления или затопления.

В тундре наиболее распространены низинные полигонально-валиковые, осоково-гипновые, кустарничково-моховые болота, в южной тундре — плоскобугристые мерзлые торфяные болота с мощностью торфяников 0,5–0,6 м. В лесотундре и северной тайге на мерзлых торфяниках по буграм развит кустарничково-мохово-лишайниковый покров, а по понижениям — травяно-моховый с пушицей. В средней тайге преобладают грядово-озерковые и мочажинные болота, особенно характерные для плоских равнин, сложенных глинисто-песчаными отложениями. На песках формируются бугристые сфагновые болота с сошной на торфяниках мощностью не более 2 м. Недренированные междуречья заняты травяными осоковыми болотами с топями. В южной тайге и подтайге встречаются плоские топяные болота с гипново-осоковым покровом на среднемощных торфяниках. В лесостепи развиты мелкопочвенные травяные, ивняково-осоковые и минеральные болота.

Луговые ландшафты с разнотравно-злаковым покровом развиваются на дерновых луговых почвах. На севере есть приморские луга, подпитываемые морской водой. В их покрове присутствуют галофиты, а почвы имеют признаки солончаковатости. В подтайге и лесостепи луга формируются в понижениях среди лесных экосистем. На юге равнины луговые почвы нередко засолены. Около озер в межривных понижениях встречаются солонцы и солончаки с черноземно-луговыми солонцовыми и солончаковыми почвами.

К пойменному типу относятся ландшафты молодых аллювиальных равнин, затопляемых в половодье. Они развиваются на дерновых слоистых пойменных почвах. Растительный покров представлен разнотравно-злаковыми группировками, на прирусловых валах — ивняковыми зарослями. В пойменных ландшафтах отмечена зональная смена растительного покрова, что особенно четко выражено вдоль долины Оби (Алгазин, 1939; Гричук, 1960). Зональные границы пойменных ландшафтов не совпадают с границами, идущими по водоразделам: они размыты и сдвинуты далеко на север, что связано с влиянием рек и эрозионной активностью, увеличивающей контрастность форм микрорельефа.

### Растительный покров

На Западно-Сибирской равнине природная зональность в распределении растительности нарушается чрезвычайно широким развитием интразональных болотных сообществ (Берг, 1947). Кроме того, в течение уже полутора столетий растительный покров равнины испытывает сильный антропогенный пресс (рубка леса, изъятие недревесных лесных ресурсов — грибы, кедровые шишки, ягоды, охотничий промысел, добыча минеральных ресурсов, отчуждение земель под строительство и пр.). Поэтому на равнине собственно зональные группировки занимают относительно ограниченную территорию.

**Тундра.** Протяженность тундровой зоны совпадает с территорией трех крупных полуостровов на севере равнины — Ямала, Гыданского и Тазовского. Здесь выражены все подзоны тундры — арктическая, типичная и южная (Мельцер, 1984).

В растительном покрове южной тундры основную роль играют кустарнички — вороника, альпийский арктобус, голубика, багульник, брусника, дриада и др. Травянистые растения немногочисленны, здесь наиболее обычны осоки, извилистый луговик, луговой хвощ, трофиельдия. На открытых северному ветру местах, где сдувается снежный покров, формируются мохово-лишайниковые сообщества. Заболоченные участки заняты кочкарными осоково-пушицевыми сообществами.

В южной тундре и лесотундре широко распространены кустарниковые группировки, в которых преобладает карликовая береза с примесью ив и можжевельника. Под их пологом растут кустарнички (багульник, голубика, вороника), травы (злаки, вейник, арктагроспис, мятлик, зубровка и др.). Напочвенный покров образован мхами и лишайниками. Ерники



преобладают в пониженных местах. Они возвышаются над пологом кустарничков и трав на 10–15 см. В местах, доступных северным ветрам, ерники «выстригаются». На южных склонах образуются небольшие участки тундровых лугов, растительный покров которых состоит из вейника, осок, незабудок, кисличника, хвощей. Кроме того, в кустарниковых и травянистых группировках регулярно встречаются мятлик, горец змеиный, горец живородящий, золотая розга, княженика, ясколка, синюха, а также валериана головчатая, чемерица. В понижениях и на склонах, укрытых от северного ветра, имеются заросли крупных кустарников (ольха), достигающих высоты 2,5–3 м с разреженным травяным покровом и стабильным подстилочным горизонтом на поверхности почвы.

Природная растительность в тундре Западной Сибири изменилась в результате перевыпаса оленей. В частности снизилась роль лишайников в составе растительного покрова, а мхи получили преимущество, т.к. они меньше стравливаются.

**Лесотундра.** В неширокой переходной полосе возвышенные водораздельные пространства заняты тундровыми сообществами, среди которых преобладают ерники и кустарничковые группировки. В понижениях и на склонах мезорельефа в местах, где накапливается снег, растут разреженные низкорослые кривоствольные леса. На опушках образуются стланиковые формы деревьев. Травяно-кустарничковый ярус таких лесов образован видами, характерными для прилегающих тундровых участков.

Леса занимают 20–30% площади лесотундры, собственно тундровые группировки — всего 5–10%. Остальная часть территории занята болотами, заболоченными лугами, по берегам рек — зарослями кустарников. В болотных группировках преобладают бугристые сфагновые торфяники с пятнами лишайников, зарослями андромеды, багульника, морошки.

В лесотундровом криволесье наиболее распространены лиственничники и лиственнично-еловые криволесья с мохово-лишайниковым покровом. Лиственница сибирская достигает 8 м в высоту. В смешанных древостоях она образует верхний ярус, под пологом которого развивается еловый подрост, достигающий 5–6 м в высоту. В этих криволесьях в состав древостоя включается также кривоствольная береза Кузмищева, в виде искривленных кустообразных деревьев высотой 3–4 м.

В травяном покрове лесных группировок встречаются как тундровые виды (моршанция, дикранум волнистый, кукушкин лен, брусника, толстянка альпийская), так и лесные тенелюбивые виды (майник двулистный, седмичник европейский, звездчатка Бунге) и лесное разнотравье (герань лесная, подмаренник северный).

Основной зональный тип леса на северной границе его распространения — лиственнично-еловое редколесье с сомкнутостью крон не более 0,1. Высота деревьев с искривленными стволами не превышает 3–5 м (Говорухин, 1957). Ельники лишайниковые и багульниково-лишайниковые занимают наиболее прогреваемые участки легких почв. Основную роль в покрове играют лишайники (кустистые кладонии и др.) (Рысин, Савельева, 2002). Зелено-мощно-кустарничковые редколесья встречаются также и на холодных суглинистых почвах в местах, где многолетняя мерзлота залегает на глубине 30–50 см. Напочвенный покров сформирован зелеными и листостебельными мхами, среди которых встречаются пятна кустистых лишайников. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают арктоальпийские и гипоарктические виды.

**Тайга.** Западно-Сибирская низменность относится к округу Западно-Сибирских хвойных лесов (Сукачев, 1938). На данной территории Б.Н. Городковым (1916) было выделено четыре подзоны:

1. Подзона северной елово-лиственничной тайги (среднегодовая температура  $-4,8^{\circ}$  и сумма осадков 349,7 мм.

2. Подзона средней кедрово-болотистой тайги (среднегодовая температура  $-3,6^{\circ}$  и сумма осадков 384,9 мм). На юге в состав эдификаторов включается пихта.

3. Подзона южной урманно-болотистой тайги (среднегодовая температура  $-0,5^{\circ}$  и сумма осадков 420 мм). Основные лесообразующие породы — пихта, ель, кедр; лиственница встречается редко на болотах.

4. Подзона мелколиственных подтаежных лесов (среднегодовая температура  $+0,8^{\circ}$  и сумма осадков 406,4 мм). Это — область распространения островных осиновых и березовых лесов, сосновых боров на песках, чередующихся с осоковыми болотами в низинах и засоленными лугами.

Основные лесообразующие породы сибирской темнохвойной тайги — кедр (*Pinus sibirica*), пихта (*Abies sibirica*), ель (*Picea obovata*). Темнохвойная тайга на Западно-Сибирской равнине распространена от Урала до Енисея, на севере она выходит на пределы Северного полярного круга (Толмачев, 1954). В Сибири за пределами широтных границ таежной зоны темнохвойные леса встречаются лишь в горных ландшафтах (Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатау).

На равнине эти леса занимают преимущественно дренированные части водоразделов и речные террасы. На заболоченных пространствах темнохвойные породы уступают место светлохвойной тайге с преобладанием лиственничников и сосняков. Господство темнохвойных группировок с преобладанием пихты отмечается лишь в южной тайге, где они занимают различные позиции мезорельефа (Сочава, 1952, 1980).

В подзоне северной тайги значительные площади склоновых и аллювиальных позиций заняты лиственничниками (*Larix Gmelini*), формирующими здесь западные группировки светлохвойной тайги, характерной для Средней и Восточной Сибири. Высокобонитетные лиственничники развиваются на дренированных относительно богатых почвах. В долинах рек и на заболоченных участках равнинного ландшафта встречаются лиственничные редины (Ильина, 1984).

В средней и южной тайге на легких почвах аллювиального генезиса формируются сосновые насаждения, которые в виде островных участков заходят далеко на юг за пределы бореально-лесной области. На севере, где большие пространства заняты болотными массивами, сосна встречается лишь вдоль речных террас. Но южнее она также включается в смешанные древостои на склонах и плакорах. В средней тайге кедрово-еловые и пихтово-еловые леса чередуются с сосняками. На территории равнины наблюдается закономерная смена состава светлохвойной лесной растительности с запада на восток: на западе господствуют сосновые леса, на востоке ближе к Приенисейскому региону — лиственничники.

На юге таежной зоны тайги в темнохвойных лесах встречаются вкрапления реликтовых широколиственных древостоев, образованных липой сердцевидной (*Tilia cordata*). Липовые леса были широко распространены на этой территории в третичный период, и их ареал смыкался с европейской областью распространения липняков южнее Уральского хребта. В настоящее время основная часть ареала липы сократилась и осталась в границах Восточно-европейской равнины. В южно-таежной подзоне Западной Сибири липняки сохранились лишь в виде изолированных островных участков. В большинстве случаев липа встречается в еловых и пихтовых лесах южно-таежной подзоны как второстепенная порода. У северного предела своего ареала на границе южной и средней она включается в состав подлеска (Горчаковский, 1968; Ильина и др., 1975).

Ниже дается характеристика распространения основных типов леса на территории Западно-Сибирской тайги (Алгазин, 1939; Воронов, 1950; Комаров, 1953; Сочава, 1953, Седых, 1956, 1979; Ильина, 1984).

**Северная тайга** на границе с лесотундрой занята лиственничным и еловым криволесьем с примесью березы. Таежные криволесья отличаются от лесотундровых большей высотой деревьев (10–15 м) и производительностью. В составе разреженного травяно-кустарничкового яруса преобладают бореальные виды (*V. vitis-idaea*, *L. borealis*) и отсутствуют представители аркто-альпийской флоры. Мхи и лишайники образуют сомкнутый напочвенный покров. На северной окраине тайги эдификаторная роль темнохвойных пород ослаблена, там ведущее значение имеет мохово-лишайниковый покров и кустарничковый ярус. Эдификаторное значение древесного яруса отчетливо проявляется лишь в средней и южной подзонах тайги, где деревья достигают значительной высоты (25–30 м) и высокой производительности (Сочава, 1956). В западной и восточной частях северной тайги распространены лиственнично-еловые лишайниково-зеленомошные леса, занимающие легкие почвы и хорошо дренированные суглинки. В их покрове доминируют кустистые лишайники (*Cladonia*, *Cladina*, *Cetraria*), зеленые мхи (*Pleurozium*, *Aulacomnium*), бореальные и гипоарктические виды кустарничков. На юге подзоны встречаются чистые зеленомошно-лишайниковые ельники и ельники с примесью сосны и березы. На месте вырубок и гарей образуются березняки, сменяющиеся лиственнично-елово-березовыми древостоями и зеленомошными ельниками.

Для северной тайги характерны ерничко-сфагновые болота с разреженными сосняками и кустарничковые мохово-лишайниковые крупно- и плоскобугристые болота с сфагновыми лиственничниками.

**Средняя тайга** в Западной Сибири представлена елово-кедровыми лесами, занимающими дренированные склоновые позиции водоразделов и высокие приречные террасы со слабоподзолистыми суглинистыми почвами. Эти леса отличаются высокой продуктивностью (бонитет III–IV классов), большой высотой (17–20 м) и сомкнутостью (0,6–0,7). Для темнохвойных лесов в подзоне средней тайги создаются оптимальные условия, поэтому они занимают широкий спектр местообитаний в междуречьях (Крылов, 1961). В покрове елово-кедровых лесов преобладают зеленые мхи, в северной части подзоны и на плакорах большую роль играют бореальные кустарнички, а к югу они сменяются таежным мелкотравьем. В северных вариантах этих лесов имеется примесь лиственницы. С севера на юг в составе древостоя возрастает участие пихты. На севере она встречается во втором ярусе и в подлеске лесов на нижней части южных склонов в условиях большей теплообеспеченности. В покрове этих лесов с участием пихты большую роль играет таежное мелкотравье.

На заболоченных почвах, занимающих в средней тайге значительную часть территории, также развиваются елово-кедровые леса с мохово-кустарничковым покровом. В составе покрова от придолинных позиций к границам заболоченных водоразделов наблюдается смена доминантов в напочвенном покрове гидрофитными формами и формирование долгомошно-сфагновых типов темнохвойных лесов.

В средней тайге, особенно в ее западном секторе, большую территорию занимают ельники-зеленомошники, произрастающие на суглинистых слабоподзолистых почвах (Рысин, Савельева, 2002). В их покрове на фоне доминирования зеленых мхов и таежных кустарничков встречаются южно-таежные виды (кислица, седмичник, звездчатка Бунге).

Большую роль в составе лесного покрова играют также мелколиственные породы, занимающие нижние ярусы древостоя. За последнее столетие на больших пространствах коренные темнохвойные леса были заменены мелколиственными с преобладанием березы (Сочава, 1953; Ильина, 1984). В ходе восстановительных сукцессий под пологом мелколиственных лесов идет активный подрост темнохвойных пород, которые формируют второй ярус через 100–120 лет (Седых, 1979).

**Южная тайга** отличается доминированием елово-пихтовых лесов, для развития которых создаются оптимальные условия. Елово-пихтовые древостои достигают здесь наибольшей производительности. Сомкнутость крон в них составляет 0,7–0,8, основную массу подроста составляет пихта. Эти леса занимают водораздельные позиции на дренированных суглинистых почвах. В покрове доминируют зеленые мхи и мелкотравные бореальные виды, а к югу они уступают место широколиственной флоре. В лесах в качестве примеси встречается кедр, участие которого особенно возрастает в более влажных условиях и коррелирует с развитием зеленых мхов в напочвенном покрове. Кедровые леса в южной тайге образуют гидроморфные варианты темнохвойной тайги и, как правило, встречаются на внутренних заболоченных частях водоразделов.

На высоких террасах рек, склонах и увалах формируются мелкотравные типы леса (осочковые, мелкотравно-осочковые и мелкотравно-папоротниковые) на почвах с хорошо развитым дерновым горизонтом. Кедровые леса с хвощово-осоково-сфагновым покровом в южной подзоне встречаются на гидроморфных заболоченных почвах. В западных районах расширяется эдификаторная роль ели в долинных лесах, где в покрове встречаются широколиственные виды неморальной флоры. На плакорах развиваются пихтово-еловые древостои высокой производительности. В подросте, наряду с пихтой много березы и липы. В подлеске встречаются рябина, шиповник, малина, черемуха, можжевельник. В дренированных условиях под лесом формируется травянистый ярус, проективное покрытие которого не превышает 60–70%. Он состоит преимущественно из таежного разнотравья. Мхи оттесняются к наиболее затененным местам и составляют 10–25%. В слабодренированных понижениях развиваются хвощевые ельники на торфянисто-подзолисто-глебовых почвах. В таких лесах возрастает роль зеленых мхов, появляется сфагнум в микропонижениях.

Основным отличием южнотаежных темнохвойных лесов в Западной Сибири является значительное участие липы (Горчаковский, 1968), представляющей остаток лесов третичного времени. В большинстве случаев липа не выходит в первый ярус, но у южной границы тайги в темнохвойных сложных лесах она образует подлесок. Сложные темнохвойные леса с липой встречаются в междуречьях на легкосуглинистых почвах. В лесном покрове преобладают южно-таежные виды трав. Лишь на некоторых возвышенных участках встречаются островки чистых липняков или березово-липовых лесов с покровом из широколиственных видов, преимущественно сныти.

Флористический состав растительности нижних ярусов лесных экосистем включает несколько экологических группировок, связанных с бореальными лесами, как средой обитания (табл. 5).

Арктические и гипоарктические виды внедряются под полог таежных лесов у северной границы. В покрове доминируют бореальные кустарнички и мелкотравные таежные виды с широкой экологической амплитудой, встречающиеся во всех подзонах тайги. В южной части и в долинах рек в покрове большую роль играют широколиственные и высокотравные виды. Распространение неморальных видов на Западно-Сибирской низменности ограничено западными районами и группировками, в которых участвует липа сердцевидная.

В Западно-Сибирской тайге большая часть коренных лесов истреблена пожарами и рубками. Значительные площади, ранее занятые темнохвойной тайгой, покрыты в настоящее время производными лесами, находящимися на разных стадиях восстановительной сукцессии. На первых стадиях послепожарных рядов абсолютным доминантом во всех подзонах является береза. Позднее формируются смешанные древостои, вытесняющие мелколиственные породы. Под пологом березы подрост хвойных пород (ель, лиственница) появляется через 60–80 лет. В северной тайге в затененных местах хорошо восстанавливаются ель и в

**Таблица 5.** Экологические группировки растений нижнего яруса темнохвойной тайги.**Table 5.** Ecological groups of plants in the moss-grass stratum of the dark-coniferous taiga.

Экологические группировки	Виды растений
Арктические и арктоальпийские виды	Арктагросис широколистный <i>Arctagrostis latifolia</i> Щучка мелколистная <i>Deschampsia brevifolia</i> Мытник лапландский <i>Pedicularis lapponica</i> Арктоус альпийский <i>Arctous alpina</i>
Гипоарктические виды	Карликовая береза <i>Betula nana</i> Ива козья <i>Salix lanata</i> Вейник лапландский <i>Calamagrostis lapponica</i>
Бореальные кустарнички	Брусника <i>Vaccinium vitis-idaea</i> Черника <i>Vaccinium myrtillus</i> Линнея <i>Linnaea borealis</i> Багульник <i>Ledum palustre</i> Клюква <i>Oxycoccus palustris</i> Кассандра <i>Chamaedaphne calyculata</i>
Таежное мелкотравье	Майник <i>Maianthemum bifolium</i> Седмичник <i>Trientalis europaea</i> Кислица <i>Oxalis acetosella</i> Папоротник Линнея <i>Gymnocarpium dryopteris</i> Грушанка <i>Pyrola rotundifolia</i>
Широкотравные виды	Лабазник <i>Filipendula ulmaria</i> Борец <i>Aconitum septentrionale</i> Какалия <i>Cacalia hastata</i> папоротники <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Driopteris spinulosa</i> Фиалка лысая <i>Viola epipsila</i>
Неморальные виды	Сныть обыкновенная <i>Aegopodium podagraria</i> Волчье лыко <i>Daphne mezereum</i> Медуница <i>Pulmonaria dacica</i> Бор развесистый <i>Milium effusum</i> Перловник поникший <i>Melica nutans</i>

меньшем количестве — кедр. На осветленных местах быстро развивалась сосна. По мере роста сосны береза выпадает, и под пологом сосняков начинает развиваться темнохвойный подрост. В смешанных производных лесах травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый покров в основном сходен с коренными лесами. Но в составе зеленых мхов в производных лесах больше гигрофитных видов, что говорит о временном заболачивании восстанавливающихся лесов. В средней тайге в настоящее время большая часть елово-кедровых с лиственницей лесов представляет последние стадии послепожарных сукцессий, когда из первого яруса уже выпала береза. Значительные территории средней тайги заняты смешанными древостоями с березой и сосной в первом ярусе, которые представляют собой

средние стадии восстановления. Еще более ранние стадии сукцессии на севере подзоны средней тайги представлены березняками, а на западе — сосняками, приуроченными к прогреваемым почвам легкого механического состава. В южной тайге основная часть производных лесов представлена березово-осиновыми древостоями, занимающими площади, превышающие те, которые остались под коренными лесами.

**Лесостепь.** В Западной Сибири лесостепь имеет вид колкового березово-осинового ландшафта. Сумма активных температур там, на 600–700 градусов меньше, чем в европейской лесостепи, что исключает развитие широколиственных лесов. Леса занимают на севере зоны 20–25% территории, на юге — 4–6%. Основные лесообразующие породы — береза бородавчатая (*Betula pendula*), пушистая (*B. pubescens*), осина (*Populus tremula*). В лесах хорошо развит кустарниковый ярус, в котором наиболее распространенными видами являются спирея (*Spiraea*), татарская жимолость (*Lonicera altaica*), кизильник (*Cornus mas*) смородина *Ribes rubrum*, *R. nigrum*, ивы. В травяном покрове встречаются лугово-лесные и лугово-степные виды трав, среди которых преобладают вейник, мятлик, костер безостый, осоки. Кустарниковые леса представляют в данном регионе основной зональный тип сообщества (Ильина, 1984).

На надпойменных террасах развиваются сосняки разнотравные. Под их покровом часто развивается лишайниковый покров. В южной части сосновые боры остепнены. В состав покрова там включаются земляника, костяника, вейник, мышинный горошек. Широко распространены также сосново-березовые леса с подлеском из смородины и жимолости.

Слабая дренированность почв и плоский рельеф обуславливают сочетание процессов заболачивания и засоления почвы. Неустойчивость увлажнения стимулирует поочередно тот, либо другой процессы, что определяет пространственную мозаичность растительности луговых группировок. Плоские поверхности заняты солонцевато-солончаковыми лугами. В составе растительности преобладает мезофитное разнотравье (лабзник подмаренник), корневищные злаки (вейник наземный), дерновинные злаки (типчак, тонконог, тимофеевка, ковыль перистый и ковыль-волосатик).

В межривных понижениях образуются болота с тростниково-осоковыми ассоциациями, несмотря на недостаточное увлажнение. В южных районах с засоленными почвами распространена группировка солевьносливых растений (полюнь австрийская, клевер земляничный, астра солончаковая) и галофилов (солерос европейский, горкуша солончаковая, лебеда бородавчатая). Эта растительность связана с солонцами и солончаками.

Приведенный обзор природных условий северной части Западно-Сибирской равнины показывает наличие четко выраженных зональных различий почвенного покрова и состава растительности на протяжении бореально-лесной области. Наряду с этим в пределах одной широтной зоны выявлено широкое разнообразие почвенно-растительных условий на разных элементах рельефа, обусловленное локальными флуктуациями гидротермического режима.

На общем фоне небольших перепадов абсолютных высот в равнинном ландшафте Западной Сибири даже незначительные изменения мезорельефа сопровождаются хорошо заметными сдвигами направления почвообразовательного процесса и связанного с этим состава растительного покрова. Столь значительная роль геоморфологических факторов обусловлена жесткостью климатических условий территории, находящейся в области господства континентального климата, характерного для центральной части Евразийского континента. Это определило стратегию проведения почвенно-зоологических исследований таежных ландшафтов, задачей которых была оценка зонального тренда изменений структуры животного населения почв таежных лесов с учетом ее внутризональной вариабельности, определяемой мезорельефом.

## Глава 2. МЕТОДОЛОГИЯ ПОЧВЕННО- ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Для выявления закономерностей пространственного распределения животного населения почв и структурно-функциональных особенностей локальных сообществ наиболее эффективно использование разномасштабных экологических трансектов (Striganova, 1996; Соколов, Стриганова, 1998).

Трансектный метод широко использовался в последнее десятилетие для решения задач инвентаризации пространственного биоразнообразия. Детальные методические разработки организации трансектных работ представлены в материалах проекта IGBP, развиваемого в рамках программы UNEP (ICSU Report, 1995). Основой построения трансектов IGBP является выбор топографических градиентов экологических факторов, в первую очередь, температуры и влажности, отражающих межзональные и межпровинциальные различия гидро- или терморегима исследуемых территорий. В рамках проекта IGBP начаты работы на восьми трансзональных трансектах на разных континентах, протяженность которых составляет 700–1000 км и определяется шириной экотонной зоны между сравниваемыми ландшафтами и расстоянием между местообитаниями с крайними показателями контролируемых экологических параметров. Результаты таких градиентных исследований должны выявлять реакции отдельных видов и многовидовых сообществ на изменения основных экологических факторов.

Однако при организации трансектов IGBP не учитывалось положение отдельных точек в рельефе, и в ряде случаев на одном зональном трансекте сочетались низменные и возвышенные местообитания, условия которых определялись не только зональными, но и гипсометрическими факторами. Таким образом, эти трансекты не отражают реальные изменения гидротермического режима в широтных или долготных градиентах.

В литературе отмечалось, что при факториальных экологических исследованиях экспериментальный ряд местообитаний должен соответствовать только градиенту изменений контролируемого фактора, и не следовать строго долготным или широтным параметрам (Pianka, 1966; Wilson, Mohler, 1983). При этом предполагалось наличие внутризональных или внутриландшафтных различий гидротермического режима, которые создают сложную мозаику условий, и предлагалось выбирать точки, отражающие лишь генеральный тренд изменения исследуемого фактора без учета других экологических условий. Это упрощало организационные задачи проведения трансектных работ, но следование данному принципу не позволяет дифференцировать влияние макроклимата и мезоклиматических условий, зависящих от высотного положения местообитания и положения его на мезорельефе.

Использование разномасштабных трансектов в почвенно-зоологических исследованиях открывает возможность разграничить зональные и внутризональные (внутриландшафтные) факторы, влияющие на структуру населения педобионтов. Важным детерминантом внутриландшафтных флуктуаций экологических условий на равнинных территориях является мезорельеф, формы которого создаются за счет работы рек, ветра, эрозионных процессов. При небольших градиентных изменениях температуры и влажности комбинации этих факторов создает на разных позициях мезорельефа различающиеся вариации почвенной динамики, в результате которых на относительно небольшом протяжении наблюдается смена преобладания тех или иных элементарных почвенных процессов, меняется состав растительного покрова и структура животного населения. Поэтому при сравнительных ауто- и синэкологических исследованиях популяций и сообществ педобионтов необходимо учиты-

вать не только общие показатели гидротермического режима ландшафта, но и положение отдельных экспериментальных участков на рельефе и особенности почвенно-растительного покрова (Striganova, 1996, 1998).

Влияние мезорельефа равнинных ландшафтов на разнообразие почвенного покрова впервые было показано Г.И. Высоцким (1938, цит. по 1962). Локальная мозаичность почвенно-растительных условий на разных позициях мезорельефа, определяемая стоковыми процессами и связанным с ними богатством почвы, обуславливает различия зоо-микробимальных сообществ почвы, которые в некоторых случаях сравнимы с межзональными. Вдоль профилей, пересекающих формы равнинного мезорельефа, были установлены закономерные изменения почвенной фауны (Мордкович и др., 1985; Чередников, 1996) и структуры животного населения почвы (Стриганова, 1995; Стриганова, Емец, 1998).

В почвенно-зоологических исследованиях 1950–80-х гг., проведенных под руководством акад. М.С. Гилярова, основное внимание уделялось межландшафтным сравнениям комплексов животного населения для выяснения влияния зональных и вертикально-поясных факторов. Как правило, эти исследования строились на основе сравнений плакорных участков, которые, в соответствии с парадигмой В.В. Докучаева (1889), отражают наиболее типичные черты зональных почв, где отсутствует эффект латерального стока и выноса-привноса материала. Поэтому плакорные комплексы педобионтов зональных ландшафтов рассматривались как эталонные (Гиляров, 1965, 1965а). С ними сравнивали население почвенных беспозвоночных антропогенно модифицированных местообитаний (вырубки, гари, агроценозы и пр.). При создании зоологического метода диагностики почв М.С. Гиляров (1964, 1980) подчеркивал, что почвенные беспозвоночные, высоко чувствительные к эдафическим условиям, могут диагностировать определенные типы почвы на протяжении всего их ареала, но только в природных экосистемах плакорных местообитаний, отражающих типичные особенности почвенного режима.

Задачи изучения биоразнообразия животного населения и его пространственных изменений определили необходимость вовлечения в оценку состава и структуры почвенного населения интразональных местообитаний. Последние нередко отличаются более высоким уровнем разнообразия за счет аллохтонных элементов (речные долины) или концентрации местных видов на склонах или террасах с оптимальными условиями гидротермического режима (Перель, 1965; Стриганова, 1968). Это относится не только к почвенной фауне, но и к населению позвоночных различных групп (птицы, млекопитающие), уровень разнообразия которых связан с кормностью местообитаний (Пузаченко, 1967; Равкин и др., 2001).

Большую роль в формировании регионального разнообразия почвообитающих беспозвоночных играют и антропогенные изменения местообитаний — вырубки, гари, сельскохозяйственные угодья. Разнообразие почвенных сообществ восстанавливающихся лесов значительно выше, чем в зрелых древостоях (Striganova, 1967; Рыбалов, 1977). Распаханные земли на севере служат миграционными путями для распространения на север ряда видов открытых местообитаний, которые могут переносить обработку почвы (Стриганова, 1962). Поэтому при анализе межзональных различий фауны и населения почв необходимо проводить дифференцированные сравнения местообитаний, находящихся на разных элементах мезорельефа — на повышениях, склонах и аллювиальных позициях (долины рек, днища ложбин, оврагов и пр.). Таким образом, в каждой точке, выбранной для проведения межзональных (или межпровинциальных) сравнений, следует закладывать локальные трансекты, отражающие топические различия, определяемые мезорельефом. На этих трансектах абсолютные показатели температуры и влажности почвы могут широко варьировать, что отражается и на составе и структуре ее животного населения.



В пределах одного местообитания распределение педобионтов также неоднородно. Оно определяется микробиотопическими вариациями гидротермического режима и нутриентного статуса почвы, связанного с особенностями структуры растительного покрова и, как следствие этого — с особенностями распределения в почве детритного потока. Известно влияние фитогенного поля на микро- и мезофауну почв (Чернова, 1978; Стриганова, 1994; Стриганова, Рахлеева, 1995), связанное со степенью затенения почвы кроной дерева, структурой напочвенного покрова, распределением опада. Влияние растительного покрова на обилие и разнообразие почвенной фауны особенно ярко проявляется в экстремальных условиях — в тундре, полярной пустыне (Chernov et al., 1977). Для оценки внутрибиотопического разнообразия целесообразно проводить учет точечного разнообразия по градиентам микробиотопических факторов, связанных с неоднородностью растительного покрова.

В исследованиях животного населения почв Западно-Сибирской тайги была выбрана широтная серия районов, соответствующая зонально-ландшафтному ряду — южная тундра — лесотундра — северная тайга, средняя тайга, южная тайга — лесостепь (см. рис. 1). В каждой точке, представляющей определенную зону или подзону, было намечено по 4–6 пробных участков на разных элементах равнинного мезорельефа, различающихся по гидротермическому режиму почвы и растительному покрову. На рис. 2. приведена стандартная схема катены, пересекающей склон водораздела. От плакора до поймы реки выделен ряд позиций, различающихся по стоковому режиму и богатству почвы. В каждой зональной точке были проведены сравнительные количественные исследования состава и структуры локальных почвенных сообществ типичных и интразональных местообитаний, которые в сумме относительно полно отражают уровни разнообразия и обилия комплексов почвообитающих беспозвоночных, относящихся к размерной группировке мезофауны. Полученные материалы позволили наметить основные тренды ландшафтно-биотопического распределения разнообразия почвенных сообществ.

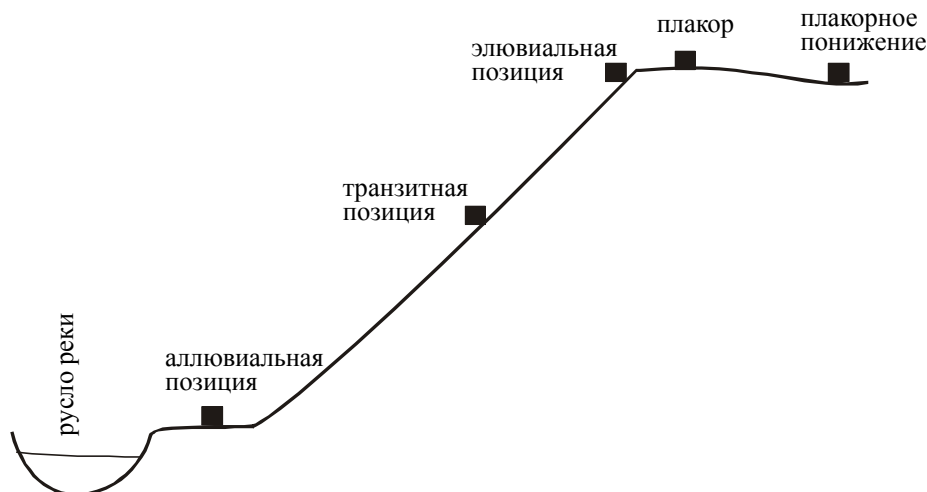
Ниже дается краткая характеристика районов исследованного зонального ряда и отдельных биотопов. Географическое положение, зональная характеристика, климатические параметры представлены в табл. 6 и рис. 3.

На зональном трансекте протяженностью в 1400 км годовая сумма осадков варьирует в пределах 400–500 мм. Наибольшие показатели отмечены для таежной зоны, а к северу и югу от ее границ сумма осадков уменьшается (рис. 3, I). При этом число дней с осадками направленно снижается с севера на юг с 210 до 140 (рис. 3, II). Величина солнечной радиации и продолжи-

**Таблица 6.** Зональный ряд исследованных районов.

**Table 6.** Zonal series of regions under study.

Районы	Зональная характеристика	Подзоны	Географические координаты
Тазовский Новый Уренгой	Северный экотон	Южная тундра лесотундра	67° 40' с.ш., 78° в.д. 65° с.ш., 78° в.д.
Тарко-Сале Малая Сосьва Тобольский р-н	Зона тайги	Северная тайга Средняя тайга Южная тайга	64° 30' с.ш., 78° в.д. 60°40' с.ш., 65° 30 ' в.д. 58° с.ш., 65° 30 ' в.д.
Армизонский р-н	Южный экотон	Лесостепь	56° с.ш., 68° в.д.



**Рис. 2.** Схема расположения пробных участков на катене, пересекающей склон водораздела.

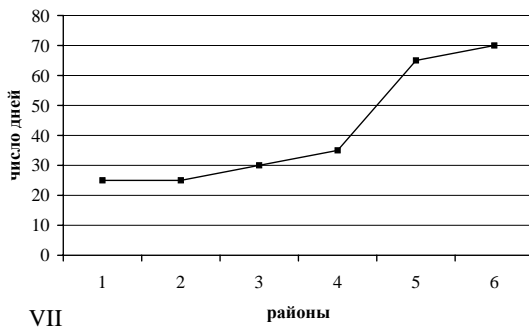
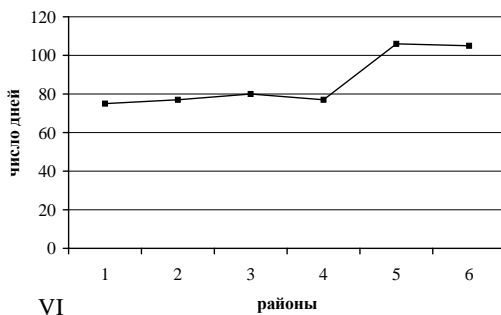
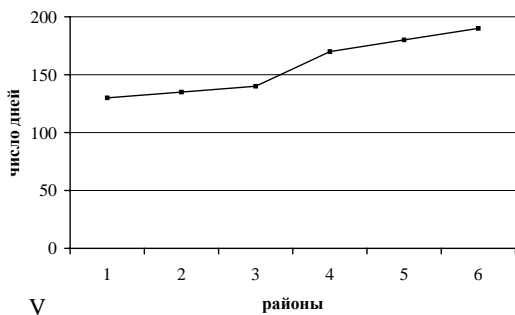
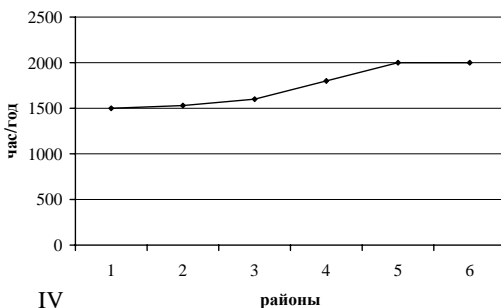
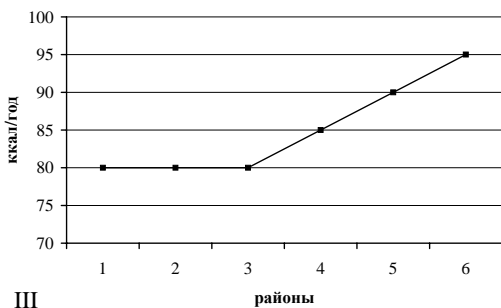
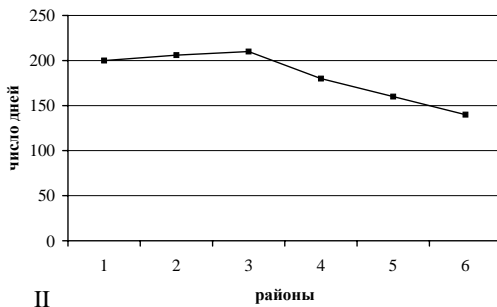
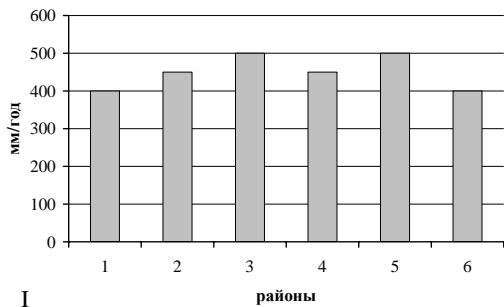
**Fig. 2.** Standard distribution of experimental plots at the catena crossing a watershed slope.

тельность солнечного сияния практически одинаковы на территории перехода от южной тундры к северной тайге и далее повышаются с севера на юг с 80 до 95 ккал/год (рис. 3, III–IV). Такой алгоритм поступления тепловой энергии на трансекте определяет и годовую динамику среднесуточных температур. Продолжительность периода без заморозков на почве зависит не только от количества солнечного тепла, но и наличия многолетней мерзлоты (южная тундра — средняя тайга), где безморозный период составляет всего 75–80 дней (рис. 3, V–VI). При исчезновении многолетней мерзлоты в южной тайге-лесостепи безморозный период резко расширяется до 105–106 сут. При этом под пологом леса он еще больше, чем в открытом ландшафте. Подобным образом идет и увеличение длительности теплого периода: число дней с среднесуточной температурой выше 15° в южной тайге-лесостепи вдвое больше, чем на более северных территориях с многолетней мерзлотой (рис. 3, VII).

Почвенный покров северной части Западно-Сибирской равнины сформирован на ледниковых и водно-ледниковых отложениях, покрывающих мезозойско-кайнозойские подстилающие породы. Основные факторы, определившие характер почвообразовательного процесса — атмосферная переувлажненность, особая геоморфология равнины (слабая дренированность территории, слабая водопроницаемость почвообразующих пород, сильная обводненность и заболоченность), атмосферное переувлажнение, палеогеографические условия. Педогенез на территории Западной Сибири не имеет аналогов в других регионах земного шара (Каравасева, 1973).

Формирование почвенного покрова в большой степени зависит от механического состава подстилающих пород. В связи с этим различают четыре типа формирования почвенного покрова водоразделов — на суглинистых, тяжелосуглинистых, супесчано-песчаных и на болотных массивах. Пойменные почвы составляют особую группу, сходную с аналогичными почвами других районов. В поймах рек добавляются факторы привноса материала и затопления паводковыми водами.

Процесс автономного почвообразования на суглинках и глинах приводит к формированию группы глеевых кислых почв, в которых преобладает элювиально-глеевый процесс.



В условиях хорошего дренажа формируются профили, сходные с подзолистыми почвами. Элювиально-глееватые почвы Западной Сибири сходны с почвами Русской равнины на тяжелых суглинках. Но в Европейской России основным фактором являются свойства почвообразующей породы, обеспечивающей оглеение, а в Западной Сибири ведущую роль играют слабый дренаж междуречий, исторически унаследованная оглеенность почвообразующей породы и относительно короткий период почвообразования (Караваяева. 1973). Глеевые кислые почвы в Западной Сибири встречаются в тундре, северной и средней тайге, где развиты их мерзлотные и немерзлотные варианты. В южной тайге этот тип почвообразования отсутствует. Таким образом, подзоны северной и средней тайги на равнине тесно связаны общим для них типом почвообразования на тяжелых почвообразующих породах. На сусях распространены алюминий-железисто-гумусовые подзолы, часто оглеенные. Эти почвы характерны и для тайги Европейской России. В средней тайге на верховых суходольных болотах и в заболоченных лесах встречаются органогенные кислые почвы. На молодых болотах в нижней части склонов при избыточном грунтовым увлажнении формируются верховые торфяно-глеевые почвы. На легких подстилающих породах при неглубоком залегании грунтовых вод на разных элементах рельефа встречаются грунтово-глеевые алюминий-железисто-гумусовые подзолы.

В пределах отдельных подзон Западно-Сибирской тайги установлена закономерная смена почв на профиле равнинного мезорельефа (Городков, Неуструев, 1923). На плоских водоразделах наиболее дренированная часть — краевая, примыкающая к склону речной долины. Здесь идет зональное плакорное почвообразование (элювиально-глеевые почвы), а в центральной части водораздела вследствие ухудшения поверхностного и грунтового стока формируются полугидроморфные болотные почвы. На склонах в условиях хорошего дренажа образуются подзолистые элювиально-глеевые почвы. Низкие плоские поверхности заняты торфяно-подзолисто-элювиально-глеевыми, а понижения — торфяно-глеевыми почвами.

На территории южной тундры и лесотундры почвенный покров сформировался преимущественно на элювиальных отложениях разного гранулометрического состава с линзами торфа. На Северо-Сосьвинской возвышенности (средняя тайга) среди подстилающих пород значительную роль играют озерные отложения. В лесостепной зоне почвообразовательный процесс проходил в условиях ограниченных ресурсов пресной воды с повышенной соленостью (солончатые и солонные), что отразилось на структуре почвенного покрова данного региона. Зональное распределение разнообразия почвенного покрова на трансекте показано в табл. 7. В участке южной тундры преобладали варианты торфянисто-глеевых

---

**Рис. 3.** Климатические характеристики районов исследования.

Районы: 1 — Тазовский, 2 — Новый Уренгой, 3 — Тарко-Сале, 4 — Малая Сосьва, 5 — Тобольский район, 6 — Армизонский район.

I — годовая сумма осадков (мм/год); II — число дней с осадками в году; III — величина солнечной радиации (ккал./год); IV — продолжительность солнечного сияния (час/год); V — число дней со среднесуточной температурой выше 0°C. VI — продолжительность безморозного периода; VII — число дней со среднесуточной температурой выше 15°C.

**Fig. 3.** Climatic characteristics of regions under study.

Regions: 1 — Tazovski, 2 — Novy Urengoy, 3 — Tarko-sale, 4 — Malaja Sosva, 5 — Tobolski, 6 — Armizonski.

I — yearly precipitation (mm/year); II — number of days with precipitation per year; III — sun radiation value (ccal/year); IV — longevity of sun light (hours/year); V — number of days with mean temperature over 0°; VI — longevity of non-frost period; VII — number of days with mean temperature over 15°.

заболоченных почв на ледниковых отложениях, морских и озерных осадках, образовавшиеся в условиях слабого дренажа и дефицита кислорода. Эти почвы с характерным глеевым горизонтом развиваются на плоских водоразделах, где застаивается вода над поверхностью мерзлотного слоя. В понижениях, где скапливается вода, встречались тундрово-болотные почвы. В дренированных участках под осоково-злаковой растительностью развивается дерновый процесс, и образуются дерново-кислые почвы. В лесотундре на возвышенных элементах рельефа почвы имеют преимущественно таежный облик. Преобладают глеево-под-

**Таблица 7.** Почвы зонального ряда лесных ландшафтов Западно-Сибирской равнины.

**Table 7.** Zonal series of soils in forest landscapes of West-Siberian Plain.

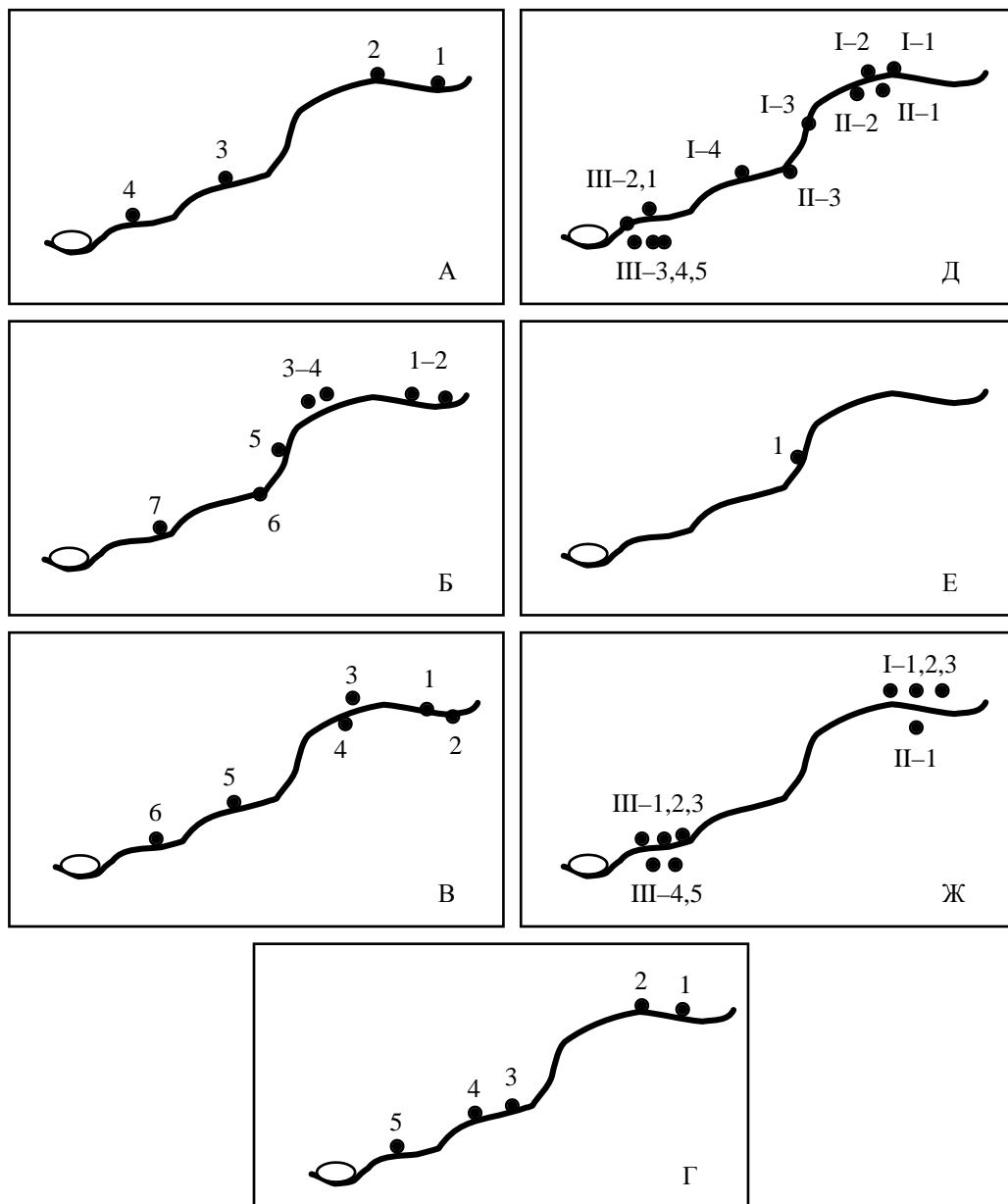
Районы	Почвы
Тазовский Тазовская низменность	Торфянисто-дерново-глеевые Торфянисто-глееватые Болотно-тундровые Дерново-кислые
Новый Уренгой Пуровская низменность	Таежные поверхностно-глеевые Дерново-оглеенные (суглинистые) Подзолисто-элювиальные Пойменные слабоподзоленные Пойменные поверхностно-оглеенные
Тарко-Сале Пуровская низменность	Подзолы элювиальные Подзолы железистые глеевые Торфяно-глеевые Торфянисто-перегнойно-глеевые Подзолы аллювиально-гумусные Охристо-аллювиальные почвы Пойменные слабоподзоленные
Малая Сосьва Северо-Сосьвинская возвышенность	Подзолистые Подзолисто-иллювиально-глееватые (средне- и легко-суглинистые) Подзолисто-иллювиально-железистые (супесчаные и песчаные) Торфянисто-подзолисто-иллювиальные
Мезурово — биостанция (Тобольский р-н) Тобольский материк	Дерново-подзолистые Дерново-сильноподзолистые многогумусные Глубинно-глеевые Торфянисто-глеевые Пойменные дерново-глеевые оподзоленные
Армизонское (Армизонский р-н) Ишимская пойменная равнина	Лугово-солонцеватые Солонцы луговые Солоди дерновые Лугово-болотные

золистые почвы, которые формируются на озерно-ледниковых супесчано-суглинистых отложениях. В понижениях развиты различные варианты болотно-тундровых почв. В этой переходной зоне почвенный покров отличается комплексностью, определяемой формами микрорельефа. В северной тайге на плакорах при атмосферном увлажнении на суглинках формируются бедные глеевые слабоподзолистые почвы, на отложениях легкого механического состава — железисто-гумусовые подзолы. На Западно-Сибирской равнине подзолообразовательный процесс выражен слабее, чем в Европейской части таежной зоны. Содержание гумуса в почве низкое. Гумусовые соединения связаны с железом. Поэтому почвы отличаются сильноокислой реакцией (рН 3,6–3,8). В средней тайге большие площади заняты глубокоглеевыми торфянистыми и торфяно-болотными почвами. Это связано с тем, что рельеф среднетаежной части равнины сформирован речными системами Оби и Иртыша с многочисленными притоками, плохо дренирующими территорию. В поймах рек образуются пойменные дерновые и заболоченные почвы. В южной тайге развиты различные варианты почв подзолистого ряда, которые характеризуются сильно выраженным подзолообразованием. В условиях недостаточного дренажа почвы имеют признаки оглеения. Под лесами с

**Таблица 8.** Характеристика пробных участков южной тундры.

**Table 8.** Characteristics of experimental plots in the southern tundra.

№№	Участки	Почвы	Растительный покров
1	Мохово-лишайниковая тундра	Болотно-тундровая	Зеленые мхи — <i>Hylocomium alpendeus</i> , <i>Pleurocium schreberi</i> ; <i>Sphagnum</i> ; лишайники <i>Cladonia</i> , <i>Cetraria</i>
2	Лугово-подобная разнотравная группировка	Дерново-глеевая	Кустарнички — княженика ( <i>Rubus arcticus</i> ); травянистые растения — иван-чай ( <i>Chamaenerium angustifolium</i> ), конский щавель ( <i>Rumex confertus</i> ), хвощ полевой ( <i>Equisetum arvense</i> ); зеленые мхи
3	Ольшаник	Дерново-оглеенные	Кустарники — ольха ( <i>Alnus fruticosa</i> ); кустарнички — <i>R. arcticus</i> ; травянистые растения — чемерица ( <i>Vartum</i> ), тимофеевка луговая ( <i>Phleum pratense</i> ), лютик ( <i>Ranunculus</i> sp.), хвощ зимующий ( <i>E. hyemale</i> ); зеленые мхи, лишайники
4	Ерник беломошный	Пойменные дерновые	Кустарники — береза карликовая ( <i>Betula nana</i> ), ивы ( <i>Salix glauca</i> , <i>S. lanata</i> ); Кустарнички — голубика ( <i>Vaccinium uliginosum</i> ), багульник ( <i>Ledum decumdeus</i> ); Травянистые растения — пушица ( <i>Eriophorum vaginatum</i> ), альпийский лук ( <i>Alium alpestris</i> ), маршанция ( <i>Marchantia polymorpha</i> ); Зеленые мхи, сфагнум



**Рис. 4.** Расположение пробных участков на catenaх в разных зонах Западно-Сибирской равнины.

А — южная тундра: 1 — мохово-лишайниковая группировка, 2 — лугоподобная группировка, 3 — ольшаник, 4 — ерник.

Б — лесотундра: 1-2 — ерники, 3-4 — лиственничники кустарничковые, 5 — ельник, 6 — березняк, 7 — лиственничник голубичный.

В — подзона северной тайги: 1 — кедрач брусничный, 2 — березняк беломошный, 3 — ельник брусничный, 4 — березняк вейниково-княжениковый, 5 — лиственничник голубичный, 6 — лиственничник брусничный.

травянистым покровом формируются дерново-подзолистые почвы, которые издавна использовались под пахотные угодья. В подтаежной и лесостепной зонах появляются лугово-черноземные почвы, а также осолоделые и луговые солончаковатые почвы в понижениях мезорельефа, где выражены процессы осолодения и засоления (Ливеровский, 1974; Добровольский, 1976).

Количественные учеты почвенной мезофауны проводились в зональном ряду ландшафтов от южной тундры до лесостепи. Таким образом, исследования охватывали полностью таежную зону и ее северный и южный экотоны, где лесные экосистемы представляли собой характерный элемент ландшафта. В каждой зоне (подзоне) были выбраны катены, пересекающие водораздельные склоны. На этих катенах почвенно-зоологические исследования проведены на сериях из 4–6 пробных участков, занимающих различные позиции на разных элементах мезорельефа (от вершины водораздела до припойменных террас), различающихся по гидрорежиму, почвенному и растительному покрову. Таким образом, в каждой зональной точке проведены сравнительные обследования локальных почвенных сообществ типичных и интразональных биотопов, которые в сумме относительно полно отражают уровень разнообразия и обилия (численность и биомассу) почвенных беспозвоночных и тренды их внутриландшафтного распределения. Ниже дается краткая характеристика исследованных биотопов.

Г — подзона средней тайги: 1- ельник зеленомошный, 2 — березняк разнотравный, 3–4 — сосняки, 5 — луг разнотравный.

Д — подзона южной тайги: I (коренные леса): I–1 — ельник сложный, I–2 — липняк осоковый, I–3 — сосняк на склоне; I–4 — сосняк на террасе; II (производные леса): II–1 — вырубка липняка, II–2 — вырубка сосняка, II–3 — гарь сосняка, III (агроценозы): III–1 — поле овса, III–2 — поле картофеля, III–3 — поле ржи.

Е — мелколиственный подтаежный лес на склоне водораздела.

Ж — лесостепь: I (лесные экосистемы): I–1 — березняк, I–2 — березово-осиновый колок, I–3 — культура сосны, II (вырубки): II–1 — зарастающая вырубка березняка, III (луга и агроценозы): III–1 — луг на лугово-солонцеватой почве, III–2 — выпас, III–3 — засоленный луг в низкой пойме, III–4 — поле многолетних трав, III–5 — поле картофеля.

**Fig. 4.** Distribution of experimental plots along watershed slopes in different natural zones of West-Siberian Plain.

A — southern tundra: 1 — moss-lichen community, 2 — tundra meadow, 3 — alder bush community, 4 — *Betula nana* community.

Б — forest-tundra: 1–2 — *Betula nana* communities, 3–4 — *Lariceta* with undershrub cover, 5 — *Abietum vaccinosum*, 6 — *Betuletum herbosum*, 7 — *Laricetum uliginiosum*.

В — northern taiga subzone: 1 — *Cembretum vaccinosum*, 2 — *Betuletum sphagnosum*, 3 — *Abietum vaccinosum*, 4 — *Betuletum rubosum*, 5 — *Laricetum uliginiosum*, 6 — *Laricetum vaccinosum*.

Г — middle taiga subzone: 1 — *Abietum hylocomiosum*, 2 — *Betuletum herbosum*, 3–4 — *Pineta*, 5 — forb meadow.

Д — southern taiga subzone: I (primary forest stands): I–1 — *Abietum compositum*, I–2 — *Tilietum caricetosum*, I–3 — *Pinetum* on watershed slope, I–4 — *Pinetum* on high river terrace; II (secondary forests): II–1 — reafforestation of *Tilietum* on felled area, II–2 — reafforestation on *Pinetum* felled area, II–3 — pyrogenic succession of *Pinetum*, III — (агроценозы): III–1 — oat field, III–2 — potato field, III–3 — rye field.

Е — small-leaved subboreal forest on watershed slope.

Ж — forest-steppe: I (forest ecosystems): I–1 — *Betuletum herbosum*, I–2 — aspen-birch grove, I–3 — pine plantation, II (fellings): — II–1 — reafforestation on *Betuletum* felled area; III (meadows and агроценозы): III–1 — meadow of solonetz, III–2 — pasture meadow, III–3 — valley saline meadow, III–4 — field of perennial herbs, III–5 — potato field.



Южная тундра исследована в окрестностях пос. Тазовский (см. рис. 1). Количественные учеты проведены в четырех участках, расположенных по профилю водораздельного склона к долине р. Таз (табл. 8, рис. 4А): мохово-лишайниковая группировка (1) — на плакоре в заболоченном понижении, лугово-подобная ассоциация (2) на дренированном повышении плакора, ольшаник (3), расположенный в верхней части склона, в защищенном от северного ветра участке. Высота ольховых зарослей достигала 80 см. Ерник (4) занимает аллювиальную позицию в долине реки на повышенной части прибрежной зоны с относительно сухой почвой. Травяной покров занимает до 90% территории ерника.

Таблица 9. Характеристика пробных участков лесотундры.

Table 9. Characteristics of experimental plots in the forest-tundra.

№№	участки	почвы	Растительность
1–2	Ерник беломошный и Ерник мохово-кустарничковый	Дерново-оглеенная	Кустарниковый ярус — <i>Betula nana</i> , <i>Salix glauca</i> , <i>S. lanata</i> ; Напочвенный покров — брусника ( <i>Vaccinium vitis-idaea</i> ), <i>A. alpina</i> , <i>Ledum decumdeus</i> , зеленые мхи — <i>Polytrichum commune</i>
3–4	Лиственничник багульниковый и Лиственничник брусничный	Подзолисто-элювиальная	Древесный ярус — лиственница сибирская ( <i>Larix gmelini</i> ); Напочвенный покров — <i>V. vitis idaea</i> , багульник ( <i>Ledum palustre</i> ), пепельник ( <i>Stereocaulon tomentosum</i> ), лишайники — <i>Cladonia cornuta</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. silvatica</i> , <i>Cetraria nivalis</i> , <i>C. pinastri</i>
5	Ельник-брусничник	Дерново-оглеенная	Древесный ярус — ель ( <i>Picea obovata</i> ), береза бородавчатая ( <i>Betula verucosa</i> ), в подросте — ольха ( <i>Alnus fruticosa</i> ) Напочвенный покров — <i>V.vitis-idaea</i> , зеленые мхи
6	Березняк княжениково-разнотравный	Дерново-оглеенная	Древесный ярус — <i>B.verucosa</i> , в подросте — <i>P. obovata</i> , <i>A. fruticosa</i> ; Напочвенный покров — вейник ( <i>Calamagrostis</i> ), седмичник европейский ( <i>Trientalis europaea</i> ), княженика ( <i>R. arcticus</i> ), хвощ ( <i>Equisetum silvaticum</i> ), <i>V. uliginosus</i> , линнея северная ( <i>Linnaea vulgare</i> ), мхи — кукушкин лен, сфагнум
7	Лиственничник голубичный	Пойменная слабооподзоленная, поверхностно-глеявая	Древесный ярус — <i>L. gmelini</i> ; кустарниковый ярус — можжевельник ( <i>Juniperus communis</i> ); напочвенный покров — голубика ( <i>V. uliginosum</i> ), <i>V.vitis-idaea</i> , марьянник гребенчатый ( <i>Melampyrum cristatum</i> ) мхи — кукушкин лен лишайники — <i>Cetraria</i> , <i>Cladonia</i>

*Лесотундра* обследована в окрестностях Нового Уренгоя в пяти точках, ориентированных по профилю склона от заболоченных плакорных повышений до долинных лесов (табл. 9, рис. 4Б). В лесотундре обследовано семь пробных участков. На плоском водоразделе с переувлажненной почвой развиваются ерники. Пробы в ерниках отбирали в точках к беломошно-кладониевым (участок 1) и брусничным (участок 2) покровом. Первые отличались более сильной увлажненностью поверхностного горизонта в начале вегетационного сезона, когда проводились почвенно-зоологические обследования. У края водораздела и на верхней части водораздельного склона в условиях относительно хорошего дренажа формируются лиственничники и ельники с кустарничковым покровом. На месте гарей и вырубок развиваются производные травянистые березняки. Количественные учеты проведены на элювиальной позиции водораздельного склона в двух лиственничниках с багульниковым (участок 3) и брусничным (участок 4) покровом, а в верхней трети склона — в коренном ельнике кустарничковым (участок 5) и производном березняке (участок 6). В понижениях с переувлажненной оглеенной почвой распространены лиственничные редколесья с напочвенным покровом, характерном для заболоченных местообитаний. Пробы были отобраны в редкостойном лиственничнике голубичном (участок 7).

Подзона *северной тайги* обследовалась в районе Тарко-Сале (см. рис. 1), где плоские повышения равнинного ландшафта заняты редкостойными ельниками и кедрочаши с сомкнутостью крон 40–50%. На легких почвах речных террас развиваются лиственничники (табл. 10, рис. 4В). На месте вырубленных коренных лесов формируются производные березняки с моховым или травянистым покровом в зависимости от степени увлажненности почвы грунтовыми водами. Многолетняя мерзлота в этом районе оттаивает летом до глубины 30–35 см. Пробные участки в северной тайге были выбраны на вершине водораздела в 5 точках: в заболоченном кедрочаши (1) и производном березняке беломошном (2), на краю плакорной позиции в ельнике (3) и вторичном березняке вейниково-княжениковым (4); в нижней части склона исследованы две группировки лиственничников, различающихся по степени увлажненности — лиственничник бруснично-голубичный (5) и лиственничник зеленомошно-брусничный (6) ниже по склону.

В подзоне *средней тайги* пробные участки были заложены в заповеднике «Малая Сосьва» (см. рис. 1). Коренные типы леса в центре таежной зоны — кедрочаши. Но на этой территории кедровые древостои практически не сохранились: они были уничтожены лесными пожарами и неконтролируемыми рубками. При восстановлении лесов на гарях поздние сукцессионные стадии представлены елово-кедровыми группировками с кустарничково-зеленомошным покровом. Эти леса занимают повышенные элементы рельефа с суглинистыми оподзоленными почвами. Средние сукцессионные стадии восстановления леса сформированы травянистыми березняками. В понижениях мезорельефа на песчаных аллювиальных почвах развиваются сосняки.

Сообщества средней тайги были обследованы в серии из пяти лесных группировок, ориентированных по профилю склона (табл. 11, рис. 4Г): на водоразделе ельник зеленомошный (1) и производный березняк 20–25-летнего возраста (2), два участка сосняков (3,4) на песчаной гриве в нижней части склона. Сосняки различаются по влажности почвы и составу напочвенного покрова. Кроме того, обследован злаково-разнотравный суходольный луг (5) на суглинистой почве плоской террасы (табл. 11).

Экосистемы *южной тайги* изучали в Тобольском районе (Биостанция Мезурово Тюменского университета) (см. рис. 1). В этой подзоне были исследованы три группы участков (табл. 12): I. Коренные леса — ельник (I–1), участок реликтового липняка (I–2), расположенные на плоском повышении равнинного рельефа и сосняк (I–3) на склоне, сформиро-

**Таблица 10.** Характеристика пробных участков северной тайги.**Table 10.** Characteristics of experimental plots in the northern taiga.

№№	Участки	почвы	Растительность
1	Ельник брусничник	Подзол элювиальный	Древесный ярус — <i>P. obovata</i> В подросте — кедр ( <i>Pinus sibirica</i> ), рябина; Напочвенный покров — <i>V. vitis-idaea</i> , седмичник, зеленые мхи
2	Кедрач брусничник	Подзол железисто-глебовый	Древесный ярус — <i>Pinus sibirica</i> . В подросте — <i>Pinus sibirica</i> <i>P. obovata</i> , береза, жимолость Напочвенный покров — <i>V. vitis-idaea</i> , зеленые мхи
3	Березняк беломошный	Подзол элювиальный	Древесный ярус — береза ( <i>Betula verucosa</i> ), осина Напочвенный покров — княженика ( <i>R. arcticus</i> ), голубика ( <i>V. uliginosum</i> ), костер безостый, пырей, лишайники <i>Cladonia</i>
4	Березняк вейниково-княжениковый	Подзол элювиальный	Древесный ярус — береза бородавчатая. В подросте — береза, ель, ольха ( <i>A. fruticosa</i> ), лиственница Напочвенный покров — <i>R. arcticus</i> , вейник ( <i>Calamagrostis</i> ), вероника длиннолистная, подмаренник северный, седмичник европейский ( <i>Trientalis europaea</i> )
5	Лиственничник бруснично-голубичный	Подзол аллювиально-гумусный	Древесный ярус — <i>L. gmelini</i> ; В подросте — береза, кедр, лиственница; Кустарниковый ярус — можжевельник; напочвенный покров — <i>V. uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , багульник, <i>L. vulgaris</i> , мхи — кукушкин лен, сфагнум
6	Лиственничник зеленомошный	Подзол аллювиально-гумусный	Древостой — лиственница сибирская Подрост — кедр Кустарниковый ярус — можжевельник Напочвенный покров — брусника, Зеленые мхи, сфагнум

ванный на песчаной косе над долиной небольшой речки; II. Зарастающие вырубki и гари — вырубki ельника зеленомошного (II-1)- двух-, шести и восьмилетняя, двухлетняя вырубка липняка папоротникового (II-2) и восьмилетняя гарь (II-3) сосняка-беломошника. На вырубке ельника почвенно-зоологические обследования проводились в 1983–1987 и 1989–1992 гг., что позволило провести оценку темпов сукцессии животного населения по мере формирования сомкнутого древесного полога. Участки производных лесов на месте сосняков были сгруппированы в нижней трети водораздельного склона в относительно дренированных условиях.

**Таблица 11.** Характеристика пробных участков средней тайги.**Table 11.** Characteristics of experimental plots in the middle taiga subzone.

№№	Участки	почвы	Растительность
1	Ельник зеленомошный	Подзол	Древесный ярус — <i>P. obovata</i> В подросте — <i>Pinus sibirica</i> , пихта <i>Abies</i> ; Напочвенный покров — зеленые мхи <i>P. schreberi</i> , <i>Rhydiadelphus tregruentus</i>
2	Березняк вейниковый	Подзол	Древесный ярус — береза бородавчатая. В подросте — ель, кедр. Напочвенный покров — вейник, кислица, хвощ, звездчатка
3	Сосняк брусничный	Подзол иллювиально-железистый	Древесный ярус — сосна Напочвенный покров — брусника, Лишайники <i>Cladonia</i>
4	Сосняк багульниковый	Подзол иллювиально-железистый	Древесный ярус — сосна <i>Pinus silvestris</i> Напочвенный покров — багульник, Лишайники <i>Cladonia</i>
5	Луг злаково-разнотравный	Подзол	Травяной покров — лисохвост, тысячелистник, лютик ползучий

III. На первой террасе речной долины и в пойме обследованы суходольный (III-1) и пойменный заливной (III-2) луга и агроценозы — поле овса (III-31) и поле картофеля (III-3) (табл. 12, рис. 4Д).

Полоса *подтаежных мелколиственных лесов*, характерных для Сибири, была представлена коренным осиново-березовым разнотравным лесом на дерново-подзолистой почве, расположенном в верхней части склона водораздела в Тобольском районе (табл. 12, рис. 4Е) Основу древостоя составляют там береза бородавчатая и осина, в подросте — береза, осина и ива. В напочвенном покрове преобладали костяника, сныть обыкновенная, хвощ лесной, золотая розга, перловник поникший.

В *лесостепи* обследованы островные лесные экосистемы, вырубки, луга и агроценозы в Армизонском районе (см. рис. 1). Для сибирской лесостепи характерны мелколиственные леса, сформированные березой и осиной, чередующиеся с остепненными луговыми участками. Количественные обследования мезофауны проведены на плакоре в лесных и остепненных луговых группировках (табл. 13). На этой позиции пробные участки были заложены в березняке (I-1), березово-осиновом колке (I-2), сосновой культуре (I-3) и на разнотравном лугу (I-4). Обследована также вырубка, зарастающая березовым лесом (II-1). Пойменные участки мелких рек в этой зоне заняты луговыми разнотравными группировками, заливаемыми весенним половодьем. В пониженных участках поймы встречаются участки сильно засоленных почв с галофильными видами в составе растительности. Количественные обследования были проведены на участке интенсивного выпаса (III-1) и на участке с засоленной почвой (III-2). В долинах рек с достаточным увлажнением почвы используются

**Таблица 12.** Характеристика пробных участков южной тайги.**Table 12.** Characteristics of experimental plots in the southern taiga.

№№	Участки	почвы	Растительность
I серия — КОРЕННЫЕ ЛЕСА			
I-1	Ельник зеленомошный	Дерново-подзолистые	Древостой — ель сибирская, в подросте — ель, пихта Напочвенный покров — зеленые мхи
I-2	Липняк папоротниковый	Дерново-подзолистые	Древостой — липа сердцелистная Напочвенный покров — папоротник-орляк
I-3	Сосняк кладониевый	Подзолисто-иллювиально-железистые	Древостой — сосна сибирская; Подрост — сосна, береза; Напочвенный покров — кошачья лапка двудомная, багульник болотный, багульник сплюснутый, золотая розга, плаун сплюснутый, брусника, хвощ зимующий, фиалка собачья, листостебельные мхи
II серия — ВЫРУБКИ И ГАРИ			
II-1	Вырубка ельника зеленомошного 2 года	Дерново-подзолистые	Древостой — береза бородавчатая, подрост — ель сибирская, береза, напочвенный покров — вейник, овсяница, кукушкин лен, зеленые мхи.
	4 года	Дерново-подзолистые	Древостой — береза бородавчатая, подрост — ель сибирская, береза, напочвенный покров — вейник, овсяница, кукушкин лен, зеленые мхи
	5 лет	Дерново-подзолистые	Древостой — береза бородавчатая, подрост — ель сибирская, береза, напочвенный покров — вейник, овсяница, кукушкин лен, зеленые мхи
II-2	Вырубка липняка папоротникового	Дерново-подзолистые	Подрост — липа; Напочвенный покров — папоротник-орляк, сныть обыкновенная, клевер луговой, хвощ лесной, тысячелистник обыкновенный
II-3	Вырубка сосняка-беломошника	Дерново-подзолистые	Подрост — сосна; Напочвенный покров — голубика, багульник болотный, перловник поникший; Мхи и лишайники — кукушкин лен, кладония

Таблица 12. Продолжение

Table 12. Continue

№№	Участки	почвы	Растительность
II-4	Гарь сосняка-белошника	Дерново-подзолистые	Подрост — сосна (саженая); Напочвенный покров — иван-чай, клевер луговой, фиалка собачья, тысячелистник обыкновенный
III — АГРОЦЕНОЗЫ			
III-1	Суходольный луг	Дерново-подзолистые	
III-2	Пойменный заливной луг	Дерново-подзолистые	
III-3	Поле овса	Дерново-подзолистые	
III-4	Поле картофеля	Дерново-подзолистые	
III-5	Поле ржи	Дерново-подзолистые	
ПОДТАЕЖНЫЙ МЕЛКОЛИСТВЕННЫЙ ЛЕС			
	Осиново-березовый разнотравный лес	Дерново-подзолистые	Древостой — береза бородавчатая Напочвенный покров — чистец болотный, таволга вязолистная, змееголовник Рюйнеса

под сельскохозяйственные угодья. Были проведены сравнения почвенной фауны на полях многолетних трав (IV-1) и картофеля (IV-2) (табл. 13, рис. 4.Ж).

Обследования таежных местообитаний проводились в 1983–1987 гг. Полевые материалы на вырубках, гарях и агроценозах собраны в 1989–1991 гг. Одновременно почвенно-зоологические пробы отбирались и в контрольных участках коренных лесов. Сравнения структуры животного населения почвы в лесных экосистемах у северного и южного пределов распространения бореальных лесов с открытыми местообитаниями — соответственно южной тундры и лугово-степных группировок лесостепи позволили установить связи лесных сообществ мезопедобионтов с фауной открытых биотопов и их изменения в зональном градиенте гидротермических и эдафических факторов.

Количественные учеты проводились по стандартной методике, принятой для изучения почвенной мезофауны (Гиляров, Стриганова, 1987). В каждой точке одновременно отобрано по 20 стандартных проб размером 25×25 см с последующей послойной ручной разборкой. Отдельно обследовались горизонты подстилки и почвенные слои 0–10, 10–20 и 10–30 см, до глубины встречаемости беспозвоночных. В заболоченных почвах Западно-Сибирской равнины почвенные беспозвоночные концентрировались в основном в верхнем 20-сантиметровом слое. Во все годы исследований количественные учеты проводились в июне на юге и на севере — в июле, в период, предшествующий массовому выходу имагинальных форм крылатых насекомых из куколок, когда заселенность почвы личинками насекомых, составляющими

**Таблица 13.** Характеристика пробных участков лесостепи.**Table 13.** Characteristics of experimental plots in the forest-steppe.

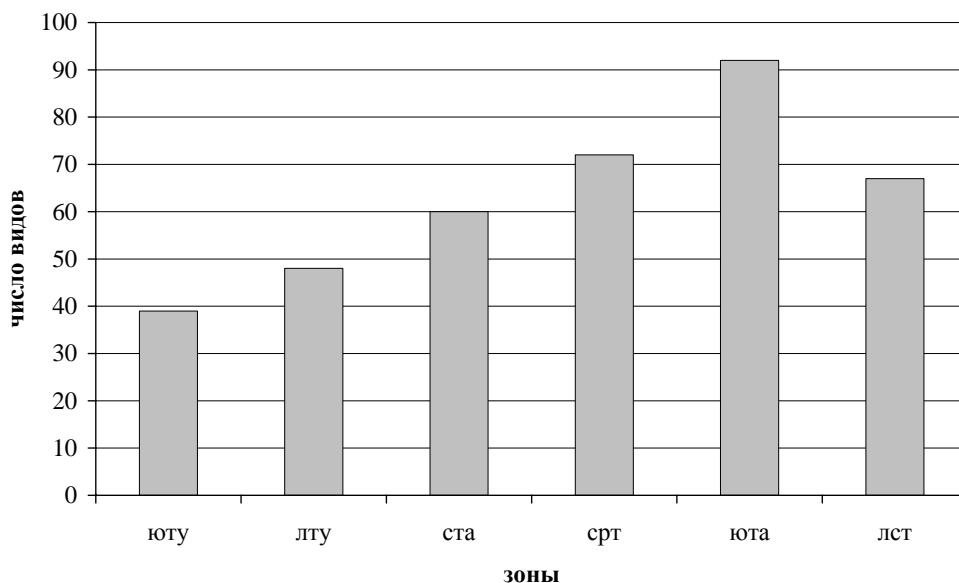
№№	Участки
I серия — ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ	
I-1	Березняк разнотравный
I-2	Осиново-березовый колок
I-3	Сосняк лишайниковый
II серия — ВЫРУБКА	
II-1	Вырубка березняка разнотравного
III серия — ЛУГА И АГРОЦЕНОЗЫ	
III-1	Луг на лугово-солонцеватой почве
III-2	Выпасаемый участок в пойме
III-3	Засоленный участок в низкой пойме
III-4	Поле многолетних трав
III-5	Поле картофеля

основу животного мезонаселения, была максимальной. Биомасса животных определена сразу после фиксации беспозвоночных путем индивидуального взвешивания.

Анализ структуры животного населения почвы проводили с использованием индексов, широко используемых при оценке сходства и различий группировок, их разнообразия и выровненности (Чернов, 1975; Уиттекер, 1980; Песенко, 1982; Мэгарран, 1992).

### Глава 3. ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

В ходе количественных учетов всего было обнаружено и идентифицировано около 300 видов мезопедобионтов, относящихся к 183 родам и 45 семействам. Наиболее богаты в видовом отношении пауки (69 видов), и жесткокрылые семейства жуужелиц (70 видов), стафилинид (45 видов) и щелкунов (30 видов). В Приложении приведены список и зональное распределение представителей почвенной мезофауны. Видовое богатство мезофауны растет с севера на юг, достигает максимума в южно-таежной подзоне, а в лесостепи резко снижается (рис. 5). В этом отношении зональное распределение фаунистического разнообразия отличается от Русской равнины, где оно достигает максимального значения в лесостепи Центральной России и лишь на территории степной зоны постепенно снижается по мере нарастания аридности климата (Стриганова, 1996, 1997). В Западной Сибири максимум разнообразия отмечен в южной тайге. При этом зональное распределение фаунистического богатства отдельных групп варьирует. В частности, у пауков отмечено два максимума таксономического богатства — в лесотундре и южной подзоне тайги. В средней тайге уровень



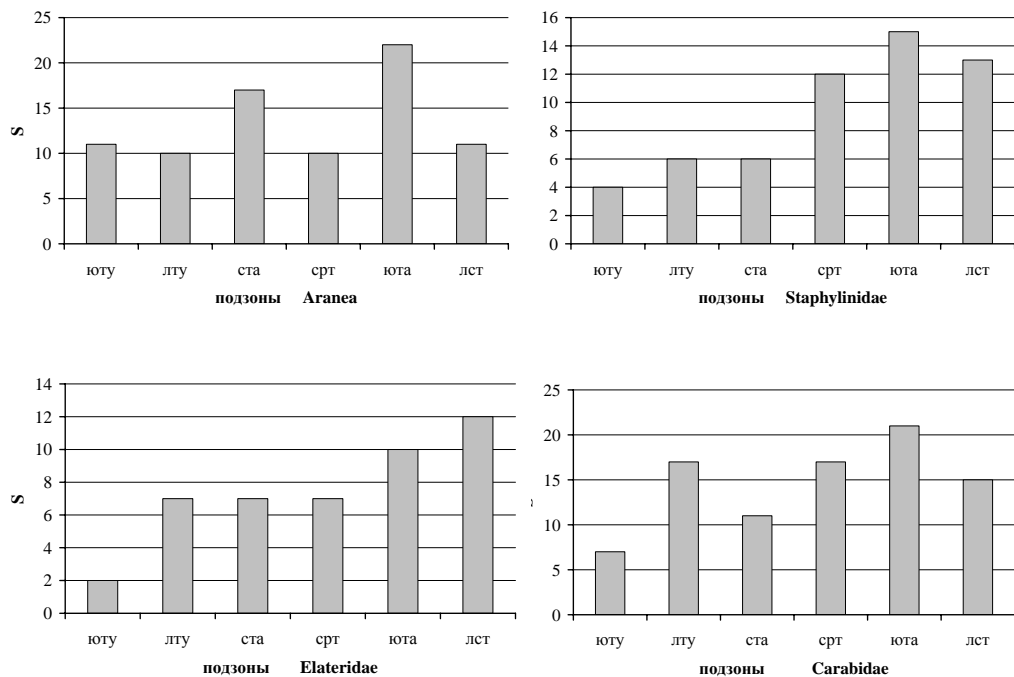
**Рис. 5.** Зональное распределение видового богатства почвенной мезофауны в тайге Западно-Сибирской равнины.

I — южная тундра, II — лесотундра, III — северная тайга, IV — средняя тайга, V — южная тайга, VI — лесостепь. S — число видов.

**Fig. 5.** Zonal distribution of soil macrofauna taxonomic richness in the taiga of West-Siberian Plain.

I — south.tundra, II — forest-tundra, III — northern taiga, IV — middle taiga, V — southern taiga, VI — forest-steppe. S — number of species.





**Рис. 6.** Зональное распределение разнообразия ключевых групп мезопедобионтов. Обозначения как на рис. 5.

**Fig. 6.** Zonal distribution of keystone macrofauna groups diversity. Legends as at Fig. 5.

разнообразия такой же низкой, как в лесотундре и лесостепи. Жужелицы и стафилиниды следуют паттерну распределения общего разнообразия почвенной мезофауны с максимумом в южной тайге. При этом у жужелиц в лесотундре разнообразие выше, чем в северной тайге. У стафилинид уровни видового богатства в трех южных подзонах в 2–2,5 раза превышают число видов в северных районах (рис. 6). У жуков-щелкунов наблюдается однонаправленный тренд роста видового разнообразия с севера на юг с максимумом в лесостепи.

Все основные группы беспозвоночных представлены в основном европейско-сибирскими и палеарктическими лесными и полизональными видами. Видовой состав червей, пауков и крылатых насекомых весьма сходен с фаунистическим комплексом европейской тайги. В то же время здесь отсутствуют некоторые характерные таежные виды, широко распространенные в Европейской России, преимущественно крупные подстилочные формы. Это связано прежде всего, с наличием многолетней мерзлоты и переувлажненностью верхнего горизонта почвы. Следует отметить также отсутствие диплопод, в первую очередь представителей Polyzoniidae, характерных для темнохвойных лесов европейской тайги, где они встречаются в значительном количестве. Влияние фактора избыточной влажности почвы, особенно в подзоне северной тайги, проявляется и в том, что там доминирующей группой мезофауны являются червецы, характерные для заболоченных местообитаний. В Европейской тайге червецы встречаются в почве, но не играют значительной роли в составе зооценозов.

Определение  $\beta$ -разнообразия фаунистических комплексов мезофауны соседних подзон показало, что оно имеет тенденцию к увеличению к югу вместе с видовым богатством, достигает максимума на границе средней и южной тайги и затем снижается на южном экотоне распространения бореальных лесов (табл. 14). Наименьшие различия имеет животное население южной тундры и лесотундры, а самые высокие индексы  $\beta$ -разнообразия отмечены для южнотаежно-тундровых и -лесотундровых комплексов мезофауны. Разнообразие между крайними районами — южной тундрой и лесостепью составляет 0,71. У отдельных групп почвенной мезофауны отмечены некоторые вариации в зональном распределении таксономического разнообразия (табл. 15). При сравнении фаунистических комплексов соседних подзон индексы  $\beta$ -разнообразия максимальны у пауков и жуков-щелкунов у северной границы таежной зоны (0,85 и 0,83), а у стафилинид — на границе средней и южной тайги (0,88). У жужелиц наиболее высокие различия отмечены на северном и южном экотонах тайги. Ниже будет подробнее рассмотрен характер пространственного распределения фаунистического разнообразия на примере дождевых червей, пауков, жуков жужелиц и щелкунов.

**Табл. 14.**  $\beta$ -разнообразие зональных фаунистических комплексов почвенной мезофауны

**Табл. 14.**  $\beta$ -diversity of zonal faunistic complexes of the soil macrofauna.

N	Южная тундра	Лесотундра	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Лесостепь
Южная тундра		<b>0,56</b>	0,67	0,71	0,77	0,71
Лесотундра			<b>0,61</b>	0,71	0,77	0,70
Северная тайга				<b>0,70</b>	0,70	0,67
Средняя тайга					<b>0,73</b>	0,64
Южная тайга						<b>0,63</b>
Лесостепь						S

**Таблица 15.**  $\beta$ -разнообразие ключевых групп мезопедобионтов.

**Table 15.**  $\beta$ -diversity of keystone groups of macropedobionts.

	юж.тундра/ лесотундра	лесотундра/ сев.тайга	сев.тайга/ сред.тайга	сред.тайга/ юж.тайга	юж.тайга/ лесостепь
Aranei	0,61	<b>0,85</b>	0,70	0,75	0,68
Elateridae	0,71	<b>0,83</b>	0,28	0,66	0,45
Carabidae	<b>0,76</b>	0,54	0,66	0,70	<b>0,74</b>
Staphylinidae	—	0,81	<b>0,88</b>	0,42	0,78

*Дождевые черви.* Комплекс дождевых червей представлен в равнинных таежных экосистемах всего восемью видами, широко распространенными в бореальных и умеренных районах Евразии (Малевич, 1953, 1970; Всеволодова-Перель, 1995). *Eisenia nordenskioldi* встречался на протяжении всего исследованного зонального спектра почв в разных типах местообитаний. Этот вид был отмечен как фоновый для сибирской тайги (Перель, 1979). В южной тундре *E. nordenskioldi* доминировал в азональных наиболее теплообеспеченных биотопах и отсутствовал в плакорных мохово-лишайниковых местообитаниях. В подзонах северной и средней тайги *E. nordenskioldi*, встречался в зональных группировках и на открытых местах и избегал лишь сильно заболоченных участков. В южной тайге и лесостепи численность *E. nordenskioldi* достигал максимальных значений под пологом зональных ельников и мелколиственных лесов. В липняке этот вид отсутствовал.

Второе место по широте биотопического спектра занимал *Lumbricus rubellus*. В южной тундре он встречался единично в зарослях кустарников в нижней части склонов, а в лесотундре, северной и средней тайге был отмечен под пологом ельников и производных березняков, а также в луговых сообществах в нижней части водораздельных склонов. В переувлажненных почвах плакорных кедровых лесов он отсутствовал. В южной тайге *L. rubellus* встречался практически во всех исследованных вариантах лесных экосистем (ельники, сосняки, липняк, мелколиственные леса), в лесостепи был найден в сосняке и на лугу, где доминировал по численности. В мелколиственных колковых лесах он вытеснялся *E. nordenskioldi* и *Dendrobaena octaedra*, численность которых была там наибольшей в сравнении с другими местообитаниями.

В Европейской части России *L. rubellus*, подстилочный вид, питающийся листовым опадом, встречается по всей территории распространения лесной растительности. Его находки были отмечены также и в тундре Восточной Сибири (устье Лены) (Ude, 1902), куда он скорее всего был завезен. В тайге Русской равнины *L. rubellus* встречается в производных мелколиственных лесах, а в подзоне южной тайги — в сложных ельниках. Это — неморальный вид, распространение которого связано с листовыми породами. В зоне смешанных лесов *L. rubellus* достигает высокой численности и встречается в широком спектре зональных (дубравы, хвойно-широколиственные леса) и азональных (сложные сосняки, пойменные луга) местообитаний (Перель, 1979). Он оказывается массовым видом и во влажных луговых торфянисто-перегнойных почвах (Матвеева, 1969). В широколиственных лесах и островных дубравах лесостепной зоны *L. rubellus* — один из доминантов в сообществах дождевых червей, но к востоку Русской равнины его биотопический спектр сужается наряду со снижением численности. В Заволжье он встречался единично под пологом широколиственных лесов (Алейникова, 1968). Таким образом, в отличие от Русской равнины, в Западной Сибири оптимум условий для *L. rubellus* смещается к северу в южную тайгу. При этом численность его нигде не превышала 10 экз./м<sup>2</sup>. Смещение максимальной ширины топического спектра *L. rubellus* к северу за Уралом можно рассматривать как результат влияния континентальности климата и связанного с этим дефицита влаги в подстилке и почве в лесных экосистемах подтайги и лесостепи.

В лесотундре Западно-Сибирской равнины встречался *Dendrobaena octaedra* — вид, характерный для Европейской тайги и тундры. В Кольской приморской тундре он был найден в плакорных мохово-кустарничковых биотопах, а также в понижениях рельефа, укрытых от ветра, где его численность достигала высоких значений (Стриганова, 1973). В Кандалакшском заповеднике он заселял различные местообитания с дренированной почвой и сомкнутым растительным покровом (Бызова и др., 1986). *D. octaedra* найден также в Большеземельской и Салехардской тундрах (Козловская, 1955; Стебаев, 1959).

В исследованном районе распространение этого вида на север за пределы таежной зоны очевидно ограничено заболоченностью территории, широко развитым глеевым процессом и высокой кислотностью тундровых почв. В пределах таежной зоны Западно-Сибирской равнины *D. octaedra* встречался единично в темнохвойных и светлохвойных лесах на разных элементах рельефа. В лесостепи его распространение ограничивалось мелколиственными лесами, а под лесопосадками и в луговых биотопах он отсутствовал. В Европейской тайге, где этот вид является фоновым, в северной и средней подзонах (Коми, Архангельская обл.) его численность варьирует от единичных особей до 10 экз./м<sup>2</sup>, он встречается в ельниках разных типов, кроме заболоченных сфагновых вариантов (Козловская, 1957а; Ключева, 1972). В средней (Вологодская, и Ярославская обл.) и южной (Тверская обл.) тайге он доминирует в производных мелколиственных лесах и открытых местообитаниях (Гаврилов, Перель; 1958, Перель, 1965). Там его численность достигает 98 экз./м<sup>2</sup> (Кривошеина, 1966). Далее к югу в подзоне хвойно-широколиственных лесов *D. octaedra* уступает место неморальным видам. В Центральной России в сложных ельниках на легких почвах немногочисленные дождевые черви представлены почти исключительно этим подстилочным видом. В Предуралье единичные особи *D. octaedra* были отмечены в липово-пихтовых лесах (Перель, 1979), где в комплексах люмбрицид доминировали уральские и сибирские виды. Таким образом, если на Русской равнине максимум численности и широты биотопического спектра *D. octaedra* ограничен таежной зоной, то в Западной Сибири он сохраняет свои доминантные позиции даже в лесостепных мелколиственных группировках, занимая второе место по обилию после *E. nordendkioldi*.

В южной тайге к видам, встречающимся в северных широтах, добавляются *Lumbricus castaneus* и *Octolasion lacteum*. Первый найден в липняке, представляющем реликт широколиственных лесов, ранее широко распространенных на юге лесной зоны Западной Сибири. *O. lacteum* отмечен в зональном ельнике на водоразделе. Этот вид способен к обитанию в переувлажненных почвах и перенесению длительного периода дефицита кислорода. Он определяется как космополитный (Перель, 1979). В тайге Русской равнины он встречается регулярно в хвойных и мелколиственных лесах и открытых местообитаниях, причем в последних достигает значительного уровня численности до 30 экз./м<sup>2</sup> (Матвеева, 1970). Роль этого вида в сообществах червей Западно-Сибирской тайги ограничивается очевидно, недостатком тепла в северных широтах и недостатком влаги в лесостепной зоне. *L. castaneus* на Русской равнине связан преимущественно с широколиственными лесами. В пределах лесной зоны он встречается и в открытых местообитаниях, где достигает высокой численности. В Западной Сибири его распространение жестко ограничено участками реликтовых широколиственных лесов в южной тайге. Отсутствие широколиственных пород в подтаежной полосе и лесостепи препятствует распространению данного вида к югу. Очевидно, в прошлом *L. castaneus* был более широко распространен на территории Западно-Сибирской равнины. Островной характер его современного распространения в этой части ареала можно рассматривать как следствие климатических изменений, результатом которых является сокращение территории, занятой лесной широколиственной растительностью.

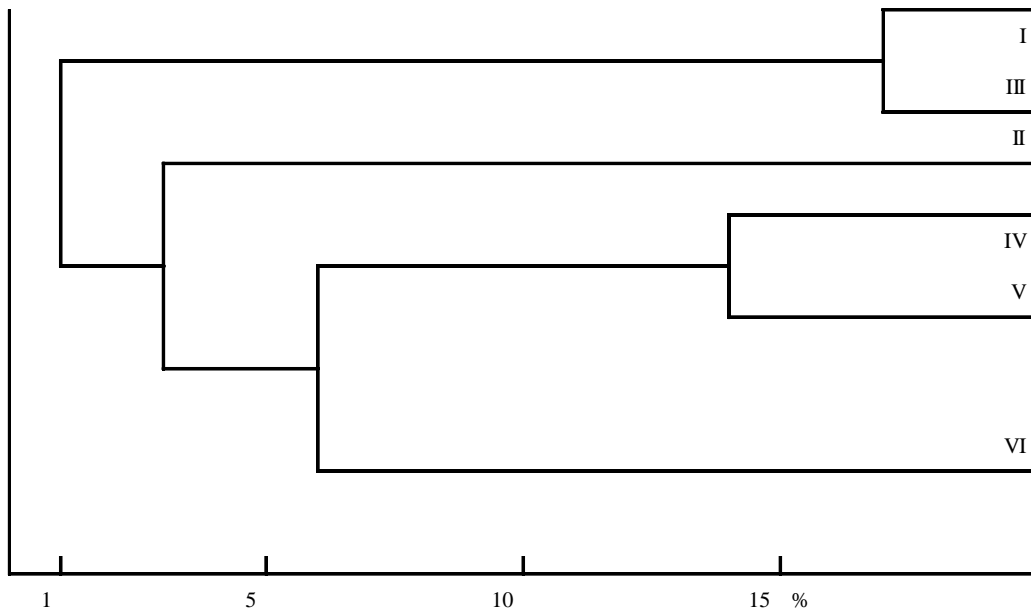
Пауки. Фаунистический комплекс пауков, учтенных при проведении количественных обследований мезофауны, включает 52 вида, принадлежащих к 36 родам и 12 семействам (см. Приложение). Наибольшим видовым богатством отличались сем. Linyphiidae (18 видов) и Micryphantidae (8 видов). Остальные были представлены 1–4 видами. Большинство найденных родов и видов известны из европейских лесных и лесостепных районов и горных лесов Восточной Европы (Тыщенко, 1971; Михайлов, 1983, 1983а, 1997). В составе комплекса пауков можно выделить группировку, встречающуюся на протяжении всей таеж-

ной зоны (*Macrargus multesimus*, *Hilaira nivalis*, *Gonatium rubellum*), а также виды, тяготеющие к северным районам исследованного трансекта (*Hilaira herniosa*, *Lepthyphantes nigri-ventris*, *L. geminus*, *Bathyphantes similimus*), которые не заходят в южную тайгу, и виды, распространение которых на север ограничено границами многолетней мерзлоты (*Robertus lividus*, *Theridion umbraticum*, *Lepthyphantes decipiens* и др.).

Проведенная оценка фаунистического сходства показала относительно низкий уровень сходства видового состава в отдельных подзонах за счет того, что ряд форм был найден лишь в одной точке. Такие локальные находки можно отчасти объяснить тем, что сборы пауков проводили лишь в ограниченном наборе местообитаний. Кроме того, мозаичная встречаемость отдельных видов может быть связана с широким распространением заболоченных территорий, ограничивающих миграционную активность беспозвоночных.

На рис. 7 представлена дендрограмма фаунистического сходства фауны пауков зонального ряда таежных ландшафтов (по Жаккару). Четко выделяются два кластера: с одной стороны — южная тундра и северная тайга, с другой — средняя и южная тайга и примыкающая к ним лесостепь. Лесотундра имеет минимальную сумму индексов сходства и занимает промежуточное положение между этими кластерами.

Комплекс пауков южной тундры включает представителей родов, встречающихся во всех исследованных подзонах. Здесь отмечены лишь два вида — *Hypselisthes jacksoni* и *Diplocephalus* sp., не встречавшиеся в тайге. Всего в участках южной тундры обнаружено 11 видов из 5 семейств (24% от общего видового разнообразия в бореальной зоне равнины). Наибольшее видовое богатство характерно для ольшатника (7 видов). На плакоре в



**Рис. 7.** Фаунистическое сходство комплексов пауков отдельных подзон тайги и ее экотонов. I–VI — обозначения как на рис. 5.

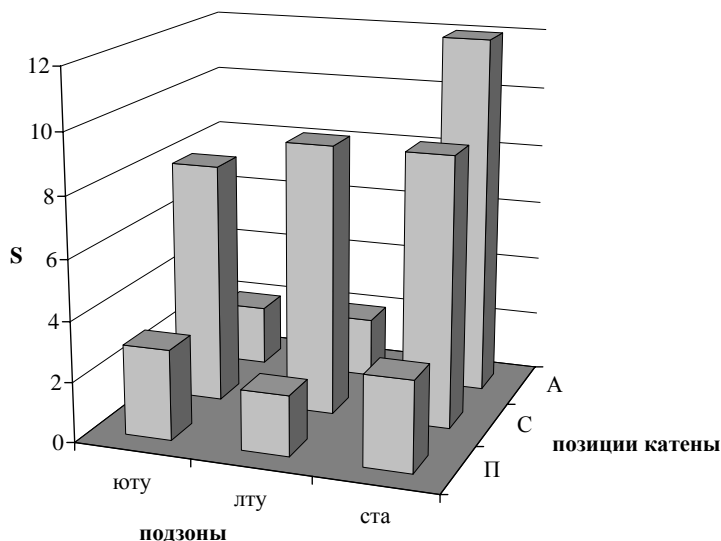
**Fig. 7.** Faunistic similarity of spider communities of separate taiga subzones and its ecotones. Legends of I–VI as in Fig. 5.

типичных тундровых мохово-лишайниковых группировках было найдено 3 вида, в заболоченном ернике — 2. Таким образом, основная часть разнообразия пауков в южной тундре локализуется в интразональном наиболее теплообеспеченном местообитании — под пологом кустарниковой растительности на склоне водораздела, защищенного от северного ветра.

В лесотундре найдено 9 видов из 5 семейств, здесь добавляются *Hahnia* sp. из сем. Hahniidae. Как и в тундре, наибольшее разнообразие отмечено на транзитной позиции водораздельного склона, где развита лесная растительность. Здесь были обследованы ельник и производный березняк, в которых найдены 9 видов. На плакоре и на заболоченной аллювиальной почве у подножья склона отмечены лишь 2 вида из родов *Gnaphosa* и *Lycosa*, отличающиеся политопным распределением.

В северной тайге видовое богатство пауков резко возрастает (17 видов из 11 семейств). Основная часть разнообразия сосредоточена здесь, как и на северном экотоне, в азональных группировках — в долинном лиственничнике и вторичном мелколиственном лесу на склоновых позициях. На плакоре под пологом зонального кедрового леса найдены *Clubiona* sp. и *Lycosa* sp., встречавшиеся в большинстве северо-таежных местообитаний. В плакорном березняке к ним добавляется *Dictyna arudinacea*, широко распространенный в европейских лесах вид, связанный с травянистой и кустарниковой растительностью. В ельнике на более дренированной почве элювиальной позиции разнообразие комплекса пауков расширяется за счет единичных особей *H. tatrlica* и *B. similimus*. Первый имеет палеарктический ареал, он найден в смешанных лесах восточной Европы (Чехия) и на Камчатке. *B. similimus* не заходит в более южную часть таежной зоны в данном регионе. В березняке с разнотравным покровом разнообразие пауков повышается до 7 видов: здесь появляются формы, характерные для травянистых местообитаний — *Pachygnatha clercki*, *Hypsosinga* sp., а также широко распространенные виды, характерные для южных подзон тайги (*Thomisidae* sp., *Clubiona* sp.). В лиственничнике на нижней притеррасной части речной долины отмечено наибольшее число видов — 12 (70% от общего разнообразия подзоны в целом). К видам, найденным в березняке, добавились широко распространенные *H. tatrlica* и *Tetragnatha dearmata*. Последняя широко распространена в Европейской России от Кольского полуострова до Среднего Поволжья. Там встречались также *H. herniosa* и *L. nigriventris*, проникающие на север до тундры по вторичным производным лесам и *L. geminus*, встречавшийся также в мелколиственных лесах средней тайги. Таким образом, в подзоне северной тайги появляется ряд форм, характерных для более южных районов распространения бореальных лесов. Основная часть таксономического разнообразия в северной тайге распределяется по склоновым позициям профиля мезорельефа, при этом лесные интразональные группировки, формирующиеся на легких, хорошо прогреваемых почвах, оказываются наиболее богатыми. Здесь имеют значение очевидно два фактора — теплообеспеченность и дренированность почвенно-подстилочного горизонта и, с другой стороны — наличие миграционных путей по речным долинам, открывающим возможность обменов с более южными областями. Лиственничники на песчаных гривах высоких террас и вторичные мелколиственные леса служат форпостами распространения бореальной фауны у северных границ таежной зоны.

На рис. 8 показано распределение таксономического разнообразия пауков в коренных лесах северной тайги и в тундровых и лесотундровых биотопах. В южной тундре и лесотундре максимум разнообразия отмечен на транзитной позиции водораздельных катен, где развиваются лесные и лесоподобные растительные группировки на относительно хорошо дренированных почвах. В северной тайге максимальное разнообразие смещено в притеррас-



**Рис. 8.** Распределение разнообразия пауков на катенах северного экотона Западно-Сибирской тайги.

юту — южная тундра, лту — лесотундра, ста — северная тайга.

П — плакор, С — транзитная позиция, А — аллювиальная позиция.

**Fig. 8.** Distribution of spider diversity along water-shed catenas at the northern ecotone of West-Siberian taiga.

юту — southern tundra, лту — forest-tundra, ста — northern taiga.

П — watershed top, С — watershed slope, А — alluvial position.

ные светлохвойные леса нижней части склонов. При этом на всех позициях мезорельефа абсолютные показатели видового богатства в северной тайге заметно выше, чем в экотонной зоне и в тундре.

В подзоне средней тайги разнообразие пауков несколько снижается (10 видов), при этом видовой состав кардинально меняется по сравнению с северной подзоной.  $\beta$ -разнообразие средней и северной тайги составляет 0,78. Общими для обеих подзон являются политопные формы — *Robertus* sp., *Lycosa* sp., *L. geminus*. В средней тайге основу фаунистического комплекса составляют формы, не встречающиеся в других подзонах (*Tibellus* sp., *Zora* sp., *Theridion* sp., *D.subrostratus*, *H. montigena arctica*, *M. herbigradus*). Последний известен из разных регионов Европейской России, где широко распространен в лесной зоне.

В отличие от северной тайги, максимум разнообразия пауков смещен на вершину водораздела. Здесь большая часть видов локализуется в производных мелколиственных лесах, где они представлены единичными особями. Обилие пауков во всех исследованных местобитаниях формируется за счет политопных видов. В сосняках на легких почвах нижней части склона и на террасном лугу обилие пауков в 1,5–2 раза ниже, чем в зональных темнохвойных группировках с достаточно высокой влажностью почв.

В южной тайге разнообразие пауков возрастает до 31 вида из 3 семейств. Здесь встречаются представители сем. Salticidae — *E. arcuata*, известная из Европейской России, где

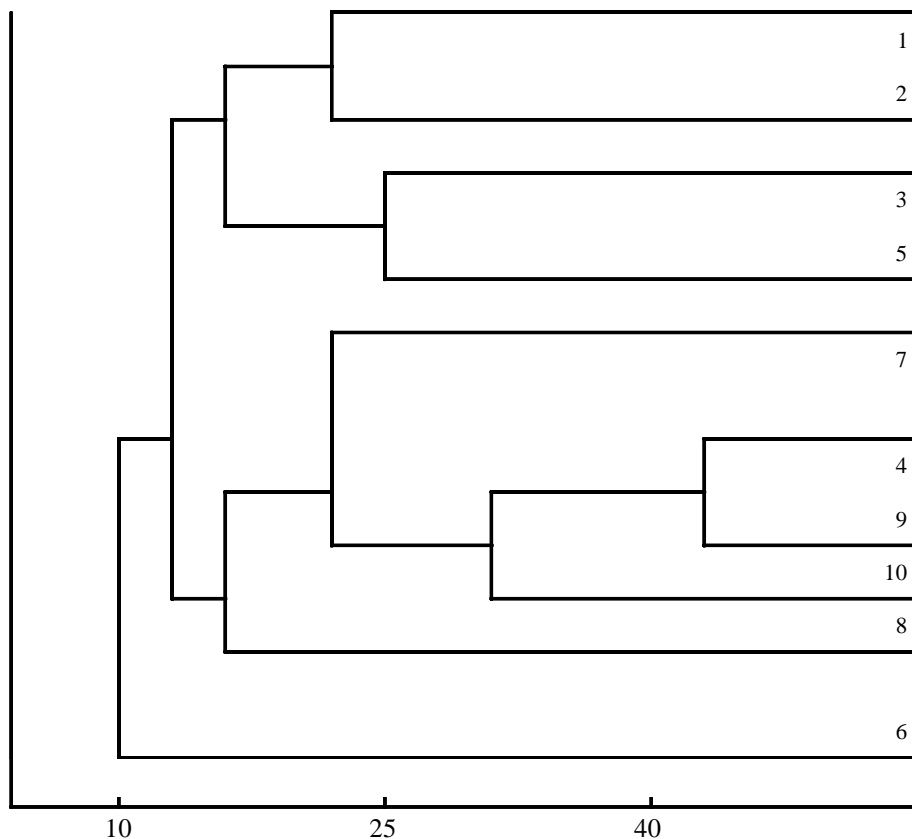
обитает в бореальных лесах и районах крайнего севера. По индексу фаунистического сходства комплексов пауков лесные местообитания на катене южной тайги четко разделяются на два кластера лиственных и хвойных лесов. В хвойных лесах разнообразие пауков более или менее равномерно распределяется между зональными и азональными светлехвойными группировками. В лиственных лесах реликтовый липняк отличается низким разнообразием, где было обнаружено всего три вида. Там был найден *C. obscurus*, западный вид, известный из Эстонии. В подзоне южной тайги, как и в ее средней части, разнообразие пауков распределяется по всему профилю мезорельефа. Особенностью южной подзоны является концентрация наибольшей части таксономического богатства под пологом зональных ельников.

Таким образом, на территории Западно-Сибирской тайги в отдельных подзонах имеет место смена паттернов пространственной распределения по элементам мезорельефа и типам лесных сообществ. Если в северной тайге основная часть разнообразия локализована в долинных местообитаниях под пологом светлехвойных лесов на легких почвах, то в средней тайге большая часть фаунистического комплекса занимает водораздельные позиции. Однако в середине таежной зоны пауки концентрируются в осветленных производных березняках с травянистым покровом, не заходя под полог темнохвойных лесов. В южной тайге максимум разнообразия смещается под полог зональных ельников на фоне относительно высокого таксономического богатства интразональных сосняков и производных мелколиственных лесов. Исключение представляет реликтовый липняк, отличающийся бедным населением пауков: здесь отсутствовали многие широко распространенные виды, найденные в хвойно-широколиственных лесах южной тайги Европейской России (Аничкин, 2002), что определяется его длительной изоляцией.

В лесостепи разнообразие пауков резко снижается по сравнению с тайгой. Одновременно наблюдается кардинальная смена фаунистического состава. Наряду с полизональными представителями *Gnaphosa* sp., *Lycosa* sp., *Clubiona* sp., там был найден ряд форм, отсутствовавших в таежной зоне — *Haplodrassus* sp., *Theridion umbraticum*. Последний широко распространен на севере европейской России, где встречается в хвойных лесах. В Западной Сибири он смещается в лесостепную зону под полог березняков. Из участков, исследованных в лесостепи, наиболее разнообразные комплексы пауков были найдены в осиново-березовом колке и березняке. В сосновой посадке встречались лишь единичные особи *Lycosa*, а на лугу — представители *Steatoda*, отсутствовавшие на территории тайги. Таким образом, в лесостепи основная часть фаунистического комплекса пауков представлена лесными формами, локализующимися под пологом островных лесов.

Проведен анализ фаунистического сходства комплексов пауков в ельниках и вторичных березняках зонального ряда от лесотундры до южной тайги, в который включены также мелколиственные леса лесостепи. На дендрограмме (рис. 9) четко выделяется «северо-таежный» кластер, включающий ельники лесотундры, северной и средней тайги и лесотундровый березняк. Второй «южно-лесной» кластер объединяет березняки тайги и группировки лесостепи, и к ним примыкает южно-таежный ельник, имеющий самые высокие индексы сходства с лиственными лесами. Эти соотношения сходства выявляют основные тенденции распространения разнообразия пауков в северном направлении. У южных пределов распространения лесов на Западно-Сибирской равнине пауки находят благоприятные условия существования в темнохвойных и лиственных группировках, между которыми возможны сезонные миграции, обеспечивающие относительно высокое фаунистическое сходство. В среднюю и северную тайгу пауки проникают по производным лесам с травянистым покровом, под полог ельников заходят лишь немногие виды. В ельниках этих подзон встречаются





**Рис. 9.** Фаунистическое сходство комплексов пауков ельников и мелколиственных лесов разных подзон тайги.

Лесотундра: 1 — ельник, 2 — березняк, северная тайга: 3 — ельник, 4 — березняк; средняя тайга: 5 — ельник, 6 — березняк; южная тайга: 7 — ельник, 8 — березняк; лесостепь: 9 — осиново-березовый колок, 10 — березняк.

**Fig. 9.** Faunistic similarity of spider communities in spruce and birch forests of different taiga subzones.

Forest-tundra: 1 — *Piceetum*, 2 — *Betuletum*; northern taiga: 3 — *Piceetum*, 4 — *Betuletum*; middle taiga: 5 — *Piceetum*, 6 — *Betuletum*; southern taiga: 7- *Piceetum*, 8 — *Betuletum*; forest-steppe: 9 — *Alneto-Betuletum*, 10 — *Betuletum*.

преимущественно полизональные формы с широким топическим спектром, заходящие далеко на север за северные пределы таежной зоны, где локализуются под пологом островных лесов лесотундры. В разреженных лесных группировках лесотундры, где основным эдификатором экосистем является напочвенный покров, комплексы пауков ельников и березняков и имеют относительно большое сходство.

**Жужелицы.** В почвенных пробах обнаружено 70 видов жуков-жужелиц (Col., Carabidae) из 28 родов (см. Приложение). Этот список составляет лишь часть реального разнообразия, которое возможно было выявить методом отбора стандартных почвенных проб для учетов

почвенной мезофауны. В сравнении с результатами сборов ловушками Барбера в пробах учитывается около трети видового богатства, что было показано в многочисленных исследованиях населения жужелиц в лесных экосистемах разных районов. Однако, та часть фаунистического комплекса жуков и их личинок, которая может быть учтена при почвенных раскопках, позволяет выявить определенные тенденции зональных изменений их состава, обилия и топического распределения на территории тайги.

Наибольшим видовым разнообразием на равнинном трансекте отличались рода *Amara* (10 видов), *Pterostichus* (9 видов), *Carabus* 7 видов), *Bembidion*, *Agonum*, *Harpalus* (по 5 видов). Остальные рода представлены 1–3 видами. Наиболее высокие показатели видового богатства установлены в южной тайге (41 вид). В пределах таежной зоны разнообразие повышается с севера на юг и резко снижается в лесостепи. На северном экотоне тайги в лесотундре разнообразие значительно выше, чем в северной тайге (см. рис. 5).

Комплекс жужелиц в тайге Западно-Сибирской равнины представлен европейско-сибирскими видами, характерными и для восточно-европейской тайги. Ареалы большинства видов распространяются на восток от Урала только на территорию Западной Сибири до долины Енисея (Lindroth, 1957, 1968; Крыжановский, 1993; Kryzhanovskij et al., 1995).

По характеру распределения в пределах трансекта в составе населения жужелиц можно выделить три группировки видов, различающихся по ширине зонального спектра — трансзональная, «северная» и «южная». Трансзональные виды встречаются по всей территории Западно-Сибирской тайги и выходят за ее пределы на севере и на юге. У них выражена зональная смена топического преферендума в соответствии с их экологическими стандартами. Например, *Amara brunnea*, встречавшаяся в почвенных пробах от лесостепи до лесотундры, на юге трансекта (лесостепь, южная тайга) найдена в сосняках, в более северных подзонах — в березняках, в средней тайге выходила в открытые биотопы. Сходный топический ряд отмечен у *Agonum versutum* (южная тайга – лесотундра), найденного в сосняках и луговых группировках соответственно в южной и средней тайге, и под пологом березняков в северной тайге и лесотундре. *Pterostichus strenuus* в лесостепи и тайге локализовался в березняках, в лесотундре расширял свой топический спектр, заселяя лиственничные редколесья и склоновые ельники. *Calathus micropterus* (лесостепь — северная тайга) освоил максимальное разнообразие местообитаний в средней и южной тайге — зональные ельники, сосняки, производные березняки, луговые сообщества. В северную тайгу он проникал по производным березнякам, в лесостепи встречался только под пологом леса (мелколиственные колки, сосняки). *Eraphius secalis*, типичный бореально-лесной вид, широко распространенный в хвойно-широколиственных лесах Европейской России, на Западно-Сибирской равнине в южной тайге встречался в реликтовых липняках, в более северных районах — в луговых биотопах, березняках и на северном экотоне тайги — в лиственничниках. В лесостепи найден в лугово-степных участках.

Ряд видов был найден только в лесотундре и северной тайге. *Patrobus diligens* в этих ландшафтах найден в ельниках, лиственничниках, березняках. *Miscodera arctica* в лесотундре встречалась в березняках, а в южной тундре — ерниках и ольховых зарослях. *Loricera pilicornis* найдена только в лесотундровых лиственничных редколесьях.

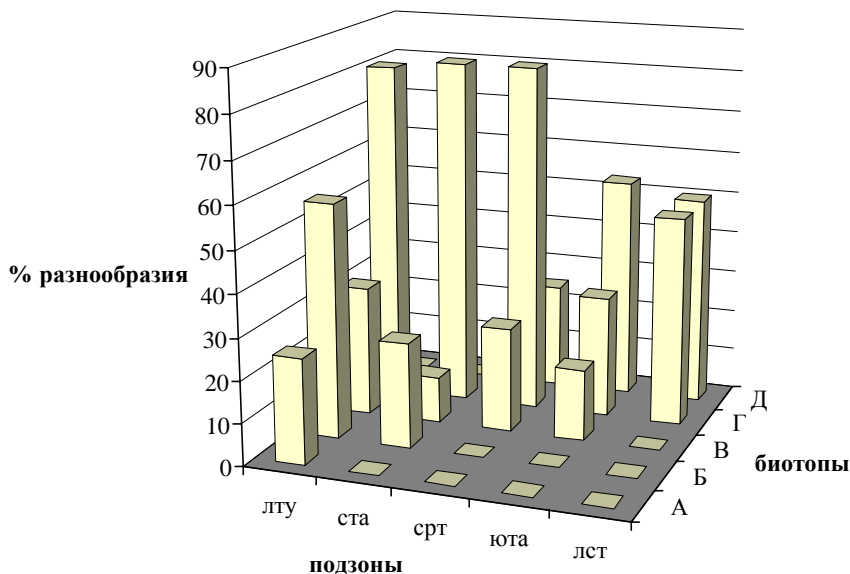
*Amara aenea*, *A. communis*, *Syntomus truncatellus* представляют группу «южных» видов, встречавшихся от лесостепи до средней тайги. Как правило, они встречались в открытых местообитаниях (остепненные группировки в лесостепи, луга в южной и средней тайге) и под пологом березняков. Распространение *Pterostichus oblongopunctatus* на трансекте совпадало с границами таежной зоны. В южной тайге он встречался в зональных ельниках и сосняках, где доминировал в комплексах жужелиц, а в средней и северной тайге был найден только во вторичных березняках.

Этот краткий обзор показывает, что многие лесные виды жужелиц с широкими трансзональными ареалами заселяют зональные темнохвойные леса преимущественно в южной части таежной зоны. Уже в средней тайге большая часть видового разнообразия локализуется под пологом производных мелколиственных лесов, которые служат путями расширения ареалов лесных видов в северном направлении. Большую роль в формировании миграционных путей играет и хорошо развитая на Западно-Сибирской равнине речная сеть. В Приенисейской тайге на Среднесибирской возвышенности наибольшие показатели обилия и разнообразия жужелиц были найдены в низинных приручьевых лесах (Рыбалов, 2001). В Западной Сибири в равнинном ландшафте с сильной степенью заболоченности почв почвенное население придолинных лесов сильно обеднено, большая часть таксономического разнообразия смещается на повышенные элементы рельефа — в леса, формирующиеся большей частью на легких хорошо прогреваемых почвах песчаных грив в нижней части водораздельных склонов. В южной и средней тайге эти позиции заняты сосняками, которые представляют предпочитаемые биотопы для ряда видов с трансзональными ареалами. В северной тайге и лесотундре наиболее разнообразные комплексы жужелиц были отмечены, наряду с производными березняками, в лиственничных редколесьях с кустарничковым покровом.

В почвенных пробах из лесотундры разнообразие жужелиц было более высоким, чем в северной тайге. Там был обнаружен ряд видов, которые в Европейской России встречаются в широком диапазоне лесных местообитаний до лесостепных широколиственных лесов (*Carabus nemoralis*, *C. arvensis*, *Calosoma inquisitor* и др.). В пробах из северной тайги эти виды отсутствовали. Таким образом, в данном регионе имеет место «выщепление» лесных видов за пределы сплошного распространения лесопокрываемых территорий. В лесотундре эти виды находили благоприятные условия для активной жизнедеятельности в редкостойных лесных группировках с практически открытой поверхностью почвы, что обеспечивало быстрое прогревание приземного слоя воздуха и подстилки в активный сезон.

Подзона северной тайги имеет самый бедный комплекс жужелиц. Более высокая сомкнутость лесного полога усиливает дефицит тепла на поверхности почвы. Подзона средней тайги на Западно-Сибирской равнине является северным пределом распространения таких видов, как *Patrobus assimile*, *Agonum micans*, *Calathus micropterus* и др. β-разнообразие комплексов жужелиц северной и средней тайги значительно выше, чем различия лесотундровых и северо-таежных группировок (см. табл. 15). Основную барьерную роль в распространении крупных педобионтов в северную тайгу играет многолетняя мерзлота. В мерзлотных почвах отсутствуют *Anisodactylus binotatus*, многие виды *Amara* (кроме *A. brunnea*), широко распространенные в северной тайге Русской равнины. Характер ландшафтно-биотопического распределения жужелиц показывает, что уровень разнообразия комплексов отдельных подзон тайги и комплексов отдельных биотопов внутри одной подзоны определяется дефицитом тепла, который сохраняет роль основного лимитирующего фактора до самых южных пределов распространения бореальных лесов на Западно-Сибирской равнине. Иллюстрацией последнего служит тенденция выхода ряда лесных видов в открытые местообитания в южных частях таежной зоны и в лесостепи.

На рис. 10 показано распределение разнообразия жужелиц в основных типах лесных группировок тайги и ее экотонных зон. В ерниках южной тундры и лесотундры сосредоточено 25–28% видового богатства соответствующих зон. При этом состав жужелиц в однотипных группировках разных подзон кардинально различается. В южно-тундровых ерниках встречались *M. arctica* и некоторые трансзональные виды. В лесотундре, где ерники занимают плакорные позиции, найдены *Carabus nemoralis*, *Calosoma inquisitor*, характер-



**Рис. 10.** Биотопическое распределение разнообразия жуужелиц в Западно-Сибирской тайге. лту — лесотундра, ста — северная тайга, срт — средняя тайга, юта — южная тайга, лст — лесостепь.

А — ерники, Б — лиственничники, В — темнохвойные леса, Г — березняки, Д — сосняки.

**Fig. 10.** Habitat distribution of ground-beetle diversity in the Westsiberian taiga.

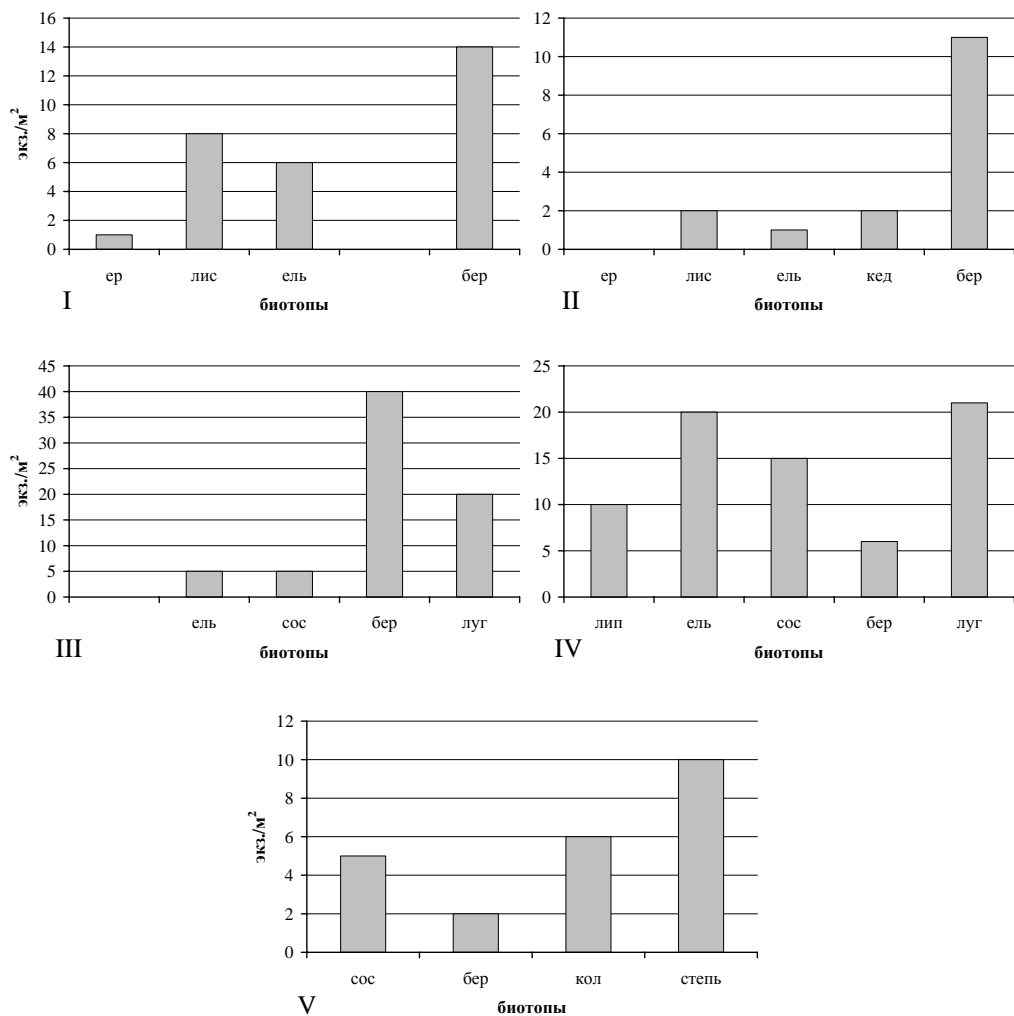
лту — forest-tundra, ста — northern taiga, срт — middle taiga, юта — southern taiga, лст — forest-steppe.

А — *Betula nana* habitats, Б — *Lariceta*, В — dark-coniferous forests, Г — birch stands, Д — pine stands.

ные для умеренных широт. В лесотундре наибольшее разнообразие было найдено в лиственничниках и березняках.

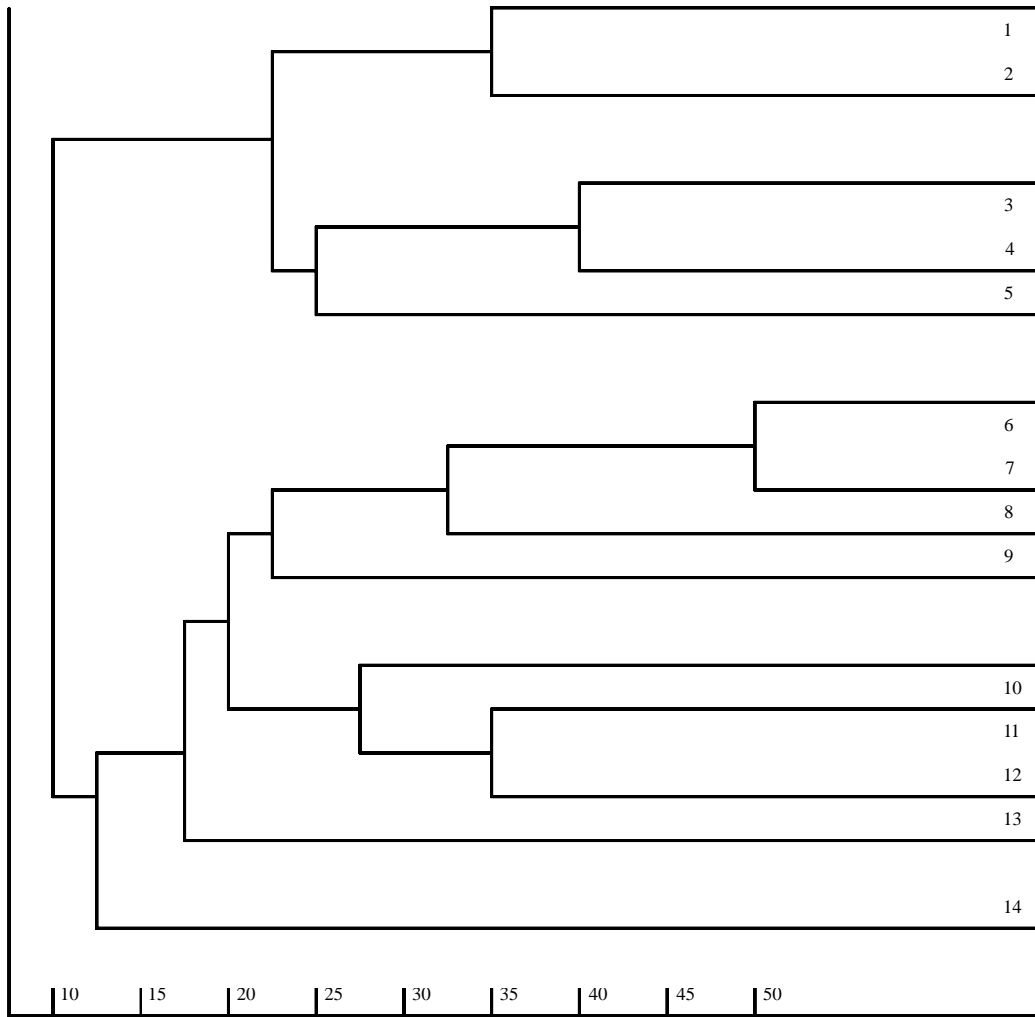
В северной тайге комплекс жуужелиц в лиственничниках резко сужался, основная часть разнообразия локализовалась в березняках. Темнохвойные леса на водоразделах, большей частью заболоченные, также имели бедное население жуужелиц: там встречались единичные особи *P. diligens*. В средней и южной тайге разнообразие жуужелиц в ельниках повышалось, где отмечено 25 и 17% общего видового богатства данных подзон. Там были найдены *C. micropterus*, *Amara* sp., *N. aquaticus*, *P. oblongopunctatus*. Последний доминировал в южно-таежных лесах. В подзоне южной тайги относительное разнообразие жуужелиц в березняках снижалось. Сосняки, занимающие значительные территории на юге таежной зоны, начиная со средней тайги, аккумулируют значительную часть разнообразия, возрастающую к югу. В сухих сосновых посадках лесостепи было отмечено 50% видового богатства жуужелиц.

Таким образом, в широтной серии таежных ландшафтов население жуужелиц зональных темнохвойных лесов оказывается наиболее бедным. Разнообразие производных березняков, очень высокое в северных районах, снижается к югу. Одновременно повышается роль интразональных светлых лесов в поддержании разнообразия данной группы.



**Рис. 11.** Биотопическое распределение обилия жуужелиц в разных природных зонах. I — лесотундра, II — северная тайга, III — средняя тайга, IV — южная тайга, V — лесостепь. Типы местообитаний: ер — ерник, лис — лиственничник, ель — ельник, кед — кедрч, бер — березняк, лип — липняк, сос — сосняк, кол — колок.

**Fig. 11.** Habitat distribution of Carabidae numbers in different natural zones. I — forest-tundra, II — northern taiga, III — middle taiga, IV — southern taiga, V — forest-steppe. Habitat types: ер — *Betula nana*, лис — *Laricetum*, ель — *Abietum*, кед — *Cedretum*, бер — *Betuletum*, лип — *Tilietum*, сос — *Pinetum*, луг — meadow, кол — kolki, степь — steppe.



**Рис. 12.** Дендрограмма фаунистического сходства комплексов жуужелиц в основных типах лесных экосистем.

лиственничники: 1 — лесотундра, 2 — северная тайга; ельники: 3 — лесотундра, 5 — северная тайга, 6 — средняя тайга, 7 — южная тайга; березняки: 4 — лесотундра, 8 — лесостепь, 11 — северная тайга, 12 — средняя тайга, 13 — южная тайга; сосняки: 9 — средняя тайга, 10 — южная тайга; 14 — липняк: южная тайга.

**Fig. 12.** Dendrogramme of faunistic similarity of Carabidae communities in main types of boreal forest ecosystems.

*Lariceta*: 1 — forest-tundra, 2 — northern taiga; *Abieta*: 3 — forest-tundra, 5 — northern taiga, 6 — middle taiga, 7 — southern taiga; *Betuleta*: 4 — forest-tundra, 8 — forest-steppe, 11 — northern taiga, 12 — middle taiga, 13 — southern taiga; *Pineta*: 9 — middle taiga, 10 — southern taiga; 14 — *Tilietum*, southern taiga.

На рис. 11 приведены данные по абсолютному обилию жужелиц в основных типах лесных биотопов на трансекте. Наиболее высока численность жуков в средней и южной тайге. Распределение обилия по отдельным типам местообитаний существенно различалось в пределах разных подзон. От лесотундры до северной тайги отмечена тенденция к снижению обилия в хвойных лесах и концентрация жужелиц в березняках. В средней тайге возрастал уровень численности жуков во всех группировках, хотя основная часть населения остается под пологом березняков. Второе место по разнообразию и обилию занимают луговые экосистемы, где формируются специфические комплексы жужелиц, включающие южно-лесные формы, встречающиеся и в лугово-степных местообитаниях (*Amara familiaris*, *A. aenea*, *A. communis*, *M. minutulus*, *S. truncatellus*). В южной тайге уровни численности в хвойных и мелколиственных лесах несколько выравниваются. А в лесостепи численность жужелиц во всех местообитаниях снижается, особенно в лесных участках. Наибольшее обилие в этой зоне характерно для остепненных местообитаний, хотя его уровень ниже, чем на суходольных лугах средней и южной тайги.

Определение фаунистического сходства выявило четыре кластера, объединяющих группировки жужелиц в зональных и интразональных лесных сообществах тайги и ее экотонов (рис. 12). На дендрограмме отдельный кластер образуют лиственничники брусничные в лесотундре и северной тайге, имеющие довольно высокую степень сходства — 0,33. Их население представляет обедненный таежный комплекс видов. В лесотундре было исследовано три участка лиственничников, кардинально различавшихся по населению жужелиц. В частности, лиственничники брусничные не имели ни одного общего вида с участками с голубичным покровом на аккумулятивных элементах рельефа. Среди жужелиц в этих участках встречались как субарктические виды (*M. arctica*), так и формы, характерные для умеренных широт (*C. nemoralis*, *Broscus cephalotes*, *Nebria livida*). В северных редкостойных лесах на экотоне таежной зоны состав почвенного населения определяется скорее структурой напочвенного покрова, а не древесными породами. Это подтверждает геоботанические материалы, показывающие, что в северо-таежных районах основную эдификаторную роль в формировании наземных сообществ играют не лесообразующие породы, а доминанты растительного напочвенного яруса (Ильина, 1984).

Сообщества ельников разных подзон разделяются на две группы — северную и южную. К северным ельникам примыкает лесотундровый березняк, а к южным — мелколиственный лес в лесостепи и сосняк в средней тайге. Общими для обеих групп ельников являются *A. versutum* и *P. strenuus*. В северной группе лесных биотопов присутствует *M. arctica*, исчезающая уже в средней тайге, относительно высокого обилия достигает *A. brunnea*. В южной группе хвойных лесов определяющую роль играют *C. micropterus*, *P. oblongopunctatus*, *A. communis*. В составе населения лесостепного березово-осинового леса присутствуют вышперечисленные типично таежные виды, распространение которых в равнинной тайге достигает границы многолетней мерзлоты. Таким образом, на примере жужелиц показано, что колковые леса лесостепи представляют резерваты таежной фауны, практически не связанные с окружающими открытыми территориями. β-разнообразие комплексов жужелиц в осиново-березовом лесу и лугово-степном участке составляет 1,0. Наибольшим разнообразием отличалось население жужелиц таежных березняков, где, наряду с северными элементами, встречались и представители южно-лесной фауны.

В целом состав жужелиц Западно-Сибирской тайги гораздо беднее, чем в Европейской части России. Это в первую очередь относится к подзоне южной тайги, где в сходных лесных сообществах видовое разнообразие жужелиц по материалам почвенных раскопок было значительно выше (Грюнталь, 1975, 1983, 1987; Феоктистов, 1979, 1982; Шарова и др., 1983).

На протяжении всей территории европейской тайги заселенность жужелицами темнохвойных лесов более равномерна и высока. К востоку от Западно-Сибирской равнины на Среднесибирском нагорье разнообразие жужелиц также выше (Бызова, Чадаева, 1965; Дмитриенко, 1981; Яновский, Дмитриенко, 1983; Рыбалов, Воробьева, 2002).

На Западно-Сибирской равнине важным фактором, определяющим разнообразие обитателей почвы и ее поверхности и их распределение по элементам рельефа, является слабая дренированность территории и широкое распространение заболачивания. Наличие мерзлоты на севере равнины усиливает пессимальные условия гидротермического режима почвы. На южной границе тайги и в лесостепи в переувлажненных почвах усиливаются процессы засоления. Поэтому население аккумулятивных позиций мезорельефа обеднено, и основная масса педобионтов концентрируется на повышенных участках. Наиболее богатые комплексы жужелиц были найдены на элювиальных и транзитных позициях водораздельных склонов.

Характер топического распределения жужелиц на дренированных почвах определяется вторым по значению лимитирующим фактором — дефицитом тепла, действие которого ослабляется только в южной тайге. В подзонах северной и средней тайги сомкнутость лесного полога и связанные с этим низкие температуры поверхности почвы обуславливают смещение большей части разнообразия под полог производных осветленных лесов. На северном экотоне таежная фауна выходит за пределы зональных границ в лесотундровые редколесья на повышениях мезорельефа, где создаются условия для поддержания популяций видов с широкой экологической валентностью.

В лесостепной зоне разнообразие, уровень обилия и характер топического распределения жужелиц резко отличается от европейской лесостепи России. В Западной Сибири практически отсутствует группировка лесостепных видов, выделенная К.В. Арнольди (1965). В колковых лесах были найдены только немногие широко распространенные таежные виды, чем определяется сходство лесостепных лесных группировок с таежными ельниками. Основу разнообразия комплекса жужелиц лесостепи в Западной Сибири составляют обитатели открытых травянистых биотопов. Лугово-степные и лесные виды вместе встречались только под пологом сосняков. Такое «контрастное» распределение жужелиц определяется дефицитом влаги в почве в летние месяцы, особенно сильным в открытых участках. Таким образом, на южной границе таежной зоны происходит смена ведущего лимитирующего фактора — дефицит тепла заменяется дефицитом влаги. В условиях континентального климата давление этого фактора проявляется очень жестко, что иллюстрируется резко выраженными различиями лесных и травянистых местообитаний. Поэтому на южном экотоне тайги лесные сообщества поддерживают обедненные таежные комплексы видов жужелиц, связанных с северными территориями, а травянистые группировки заселяются засухоустойчивыми формами, характерными для более южных степных районов, которые проникают на север до подзоны средней тайги по луговым биотопам.

*Жуки-щелкуны.* Среди почвообитающих личинок насекомых в таежных сообществах большую роль играют представители семейства жуков-щелкунов (Col., Elateridae). На трансекте в пробах были найдены личинки и жуки 30 видов из 13 родов и 3 подсемейств (см. Приложение). Этот комплекс видов представляет примерно половину видового и родового разнообразия щелкунов, отмеченных на территории Западной Сибири — 57 видов из 27 родов (Долин, 1978). 80% видов, собранных при проведении количественных учетов — европейско-сибирские, встречающиеся в таежной и лесостепной зонах и под пологом хвойных горных лесов южной Сибири. На трансекте найден также *Selatosomus spretus* — сибирский вид, распространенный в лесных и пахотных почвах Сибири. Его личинки — фитофаги, относящиеся к экономически значимым вредителям сельскохозяйственных культур (Че-



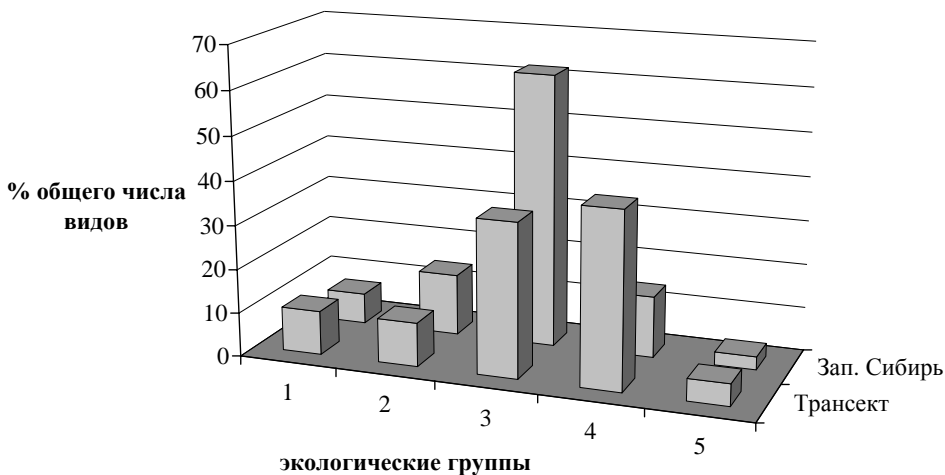
репанов, 1957). Ареал этого вида простирается от Иртыша и Тобола до Амура по территории тайги, лесостепи и степной зон. В исследованном ряду местообитаний *S. spretus* встречался к югу от северной тайги. В пробах был обнаружен также европейский вид *Athous bicolor*, ранее отмеченный только на территории средней Европы и Украины. Его личинок находили в пахотных почвах юга лесной зоны и лесостепи. В Западной Сибири личинки данного вида встречались в подзоне северной тайги под пологом лиственничника в придолинной части водораздельного склона. Очевидно, он распространился на север таежной зоны по речным долинам. Представляют интерес также находки личинок *Prosternon sericeum*, голарктического вида, распространенного по всей Сибири до Тихого океана и на Аляске. Это — горно-таежный вид, указанный как редкий для Западной Сибири. В наших учетах *P. sericeum* был найден в лесотундре и лесостепи под пологом мелколиственных лесов. А.И. Черепанов (1957) отмечал, что этот вид отсутствует в лесостепи, считая ошибочным указание С.И. Медведева (1950) на его находки в степном Казахстане. Однако, присутствие личинок *P. sericeum* в двух типах местообитаний на Западно-Сибирской равнине подтверждают факт его распространения в островных лесных группировках лесостепи.

В соответствии с характером ландшафтного распространения в составе комплекса щелкунов выделяется пять экологических групп — тундрово-лесные, северо-таежные, горно-таежные, лесо-лесостепные, полизональные псаммофильные. На рис. 13 показано соотношение этих групп в фауне Западной Сибири по литературным данным и по результатам раскопок на трансекте. В комплексе жуков-щелкунов почти 60% составляют широко распространенные горно-таежные виды. Доля северо-таежных и лесостепных форм не превышает 16%. На трансекте соотношение этих групп составляло 35 : 30%. Таким образом, в тайге Западно-Сибирской равнины представленность таежного и лесостепного фаунистических комплексов практически одинакова.

В отдельных (под)зонах исследованного ландшафтного ряда экологический состав щелкунов закономерно изменялся (рис. 14). В южной тундре найдено всего два вида — *Hypnoidus rivularius* и *Eanus costalis*, представляющих тундровую и северо-таежную группировки. Южнее на фоне увеличения видового богатства проявляется тенденция сокращения доли северных видов. От лесотундры до южной тайги включительно преобладают горно-таежные виды. Начиная от северной тайги, появляется лесостепная группировка. Доля этих видов возрастает к югу и в лесостепи достигает 70%.

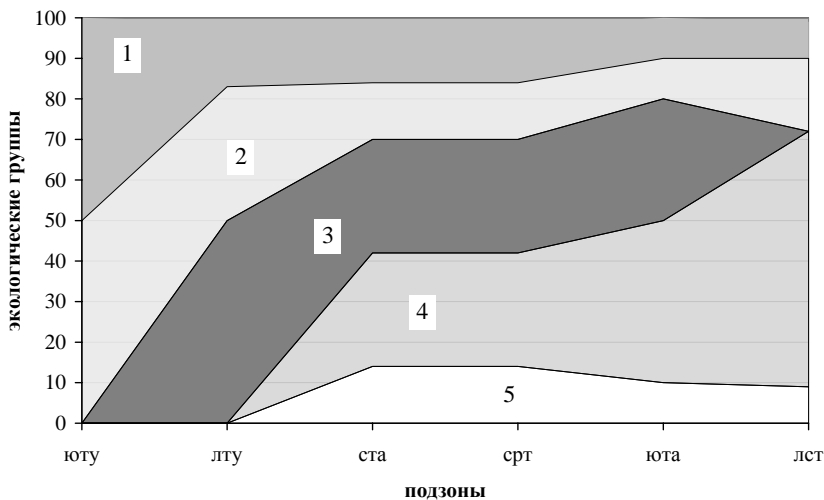
Среди горно-лесных видов можно выделить несколько более частных вариантов их зонального распространения. *Sericus brunneus* и *Liotrichus affinis* — северные виды, встречающиеся в лесотундре и северной части таежной зоны. Распространение горно-лесных *Selatosomus impressus* и *S. melancholicus* ограничено подзонами средней и южной тайги. *Athous subfuscus*, характерный для Европейской тайги на всем ее протяжении, на Западно-Сибирской равнине найден только в южной тайге и мелколиственных подтаежных лесах. *P. sericeum*, относящийся к горно-таежной группировке, распространен в южной тайге и заходит в лесостепную зону. К северу от границы южной тайги он не встречался.

Анализ биотопического распределения личинок щелкунов внутри отдельных подзон выявил четко выраженную избирательность жуков в отношении мест откладки яиц и выведения потомства. *H. rivularius* в южной тундре встречался во всех исследованных биотопах. В лесотундре он найден только в ернике и березняке, где достигал максимальной численности. В тайге личинки этого вида встречались единичными особями в сосняках, березняках и открытых местообитаниях. В лесотундре и северной тайги наибольшее разнообразие личинок щелкунов было сосредоточено под пологом лиственничников на более или менее дренированных почвах. В лесотундре в этих местообитаниях обнаружено 8



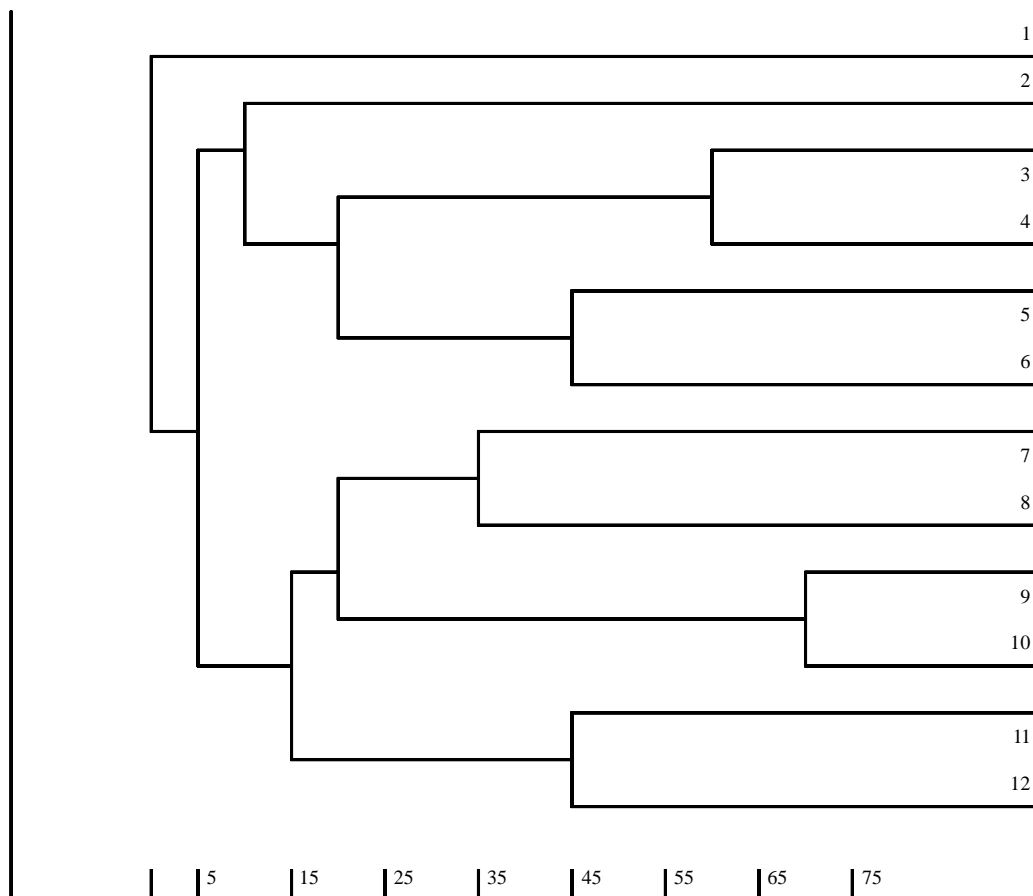
**Рис. 13.** Соотношение видового богатства отдельных экологических групп жуков-щелкунов Elateridae в лесной полосе Западной Сибири. Экологические группы: 1 — бореально-арктические, 2 — северотаежные, 3 — горно-таежные, 4 — лесостепные, 5 — полизональные псаммофилы.

**Fig. 13.** Species richness of separate ecological groups of click-beetles (Elateridae) in boreal forests of West Siberia. Ecological groups: 1 — subarctic-boreal, 2 — northern-boreal, 3 — mountain-boreal, 4 — boreal-forest-steppe, 5 — polyzonal psammophils



**Рис. 14.** Зональное распределение экологических групп жуков-щелкунов. Зоны и подзоны: юту — южная тундра, лту — лесотундра, ста — северная тайга, срт — средняя тайга, юта — южная тайга, лст — лесостепь; экологические группы 1–5 — обозначения как на рис. 13.

**Fig. 14.** Zonal distribution of ecological groups of click-beetles (Coleoptera, Elateridae). Zones and subzones: юту — south tundra, лту — forest-tundra, ста — northern taiga, срт — middle taiga, юта — southern taiga, лст — forest-steppe; ecological groups 1–5 — legends as in Fig. 13.



**Рис. 15.** Дендрограмма фаунистического сходства комплексов щелкунов в лесных местообитаниях.

1 — лиственничник, лесотундра, 2 — ельник, южная тайга, 3 — ельник, северная тайга, 4 — березняк, южная тайга, 5 — березняк, северная тайга, 6 — лиственничник, северная тайга, 7 — сосняк, средняя тайга, 8 — ельник, средняя тайга, 9 — липняк, южная тайга, 10 — колок, лесостепь, 11 — березняк, лесостепь, 12 — сосняк, южная тайга.

**Fig. 15.** Dendrogramme of the faunistic similarity of click-beetle (Col., Elateridae) communities in forest habitats.

1 — *Laricetum*, forest-tundra, 2 — *Abietum*, southern taiga, 3 — *Abietum*, northern taiga, 4 — *Betuletum*, southern taiga, 5 — *Betuletum*, northern taiga, 6 — *Laricetum*, northern taiga, 7 — *Pinetum*, middle taiga, 8 — *Abietum*, middle taiga, 9 — *Tilietum*, southern taiga, 10 — *Alnetum-Betuletum*, forest-steppe, 11 — *Betuletum*, forest-steppe, 12 — *Pinetum*, southern taiga.

видов, из которых 3 относятся к горно-таежным. В северной тайге появляются южно-таежные и лесостепные виды — *A. bicolor*, *P. tessellatum*, заходящие на север тайги по долинам рек. В кедраче на переувлажненных почвах личинки щелкунов отсутствовали, в зональных ельниках и производных березняках встречались единичные особи горно-таежных и северо-таежных видов.

В средней тайге большее разнообразие щелкунов отмечено в интразональных группировках (сосняк кустарничковый) на легких почвах в нижней части водораздельного склона. Под пологом сосняков представлен весь спектр экологических группировок, кроме субарктической. На лугу сочетаются тундровый *H. rivularius*, лесостепной *S. spretus* и полизональный *S. aeneus*, тяготеющий в Западной Сибири к песчаным почвам.

В южной тайге видовое богатство и обилие щелкунов повышалось за счет лесостепных видов. Наиболее разнообразны были комплексы щелкунов в сосняках. В липняке отмечены только виды с более южными границами ареалов (*L. affinis*, *S. aeneus*, *S. latus*). В зональном ельнике сочетались таежные и лесостепные виды. В лесостепи наиболее богаты мелколиственные леса, где преобладали лесные виды. В тайге щелкуны заселяли преимущественно нижние позиции водораздельных склонов, занятые светлохвойными группировками. В зональных местообитаниях под пологом темнохвойных лесов встречалось 1–2 горно-таежных и северо-таежных вида. Кроме того, относительно разнообразные комплексы щелкунов отмечены и в коренных лиственных лесах южной части лесной зоны (реликтовые липняки, подтаежные березняки, лесостепные мелколиственные колки), где по обилию преобладали лесостепные виды.

Проведено определение фаунистического сходства комплексов щелкунов в разных подзонах тайги и на ее экотонах (рис. 15). В этот анализ не включены ельники и березняки, где личинки щелкунов либо отсутствовали вовсе, либо были представлены одним видом. На дендрограмме выделяются три кластера. Один из них объединяет зональные ельники и производные березняки северной и южной тайги, к которым примыкает северо-таежный лиственничник на аллювиальной позиции катены. Характерным для всех этих местообитаний было присутствие таежного *L. affinis* и северного *H. rivularius*. Второй кластер включает светлохвойные леса средней тайги (сосняки) и лиственные зональные группировки южной тайги (липняк) и лесостепи (осиново-березовый колос). Эти местообитания отличаются благоприятным тепловым режимом верхнего горизонта почвы, хорошо развитым травяным покровом, обеспечивающим детритный поток легко разлагаемого растительного материала и снижающим суточные колебания температуры подстилки во время вегетационного сезона. Во всех этих биотопах доминировал *S. aeneus*, предпочитающий легко прогреваемые почвы. Третью группу лесных биотопов составляли наиболее сухие местообитания у южной границы таежной зоны — сосняк на песчаной почве и березняк в лесостепи. Они отличались относительно высоким видовым и экологическим разнообразием комплекса щелкунов. Общими для этих биотопов являлись *H. rivularius*, *P. tessellatum*, *A. murinus* и *S. aeneus*.

Характер распределения щелкунов в Западно-Сибирской тайге и на ее северном и южном экотонах показывает, что при выборе мест яйцекладки определяющим фактором является не вид эдификаторной породы деревьев, а, скорее, такие свойства почвы, как дренированность, теплообеспеченность, pH. Поэтому в один кластер объединяются темнохвойные, производные мелколиственные и интразональные светлохвойные леса. И, наоборот, леса, сформированные одной лесообразующей породой, в разных подзонах имеют низкие индексы сходства (см. рис. 15). В северной части трансекта, включая подзону средней тайги, основное разнообразие личинок щелкунов локализовано на пониженных элементах мезорельефа, занятых, как правило, лиственничниками и сосняками. В южной тайге сосняки также оказываются местом концентрации наибольшего разнообразия щелкунов, но в этой подзоне повышается разнообразие зональных группировок. Лишь в лесостепи основная часть таксономического богатства данной группы сосредотачивается под пологом зональных мелколиственных колков.

Таким образом, характер зонально-биотопического распределения разнообразия жуков-щелкунов несколько отличается от паттернов, описанных у пауков и жужелиц. Напочвенные хищники, выходят на плакорные позиции уже в подзоне северной тайги, проникая туда по производным березнякам. Способность к миграциям по поверхности почвы позволяет этим эпигеобионтам в активный период перемещаться от мест выплода и зимовки в местообитания, лучше обеспеченные кормовыми ресурсами. У личинок щелкунов миграционная способность в почвенном горизонте ограничена лишь небольшими вертикальными перемещениями. Дефицит тепла в почвах тайги является основным фактором, лимитирующим топическое распределение личинок щелкунов наиболее теплыми участками, к которым относятся легкие почвы на высоких речных террасах и песчаных гривах. Как правило, они, заняты светловойнымилесами и кустарничково-травяными производными березняками, формирующимися на месте гарей и вырубков. В лесостепи начинает действовать альтернативный лимитирующий фактор — дефицит влаги в верхнем почвенном горизонте. Поэтому там основная часть разнообразия личинок щелкунов локализуется под пологом мелколиственных лесов. В сухих сосняках остаются только полизональные виды, толерантные к засухе и способные к обитанию в пахотных почвах.

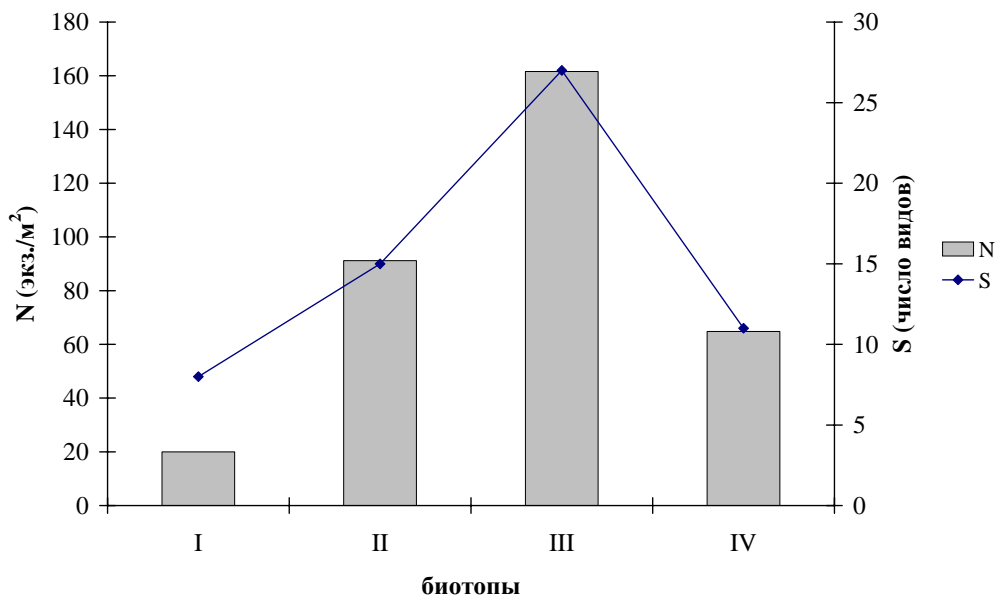
## Глава 4. ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ

### 4.1. ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ НА ЭКОТОНЕ ТАЙГА / ТУНДРА

#### А. Животное население основных типов тундровых сообществ

В тундровых местообитаниях было обнаружено более 35 видов беспозвоночных (табл. 16). На исследованной катене общее обилие и видовое богатство мезопедобионтов возрастало от плакора вниз по склону и затем снижалось на аллювиальной позиции, где почва под ерником была заболочена (рис. 16).

Во всех местообитаниях встречались энхитреиды. В проведенных сборах учеты проводились ручной разборкой, поэтому учитывали только крупных представителей энхитреид. Их численность и биомасса составляли небольшой процент. Однако, эта группа играет большую роль в тундровых сообществах как регулятор обилия почвенных микромицетов и пищевой резерв для напочвенных хищников (пауков, жужелиц, коротконадкрылых жуков). Сре-



**Рис. 16.** Распределение таксономического богатства и обилия мезопедобионтов на катене южной тундры.

N — численность (экз./м<sup>2</sup>); S — число видов.

I — мохово-лишайниковая группировка, II — лугоподобная группировка, III — ольшаник, IV — ерник.

**Fig. 16.** Distribution of taxonomic richness and abundance of macropedobionts along a watershed catena in the southern tundra.

N — population density (Ind./m<sup>2</sup>); S — species numbers.

I — moss-lichen community, II — tundra meadow, III — alder bush community, IV — *Betula nana* community.

ди дождевых червей доминировал *E. nordenskioldi*, встречающийся во всех биотопах, кроме моховой плакорной тундры. В ольшанике и лугоподобной группировке эти черви составляли основу зоомассы, и их активность определяла характер зоогенных процессов почвенной биодинамики. Два других вида дождевых червей, широко распространенные в зонах бореального и умеренного климата, встречались в пределах тундры только в наиболее богатых и теплообеспеченных сообществах луга и ольшаника.

На катене облигатным компонентом почвенных сообществ были пауки, представленные европейско-сибирскими видами с политопным характером распределения. Из них во всех местообитаниях в значительном количестве встречались представители *Pardosa*, широко распространенные в тундрах азиатской части России (Чернов и др., 1973). Они доминировали в моховых плакорных группировках, их максимальная численность отмечена в наиболее увлажненных участках — на плакоре и в ерниках. Преобладание Lycosidae отмечалось и для тундровых сообществ Таймыра (Чернов, 1973). Наибольшее разнообразие и обилие пауков характерно для ольшаника. На лугу и в ернике встречались представители Linyphiidae, хищные подстилочные пауки, основным источником пищи которых являются коллемболы (Clarke, Grant, 1968).

**Таблица 16.** Таксономический состав и численность комплексов мезофауны подзоны южной тундры (экз./м<sup>2</sup>).

**Table 16.** Taxonomic content and population density of soil macrofauna communities (ind./m<sup>2</sup>) in southern tundra.

Группы и виды	Тундровые биотопы			
	моховая тундра	луг	ольшаник	ерник
Oligochaeta				
Lumbricidae				
<i>Eisenia nordenskioldi</i>		25,6	60,8	1,6
<i>Aporrectodea caliginosa</i>		0,8		
<i>Lumbricus rubellus</i>			0,8	
Enchytraeidae	1,6	12,0	24,0	21,6
Aranei				
Gnaphosidae				
<i>Gnaphosa</i> sp.	0,8			
Theridiidae				
<i>Robertus</i> sp.			0,8	
Lycosidae				
<i>Pardosa</i> sp.	9,6	8,0	7,2	8,8
Linyphiidae				
<i>Macrargus multesimus</i>			1,6	
<i>Meioneta mollis</i>		0,8		
<i>Hilaira nivalis</i>	0,8			
<i>Lepthyphantes nigriventris</i>			1,6	
<i>Bathyphantes similimus</i>			0,8	
<i>Hypselistes jacksoni</i>			0,8	
Micryphantidae				
<i>Gonatium rubellum</i>				0,8

Таблица 16. Продолжение.

Table 16. Continue.

Группы и виды	Тундровые биотопы			
	моховая тундра	луг	ольшаник	ерник
<i>Diplocephalus</i> sp.			0,8	
Myriapoda				
Lithobiidae				
<i>Monotarsobius curtipes</i>			1,6	
Homoptera				
Ortheziidae				
<i>Arctorthezia cataphracta</i>			0,8	
Hemiptera l.			0,8	
Coleoptera				
Carabidae				
<i>Amara brunnea</i>		4,8	4,0	0,8
<i>Calathus melanocephalus</i>				0,8
<i>Microlestes</i> sp.	1,6			
<i>Miscodera arctica</i>				0,8
<i>Patrobis assimile</i>		0,8		
<i>Pterostichus diligens</i>			0,8	
<i>Pterostichus</i> sp.			0,8	
Staphylinidae				
<i>Eucnecusum brachypterum</i>		0,8	3,2	
<i>Olophrum boreale</i>			0,8	
<i>Tachyporus pusillus</i>		0,8		
<i>Quedius fellmani</i>		0,8	0,8	
Elateridae (I)				
<i>Hypnoidus rivularius</i>		14,4	11,2	18,4
<i>Eanus costalis</i>			0,8	
Curculionidae				
<i>Otiorrhynchus</i> sp.		1,6	0,8	
Byrrhidae				
<i>Byrrhus fasciatus</i>				4,0
Coleoptera l,i	2,4		6,4	4,8
Diptera				
Bibionidae				
<i>Bibio pomonae</i>			0,8	
Tipulidae				
<i>Tipula carinifrons</i>	2,4	4,0	17,6	2,4
Bolitophilidae l			1,6	
Dolichopodidae				
<i>Dolichopus</i> sp.			8,0	
Lepidoptera l.	0,8		0,8	
Hymenoptera				
Tenthredinidae				
<i>Monostegia abdominalis</i> L		0,8	0,8	
Итого: экз./м <sup>2</sup> Ind./m <sup>2</sup>	20,0	91,2	161,6	64,8
экз./пробы Ind./sample	1,25±0,6	5,7±1,4	10,1±2,8	4,05±0,9



Группа многоножек представлена в тундре лишь одним видом — *M. curtipes*, широко распространенным на севере европейской части России. В данном районе он отмечен лишь под пологом ольшаника. В открытых и кустарничковых местообитаниях он не встречался. В зоне тундры многоножки Chilopoda представляют облигатный компонент почвенной фауны на незаболоченных почвах (Козловская, 1957; Стебаев, 1959; Стриганова, 1973; Залеская и др., 1982; Бызова и др., 1986).

Характерным компонентом тундровых сообществ были жужелицы, отмеченные во всех биотопах. Наиболее часто встречался *A. brunnea*, типично таежный вид, который отсутствовал лишь в моховой группировке. Там встречались *Microlestes* sp. и *P. diligens*. В тундровых сообществах представлены четыре жизненные формы жужелиц, выделенные по классификации И.Х. Шаровой (1981): зоофаги (стратобионты, геобионты бегающие, подстилочно-почвенные) и миксофаги-стратобионты. Подстилочно-почвенные формы (*P. diligens*, *P. assimile*) появляются лишь в наиболее дренированных и богатых почвах луга и ольшаника. Во влажных участках жужелицы представлены стратобионтами и напочвенными формами. Разнообразие и обилие жужелиц в тундровых участках Тазовского полуострова были относительно низкими. Коротконадкрылые жуки (4 вида, принадлежащие к 4 родам) встречались только в дренированных участках с более густым травостоем или подстилкой. *E. brachypterum* и *Q. fellmani* — отмечены и на лугу и в ольшанике. Относительно низкое разнообразие стафилинид характерно и для южной тундры Кольского полуострова (Стриганова, 1973). В Исландии высокое обилие стафилинид было установлено только в эпилитеральной зоне, куда проникают гигрофильные формы, питающиеся нематодами в водорослевых выбросах (Lindroth, 1968).

В исследованном районе найдено только два вида жуков-щелкунов — *E. costalis* и *H. rivularius*. Первый из них встречался единично только в ольшанике, второй доминировал в ернике и на лугу. В тундровой зоне европейской России эта группа гораздо более разнообразна, там найдено 19 видов. Очевидно, причиной обедненности фаунистического комплекса щелкунов на севере Западно-Сибирской низменности является недостаток тепла в почве в сочетании с высокой влажностью. Оба найденные в тундре вида широко распространены и в европейской части России под пологом тайги и за ее северными пределами.

Личинки долгоносиков *Otiorrhynchus* sp. характерны для тундровой зоны, где они встречаются в травянистых лугоподобных сообществах на склоновых дренированных позициях (Чернов, 1978). Это — типичные фитофаги, связанные с корнями травянистых растений. В Кольской тундре характер пространственного распределения этих личинок определялся наличием травянистой растительности. Личинки долгоносиков встречались даже на песчаном пляже, зарастающем куртинами злаков, среди корней (Стриганова, 1973). В исследованном районе Западно-Сибирской южной тундры личинки долгоносиков встречались только на лугу и единично — в ольшанике. В заболоченных ерниках были найдены личинки пилюльщиков *B. fasciatus*. Эти жуки в тайге связаны с моховыми группировками. В тундровой зоне они встречаются во влажных местообитаниях аллювиальной позиции склонов и не выходят на плакоры, где препятствием для их активности служит очевидно, дефицит тепла.

Ведущее положение в сообществах почвенных беспозвоночных тундры занимают двукрылые (Стебаев, 1959; Ланцов, Чернов, 1988). Наиболее обильной и разнообразной группой двукрылых в почве являются комары-долгоножки (Ольшванг, 1972, 1973, 1981; Чернов, 1972, 1973, 1978; Стриганова, 1973; Чернов, Матвеева, 1979; Rybalov, 2003) Чаше всего типулиды встречаются в лугоподобных группировках и травянистых сообществах (Стриганова, 1984). Типулиды в почвенных пробах были представлены единственным еварктическим видом — *T. carinifrons*, широко распространенным в тундрах. Эти личинки доминиру-

ют в ольшанике и на лугу, а в ерниках и моховых сообществах они включаются в состав субдоминантов. Кроме того, в ольшанике был найден единственный вид бибионид *B. rotomae*. В тундре бибиониды связаны лишь с кустарниковыми местообитаниями. Это — единственная группа первичных разрушителей наземного опада в тундре, представляющая наиболее северный элемент лесных сообществ (Стриганова, Чернов, 1980).

В ольшанике встречались единичные червецы *O. cataphracta*, характерные для почв северо-таежных переувлажненных лесов. Эти червецы и ранее отмечались в тундрах на сухих участках (Стебаев, 1959; Чернов, 1978).

Основная часть видового богатства южной тундры сосредоточена в ольшанике на транзитной позиции катены, на склоне, укрытом от северного ветра. Здесь создается своеобразный микроклимат, благоприятный для жизнедеятельности обитателей верхнего гумусового горизонта. Большое значение имеет наличие слоя листовой подстилки, служащей пищевым ресурсом для сапрофагов, и микрофлоры, которая используется беспозвоночными-микрофагами. Кроме того, подстилка создает буферный слой, снижающий колебания температуры у поверхности почвы.

Таким образом, фаунистический комплекс почвенных животных южной тундры включает виды, характерные для высоких широт, а также полизональные и лесные формы. При этом основная часть видового богатства сосредоточена в склоновых азональных группировках с кустарниковой растительностью и развитым подстилочным горизонтом, смягчающим суточные колебания температуры поверхности почвы в активный сезон.

Проведены определения  $\beta$ -разнообразия комплексов мезофауны в отдельных местообитаниях исследованной катены. Результаты попарных определений приведены в табл. 17.

Наименьшие различия животного населения имеют самые дренированные биотопы, хотя они кардинально различаются по характеру растительного покрова. В то же время типичные тундровые местообитания на переувлажненных почвах — мохово- лишайниковые сообщества и ерники имеют высокий индекс дифференцирующего разнообразия за счет присутствия в ерниках дождевых червей и ряда видов жесткокрылых, которые не выходят на плакорные позиции.

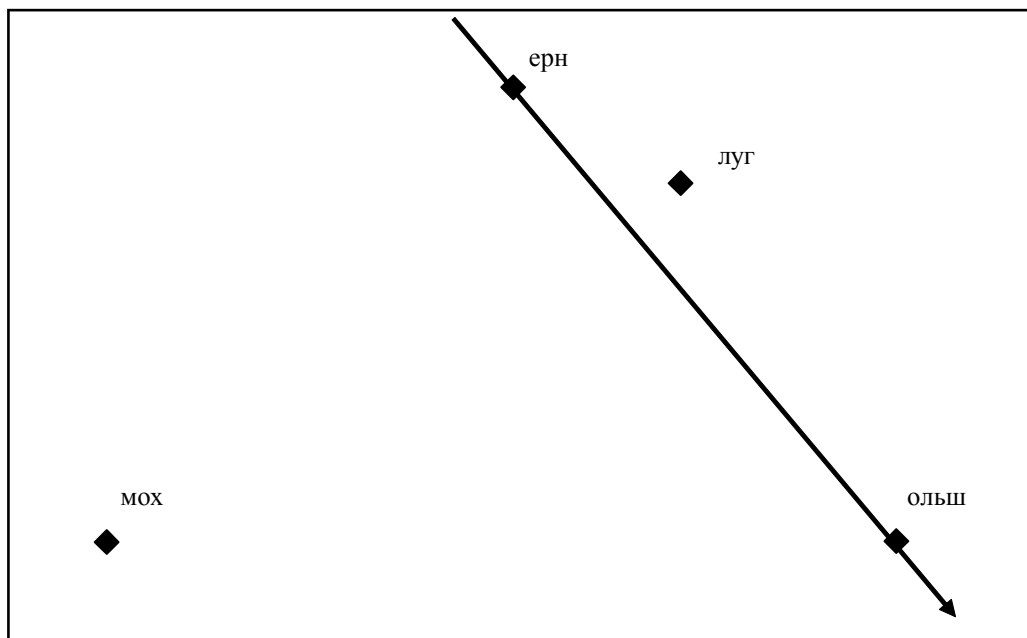
Для характеристики биотопического разнообразия сообществ мезопедобионтов в зональном ландшафте рассчитано Пифагорово расстояние вдоль оси полярной ординации местообитаний:

$$x = \frac{(L^2 + D^2 - D^2)}{2L} \quad (\text{Whittaker, 1960}).$$

**Таблица 17.**  $\beta$ -разнообразие мезофауны южно-тундровых местообитаний (по Мэгарран, 1992).

**Table 17.**  $\beta$ -diversity of soil animal communities in southern tundra habitats (after Magurran, 1992).

	луг	ольшаник	ерник
мох. тундра	0,77	0,86	0,71
луг		0,51	0,54
ольшаник			0,69



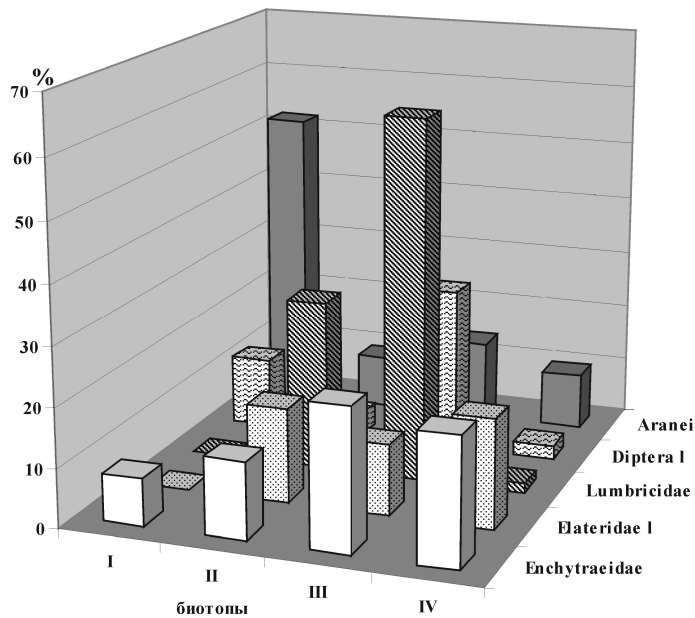
**Рис. 17.** Ординация локальных сообществ мезофауны по градиенту повышения дренированности (теплообеспеченности) почвы.

**Fig. 17.** Ordination of macrofauna communities along the gradient of soil drainage (and heat balance).

Расположение точек показано на рис. 17. Комплексы педобионтов ерника, лугоподобной группировки и ольшаника расположились вдоль оси нарастания дренированности и теплообеспеченности почвы. Из этого ряда выпадает зональная группировка мохово-лишайниковой тундры, соответствующая наиболее бедным почвам с дефицитом тепла в летний период.

Показатели обилия населения локальных южно-тундровых группировок мезофауны катены, представленные в табл. 16, показывают, что общая численность мезофауны колеблется в пределах 20–160 экз./м<sup>2</sup>. Эти показатели сравнимы с результатами учетов в тундре северной части Кольского полуострова — 40–145 экз./м<sup>2</sup> (Стриганова, 1973) и Полярного Урала — 150 экз./м<sup>2</sup> (Ольшванг, 1971, 1974). В Большеземельской тундре и на Таймыре численность южно-тундровых комплексов мезофауны достигает 245 экз./м<sup>2</sup> (Козловская, 1955) и 260 экз./м<sup>2</sup> (Чернов и др., 1979) соответственно.

Относительное и абсолютное обилие энхитреид и личинок щелкунов повышается от плакора вниз по склону водораздела (рис. 18). Максимум обилия энхитреид отмечен в подстилке ольшаника, а личинок щелкунов — в ернике за счет *H. rivularius*. Относительный вес личинок двукрылых и дождевых червей достигает наибольших значений в ольшанике, где таксономическая структура сообщества мезофауны наиболее приближена к лесному типу. В ернике роль этих групп резко снижается. Характер распределения пауков имеет противоположную тенденцию: максимум их относительной численности отмечен в моховых группировках плакора, хотя видовое разнообразие ограничено всего тремя видами. Абсолют-



**Рис. 18.** Изменения численности ключевых групп мезофауны на катене. Обозначения как на рис. 16.

**Fig. 18.** Changes of abundance of keystone animal groups on the catena. Legends as in Fig. 16.

ные показатели обилия пауков были наибольшими в типичных моховых местообитаниях и ольшанике.

В сравнении с другими тундровыми районами, где проводились почвенно-зоологические обследования, в Западной Сибири соотношения обилия отдельных групп несколько отличаются. Как известно, одной из наиболее обильных групп животного населения тундры являются энхитреиды (Чернов, 1966, 1978). В арктической пятнистой тундре их численность составляла 1320 экз./м<sup>2</sup> (Chernov et al., 1977), в типичных тундрах Таймыра — более 1000 экз./м<sup>2</sup> (Чернов и др., 1973). В Большеземельской тундре энхитреиды составляли большую часть зоомассы и представляли основную группировку, участвующую в разложении растительных остатков (Козловская, 1957; Стебаев, 1959). В исследованных участках, где учитывались только крупные формы, энхитреиды малочисленны, что, очевидно, определяется преобладанием мелких видов, которые не учитываются при ручной разборке.

Дождевые черви в тундре встречаются на дренированных сухих и прогреваемых почвах и как правило, отсутствуют в заболоченных холодных местообитаниях (Тихомиров, 1937). На Ямале высокая численность червей — 50 экз./м<sup>2</sup> отмечена на голом грунте в районе м. Каменный. На дерново-луговых почвах численность червей повышается до 70 экз./м<sup>2</sup>, а в суглинистой черноземовидной почве под мезофильной луговой растительностью в нижних частях склонов численность червей достигает 150 экз./м<sup>2</sup> (Чернов, 1978). В то же время в кочкарно-кустарничковой тундре Обско-Полуйской долины, а также в лишайниково-кустарничковой тундре и сфагновых болотах Ямала дождевые черви отсутствуют (Стебаев, 1959, 1962). В Евро-

**Таблица 18.** Зоомасса почвенной мезофауны в южной тундре (г/м<sup>2</sup>).**Table 18.** Zoomass of soil macrofauna in the south tundra habitats (g/m<sup>2</sup>).

Группы	Пробные участки			
	моховая тундра	Луг	Ольшаник	Ерник
Lumbricidae	0,01	12,2	35,3	0,8
Enchytraeidae	—	0,07	0,2	0,5
Myriapoda	—	—	0,01	—
Aranei	0,3	0,11	0,12	0,28
Homoptera	—	—	0,01	—
Hemiptera	—	—	—	0,2
Orthoptera	—	0,04	—	—
Carabidae i, l	0,02	0,12	0,11	0,06
Staphylinidae i, l	—	0,03	0,05	—
Elateridae i, l	—	0,13	0,2	0,4
Curculionidae i, l	—	0,06	0,04	—
Byrrhidae i, l	—	—	—	0,35
Lepidoptera	0,3	—	0,04	—
Diptera l, p	0,1	0,1	0,6	0,3
Hymenoptera	—	—	0,01	—
прочие	0,03	0,26	0,2	0,3
Итого:	0,76	13,14	37,0	3,19

пейской части тундровой зоны численность дождевых червей существенно ниже. Например, на Кольском полуострове она составляет в кустарничковой тундре 4 экз./м<sup>2</sup> (Стриганова, 1973), а в Исландии в плакорной кустарничковой тундре — 6,0 экз./м<sup>2</sup> (Bengston et al., 1975). Таким образом, намечается определенная тенденция повышения абсолютного и относительного обилия дождевых червей с запада на восток в тундровых местообитаниях. При этом Западно-Сибирская низменность занимает промежуточное положение между Западным и Центрально-Сибирским секторами тундровой зоны.

Результаты определения биомассы мезопедобионтов представлены в табл. 18. В моховой тундре основу зоомассы составляли пауки и единичные гусеницы совок. На лугу и в ольшанике 90% зоомассы приходилось на долю дождевых червей. В ернике наряду с олигохетами, значительную часть зоомассы составляли личинки жуков (Elateridae, Byrrhidae) и двукрылых.

В структуре населения четко выделяются комплексы доминантов, состав которых широко варьирует в разных местообитаниях (табл. 19). Во всех местообитаниях южной тундры отмечены олигодоминантные комплексы мезофауны с высокой степенью доминирования 2–3 видов. В исследованных участках супердоминантами оказываются энхитреиды, пауки *Pardosa* и личинки типулид, вес которых в разных сообществах не ниже 4%. Личинки шелкоунов *H. rivularius* и *E. nordenskioldi* доминируют на всех склоновых позициях, исключая лишь моховые плакорные биотопы. В ольшанике и ернике в состав доминантов включаются виды, встречающиеся в подзоне южной тундры только в этих биотопах — *Dolichopus* sp. и *B. fasciatus*.

**Таблица 19.** Состав доминантного комплекса в южной тундре (% от общего обилия).**Table 19.** Species content of the predominating group of macropredobionts (% of total numbers).

Виды	Биотопы			
	Мохово-лишайниковая тундра	Лугоподобные группировки	Ольшаник	Ерник беломошный
<i>Enchytraeidae</i>	8,0	13,2	14,9	35,0
<i>Pardosa</i> sp.	48,0	8,8	4,4	15,5
<i>T. carinifrons</i>	12,0	4,4	10,9	3,9
<i>H. rivularius</i>	—	15,8	20,1	29,8
<i>E. nordenskioldi</i>	—	28,0	37,8	2,5
<i>A. brunnea</i>	—	5,2	2,5	2,6
<i>Dolichopus</i> sp.	—	—	4,9	—
<i>B. fasciatus</i>	—	—	—	6,5

Определения индексов разнообразия и выравненности локальных сообществ представлены в табл. 20. Соотношение обилия и разнообразия в отдельных участках варьирует непропорционально числу видов и групп. В моховой тундре значение индекса Менхиника относительно высокое за счет очень низкой численности. В ернике, который по таксономическому богатству мало отличается от моховых сообществ, этот индекс имеет минимальную величину за счет высокого обилия практически только двух групп — энхитреид и личинок щелкунов. Значения индексов разнообразия наиболее высоки в «богатых» дренированных биотопах. При этом в трех исследованных местообитаниях реальные значения индексов пропорциональны таксономическому богатству. Исключение представляет ольшаник, где величина разнообразия занижена за счет неравномерности распределения обилия между отдельными группами и видами и составляет лишь 66% от теоретически возможной при данном уровне видового богатства. Соответственно варьирует и индекс выравненности Пиелу, наименьший в ольшанике. Индекс Бергера/Паркера в этом местообитании относительно высок за счет разнообразия доминантного комплекса видов, составляющих в сумме более 80% от общей численности с максимальным обилием одного вида 37,8% (*E. nordenskioldi*).

В пределах одного биотопа характер пространственного распределения наиболее обильных групп оценивали по индексу агрегации Лексиса:

$$\lambda = \sigma / \sqrt{M}$$

на основе учетов их численности в отдельных пробах. Результаты определений представлены в табл. 21. В моховой тундре пространственное распределение мезофауны в целом и доминирующей группировки пауков носит случайный характер, в остальных участках для отдельных многочисленных групп мезопедобионтов характерно агрегированное распределение, что связано с экстремальностью условий обитания и тенденцией к концентрации в наиболее благоприятных элементах микрорельефа.

**Таблица 20.** Структурные характеристики тундровых сообществ.**Table 20.** Characteristics of structure indices of tundra soil animal communities.

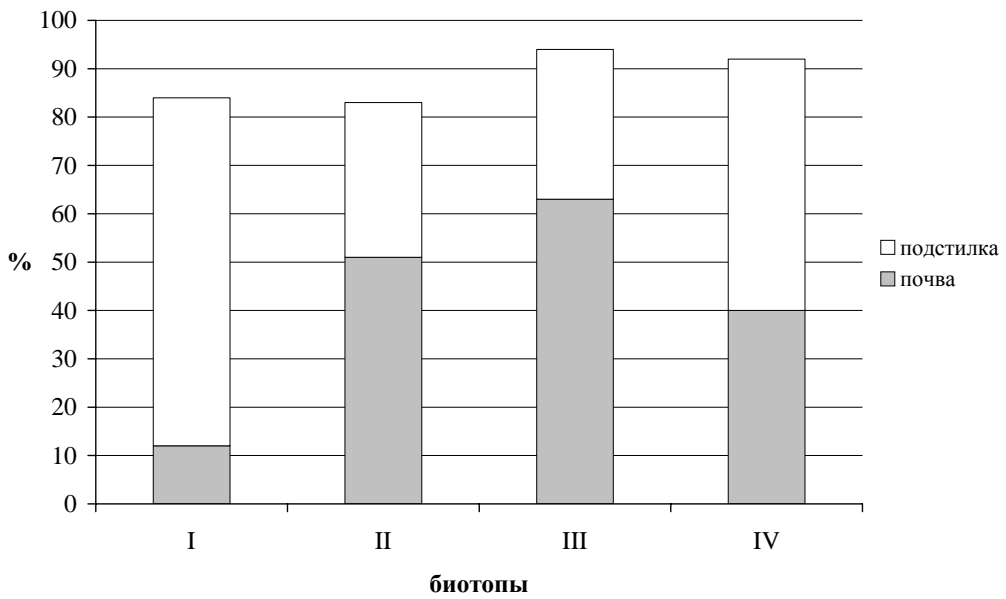
Индексы	Моховая тундра	Луг	Ольшаник	Ерник
Менхиника $D_{mn} = S / \sqrt{N}$	1,76	1,47	2,05	1,31
Шеннона-Вивера $H' = \sum p_i \ln p_i$	1,71	2,08	2,22	1,85
Пиелу $E = H' / \log_2 S$	0,54	0,52	0,45	0,52
Бергера-Паркера $d = N_{\max} / N$	0,46	0,27	0,38	0,32

В исследованных местообитаниях сравнивали соотношение поверхностно-обитающих и почвенных форм (рис. 19). В моховых биотопах более 70% беспозвоночных было представлено подстилочными формами, среди которых преобладали пауки. Жужелицы и стафилиниды были единичны. На дренированных почвах элювиальной позиции под травянистым покровом доля почвенных форм увеличивалась до 50%. Здесь основную роль в почвенном горизонте играли дождевые черви и проволочники. Последние характерны для северо-таежных почв. В ольшанике сохранялось такое же соотношение почвенных и подстилочных форм, хотя в данном местообитании появляется постоянно сохраняющийся подстилочный слой. Основную роль в подстилке играли энхитреиды, там значительного разнообразия в пробах достигали жужелицы, стафилиниды, личинки щелкунов. В ерниках у подножья склонов доля подстилочных форм несколько повышалась, в сравнении с транзитной позицией в основном за счет высокой численности энхитреид. Почвенные обитатели там были представлены преимущественно личинками жуков (Elateridae, Byrrhidae).

На рис. 20 представлена схема изменения трофической структуры комплексов педобионтов на катене. В моховой тундре преобладают хищники, доля которых достигает до 50% (пауки и напочвенные жуки). Сапрофаги составляют менее 10%, значительную роль играют формы со смешанным питанием. На лугу и в ольшанике сапрофаги становятся доминирующей группировкой (40–50%), доля хищников сужается до 12%. В ерниках вес сапрофагов несколько уменьшается, но в целом соотношение между сапрофагами и хищниками сходно с тем, что наблюдалось на транзитных позициях. Во всех участках фитофаги очень немногочисленны, а миксофаги и неспециализированные формы составляют до 30%. Таким образом, в южно-тундровых сообществах можно выделить два типа трофической структуры в

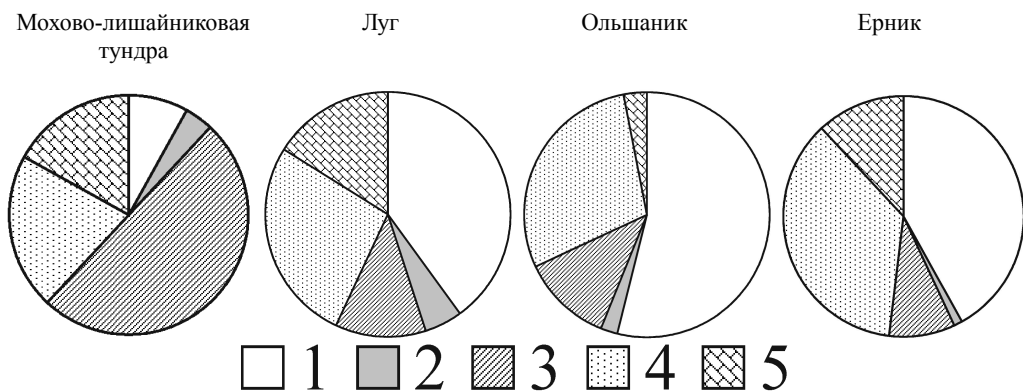
**Таблица 21.** Коэффициент агрегации ( $\lambda$ ) доминирующих групп мезопедобионтов.**Table 21.** Aggregation coefficient ( $\lambda$ ) of predominating groups of macropedobionts.

Группы	Моховая тундра	Луг	Ольшаник	Ерник
Lumbricidae	—	1,9	1,3	—
Enchytraeidae	—	1,7	1,8	—
Aranei	0,9	0,1	1,1	—
Elateridae l.	—	1,5	1,6	1,7
Diptera	—	—	2,1	—
Все группы	1,1	2,2	2,1	1,6



**Рис. 19.** Вертикальная структура сообществ мезофауны в тундре: соотношение (%) подстилочных и почвенных форм. Обозначения как на рис. 16.

**Fig. 19.** Vertical structure of animal communities in the southern tundra: relation (%) of litter and soil inhabitants. Legends as in Fig. 16.



**Рис. 20.** Трофическая структура сообществ мезопедобионтов в южной тундре. 1 — сапрофаги, 2 — фитофаги, 3 — хищники, 4 — миксофаги, 5 — прочие.

**Fig. 20.** Trophic structure of macropedobiont communities in the southern tundra. 1 — saprovores, 2 — phytophaga, 3 — predators, 4 — mixophaga, 5 — others.



комплексах мезофауны: (1) структура, характерная для плакорных мохово-лишайниковых сообществ с преобладанием группировки хищников, основным резервом которых являются представители микрофауны (микроартроподы и нематоды) и (2) структура азональных сообществ, формирующихся на дренированных почвах с преобладанием сапрофагов (детритофаги). Трофическая структура ерниковых группировок занимает промежуточное положение, но приближается в большей степени ко второму типу. Пищевые сети в ольшанике и лугоподобной группировке имеют черты, характерные для лесных сообществ юга бореальной зоны.

В составе сапрофильного комплекса мезофауны преобладают детритофаги, к которым относятся дождевые черви, энхитреиды, личинки пилюльщиков. В ольшанике появляются первичные разрушители растительных остатков (личинки *Vibionidae*), связанные с листовым опадом. Они встречаются маленькими колониями до нескольких десятков особей. Их суммарная численность составляет весьма небольшую долю обилия ( $0,8 \text{ экз./м}^2$ ). Поэтому они не играют значимой роли в деструкционной динамике. Однако, присутствие бибионид в составе населения в качестве облигатного компонента позволяет рассматривать сапрофильный комплекс ольшаника как экстремальный северный вариант лесного сапроблока. Высокого обилия в ольшанике достигают личинки типулид ( $17,6 \text{ экз./м}^2$ ), играющих наиболее заметную роль в разрушении опада.

Анализ распределения обилия и разнообразия почвенной мезофауны в южной тундре позволяет сделать следующие выводы: общее обилие почвенных мезопедобионтов сравнимо с районами приморских и горных тундр. Таксономическое богатство и численность животных возрастает в ряду биотопов параллельно с дренированностью и теплообеспеченностью почвы. Более 60% разнообразия сосредоточено в азональных группировках. Структура населения этих группировок имеет черты, характерные для более южных районов бореальной зоны. Фаунистические комплексы тундровых группировок включают небольшое число субарктических форм, а также полизональные и таежные виды, занимающие в тундре склоновые хорошо прогреваемые позиции с интразональными растительными группировками.

### **Б. Животное население основных типов лесотундровых сообществ**

На катене в лесотундре представлено разнообразие местообитаний, характерных для разных элементов рельефа данной зоны. Исследованные биотопы различаются по теплообеспеченности, степени дренированности, определяемыми высотным уровнем, условиями стока, экспозицией склона и его защищенностью от северного ветра. На вершине водораздела, где заболоченные понижения заняты ерниками, сравнивали два участка, различающиеся по составу напочвенного покрова — беломошно-кладониевый и беломошно-брусничный. Первый находился на краю блюдцеобразного понижения с заболоченной почвой, второй — на небольшом бугорке, обеспечивающем большую дренированность почвы. Ерники представляют южно-тундровые варианты местообитаний.

Таежные группировки представлены еловыми и лиственничными редколесьями. Ельники встречаются на склонах водоразделов, укрытых от северных ветров. На месте гарей и вырубок развиваются производные березняки. Лиственничники в Западной Сибири занимают большие территории на северном экотоне таежной зоны, где образуют светлохвойный пояс у северной границы темнохвойной тайги (Сочава, 1953; Говорухин, 1957; Ильина, 1984). В лесотундре лиственничники формируются на разных элементах рельефа в широком диапазоне гидротермических условий. Почвенно-зоологические обследования были проведены в двух типах лиственничников, расположенных в верхней части водораздельного склона,

различающихся по влажности почвы — в лиственничниках багульниковом (более влажном) и брусничном (более сухом). В нижней притеррасной части южного склона обследован лиственничник голубичный на легкой относительно хорошо прогреваемой почве. Таким образом, на катене сочетались заболоченные местообитания на плакорах и группировки на более дренированных почвах склоновой и аллювиальной позиций катены.

В почвенных пробах обнаружено 59 видов почвенных беспозвоночных (табл. 22). Наибольшим видовым богатством отличались группы напочвенных хищников — пауки (10 видов), жукелицы (17 видов) и жуки-щелкуны (7 видов).

Дождевые черви были представлены тремя видами. Помимо *E. nordenskioldi* и *L. rubellus*, встречавшихся в южной тундре, здесь появляется *Dendrobaena octaedra*, широко распространенный в тайге Евразии от Скандинавии до востока Сибири (Forsslund, 1945; Julin, 1950). В лесотундре он был обнаружен только в лиственничнике брусничном, отличавшимся более дренированной почвой. *E. nordenskioldi* встречался в разных биотопах на склоне водораздела, и в березняке достигал относительно высокого для северных широт уровня численности. В ерниках и наиболее заболоченном лиственничнике багульниковом дождевые черви отсутствовали. Облигатным компонентом почвенной мезофауны были энхитреиды, встречавшиеся во всех участках, кроме производного березняка. Особенно многочисленны они были в местообитаниях верхней части водораздельного склона а в придолинном лиственничнике встречались единично, но были представлены крупными формами. Поэтому при низком уровне численности биомасса энхитреид там была наибольшей.

Самую значительную часть животного населения по численности, зоомассе и разнообразию составляли напочвенные хищники — многоножки косянки, пауки, жуки жукелицы и стафилиниды. Во всех исследованных биотопах встречался *Monotarsobius curtipes*. В южной тундре он был отмечен только в самом теплообеспеченном участке — ольшанике, где встречался единично. В лесотундре максимальная численность этих многоножек была отмечена в ельнике — 68,4 экз./м<sup>2</sup>. В березняке его обилие снижалось вдвое, но он оставался в составе доминантного комплекса. В ерниках и лиственничниках *M. curtipes* встречался единичными особями. Этот вид широко распространен и в европейской лесотундре; в кустарниковых группировках и редколесьях он доминировал в составе мезонаселения (Бызова и др., 1986).

Среди пауков супердоминировал *Pardosa* sp. В большинстве биотопов это — единственный представитель пауков. Его обилие возрастало от плакора вниз по склону и достигало максимума в ельнике на транзитной позиции. Там появлялись еще четыре вида пауков, а в березняке к ним добавлялись *Gongylidium rufipes* и *Hilaira herniosa*. В этих участках с близкими уровнями видового богатства комплексов пауков инвентаризационное разнообразие данной группы резко различалось: 0,83 — в ельнике и 1,39 — в березняке за счет большей равномерности распределения видового обилия.  $\beta$ -разнообразие комплекса пауков между этими участками составляло 0,6. Таким образом, при сведении коренного леса в процессе восстановительной сукцессии сменяется более половины видового состава пауков, исчезают *M. multesimus*, *Hahnia* sp., *Hilaira herniosa*, характерные для хвойных лесов, выравнивается обилие, отдельных видов, что ведет к снижению доминирования *Pardosa* sp.

В лесных группировках лесотундры характерным компонентом мезофауны являются почвенные червецы, характерные для почв северной тайги. Под высокоствольными лесами встречались представители *Arctorthezia cataphracta*, которые были особенно многочисленны в ельнике и березняке.

Основу комплекса жукелиц составляют лесные мезофилы. По видовому составу четко разделяются две группы биотопов, между которыми фаунистическое сходство практичес-

**Таблица 22.** Видовой состав, биотопическое распределение и численность (экз./м<sup>2</sup>) мезо-педобионтов на катене в лесотундре.

**Table 22.** Taxonomic content, habitat distribution and population density (Ind./m<sup>2</sup>) of the soil macrofauna along the forest-tundra catena.

Группы и виды	Биотопы				
	Ерники	Лиственничники кустарничковые	Ельник брусничный	Березняк разнотравный	Лиственничник голубичный
Oligochaeta					
Lumbricidae					
<i>Dendrobaena octaedra</i>		0,8			
<i>Eisenia nordenskioldi</i>		2,4	0,8	7,2	
<i>Lumbricus rubellus</i>			0,8	1,6	
Enchytraeidae	6,4	6,4	0,8		2,4
Chilopoda					
Lithobiidae					
<i>Monotarsobius curtipes</i>	12,0	9,6	58,4	27,2	4,8
Aranei					
Gnaphosidae					
<i>Gnaphosa</i> sp.	1,6	6,4			4,8
Agelenidae					
<i>Hahnia</i> sp.			0,8		
Lycosidae					
<i>Pardosa</i> sp.	2,4	0,8	12	5,6	6,4
Linyphiidae					
<i>Macrargus multesimus</i>			0,8		
<i>Hilaira herniosa</i>				1,6	
<i>Leptyphanties decipiens</i>				0,8	
<i>Diplocentria bidentata</i>			0,8	1,6	
<i>Zornella cultrigera</i>				1,6	
Micryphantidae					
<i>Gongylidium rufipes</i>				0,8	
Insecta					
Homoptera					
Ortheziidae					
<i>Archorthezia cataphracta</i>			27,2	20,0	
Coleoptera					
Dytiscidae					
<i>Dytiscus</i> sp.			0,8		
Carabidae					
<i>Calosoma inquisitor</i>	0,1				
<i>Carabus nemoralis</i>	0,1	0,8			1,6
<i>C. arvensis</i>					0,8
<i>Blethisa multipunctata</i>	0,1				
<i>Loricera pilicornis</i>		0,8			
<i>Miscodera arctica</i>				0,8	
<i>Eraphius secalis</i>		0,8			
<i>Pterostichus strenuus</i>		0,8	2,4	0,8	

Таблица 22. Продолжение.

Table 22. Continue.

Группы и виды	Биотопы				
	Ерники	Лиственничники кустарничковые	Ельник брусничный	Березняк разнотравный	Лиственничник голубичный
<i>Pt. diligens</i>			0,8	4,8	
<i>Pt. vermiculosus</i>			0,8	1,6	
<i>Agonum muelleri</i>				0,8	
<i>A. versutum</i>				0,1	
<i>Agonum</i> sp.		1,6		2,4	
<i>Amara brunnea</i>	0,8			1,6	
<i>Brosicus cephalotes</i>	0,1				2,4
<i>Nebria livida</i>					3,2
<i>Cymindis vaporariorum</i>		0,8			
Staphylinidae					
<i>Acidota quadrata</i>				0,8	
<i>Quedius jenisseensis</i>				0,8	
<i>Lathrobium poljarnis</i>				0,8	
<i>Ischnosoma splendidus</i>			1,6	0,8	
<i>Tachinus bicuspидatus</i>				3,2	
<i>Stenus clavicornis</i>			0,8		
Elateridae					
<i>Hypnoidus rivularius</i>	10,4			13,6	
<i>Limonius minutus</i>	0,1	0,8			0,8
<i>Eanus costalis</i>	1,6				
<i>Prosternon sericeum</i>		0,8			
<i>Selatosomus rugosus</i>	0,1	1,6			1,6
<i>Selatosomus</i> sp.		0,4			
<i>Sericus brunneus</i>		0,4			0,8
Scarabaeidae					
<i>Amphimallon altaicus</i>				0,8	
Byrrhidae					
<i>Byrrhus fasciatus</i>	4,0	0,8		0,8	3,2
Curculionidae					
<i>Otiorrhynchus</i> sp.	0,1	0,8		0,8	4,8
Diptera					
Bibionidae					
<i>Bibio pomonae</i>	5,6			0,8	480,0
Tipulidae					
<i>Tipula carinifrons</i>	0,8	0,8			
Bolitophilidae gen. sp.			0,8		
Tendipedidae					
<i>Smittia muscicola</i>					1,6
Dolichopodidae					
<i>Neurogona</i> sp.			0,8		

Таблица 22. Продолжение.

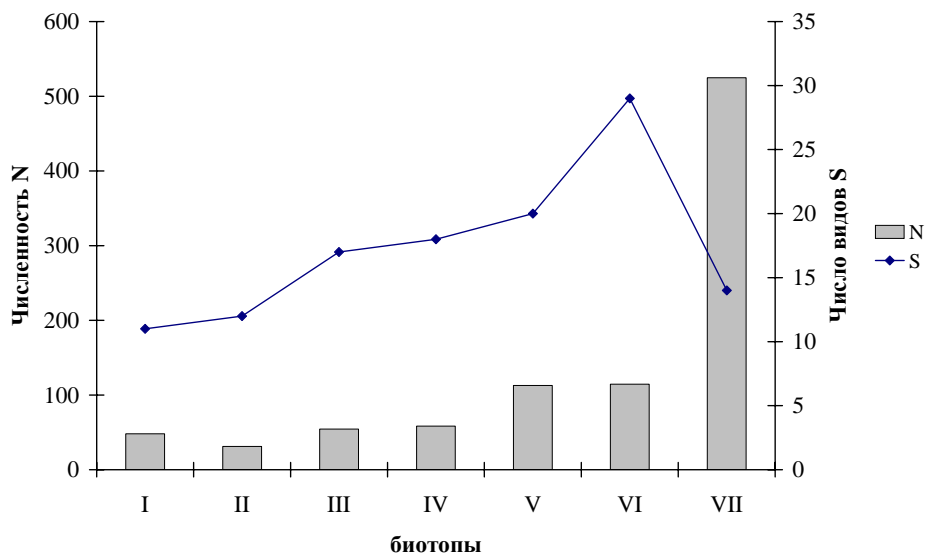
Table 22. Continue.

Группы и виды	Биотопы				
	Ерники	Лиственничники кустарничковые	Ельник брусничный	Березняк разнотравный	Лиственничник голубичный
Petaraustidae					
<i>Aedes cinereus</i>	0,1				
Heleidae sp.		0,8			
<i>Mycetobia pallipes</i>	2,4				
Lepidoptera l.		4,0	0,8	0,8	
Hymenoptera					
Tenthredinidae					
<i>Monostegia abdominalis</i>		0,8	0,8	0,8	
Всего: (экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup> )	48,8	44,0	112,8	115,2	525,6
(экз./пробу ind./ sample)	3,05 ± 1,0	2,75±	7,05±1,8	7,2±1,8	32,8±7,6

ки отсутствует. В одну группу входят ерники и наиболее влажные участки лиственничников — багульниковый и голубичный. Характерными для них видами были *B. cephalotes*, *C. nemoralis*, *N. livida*. Вторую группу составляют сообщества более дренированных местообитаний — лиственничник брусничный, ельник и березняк. В первой группе наиболее богатый комплекс жужелиц отмечен в багульниковом лиственничнике, во второй — в березняке. Наиболее бедное население оказалось в ельнике и ерниках. В этой зоне лишь *P. strenuus* имел политопное распределение, но его встречаемость ограничена лишь склоновыми участками. Представляет интерес характер локализации двух видов *Carabus*, которые найдены в данной зоне только в лиственничных редколесьях. Большинство найденных в лесотундре видов жужелиц относится к зоофагам по классификации жизненных форм (Шарова, 1981). Этот класс жизненных форм был представлен тремя группами — старатобионты поверхностно-подстилочные, подстильно-трещинные и подстильно-почвенные.

В лесотундре наибольшее разнообразие стафилинид сконцентрировано в березняке. В ельнике встречалось всего два вида. В ерниках и лиственничниках стафилиниды отсутствовали вовсе. Наибольшим обилием отличался *Tachinus bicuspidatus*, остальные виды встречались единичными особями.

В сравнении с южной тундрой в лесотундре возрастает разнообразие и обилие личинок шелкунов. Максимум видового богатства отмечен на элювиальной позиции катены в более дренированном участке лиственничного редколесья, а наибольшие показатели обилия — в ернике и березняке. Там был найден только *H. rivularius*, численность которого достигала высоких значений в биотопах, где отсутствовали другие конкурирующие с ним виды. В ельнике личинки шелкунов отсутствовали вовсе, что можно связать с дефицитом тепла под древесным пологом. Наиболее широко встречался в разных типах местообитаний северо-таежный *S. rugosus*. Он был отмечен не только под пологом леса, но в прикlopках найден и на плакоре, где был связан с моховыми группировками. В плакорных ерниках появляется также *E. costalis*, отсутствовавший в южной тундре. Таким образом, в составе населения



**Рис. 21.** Биотопическое распределение обилия и видового богатства мезофауны в лесотундре. Местообитания: I — ерник зеленомошный, II — ерник мохово-брусничный, III — лишайничник брусничный, IV — лишайничник багульниковый, V — ельничек брусничный, VI — березняк разнотравный, VII — лишайничник голубичный. N — численность (экз./м²); S — число видов.

**Fig. 21.** Habitat distribution of numbers and species richness of soil macrofauna in the forest-tundra

Habitats: I — *Betula nana-hylocomietum*, II — *Betula nana-vaccinosum*, III — *Laricetum vaccinosum*, IV — *Laricetum leduminosum*, V — *Abietum vaccinosum*, VI — *Betuletum herbosum*, VI — *Laricetum uliginosum*. N — population density (Ind./m²); S — species number.

лесотундры расширяется комплекс таежных видов щелкунов, заселяющих не только лесные местообитания, но и тундровые группировки.

В комплексе жесткокрылых отмечены также представители двух семейств, характерных для лесной зоны и отсутствующих в тундре — плавунцов и пластинчатоусых. Личинки *Dytiscus* были найдены в почве ельничка. В березняке встречался *Amphimallon altaicus* — сибирский горно-таежный вид. Во всех биотопах, кроме ельничка, отмечены личинки долгоносиков *Otiorrhynchus*, связанные с корнями травянистых растений. В южной тундре эти личинки заселяли только наиболее теплые местообитания (ольшаник, луг), а в лесотундре они встречались в группировках тундрового и лесного типа. В ерниках *Otiorrhynchus* sp. были единичны, а в березняке и лишайничниках — многочисленны. Характерным компонентом лесотундровых сообществ были личинки пилюльщиц. *B. fasciatus* в тундре встречался только в ерниках; в лесотундре, помимо ерничков, найден в лишайничниках и березняке.

Личинки двукрылых относились к семи семействам. В плакорных местообитаниях были найдены единичные представители субарктического вида комаров-долгоножек *Tipula carinifrons*. Будучи характерным элементом тундрового населения, личинки этих типулид не встречались в таежных высокоствольных группировках на транзитной позиции катены. Они

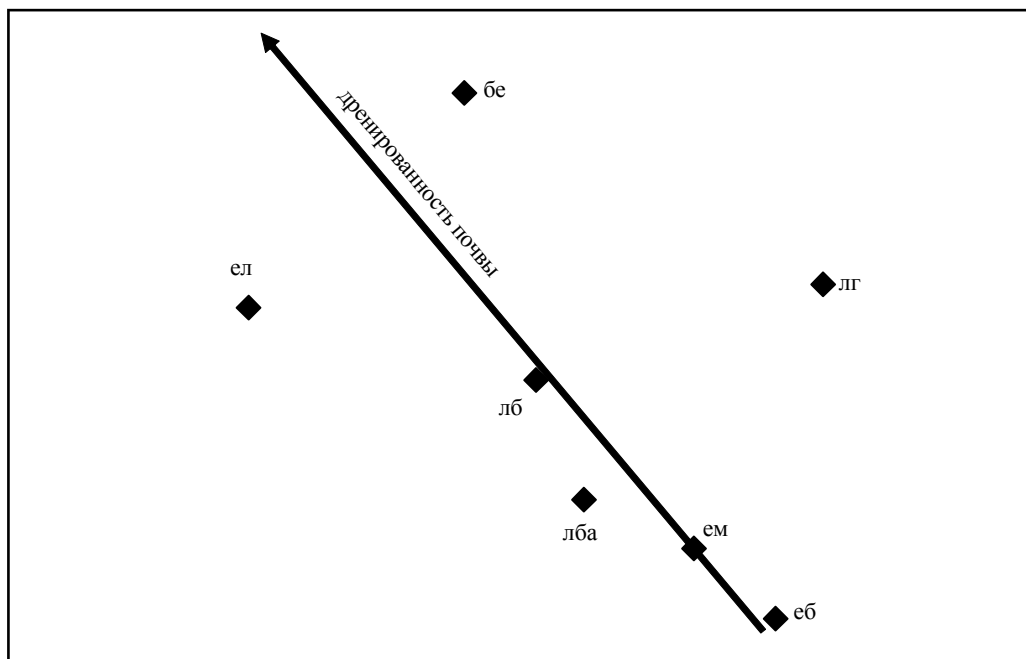
**Таблица 23.**  $\beta$ -разнообразие мезофауны лесотундровых местообитаний.**Table 23.**  $\beta$ -diversity of macrofauna communities in the forest-tundra.

	лиственничники кустарн.	ельники брусничн.	березняки разнотрав.	лиственничники голубичн.
Ерники	<b>0,51</b>	<b>0,69</b>	<b>0,73</b>	<b>0,41</b>
Листв. куст.		<b>0,59</b>	<b>0,68</b>	<b>0,59</b>
Ельники			<b>0,62</b>	<b>0,62</b>
Березняки				<b>0,87</b>

заселяли плакорные ельники и лиственничные редколесья. В переувлажненных почвах ерников и лиственничников встречались также водные личинки *Aedes cinereus*. Характерным компонентом диптерокомплексов лесотундровых почв были личинки бибионид, представленные широко распространенным в Субарктике видом *Bibio pomonae*. Единичные личинки бибионид встречались в ерниках, где были найдены небольшие колонии по 10–20 личинок под слоем березового опада. Такие колонии были отмечены в южных тундрах Таймыра (Чернов, 1978; Стриганова, 1984; Порядина, 1991). На лесотундровой катене основным центром поселения бибионид были лиственничники в нижней части водораздельного склона, где средняя плотность личинок составляла несколько сот особей на 1 м<sup>2</sup>. В южной тундре колонии бибионид были локализованы на той же позиции мезорельефа под пологом ольшаника, что, видимо, определяется их термопреферентумом.

На рис. 21 представлены изменения видового богатства и обилия мезофауны на катене. От плакора вниз по склону наблюдается повышение обилия (ерники → лиственничники на элювиальной позиции → таежные группировки на транзитной позиции → лиственничник голубичный на аллювиальной позиции). Разнообразие локальных группировок повышается от вершины водораздела к середине склона и достигает максимума в производном березняке. На аллювиальной позиции оно резко снижается. Уровень видового богатства почвенной мезофауны в березняке вдвое выше, чем на плакоре, а уровни обилия наиболее бедных и богатых группировок различались на порядок. Такое распределение разнообразия в равнинном мезорельефе характерно и для других зональных ландшафтов со значительно более высоким уровнем таксономического богатства почвенных сообществ. В частности, подобная модель распределения животного населения была описана для северной лесостепи Европейской России (Стриганова, 1996).

В табл. 23 показаны результаты попарного определения  $\beta$ -разнообразия лесотундровых местообитаний. Наибольшие различия имели березняк и лиственничник голубичный, хотя на склоне они занимали соседние позиции. В то же время наименьшее дифференцирующее разнообразие отмечено между лиственничником голубичным и плакорными ерниками, хотя на катене они были пространственно разделены. На рис. 22 показано расположение исследованных участков по оси полярной ординации (Whittaker, 1960). На одном конце сосредоточились плакорные влажные ерники, лиственничники заняли среднее положение, при этом лиственничник голубичный далеко отстоит от кустарничковых участков на элювиальной позиции катены. Ельник и березняк, несмотря на значительные различия в структуре насе-



**Рис. 22.** Ординация локальных сообществ по градиенту дренированности почвы.

Местообитания: бе — березняк, еб — ерник мохово-брусничный, ел — ельник брусничный, ем — ерник зеленомошный, лг — лиственничник голубичный, лб — лиственничник брусничный, лба — лиственничник багульниковый.

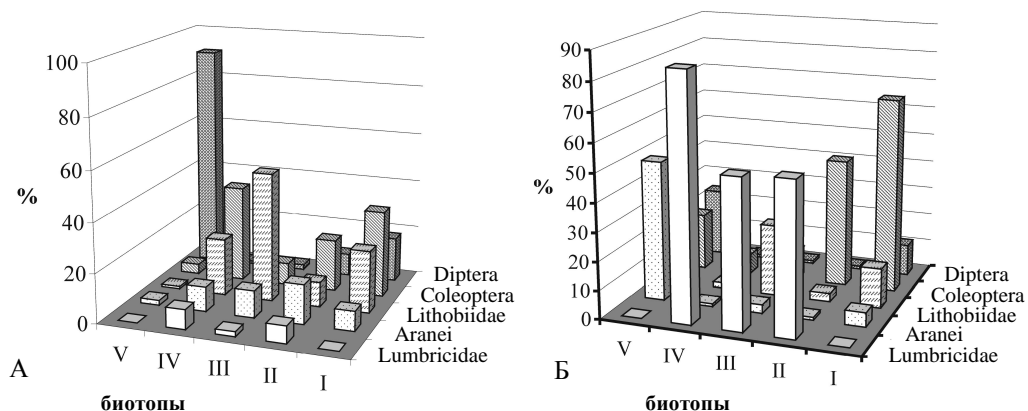
**Fig. 22.** Ordination of local communities along the gradient of soil drainage.

Habitats: бе — *Betuletum*, ел — *Abietum*, лг — *Laricetum uliginosum*, лб — *Laricetum vacciniosum*, ем — *Betula nana-hylocomietum*, еб — *Betula nana-vacciniosum*, лба — *Laricetum leduminosum*

ления, представляют варианты сообществ мезопедобионтов наиболее дренированных и теплообеспеченных биотопов. Таким образом, в лесотундре основной фактор, определяющий разнообразие животного населения — переувлажненность почв плоской равнины. Поэтому, независимо от положения на профиле мезорельефа, отдельные биотопы распределяются на оси ординации в соответствии со степенью дренированности их почв.

Численность мезопедобионтов в ерниках и лиственничниках на повышенных элементах рельефа практически одинакова, и ее уровень такой же, как в тундровых группировках (табл. 22). На склоне в «таежных» местообитаниях обилие повышается вдвое, в нижней части склона — на порядок. Зоомасса колеблется в разных участках в широких пределах от 1 до 9 г/м<sup>2</sup> (табл. 24). Ее величина не зависит от положения участка на мезорельефе, и определяется, скорее, составом эдификаторных пород. Наиболее низка зоомасса в ерниках. При этом в южно-тундровых ерниках зоомасса была втрое выше, за счет высокого обилия дождевых червей и энхитреид. На заболоченном плакоре лесотундры дождевые черви отсутствовали, а энхитреиды были малочисленны и составляли всего 4% от общей зоомассы. В лиственничниках разного типа зоомасса составляла около 2 г/м<sup>2</sup> при весьма больших вариациях показателей обилия отдельных групп. Наиболее высокие показатели зоомассы были отмечены в «таежных» группировках — ельнике и березняке. Причем, в





**Рис. 23.** Изменения относительного обилия ключевых групп педобионтов на катене в лесотундре.

А — % от общей численности в биоотопе, Б — % от общей зоомассы в биоотопе.

Местообитания: I — ерники, II — лиственничники транзитной позиции, III — ельник, IV — березняк, V — лиственничник аллювиальный.

**Fig. 23.** Changes of relative abundance of keystone groups along the forest-tundra catena.

A — % of the total population density, Б — % of the total zoobiomass.

Habitats: I — *Betula nana* communities, II — larch stands on transite position, III — spruce forest, IV — birch forest, V — larch stand on alluvial position.

последнем она была вдвое выше, чем в коренном лесу за счет разницы в обилии дождевых червей.

На рис. 23 показаны изменения относительных показателей численности и биомассы ключевых групп мезофауны на катене. Черви составляли 50 и более процентов от общей биомассы в средней части склона с максимумом в березняке. Пауки, многоножки, имаго и личинки жесткокрылых формировали значительную долю общего обилия во всех участках, кроме лиственничника в нижней части склона. Но биомасса пауков была там наибольшей: в долинном лиственничнике преобладали крупные формы пауков, которые составляли более 50% от общей зоомассы. Литобииды играли наиболее значимую роль в ернике и ельнике. В последнем их зоомасса достигала максимальных абсолютных значений на катене. Жуки составляли 50–70% от общей зоомассы у вершины водораздела за счет крупных личинок щелкунов и пилюльщиков. Личинки двукрылых (преимущественно бибионид, типулид) доминировали по численности на плакоре и в нижней части склона. Однако, их биомасса была весьма незначительной, даже в придолинном лиственничнике, где они составляли лишь около 30% от общей массы мезофауны участка.

Общие сведения по структуре населения лесотундровых ландшафтов имеются в работах, проведенных в разных регионах Азиатской части страны (Алексеева 1974; Ольшванг, 1974, 1976, 1977; Берман, Бухало, 1985; Бухало, 1989). Общее обилие и разнообразие мезофауны в Приобской лесотундре (стационар Харп) и в окрестностях Салехарда, где были обследованы плакорные группировки (Стебаев, 1959), несколько ниже, чем на исследованной катене. Однако, некоторые группы, например, стафилиниды, были более многочисленны. Состав доминантных групп сходный: в Приобье также доминировали литобииды

**Таблица 24.** Биомасса почвенной мезофауны в лесотундре (г/м<sup>2</sup>).**Table 24.** Biomass of macropedobionts in the forest-tundra (g/m<sup>2</sup>).

Группы	Биотопы				
	Ерники	Лиственничники кустарничковые	Ельник брусничный	Березняк разнотравный	Лиственничник голубичный
Lumbricidae	—	1,06	2,30	8,20	—
Enchytraeidae	0,05	0,05	0,02	—	0,11
Aranei	0,06	0,01	0,13	0,10	1,16
Lithobiidae	0,15	0,06	1,10	0,20	0,05
Homoptera	—	—	0,30	0,20	—
Dytiscidae	—	—	0,10	—	—
Carabidae	0,024	0,20	0,20	0,10	0,13
Staphylinidae	—	—	0,02	0,03	—
Elateridae	0,30	0,20	—	0,20	0,11
Scarabaeidae	—	—	—	0,05	—
Byrrhidae	0,40	0,10	—	0,10	0,07
Curculionidae	—	—	—	0,01	0,17
Coleoptera sp.	—	0,01	0,10	0,14	—
Diptera l.	0,12	0,02	0,01	0,03	0,57
Lepidoptera	—	0,30	0,10	0,20	—
Hymenoptera	—	0,001	—	0,12	—
Всего: г/м <sup>2</sup> total: g/m <sup>2</sup>	1,104	2,011	4,38	9,68	2,37

*M. curtipes* в лиственничных редколесьях и личинки шелкоунов в плакорных моховых группировках.

В лесотундровых светлехвойных редколесьях Забайкалья на мерзлотных почвах групповой состав мезонаселения и уровни обилия отдельных групп сходны с тем, что было отмечено на Западно-Сибирской равнине. Дождевые черви были представлены всего одним видом — *E. nordenskioldi*, встречавшимися единичными особями (1,6 экз./м<sup>2</sup>). Видовое разнообразие жужелиц и шелкоунов было несколько ниже. В комплексах мезофауны преобладали личинки двукрылых, население которых отличалось высокими показателями разнообразия (12 семейств) и численности.

В лиственничниках и мелколиственных лесах горных районов Магаданской области (верховья Колымы) таксономическое богатство и обилие мезофауны значительно выше. Численность дождевых червей (*E. nordenskioldi*) достигала там 33,0 экз./м<sup>2</sup>. Жужелицы были представлены 34 видами. При этом общими с Западно-Сибирской лесотундрой были лишь 3 вида — *S. varioporum*, *M. arctica*, *A. brunnea*. Численность жужелиц в целом была вдвое выше, их максимальная биомасса достигала 1,09 г/м<sup>2</sup>, что было отмечено под пологом мелколиственных лесов. Значительно выше было разнообразие шелкоунов: в лиственничниках и осинниках найдено 15 видов, в последних численность достигала 49,4 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса — 0,6 г/м<sup>2</sup>. Численность напочвенных хищников — пауков, литобиид и стафилинид была вдвое выше, чем в равнинной лесотундре Западной Сибири. Для всех исследованных районов была характерна высокая численность почвенных червецов в хвойных редколесьях.

В табл. 25 показаны величины индексов разнообразия и выравненности исследованных сообществ. Наиболее высокие показатели оказались в двух точках катены — в лиственнич-

**Таблица 25.** Структурные характеристики лесотундровых сообществ.**Table 25.** Diversity indices of soil animal communities in the forest-tundra.

Индексы	Ерник беломошный	Лиственничник брусничный	Ельник брусничный	Березняк разногравный	Лиственничник голубичный
Менхиника $D_{mn} = S / \sqrt{N}$	1,42	2,45	1,68	2,42	0,58
Шеннона-Вивера $H' = \sum p_i \ln p_i$	1,87	2,42	1,56	2,47	0,48
Пиелу $E = H' / \log_2 S$	0,54	0,58	0,36	0,50	0,12
Бергера-Паркера $d = N_{\max} / N$	0,25	0,22	0,51	0,25	0,91

ном редколесье на элювиальной позиции и во вторичном березняке на склоне. В этих биотопах было отмечено наибольшее число видов, и распределение их обилия отличалось наибольшей степенью выравненности. В ерниках и ельниках при сходном уровне видового богатства и общей численности индекс Менхиника имел близкие значения. Однако, показатель разнообразия Шеннона в ельниках был значительно ниже, составляя всего 52% от возможной величины при данном уровне видового богатства. Степень доминирования существенным образом влияла на величину информационного индекса разнообразия: обратная корреляция между индексами Шеннона и Бергера-Паркера составляла — 0,60.

В табл. 26 показан состав доминантных видов педобионтов в различных местообитаниях лесотундры. Полидоминантные комплексы были характерны для ерников и березняка. В этих мелколиственных группировках наибольший вес имели *M. curtipes* и *H. rivularius*. В ернике основу доминантного комплекса составляли поверхностно обитающие пауки, жу-желицы, подстилочные длинноусые двукрылые. В березняке в составе доминантов преобладали почвенные формы — червецы, дождевые черви. В хвойных лесах структура доминирования носит олигодоминантный характер с переходом к гипердоминированию *B. pomonae* в придолинном лиственничнике. В составе доминантного комплекса можно отметить супердоминирующие формы практически на всем протяжении катены (*M. curtipes*, *Pardosa* sp.), виды, доминирующие в различных высокоствольных лесных группировках (*A. cataphracta*), и доминанты отдельных типов местообитаний. Состав доминантного комплекса в лесотундре достаточно четко отличается от южно-тундровых местообитаний. Здесь сохраняют свое преимущество *Pardosa* sp. и *H. rivularius*. Личинки пилюльщиков и типулид доминировали только в ерниках. В состав доминантов включаются литобииды и червецы в широком биотопическом спектре, составляя 10–50% от общей численности локальных сообществ. В отдельных местообитаниях доминировали различные виды жу-желиц. Таким образом, в лесотундре имеет место расширение состава доминантов и кардинальная смена их состава в высокоствольных редколесьях в сравнении с кустарниковыми сообществами тундрового типа.

В табл. 27 представлены результаты определения индекса агрегированности распределения мезофауны в целом и ее отдельных ключевых групп. Характер распределения мезопедобионтов по площади биотопа менялся от близкого к случайному (лиственничники, ер-

**Таблица 26.** Состав доминантного комплекса в лесотундре (% от общего обилия).**Table 26.** The domination structure of animal local communities in the forest-tundra (% from total numbers).

Группы	Биотопы				
	Ерники	Лиственничники кустарничковые	Ельник брусничный	Березняк разнотравный	Лиственничник голубичный
<i>Monotarsobius curtipes</i>	20,2	12,7	51,7	23,7	+
<i>Pardosa</i> sp.	11,1	9,9	10,3	4,9	+
<i>Gnaphosa</i> sp.	7,0	+	—	—	+
<i>Carabus nemoralis</i>	4,0	+	—	—	+
<i>Byrrhus fasciatus</i>	5,0	+	—	+	+
<i>Tipula carinifrons</i>	4,0	+	—	—	—
<i>Hypnoidus rivularius</i>	13,1	—	—	11,9	—
<i>Bibio pomonae</i>	7,0	—	—	+	91,3
<i>Arctorthezia cataphracta</i>	—	9,9	24,1	17,4	—
<i>Otiorrhynchus</i> sp.	—	8,5	—	+	+
<i>Limonius minutus</i>	+	—	—	—	+
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	—	+	+	6,4	—
<i>Pterostichus diligens</i>	—	—	+	4,2	—

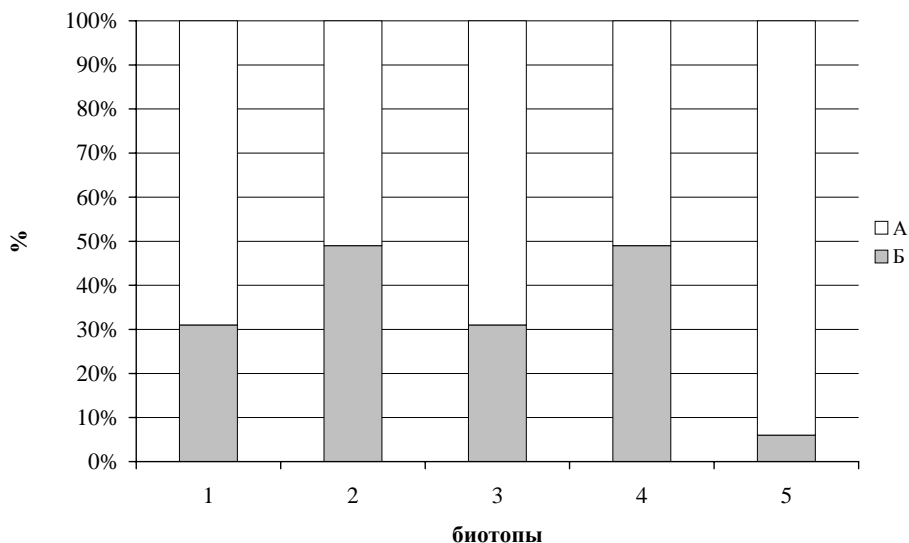
**Таблица 27.** Коэффициент агрегированности ( $\lambda$ ) распределения доминирующих групп мезопедобионтов.**Table 27.** Aggregation index ( $\lambda$ ) of predominating groups in forest-tundra habitats.

Группы	Биотопы			
	Ерники	Лиственничники	Ельник брусничный	Березняк разнотравный
Lithobiidae	1,6	1,1	2,4	1,8
Aranei	—	—	1,0	1,6
Carabidae	—	—	—	0,5
Elateridae	1,6	—	—	—
Diptera	2,9	—	—	—
Homoptera	—	—	2,3	1,6
Сообщество в целом:	1,6	0,8	2,9	2,8

ники) до агрегированного (ельник, березняк). При этом характер распределения отдельных групп варьирует в разных типах местообитаний. Например, *M. curtipes* в большинстве биотопов имели случайный или близкий к нему характер распределения и лишь под пологом ельника — ярко выраженное агрегированное распределение. *A. cataphracta* в ельнике имела агрегированное распределение, а в березняке, где эти червецы были также многочисленны, у данного вида наблюдалась тенденция перехода к случайному типу пространственного

распределения. Это связано, очевидно, с дефицитом тепла в почве под пологом сомкнутого ельника и концентрацией животных в более прогреваемых микростациях. У пауков, способных к широким горизонтальным миграциям, в ельнике распределение соответствовало случайному типу. В березняке высокая степень агрегированности сообщества формировалась видами с низкой численностью. Таким образом, относительно низкая степень заселенности почвы и подстилки и пространственная мозаика микроклиматических условий определяют возможность распределения животных в соответствии с их гигро-термопреферендами и связанную с этим вариабельность характера внутрибиотопического распределения.

На рис. 24 показана вертикальная структура комплексов мезофауны в исследованном ряду биотопов. В ерниках в почвенном горизонте сосредоточено до 30% от общей численности животных. На верхней и средней позициях склона в лиственничниках и березняках на относительно дренированных почвах вес собственно почвенного населения расширился до 50%. Исключение представляет ельник, где, как и на плакоре, преобладали подстилочные формы. Это можно связать скорее с недостатком тепла в почвенном горизонте под пологом хвойного леса. Здесь отсутствовали типичные для таежных почв личинки шелкунов, долгоносиков, пилюльщиков, встречавшихся в светлохвойных мелколиственных лесах. В нижней части склона преобладали подстилочные сапофаги (колонии бибионид). Абсолютная численность почвообитающих форм здесь также была ниже, чем в середине склона за счет отсутствия дождевых червей, сокращения разнообразия и обилия личинок жесткокры-



**Рис. 24.** Вертикальная структура локальных сообществ: соотношение подстилочных (А) и почвенных (Б) форм.

1–5 — местообитания лесотундры, обозначения как на рис. 23.

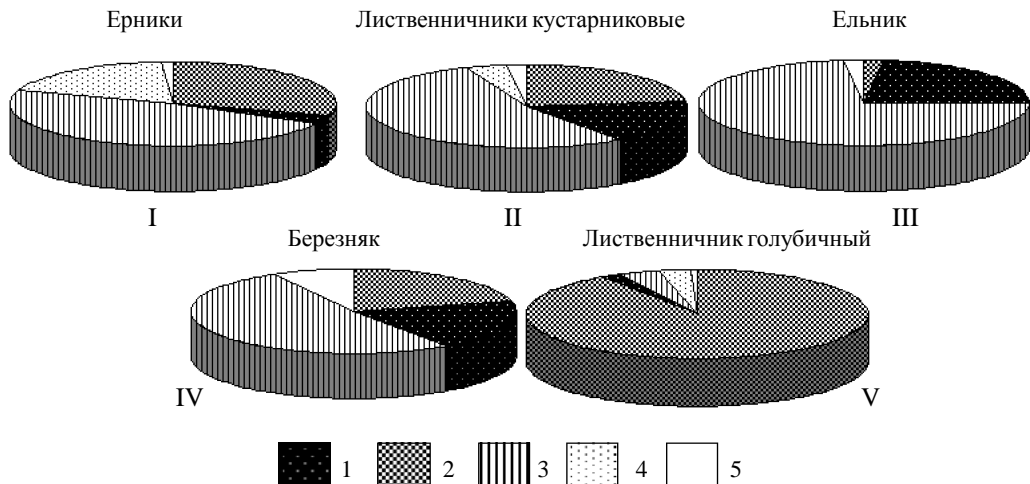
**Fig. 24.** Vertical structure of local communities: per cent relation of litter (A) and soil inhabiting (B) forms.

1–5 — forest-tundra habitats, legends as in Fig. 23.

лых. В почве придолинного лиственничника преобладали личинки хищных двукрылых, что характерно для северо-таежных переувлажненных почв.

Трофическая структура комплексов мезофауны четко различается в отдельных биотопах. В ряду исследованных местообитаний можно выделить три типа трофической структуры (рис. 25). В ерниках, лиственничниках у вершины водораздела и в березняке преобладают хищники, составляющие более 50% от общей численности. Второй по значимости группой являются сапрофаги (20–25%), представленные личинками длинноусых двукрылых, олигохетами и детритоядными личинками жуков. Фитофаги (личинки долгоносиков, чешуекрылых) в лиственничниках и березняке составляют до 15–18%. В ерниках их вес очень незначителен (2–3%), но там они замещаются миксофагами. Это — преимущественно личинки щелкунов со смешанным характером питания, сочетающие хищничество и микробофагию. В притеррасном лиственничнике группа сапрофагов — первичных разрушителей опада (личинки бибионид) составляет более 90%, что определяет роль мезофауны в потоке энергии по детритной пищевой цепи. Третий вариант трофической структуры характерен для ельника: там вес группировки сапрофагов не превышает 5%, более высок относительный вес фитофагов (червецы). Хищники составляют более 70%. Такой характер распределения обилия разных трофических групп характерен для обедненных группировок, формирующихся в условиях экстремальных колебаний гидротермического режима, например, в высокогорьях (Стриганова, 1999).

Сравнение структурных параметров и показателей обилия мезонаселения почвы в тундре и лесотундре позволяет выявить основные зональные различия на северном экотоне За-



**Рис. 25.** Трофическая структура локальных сообществ лесотундры.

1 — сапрофаги, 2 — фитофаги, 3 — хищники, 4 — миксофаги, 5 — прочие.

I — ерники, II — лиственничники транзитной позиции, III — ельник, IV — березняк, V — лиственничник аллювиальный.

**Fig. 25.** Trophic structure of local communities of the forest-tundra.

1 — saprophaga, 2 — phytophaga, 3 — predators, 4 — mixophaga, 5 — others.

Habitats: I — *Betula nana* communities, II — larch stands on transite position, III — spruce forest, IV — birch forest, V — larch stand on alluvial position.

падно-Сибирской тайги. Общее видовое богатство мезофауны в лесотундре увеличивается вдвое. В отдельных биотопах видовое богатство локальных сообществ также выше, но максимальные показатели таксономического разнообразия мало различаются: например, в ольшанике южной тундры найдено 24 вида, а в лесотундровом березняке — 29. В лесотундре сильнее выражены межбиотопические различия, что следует из сравнений попарного определения бета-разнообразия (см. табл. 23). Повышение таксономического богатства животного населения в зоне лесотундры можно рассматривать как непосредственную реакцию почвенных сообществ на увеличение топического разнообразия, связанного с развитием высокоствольных лесных сообществ. Уровни численности мезофауны в тундровых и лесотундровых местообитаниях практически одинаковы. Но показатели биомассы в дренированных участках тундры в 2–3 раза выше. Эти различия определяются в основном обилием дождевых червей. Их численность под высокоствольными редколесьями была существенно ниже, чем, например, в кустарниковых или луговых группировках южной тундры. Очевидно, даже небольшая затененность почвы кронами деревьев у северной границы тайги усиливает общий для данной широтной зоны дефицит тепла в почве, что становится фактором, лимитирующим развитие популяций дождевых червей. Известно, что в Субарктике черви проникают далеко на север до границ полярных пустынь, но при этом они заселяют наиболее теплообеспеченные местообитания, предпочитая открытые участки с хорошей инсоляцией (Тихомиров, 1959). В лесотундре они заселяют вырубку; наибольшие показатели численности и биомассы были отмечены в производном березняке. Тем не менее, под пологом этого осветленного леса обилие червей было в несколько раз ниже, чем в лугополювной группировке южной тундры.

В лесотундровых сообществах мезофауны кардинально меняется состав доминантов. Исключением являются пауки *Lycosa* sp., которые в тундре и лесотундре супердоминировали в большинстве исследованных местообитаний. Кроме того, дождевые черви, в южной тундре и лесотундре доминировали только в азональных наиболее прогреваемых биотопах. Личинки *T. carinifrons* включались в состав доминантного комплекса во всех тундровых биотопах, а в лесотундре они доминировали только в кустарниковых группировках тундрового типа. Но *M. curtipes*, единично встречавшийся в тундре лишь в кустарниковых сообществах, в лесотундре включается в доминантный комплекс в группировках тундрового и лесного типа. Для всех типов высокоствольных редколесий характерно доминирование почвенных червецов. В целом для лесотундры характерны олигодоминантные комплексы животного населения. Индекс Бергера-Паркера имеет наиболее высокие значения в лесах, развивающихся в экстремальных условиях — в ельнике, представляющем наиболее северный вариант темновойной группировки и в лиственничнике голубичном, где благоприятный температурный режим почвы комбинируется с переувлажненностью.

Для отдельных типов лесотундровых местообитаний характерны более широкие, чем в тундре структурные различия населения почв, что подтверждается и вариациями величин индексов разнообразия и выравниваемости локальных сообществ, превышающими межзональные различия. Высокая вариабельность несбалансированность структуры животного населения проявляется и в соотношении трофических группировок мезофауны. В отличие от южной тундры, в лесотундре в большинстве биотопов преобладают напочвенные хищники, составляющие 50 и более процентов от общей численности. Ресурсом для них служат представители других размерных групп почвенной фауны, а также обитатели растительнояруса.

Обилие почвенного населения лесотундровых экосистем широко варьирует на региональном уровне, подчиняясь влиянию макроклиматических факторов, определяемых гра-

диентом континентальности. В Финляндии численность почвенных и напочвенных насекомых в березовом лесотундровом криволесье горной Лапландии достигает 180–380 экз./м<sup>2</sup>, а пауков — до 400 экз./м<sup>2</sup> (Копонен, 1987). Но уже в центральных районах Лапландии с более континентальным климатом эти показатели снижаются в 1,5–2 раза (Huhta et al., 1967). На севере Европейской России в равнинных территориях большое значение имеет степень заболоченности почвы и торфонакопления. В Кандалакшском заповеднике на наскальных дренированных почвах островов Белого моря отмечены очень высокие уровни численности почвенных животных, представленных относительно небольшим групповым разнообразием, характерным для Европейского севера (Бызова и др., 1986). При этом обилие многих педобионтов оказалось значительно выше, чем в районах северной тайги на более южной широте (Крылова, 1974). В Европейской России в зоне лесотундры, как и в Западной Сибири, наблюдается эффект «выщепления» ряда таежных групп почвенной фауны за пределы северной границы тайги. В частности ряд крупных видов жужелиц, найденных в лесотундровых редколесьях, отсутствовал под пологом сомкнутых таежных лесов и встречался только в экстразональных открытых местообитаниях или в осветленных производных лесах. Аналогичное явление было описано и для северо-восточной Азии (верховья Колымы), где в лишайниково-кустарничковых сообществах встречается эндемичный вид карабуса *Carabus kolyomensis* (Бухкало, 2003). В лесотундре Южного Ямала наибольшее обилие и разнообразие мезофауны было обнаружено на лугах (Шашков, 2002), где оно достигало 350 экз./м<sup>2</sup>, в ельниках она была вдвое ниже. В редколесьях и открытых биотопах были многочисленны дождевые черви (*E. nordenskioldi* и *D. octaedra*), а также личинки типулид и бибионид. На северном Урале обилие почвенной мезофауны лесотундровых сообществ снижается в сравнении с Беломорским регионом, ее средняя численность составляет около 150–190 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса — 3 г/м<sup>2</sup> (Ольшванг, 1972, 1973, 1974, 1976; Воронова, 1987). При переходе от южно-тундровой подзоны к лесотундре на Урале, как и в Западной Сибири, происходит смена доминирующих групп в почвенных сообществах. Если в кустарничковых местообитаниях южной тундры доминировали дождевые черви, то в южно-тундровых редколесьях основными доминантами становятся личинки типулид. В Уральских горных лесотундровых сообществах (стационар Харп) фаунистическое разнообразие почвенных и напочвенных форм выше, чем в низменной лесотундре Западно-Сибирской равнины: там было обнаружено около 600 видов почвенных и напочвенных насекомых и до 50 видов пауков и сенокосцев, отсутствующих в лесотундре Сибири (Ольшванг, 1974). В Восточной Сибири на вечномерзлотных почвах (Якутия) состав почвенной фауны резко различается под пологом светлохвойных редколесий на пониженных элементах рельефа и на остепненных вершинах склонов (Криволуцкий, Рубцова, 1987). В лиственничниках доминировали энхитреиды, а в сосняках — личинки двукрылых; в травяных группировках сухих склонов с глубоко оттаивающими почвами преобладали личинки жесткокрылых. В переувлажненных холодных торфяных почвах Магаданской области в мелколиственных группировках лесотундры численность мезофауны не превышает 90 экз./м<sup>2</sup>, там преобладают личинки жуков-щелкунов (Берман, Бухкало, 1985; Бухкало, 1989).

В целом можно отметить, что у северного предела тайги повышение таксономического богатства идет в основном за счет поверхностно обитающих хищных членистоногих (пауки, многоножки, напочвенные жуки), способных находить благоприятные для себя условия с помощью горизонтальных миграций. Топическая приуроченность почвенных форм с длинными циклами развития (дождевые черви, личинки щелкунов и пр.) ограничена определенными позициями мезорельефа и составом растительного покрова, обеспечивающими усло-



вия гидротермического режима, необходимые для поддержания их популяций. Повышение инвентаризационного разнообразия отдельных локалитетов сопровождается увеличением дифференцирующего межбиотопического разнообразия и формированием несбалансированной олигодоминантной структуры комплексов мезонаселения, в которых преобладают либо хищники, либо сапрофаги, связанные преимущественно с подстилочным горизонтом. В составе животного населения основную роль играют бореально-лесные и полizonальные виды. Характер их топического распределения и структурной организации сообществ свидетельствует об экстремальности условий существования почвенных мезопедобионтов под пологом высокоствольных редколесий в лесотундре. В то же время в открытых местообитаниях, формирующихся в условиях хорошего дренажа и в более северных широтах (южная тундра) складываются стабильные и сбалансированные сообщества мезонаселения почв с высокими показателями зоомассы и полидоминантной структурой. Даже небольшое затенение поверхности почвы под пологом высокоствольных лесных группировок усиливает дефицит тепла, что находит свое отражение в структурно-функциональных характеристиках животного населения и, прежде всего, его крупноразмерных групп.

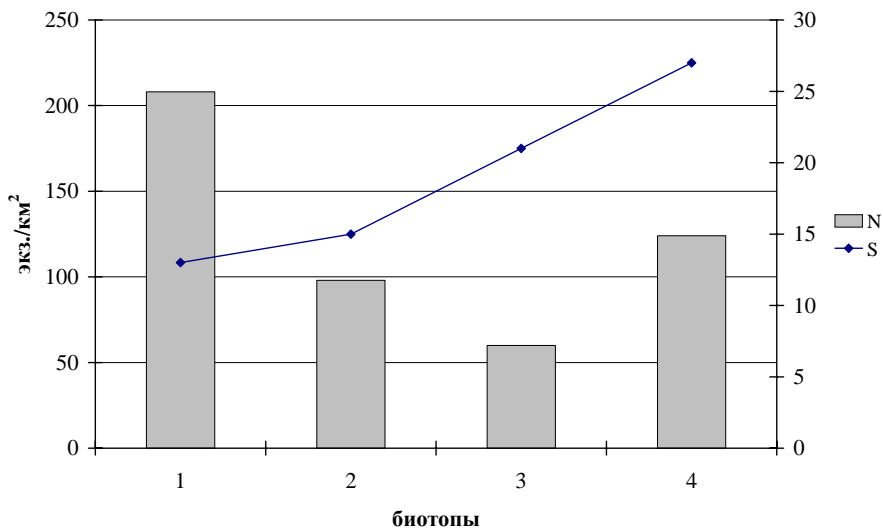
## 4.2. ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ ТАЙГИ

### 4.2.1. Подзона северной тайги

В северной тайге темнохвойные леса с относительно высокой сомкнутостью полога занимают водораздельные позиции. На месте их рубок и гарей развиваются березняки. На катене данной подзоны исследовано шесть участков, включающих коренные леса и производные лесные группировки на месте вырубок (см. рис. 4). На водоразделе было выбрано две пары участков: кедрач—березняк беломошный и ельник—березняк брусничный. В обоих случаях березняки были представлены сомкнутыми древостоями с хорошо развитым подростом. На плакоре в подросте березняка были отмечены только мелколистные породы (береза, осина), у кромки водораздельного склона на элювиальной позиции по соседству с ельником под пологом березы отмечено восстановление ели.

Светлохвойные сообщества оттесняются в этом районе на песчаные почвы, выходы которых занимают нижние части водораздельного склона. Лиственничники северной тайги в сравнении с лесотундрой отличаются большей высотой деревьев и сомкнутостью крон. В подросте этих лесов присутствует кедр, представляющий зональный элемент эдификаторных пород. В напочвенном покрове преобладают кустарнички и мхи, соотношение которых определяется условиями увлажнения.

Изменения обилия и видового богатства мезофауны в коренных лесах на катене представлены на рис. 26. Обилие животных в плакорном кедраче почти вдвое выше, чем в хвойных лесах других позиций катены. Однако здесь основу обилия почвенного населения составляет лишь одна группа — почвенные червецы, достигающие максимума численности в переувлажненных таежных почвах. Таксономическое богатство мезофауны возрастает вниз по водораздельному склону и достигает максимума в азональных лиственничниках. На рис. 27 приведены сравнения видового богатства и обилия животных в коренных и производных лесах. Разнообразие мезофауны в производных березняках выше, чем в темнохвойных участках, которые мало различаются между собой. При этом березняк брусничный на элювиальной позиции значительно богаче зеленомошного участка на плакорном понижении. В то же время обилие животных в березняках ниже, чем в коренных лесах. Особенно резко различаются уровни численности мезофауны в кедраче и березняке зеленомошном. Таким образом, во вторичных лесах наблюдается возрастание таксономического богатства на фоне



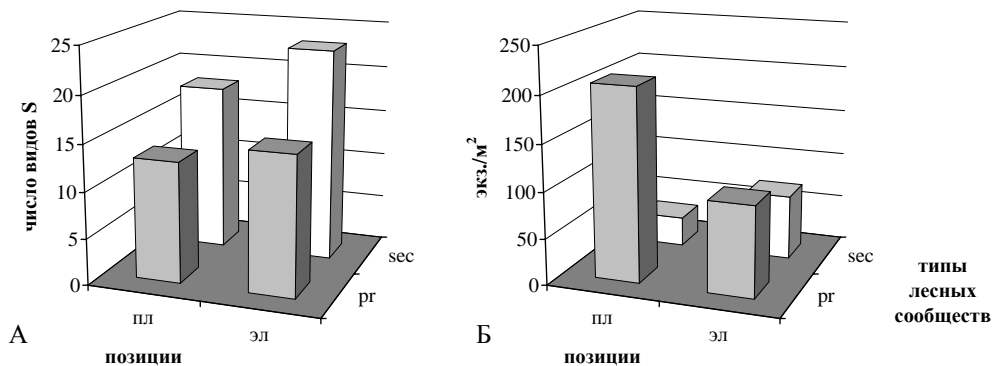
**Рис. 26.** Распределение обилия и видового богатства почвенной мезофауны на катене северной тайги.

N — численность (экз./м<sup>2</sup>), S — число видов.

1 — кедряк брусничный, 2 — ельник брусничный, 3 — лиственничник голубичный, 4 — лиственничник мохово-брусничный.

**Fig. 26.** Distribution of the population density and species richness along the northern taiga catena  
N — population density (Ind./m<sup>2</sup>), S — species number.

1 — *Cedretum vacciniosum*, 2 — *Abietum vacciniosum*, 3 — *Laricetum uliginosum*, 4 — *Laricetum hylocomieto-vacciniosum*.



**Рис. 27.** Распределение таксономического богатства (А) и обилия (Б) мезофауны в коренных (пр) и производных (сек) лесах на плакоре (пл) и элювиальной (эл) позиции.

**Fig. 27.** Distribution of the taxonomic richness (A) and abundance (Б) of the macrofauna communities in primary (пр) and secondary (сек) forest stands on the watershed top (пл) and eluvial (эл) positions.

**Таблица 28.** Таксономический состав и численность (экз./м<sup>2</sup>) мезопедобионтов на катене северной тайги.

**Table 28.** Taxonomic content and population density (Ind./m<sup>2</sup>) of soil macrofauna along the catena in the northern taiga.

Группы	Положение на рельефе					
	Плакор		Элювиальная		Транзитная	Аллювиальная
	Биотопы					
	Кедряч брусничный	Березняк беломошный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный
Oligochaeta						
Lumbricidae						
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	—	—	20,8	8,0	5,6	0,8
<i>Lumbricus rubellus</i>	—	—	4,0	—	—	—
Enchytraeidae	5,6	—	4,0	—	1,6	8,8
Chilopoda						
Lithobiidae						
<i>Monotarsobius curtipes</i>	8,8	—	8,8	5,6	6,4	3,2
<i>M. alticus</i>	—	—	—	—	—	1,6
Aranei						
Dictynidae						
<i>Dictyna arundinacea</i>	—	0,8	—	—	—	—
Gnaphosidae						
<i>Gnaphosa</i> sp.	—	—	—	0,8	—	—
Thomisidae gen. sp.	—	—	—	3,2	0,8	—
Clubionidae						
<i>Clubiona</i> sp.	0,8	—	—	4,0	0,8	—
Theridiidae						
<i>Robertus</i> sp.	—	—	—	—	0,8	—
Agelenidae						
<i>Hahnia nava</i>	—	—	—	—	—	0,8
Lycosidae						
<i>Pardosa</i> sp.	6,4	5,6	10,4	1,6	4,0	10,4
Araneidae						
<i>Hypsosinga</i> sp.	—	—	—	0,8	—	—
Tetragnathidae						
<i>Pachygnatha clercki</i>	—	—	—	0,8	—	—
<i>Tetragnatha dearmata</i>	—	—	—	—	—	0,8
Linyphiidae						
<i>Hilaira herniosa</i>	—	—	—	—	—	0,8
<i>Hilaira tatrca</i>	—	—	0,8	—	0,8	—

Таблица 28. Продолжение.

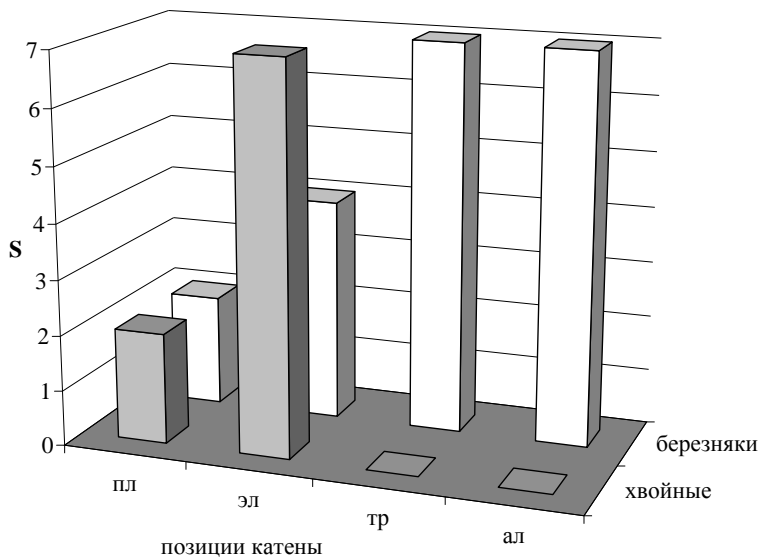
Table 28. Continue.

Группы	Положение на рельефе					
	Плакор		Элювиальная		Транзитная	Аллювиальная
	Биотопы					
	Кедрчак брусничный	Березняк белоомшный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный
<i>Lepthyphantes nigriventris</i>	—	—	—	—	—	1,6
<i>Lepthyphantes geminus</i>	—	—	—	—	1,6	—
<i>Bathyphantes simillimus</i>	—	—	0,8	—	—	—
<i>Linyphia</i> sp.	—	—	0,8	0,8	2,4	1,6
Micryphantidae						
<i>Gonatium rubellum</i>	—	—	—	—	—	1,6
Insecta						
Homoptera						
Ortheziidae						
<i>Archorthezia cataphracta</i>	123,2	—	7,2	—	12,0	43,2
<i>Newsteadia flaccosa</i>	15,2	—	4,8	—	—	11,2
Coleoptera						
Dytiscidae						
<i>Dytiscus</i> sp.	—	1,6	—	—	—	1,6
Carabidae						
<i>Clivina fossor</i>	—	0,8	—	2,4	—	—
<i>Bembidion lampros</i>	—	0,8	—	—	—	—
<i>Bembidion</i> sp.	—	0,8	—	—	—	—
<i>Epaphius secalis</i>	—	0,8	—	—	0,8	0,8
<i>Patrobus assimile</i>	—	0,8	—	—	—	—
<i>Pterostichus strenuus</i>	—	—	—	—	—	0,8
<i>P. diligens</i>	1,6	—	—	—	—	0,8
<i>P. oblongopunctatus</i>	—	0,81	—	0,8	—	—
<i>Agonum versutum</i>	—	—	—	0,8	—	—
<i>Agonum</i> sp.	—	2,4	—	0,8	—	—
<i>Calathus micropterus</i>	—	1,6	—	0,8	—	—
<i>Amara brunnea</i>	—	2,4	—	0,8	—	—
Staphylinidae						
<i>Olophrum consimile</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>Stenus calcaratus</i>	—	0,8	—	—	—	—
<i>S. clavicornis</i>	—	—	—	—	—	0,8

Таблица 28. Продолжение.

Table 28. Continue.

Группы	Положение на рельефе					
	Плакор		Элювиальная		Транзитная	Аллювиальная
	Биотопы					
	Кедряч брусничный	Березняк беломошный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово - брусничный
<i>S. sibiricus</i>	—	0,8	5,6	—	—	1,6
<i>Lathrobium brunnipes</i>	—	0,81	—	—	—	—
<i>Tachyporus abdominalis</i>	—	—	—	4	—	—
Elateridae						
<i>Athous bicolor</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>Hypnoidus rivularius</i>	—	3	—	4	0,81	—
<i>Liotrichus affinis</i>	—	—	2	0,81	0,81	0,81
<i>Eanus costalis</i>	—	—	—	—	—	0,81
<i>Prosternon tessellatum</i>	—	—	—	—	0,81	—
<i>Selatosomus aeneus</i>	—	—	3	—	—	—
<i>Selatosomus impressus</i>	—	—	—	—	—	2
Scarabaeidae						
<i>Amphimallon altaicus</i>	—	—	—	2	—	—
Cantharidae						
<i>Rhagonycha limbata</i>	—	—	—	0,81	—	—
<i>Rhagonycha</i> sp.	—	—	—	—	0,81	0,81
Tenebrionidae						
<i>Neomida haemorrhoidalis</i>	0,8	—	—	—	—	0,8
Curculionidae						
<i>Otiorrhynchus</i> sp.	—	—	2,4	1,6	—	—
Coleoptera sp. i, l	0,8	0,8	—	12,0	0,8	0,8
Diptera						
Tipulidae						
<i>Tipula carinifrons</i>	—	—	—	—	3,2	0,8
Dolichopodidae						
<i>Empedus</i> sp.	0,8	—	—	—	—	0,8
<i>Neurogona</i> sp.	0,8	—	—	—	1,6	0,8
Scatopsidae sp.	—	—	1,6	—	—	—
Sciaridae	0,8	0,8	—	—	—	—
Lepidoptera l.	0,8	—	—	0,8	—	—
Всего: (экз./м <sup>2</sup> )	166,4	26,4	76,0	54,4	48,0	99,2
(экз. /проба)	10,4±2,4	1,65±0,3	4,75±1,4	3,4±0,8	3,8±0,6	6,2±2,6



**Рис. 28.** Распределение видового богатства пауков на катене в хвойных и мелколиственных лесах.

Позиции катены: пл — плакор, эл — элювиальная, тр — транзитная, ал — аллювиальная.

**Fig. 28.** Distribution of the species richness of spiders along the catena in coniferous and small-leaved forests.

Positions of the catena: пл — watershed, эл — eluvial, тр — transite, ал — alluvial.

снижения общей численности животных. На катене в комплексах мезофауны обнаружен 61 вид из 28 семейств (табл. 28).

В подстилке хвойных лесов облигатным компонентом сообществ мезопедобионтов были энхитреиды, которые встречались в незначительных количествах. В производных березняках они отсутствовали. Дождевые черви встречались во всех группировках, кроме заболоченного плакора. Они были представлены двумя видами — *E. nordrnskioldi* и *L. rubellus*. В отличие от лесотундры здесь отсутствовал *D. octaedra*. *E. nordrnskioldi* был распространен по всему склону с максимумом численности в ельнике, *L. rubellus* отмечен только в ельнике. В северной тайге Европейской России *L. rubellus* встречается в ельниках и березняках (Перель, 1964). В лесотундре Западной Сибири он также встречался в ельнике и березняке на транзитной позиции. Но в северной тайге этот вид узко локализован в одном зональном местообитании.

Многоножки-костянки, как и в более северных районах, встречались практически во всех исследованных местообитаниях. В северной тайге помимо полизонального *M. curtipes* найден сибирский вид *M. altaicus*, встреченный только в одном наиболее дренированном и теплом биотопе — в лиственничнике на транзитной позиции. Этот вид широко распространен в северной Азии, он отмечен в Иркутской обл., Бурятии, Приамурье, Монголии, на севере его ареал распространяется на территорию Таймыра (Залесская, 1978).

Пауки представлены 18 видами. *Pardosa* sp. встречается в значительных количествах во всех биотопах. Второе место по частоте встречаемости занимает *Linyphia* sp., отмеченный

во всех склоновых местообитаниях. На рис. 28 показано распределение видового богатства пауков по катене. От плакора, где обнаружено всего три вида, разнообразие повышается вниз по склону. В производном березняке на элювиальной позиции, видовое богатство пауков такое же, как в лиственничниках. Комплекс пауков этого березняка имеет наибольший индекс сходства по Жаккару (40%) с влажным моховым лиственничником; сходство в производных лесах очень низкое (12,5%), как и в лиственничниках (16,6%). Таким образом, производные мелколиственные леса представляют пути расселения пауков в плакорных местообитаниях. Оба березняка кардинально различались по населению пауков. В березняке княжениковом обнаружено 6 видов, в том числе, *Hypsosinga* sp., *Pachygnatha clercki*, отсутствующие в других местообитаниях северной тайги. Остальные виды, найденные в склоновом березняке, отмечены и на низких элементах рельефа в переувлажненных местообитаниях. Наибольшее обилие пауков по показателям численности и биомассы отмечено в лиственничнике мохово-брусничном (17,6 экз./м<sup>2</sup> и 0,205 г/м<sup>2</sup>) на самой низкой позиции катены.

Среди насекомых по численности преобладали червецы, характерные для переувлажненных почв, которые были особенно многочисленны на плакоре и в нижней части склона. Оба вида, отмеченные в северной подзоне тайги, встречались в разных типах хвойных лесов и отсутствовали в березняках. В кедраче они были особенно многочисленны (173 экз./м<sup>2</sup>). Их численность коррелирует с влажностью почвы. В самых увлажненных биотопах катены — в кедраче и аллювиальном лиственничнике они составляют более 50% от общей численности мезофауны.

Из жесткокрылых жужелицы были одной из наиболее разнообразных и многочисленных групп. Наибольшее разнообразие этого семейства в почвенных пробах было отмечено в березняках. В беломошном участке численность жужелиц составляла 11,2 экз./м<sup>2</sup>. Основу комплекса жужелиц составляли лесные мезофилы (*Pt. oblongopunctatus*, *Agonum* sp.), и лесные гигрофилы (*C. micropterus*, *E. secalis*, *Pt. strenuus*, *Pt. diligens*). Найденные виды принадлежали к пяти жизненным формам (табл. 29). По численности преобладали зоофаги, обитающие на поверхности почвы и в подстилке.

Стафилиниды были наиболее многочисленны в ельнике (5,6 экз./м<sup>2</sup>), где встречался единственный вид *Stenus sibiricus*. Последний наиболее широко распространен на исследованной катене. Большая часть видов стафилинид, найденная в этой подзоне, относится к полизональным видам, характерным обитателям тайги Европейской России.

В почве северной тайги появляются личинки пластинчатоусых жуков и чернотелок. Первые представлены сибирским видом *Amphymallon altaicus*, личинки которого связаны с корнями травянистых растений. Они были найдены только в одном биотопе — в березняке на

**Таблица 29.** Жизненные формы жуков-жужелиц подзоны северной тайги (по системе И.Х. Шаровой, 1981).

**Table 29.** Life-forms of ground beetles (Carabidae) in the northern taiga subzone (after Sharova, 1981).

Жизненные формы	Роды
Стратобионты поверхностно-подстилочные	<i>Bembidion</i> , <i>Agonum</i>
Подстилочные	<i>Calathus</i> , <i>Trechus</i> , <i>Pterostichus</i> , <i>Patrobis</i>
Геобионты роющие	<i>Clivina</i>
Эпигеобионты бегающие	<i>Bembidion</i>
Миксофитофаги	<i>Amara</i> и др. <i>Amarinini</i>

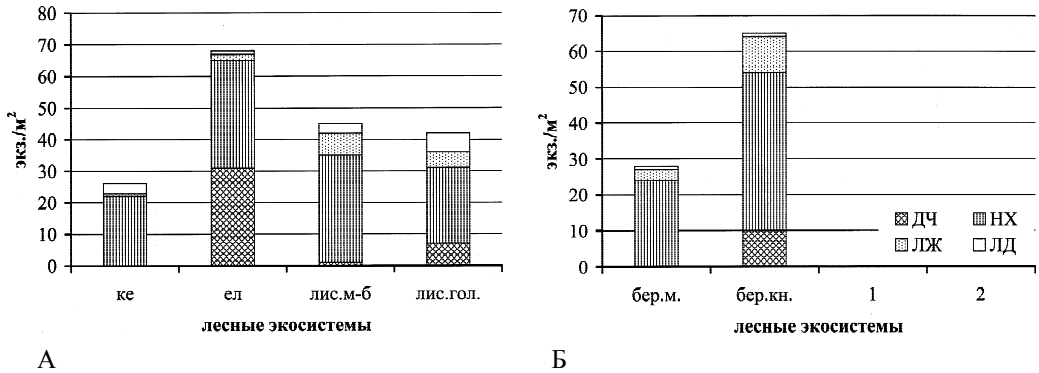
кромке водораздела. Чернотелки *Neomida haemorrhoidalis* встречались на плакоре и на склоне. Этот палеарктический полизональный вид, широко распространенный в лесах разных типов, связан с древесными грибами, в почве встречается случайно. Следует отметить особенности распределения на катене личинок долгоносиков (*Otiorrhynchus* sp.): они найдены только на краю водораздела в относительно дренированной почве, где встречались как в зональном ельнике, так и в производном березняке. На катене почвообитающие личинки жесткокрылых (представители Elateridae, Scarabaeidae, Cantharidae, Tenebrionidae, Curculionidae) составляют более 8% от общей численности на краю водораздела и на плакорной позиции, т.е. в участках с наиболее дренированной почвой.

В подзоне северной тайги северо-запада России животное население почв значительно богаче, что связано с лучшими условиями дренированности почв и отсутствием многолетней мерзлоты. В Кандалакшском заповеднике численность почвенной мезофауны в ельниках кустарничково-зеленомошных достигала 430 экз./м<sup>2</sup> (Бызова и др., 1986). Численность дождевых червей была на порядок выше, чем в Сибири, при этом доминировал *D. octaedra*. Видовое богатство жуелиц было практически таким же, но разнообразие их жизненных форм выше.

В Карелии на заболоченных торфяно-глеевых почвах численность мезофауны очень низка, среди почвенного населения преобладают личинки двукрылых. Наибольший вес в почвенных сообществах играют энхитреиды и личинки типулид (Козловская, 1976, 1981). Основная часть разнообразия почвенной мезофауны концентрируется в старовозрастных еловых лесах. Наиболее разнообразными группами в составе сообществ являются пауки и стафилиниды. Средние показатели численности — 150–200 экз./м<sup>2</sup> (Рыбалов, Семенов, 1999; Рыбалов, 2001; Rybalov, 2003). В Архангельской обл. численность мезопедобионтов варьирует в пределах 27–51 экз./м<sup>2</sup>. Отмечен низкий уровень видового богатства ряда групп, например, многоножек-диплопод, тараканов, слизней, дождевых червей представленными одним видом (Кудряшева, 1974, 1978, 1987). В сообществах преобладают поверхностно-обитающие хищники — пауки, косянки, стафилиниды, (Осипов, 1977). В отличие от западного сектора северной тайги, на востоке Архангельской обл. (Клюева, 1972, 1973) зональные ельники имеют значительно более бедное почвенное население, чем сосняки, численность которых на порядок выше: в ельниках обилие животных колебалось в пределах 41–44 экз./м<sup>2</sup>, а в сосняках до 540 экз./м<sup>2</sup>, причем эти местообитания различались и по структуре населения. В ельниках преобладали хищники, состав которых был сходным с комплексом зоофагов Западно-Сибирских таежных лесов, а в сосняке сапрофаги составляли более 30% от общей численности. Сапроблок был представлен в основном личинками бибионид и дождевыми червями, среди которых основную роль играли *D. octaedra* и *L. rubellus*.

Среди почвенных личинок жесткокрылых в ельниках Европейской тайги наибольшее значение имеют проволочники *Athous subfuscus* и *Eanus costalis*, в сосняках на более легких почвах и в производных березняках, наряду с этими доминантами, приобретает большой вес *Selatosomus impressus*. Кроме того, в травяных березняках становятся многочисленными корнегрызы — личинки долгоносиков и листогрызов (Striganova, 1967). На примере Архангельской области показано, что при восстановлении лесного покрова после вырубki для вторичных лесов на средних стадиях восстановительных сукцессий характерны виды, приуроченные к открытым местообитаниям (*Sericus brunneus*) и торфяникам (*Corymbites cupreus*) (Клюева, 1973). В процессе восстановления прежнего состава древостоя под пологом хвойных пород вновь появляются таежные виды (*E. costalis*, *O. serraticornis*), при этом исчезают луговые и политопные формы. На северном Урале в горно-лесном поясе разнообразие почвенных и напочвенных беспозвоночных повышается. В горных темнохвойных лесах было





**Рис. 29.** Соотношения абсолютного обилия (экз./м<sup>2</sup>) ключевых групп почвенной мезофауны в коренных (А) и производных (Б) лесах.

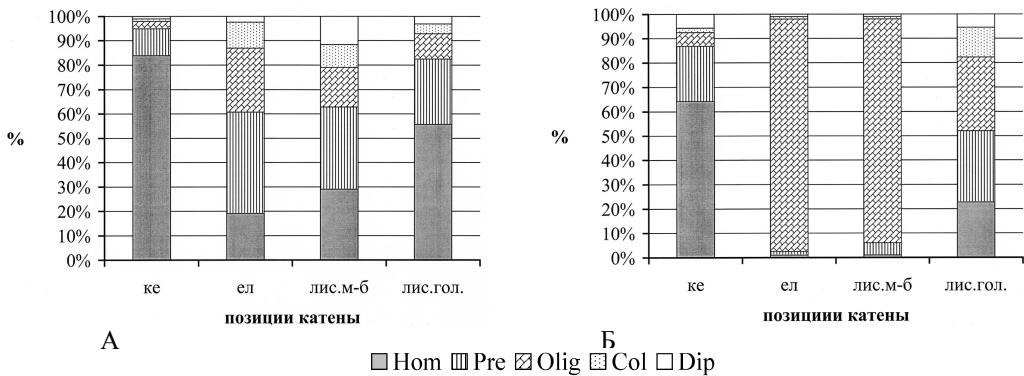
ке — кедрач, ел — ельник, лис.м-б. — лиственничник мохово-брусничный, лис.гол. — лиственничник голубичный.

ДЧ — дождевые черви, НХ — напочвенные хищники, ЛЖ — личинки жуков, ЛД — личинки двукрылых.

**Fig. 29.** Relations of the absolute abundance (Ind./m<sup>2</sup>) of keystone groups of the soil macrofauna in primary (A) and secondary (B) forests.

ке — *Cedretum*, ел — *Abietum*, лис.м-б. — *Laricetum hylocomieto-vaccinosum*, лис.гол. — *Laricetum uliginosum*.

ДЧ — earthworms, НХ — epigeic predators, ЛЖ — Coleoptera larvae, ЛД — Diptera larvae.



**Рис. 30.** Соотношения численности (А) и зоомассы (Б) основных групп животного населения в коренных лесах северной тайги.

Обозначения лесных экосистем как на рис. 29.

Hom — червецы, Pre — напочвенные хищники, Olig — олигохеты, Col — личинки жуков, Dip — личинки двукрылых.

**Fig. 30.** Relations of the population density (A) and zoomass (Б) of numerous groups of soil invertebrates in primary forest stands of the northern taiga.

Legends of forest ecosystems as in Fig. 29.

Hom — Homoptera, Pre — epigeic predators, Olig — Oligochaeta, Col — Coleoptera larvae, Dip — Diptera larvae.

обнаружено 56 видов жужелиц из 125, найденных в горных тундрах, подгольцовом криво-лесье и темнохвойных лесах (Ермаков, 2003).

В горных ландшафтах Западных Саян в лесах северо-таежного облика сравнивали состав почвенной фауны кедрачей и лиственничников. В первых доминировали литобииды (38%), в лиственничниках — энхитреиды (29%). Кроме того, были многочисленны дождевые черви и стафилиниды. Как и в Западной Сибири, в моховых местообитаниях были многочисленны червецы. Однако в горных темнохвойных лесах структура населения кардинально отличается от таковой в низменных ландшафтах. В трофической структуре характерно преобладание группировки сапрофагов, вес которой возрастает при переходе к лесным сообществам субальпийского пояса (Дмитриенко, 1981, 2003). В мерзлотных почвах северо-восточной Сибири на левобережье р. Лены в зональных лиственничниках доминировали энхитреиды, а в сосняках на склонах — личинки двукрылых (Кривоуццкий, Рубцова, 1987).

В Западно-Сибирской северной тайге в отличие от Европейского и Восточно-Сибирского регионов, на фоне низкой численности, характерной для континентальных областей, следует отметить относительно высокое значение дождевых червей, составляющих от 11 до 30% от общего обилия мезофауны на склоновых позициях и практически отсутствовавших на верховых и низовых болотах. Здесь относительно невелико также относительное обилие личинок двукрылых, не превышавшее на катене 10%. В составе населения большую роль в коренных лесах играют почвенные червецы (16–80%); в Европейской северной тайге они малочисленны, а в горной тайге Средней Сибири (Западный Саян) в моховых влажных местообитаниях их вес не превышал 13,4% (Дмитриенко, 1981).

На рис. 29 показаны сравнительные данные по абсолютной численности ключевых групп почвенной мезофауны в коренных и производных лесах исследованного района Западной Сибири. На всех позициях катены отмечено высокое обилие напочвенных хищников, что составляет общую особенность всех северо-таежных районов. Максимального развития эта группировка достигала в березняке на кромке плакора. Обилие червей было наиболее высоким в коренном ельнике на той же позиции. В соседнем березняке черви также представляли одну из многочисленных групп. На кромке плакора и на склоне соотношения обилия основных групп животного населения — напочвенных хищников, олигохет, личинок жуков были сбалансированы. В хвойных лесах по склону водораздела обилие почвенных личинок жуков постепенно снижалось на фоне возрастания численности личинок двукрылых (рис. 30 А).

В табл. 30 представлены данные по биомассе отдельных групп мезопедобионтов. Величина зоомассы определяется присутствием дождевых червей и колеблется в пределах двух порядков. Наименьшие показатели зоомассы отмечены в лесах с переувлажненной почвой на верховых и низовых болотах. Во вторичных березняках зоомасса существенно ниже, чем в коренных лесах. В плакорном березняке основу зоомассы составляли жужелицы и пауки. В березняке на элювиальной позиции преобладали дождевые черви, как и в ельнике, но напочвенные хищники и почвообитающие личинки жуков имели там больший вес, чем в коренном лесу. В заболоченном кедраче по зоомассе выделяются только две группы — почвенные червецы и напочвенные хищники (рис. 30 Б). На склоне более 90% зоомассы составляли дождевые черви. У подножья склона в переувлажненных условиях расширяется значение почвенных червецов, но соотношения зоомассы основных групп мезопедобионтов там более выровнены. Следует отметить существенный вес почвенных личинок жуков (Elateridae, Curculionidae, Cantharidae).

Таким образом, на катене выделяется краевая часть плакора с максимальной зоомассой почвенных беспозвоночных в коренных зональных лесах; в светлохвойных лесах вниз по

**Таблица 30.** Биомасса основных групп почвенной мезофауны в экосистемах северной тайги (г/м<sup>2</sup>).**Table 30.** Biomass of main groups of the soil macrofauna in the northern taiga ecosystems (g/m<sup>2</sup>).

Группы	Положение на рельефе					
	Плакор		Элювиальная		Транзитная	Аллювиальная
	Биотопы					
	Кедряч брусничный	Березняк беломошный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный
Lumbricidae	—	—	19,6	6,9	4,9	0,3
Enchytraeidae	0,60	—	0,03	—	0,02	0,05
Aranei	0,06	0,05	0,13	0,15	0,1	0,21
Lithobiidae	0,15	—	0,13	0,1	0,1	0,06
Homoptera	0,68	—	0,06	—	0,06	0,26
Dytiscidae	—	0,06	—	—	—	0,07
Carabidae	0,03	0,17	—	0,1	0,06	0,03
Staphylinidae	—	0,05	0,02	0,2	0,01	0,04
Elateridae	—	0,04	0,1	0,1	0,03	0,01
Scarabaeidae	—	—	—	0,03	—	—
Cantharidae	—	—	—	0,01	0,01	0,01
Tenebrionidae	0,02	—	—	—	—	0,12
Curculionidae	—	—	0,03	0,01	—	—
Coleoptera sp.	0,03	0,03	—	0,2	0,02	0,02
Diptera l, pup	0,06	0,01	0,01	0,01	0,04	0,07
Lepidoptera	0,13	—	—	0,02	—	—
Всего: г/м <sup>2</sup>	1,76	0,41	20,11	7,83	5,35	1,23

склону зоомасса снижается до минимальных значений, характерных для плакорных и долинных заболоченных лесных группировок.

При этом на разных позициях катены кардинально меняются соотношения массы ключевых групп: доминирование червецов на плакоре, преобладание олигохет на элювиальной и транзитной позициях и сбалансированное соотношение биомасс разных функциональных групп в нижней части склона.

В табл. 31 приведены определения β-разнообразия локальных сообществ мезофауны исследованных экосистем. Наиболее высокую сумму индексов разнообразия имеет березняк на плакоре, который кардинально отличается и от соседнего коренного кедряча. Основой этих различий является состав комплексов жуужелиц и стафилинид, частично представленных только в элювиальном березняке. Поэтому величина дифференцирующего разнообразия березняков оказывается наименьшей (0,65) для мезофауны этой катены. Минималь-

**Таблица 31.**  $\beta$ -разнообразие мезофауны местообитаний северной тайги.**Table 31.**  $\beta$ -diversity of macrofauna communities in the northern taiga.

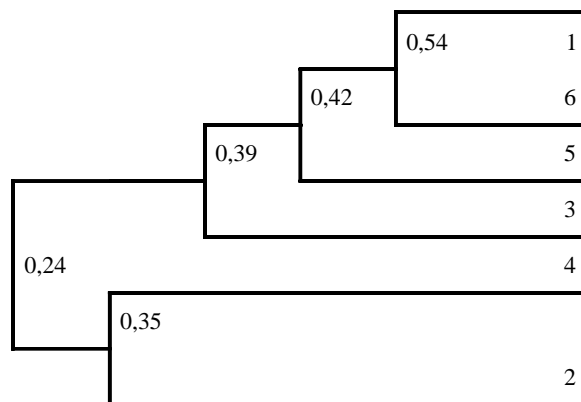
Биотопы	Березняк беломошный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный
Кедрчак брусничный	0,80	0,64	0,72	0,64	0,46
Березняк беломошный		0,87	0,65	0,84	0,76
Ельник брусничный			0,68	0,61	0,59
Березняк княжениковый				0,59	0,78
Лиственничник голубичный					0,51

ные различия отмечены между заболоченными хвойными лесами на плакоре и в нижней части склона (0,46).

Фаунистические различия определяются в данной серии факторами влажности и состава древесного. На дендрограмме фаунистического сходства (рис. 31) комплексы мезофауны березняков образуют отдельный кластер, а в коренных лесах наиболее сходны обедненные заболоченные экосистемы.

Проведены сравнения различных показателей структуры локальных сообществ северной тайги: на рис. 32 представлено соотношение подстильных форм и обитателей минерального горизонта. В данной зоне эти соотношения весьма относительны, так как в условиях многолетней мерзлоты и переувлажненности основная масса животного населения концентрируется у поверхности почвы. Наибольшая глубина, на которой встречались личинки насекомых, составляла 15–16 см. В большинстве проб животные были обнаружены лишь в слое 0–10 см. На катене в коренных лесах можно отметить тенденцию к увеличению доли подстильных форм вниз по склону водораздела. В березняках подстильная группа составляет 60–70% от общей численности. В числе обитателей подстилки наиболее заметную роль в хвойных лесах на склоновых позициях играют многоножки-костянки и пауки, а в березняках — жужелицы и стафилиниды. В подстильном комплексе лиственничника на транзитной позиции представлены все группы, он наиболее разнообразен по видовому составу.

В лесах на дренированных почвах около 60% беспозвоночных концентрировалось в подстилке, в том числе, личинки долгоносиков, а также часть личинок щелкунов и пластинчатоусых, связанных с минеральным горизонтом в условиях лучшего теплоснабжения почвы. Среди личинок двукрылых почти все экземпляры найдены в подстильном слое. В то же время почти 2/3 обилия жужелиц сосредоточено в почве.

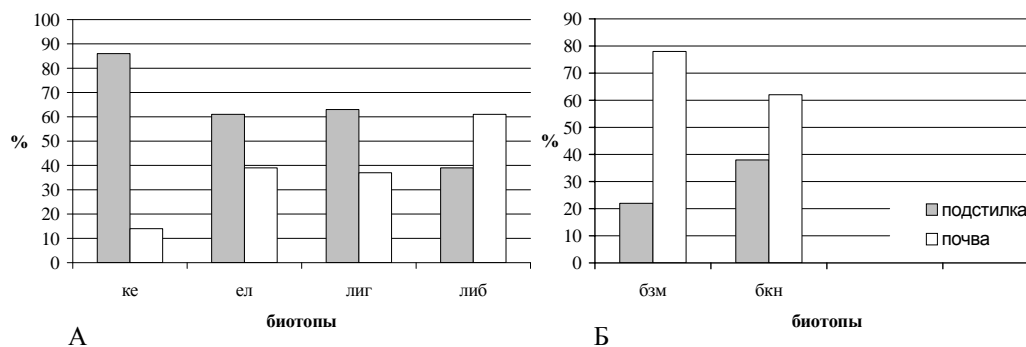


**Рис. 31.** Дендрограмма фаунистического сходства биотопов северной тайги.

1 — кедрч брусничный, 2 — березняк беломошный, 3 — ельник брусничный, 4 — березняк княжениковый, 5 — лиственничник голубичный, 6 — лиственничник мохово-брусничный.

**Fig. 31.** Dendrogramma of the faunistic similarity of northern taiga habitats.

1 — *Cedretum vacciniosum*, 2 — *Betuletum cladosum*, 3 — *Abietum vacciniosum*, 4 — *Betuletum rubosum*, 5 — *Laricetum uliginosum*, 6 — *Laricetum hylacomieto-vacciniosum*.

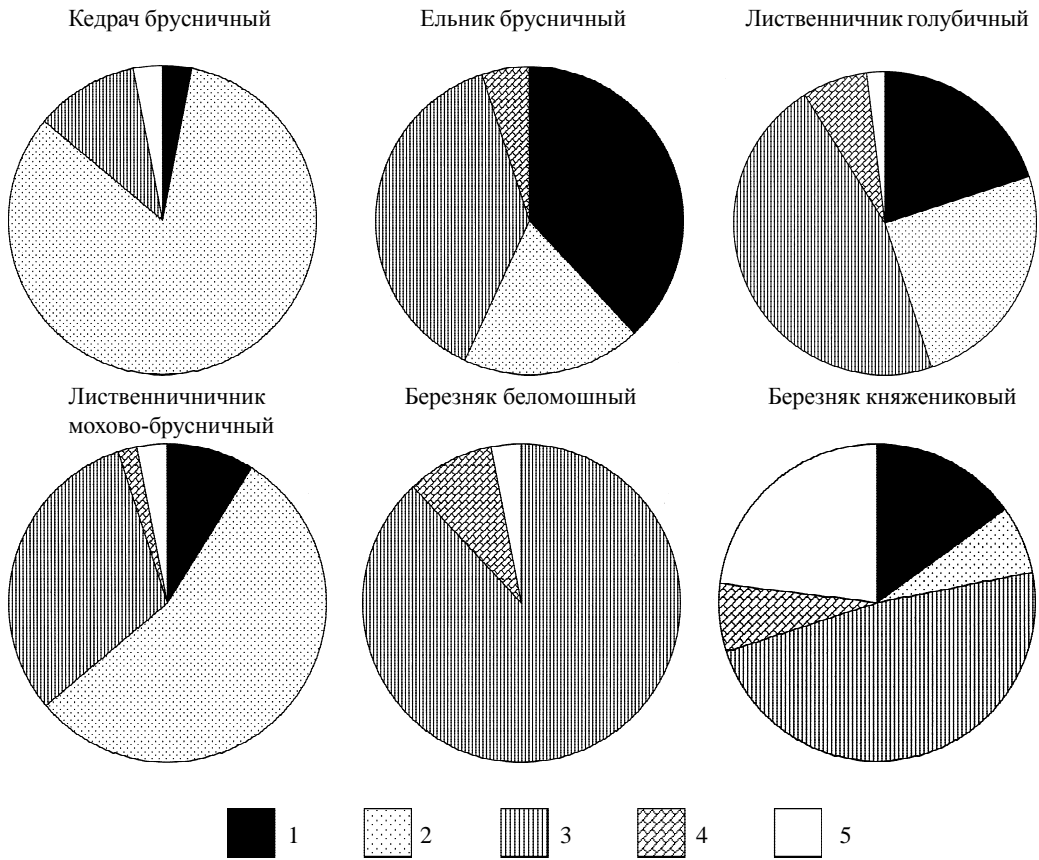


**Рис. 32.** Вертикальная структура локальных сообществ коренных (А) И производных (Б) лесов северной тайги.

А: ке — кедрч, ел — ельник, лиг — лиственничник голубичный, либ — лиственничник мохово-брусничный; Б: бзм — березняк зеленомошный, бкн — березняк княжениковый.

**Fig. 32.** Vertical structure of local communities of soil invertebrates in primary (A) and secondary (B) forests of northern taiga.

А: ке — *Cedretum vacciniosum*, ел — *Abietum vacciniosum*, лиг — *Laricetum uliginosum*, либ — *Laricetum hylacomieto-vacciniosum*; Б: бзм — *Betuletum hylacomietum*, бкн — *Betuletum rubosum*.



**Рис. 33.** Трофическая структура комплексов мезофауны северной тайги.  
1 — сапрофаги, 2 — фитофаги, 3 — хищники, 4 — миксофаги, 5 — прочие.

**Fig. 33.** Trophic structure of macrofauna communities in the northern taiga.  
1 — saprophaga, 2 — phytophaga, 3 — predators, 4 — mixophaga, 5 — others.

В табл. 32 представлена структура доминирования в локальных сообществах исследованных участков. Среди видов, входящих в число доминантов, отмечены супердоминанты, численность которых превышает 5–10% на разных позициях катены. К ним относятся политоппные *M. curtipes* и *Pardosa* sp., а для коренных лесов — оба вида червецов. Кроме того, выделяется три группировки видов, включающихся в состав доминантов только на определенных позициях катены, либо в отдельных типах лесных экосистем: *L. rubellus*, *S. sibiricus*, *E. nordenskioldi* доминируют в относительно дренированных почвах лесов элювиальной и транзитной позиций. В лиственничнике у подножья склона они присутствуют, но их вес не превышает 5%. В производных березняках складываются специфичные комплексы доминантов, в составе которых лишь *H. rivularius* оказывается общим для обоих участков.

На рис. 33 представлена схема трофической структуры комплексов мезофауны в разных участках северной тайги, которая кардинально различается на разных позициях катены, а также

**Таблица 32.** Состав доминантного комплекса в подзоне северной тайги (% от общего обилия).**Table 32.** The domination structure of animal communities in the northern taiga subzone (% from total numbers).

Группы	Лесные биотопы					
	коренные				производные	
	Кедряч брусничный	Ельник брусничный	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный	Березняк беломошный	Березняк княжениковый
<i>Pardosa</i> sp.	3,8	13,7	8,3	10,5	21,2	+
<i>Monotarsobius curtipes</i>	5,2	11,6	13,8	3,2	—	10,2
<i>Arcthorthezia cataphracta</i>	74,0	9,4	25,0	43,5	—	—
<i>Newsteadia flaccosa</i>	9,1	6,3	—	11,2	—	—
<i>Lumbricus rubellus</i>	—	5,2	—	—	—	—
<i>Stenus sibiricus</i>	—	7,3	—	+	+	—
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	—	27,3	11,6	+	—	14,7
<i>Linyphia</i> sp.	—	+	5,0	+	—	+
<i>Amara brunnea</i>	—	—	—	—	9,0	+
<i>Agonum</i> sp.	—	—	—	—	9,0	+
<i>Calathus micropterus</i>	—	—	—	—	6,0	+
<i>Hypnoidus rivularius</i>	—	—	—	—	9,0	5,8
<i>Clubiona</i> sp.	—	—	+	—	—	7,3
<i>Clivina fossor</i>	—	—	—	—	+	4,4
<i>Tachyporus abdominalis</i>	—	—	—	—	—	5,8

— не найдены; + встречаются единично

в хвойных и лиственных лесах. В хвойных лесах на заболоченных почвах (кедрач и лиственничник мохово-брусничный) преобладают фитофаги, доля хищников составляет 11–30%. В производном березняке на плакоре доминируют хищники, для которых основным пищевым ресурсом очевидно, служит почвенная микрофауна и мелкие обитатели нижней части травостоя (Psocoptera, Номортера и пр.). В ельнике спектр трофических групп расширяется, и их количественные соотношения балансируются за счет расширения веса сапрофагов, появления группы миксофагов (в основном — личинки щелкунов, сочетающие хищничество и сапрофагию, либо сапрофагию и фитофагию). При этом относительная доля фитофагов (червецы, личинки долгоносиков) сужается до 20%. В производном березняке также присутствует весь набор трофических групп, но ведущее место (около 50%) принадлежит хищникам, как и в лесу на плакоре.

**Таблица 33.** Структурные характеристики сообществ северной тайги.**Table 33.** Diversity indices of soil animal communities in the northern taiga subzone.

Индексы	Биотопы					
	Кедряч брусничный	Березняк беломошный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный
Менхиника $D_{mn} = S / \sqrt{N}$	0,90	3,18	1,54	2,74	2,71	2,41
Шеннона-Вивера $H' = \sum p_i \ln p_i$	1,05	2,44	2,24	2,62	2,20	2,52
Пиелу $E = H' / \log_2 S$	0,28	0,58	0,57	0,58	0,50	0,53
Бергера-Паркера $d = N_{\max} / N$	0,74	0,22	0,27	0,21	0,25	0,43

В лиственничнике на транзитной позиции формируется трофическая структура, сходная с таковой в ельнике. Таким образом, в северной тайге можно выделить 3 варианта трофической структуры локальных сообществ: 1 — с доминированием почвенных фитофагов (заболоченные коренные леса в плакорных понижениях и на аллювиальных позициях мезорельефа), 2 — со сбалансированным соотношением хищников, сапрофагов и фитофагов (коренные и производные леса на относительно дренированной почве). 3 — с доминированием напочвенных хищников (молодые производные леса на переувлажненных почвах). Последний вариант в наибольшей степени сходен с лесотундровыми сообществами.

В табл. 33 представлены индексы разнообразия и выравненности локальных сообществ мезофауны.

Количество видов, отмеченных в отдельных участках, варьировало от 13 (кедряч) до 27 (лиственничник голубичный). Индекс Менхиника имеет наиболее высокие значения в участках с высоким видовым богатством (березняк княжениковый и лиственничники), а также и в случае очень низкой численности при среднем уровне видового богатства (березняк беломошный). Индекс Шеннона в большинстве участков колеблется в пределах 2,2–2,6, за исключением кедряча, где он составляет лишь 41% от возможного при данном уровне видового богатства за счет неравномерности распределения обилия отдельных видов. По этой же причине индекс разнообразия в лиственничнике голубичном ниже теоретически возможного почти на треть. Выравненность распределения видов по обилию достаточно велика в склоновых экосистемах, и лишь в кедряче она составляет 0,28. Индекс Бергера-Паркера в дренированных участках составляет 0,20–0,27, а в заболоченных группировках он значительно выше за счет доминирования червецов.

На исследованных участках оценивали характер пространственного внутрибиотопического распределения педобионтов на основе определения индекса агрегированности (табл. 34) и разнообразия населения отдельных проб. Агрегированное распределение отмечено в заболоченных участках у верхней и нижней точек катены, на склоне оно близко к случайному. Из ключевых групп мезофауны только червецы выявили облигатный характер агрегированного распределения. Остальные группы имели характер распределения, близкий к случай-



**Таблица 34.** Коэффициент агрегированности ( $\lambda$ ) распределения доминирующих групп мезопедобионтов.**Table 34.** Aggregation index ( $\lambda$ ) of predominating groups in northern taiga habitats.

Группы	Биотопы					
	Кедрач брусничный	Березняк беломошный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный
Lumbricidae	—	—	0,9	—	—	—
Lithobiidae	1,7	—	1,1	—	—	—
Aranei	—	1,3	0,9	1,0	1,5	1,1
Carabidae	—	0,8	—	1,3	—	—
Ortheziidae	4,2	—	1,6	—	2,2	2,7
Сообщество в целом	3,8	1,0	0,6	1,5	1,6	2,1

ному. В кедраче коэффициент агрегированности у литобиид приближался агрегированному распределению. Несмотря на относительно высокое обилие этих многоножек частота встречаемости у них составляла всего 0,25. Но распределение их обилия в пробах, где они встречались, было равномерным.

В исследованных местообитаниях данной подзоны были проведены определения мозаичного разнообразия (Whittaker, 1972) комплексов мезопедобионтов. Сравнивали разнообразие, определенное по индексу Шеннона, в отдельных пробах (табл. 35). Наиболее высокие значения разнообразия отдельных проб в среднем были в ельнике и аллювиальном лиственничнике, они составляли около 50% разнообразия местообитания в целом. Очень низкое точечное разнообразие отмечено в плакорном березняке и склоновом лиственничнике с наиболее высоким таксономическим богатством. Там разнообразие отдельных проб составляло не более 25% от разнообразия местообитания. Лишь в наиболее бедном кедраче разнообразие отдельных проб достигало 70% разнообразия участка. Эти данные показывают наличие относительно широких пространственных вариаций состава и обилия животных на территории участка, что определяется, очевидно, экстремальностью условий существования для многих форм в мерзлотных почвах подзоны северной тайги. Там животные жестко локализируются в наиболее благоприятных для них пространственных нишах, используя неоднородность микрорельефа и растительного покрова.

Сравнительный анализ состава и структуры животного населения почвы типичных местообитаний северной тайги показал, что почвенные сообщества подзоны имеют четко выраженные отличия от лесотундрового экотона. Прежде всего, в автоморфных почвах северной тайги наиболее высокая зоомасса сосредотачивается под зональными темнохвойными сообществами, в то время, как в лесотундре наибольшее обилие было отмечено в лиственничных редколесьях. В северной тайге в лиственничниках, даже на дренированных склоновых позициях, зоомасса значительно ниже, чем в ельниках. Основу ее в темнохвойных ле-

**Таблица 35.** Мозаичное разнообразие комплексов беспозвоночных в местообитаниях северной тайги.**Table 35.** Mosaic distribution of macrofauna diversity in habitats of the northern taiga.

Группы	Биотопы					
	Кедряч брусничный	Березняк беломошный	Ельник брусничный	Березняк княжениковый	Лиственничник голубичный	Лиственничник мохово-брусничный
Среднее значение $H_i$ в одной пробе	0,74	0,517	1,22	0,90	0,554	1,25
Отношение точечного разнообразия к разнообразию биотопа $H_i/H_\alpha$	70,90	21,20	54,70	34,60	25,20	49,80

сах составляют дождевые черви, для которых характерны равномерный тип распределения и высокая частота встречаемости. Структура мезонаселения почв под этими лесами отличается относительно высокой выравненностью и разнообразием. Ельники имеют специфический состав доминантных видов, наряду с группировкой супердоминантов, характерной для всех типов коренных лесов. К ним относятся черви *L. rubellus* и стафилиниды *S. sibiricus*.

В сравнении с лесотундровыми лесными сообществами, в северной тайге изменяется вертикальная структура животного населения: повышается абсолютное и относительное обилие и разнообразие почвенных форм, хотя большая часть животных концентрируется в активный период на границе подстилочного и почвенного горизонтов. Тенденция к локализации педобионтов в поверхностном ярусе усиливается тем, что период активного питания и размножения беспозвоночных совпадает со временем таяния верхнего слоя мерзлоты и переувлажнения почвы.

В составе почвенных сообществ расширяется разнообразие почвообитающих личинок жесткокрылых за счет появления представителей семейств чернотелок, пластинчатоусых, мягкотелок. В то же время в комплексах беспозвоночных большую роль играют гигрофильные и гидрофильные виды и группы — червецы, личинки жуков-плавунцов. Эти группы характерны для переувлажненных почв плакорных понижений (кедряч и производный березняк) и придолинных лесов (лиственничник мохово-брусничный).

Трофическая структура локальных комплексов педобионтов широко различается в разных типах леса в зависимости от почвенного режима и состава напочвенного покрова. Наиболее сбалансированная структура, в которой представлены разные звенья трофических цепей, характерна для хвойных и производных лесов на дренированной почве. Темнохвойные сообщества отличаются наибольшим развитием группировок сапрофагов и миксофагов. Последняя включает формы, способные к сапрофагии при условии достаточной влажности почвы (личинки Elateridae, Tipulidae). Производные березняки характеризуются наи-

более высокими показателями таксономического богатства и низкими показателями обилия мезопедобионтов (численность, биомасса) в сравнении с коренными лесами. В структуре населения этих лесов преобладающей группой являются напочвенные хищники (пауки, жуужелицы, стфилиниды, литобииды), быстро заселяющие молодые лесные группировки в результате своих способностей к горизонтальным миграциям. Они определяют и характер трофических отношений в почвенном сообществе, включая в свою пищевую базу представителей других размерных групп педобионтов и обитателей надпочвенного яруса (стратобионты, фитобионты).

Таким образом, в климатических границах таежной зоны на Западно-Сибирской равнине животное население почв под темнохвойными сообществами уже у северного предела их распространения формирует функциональную структуру, типичную для бореальных лесов северной Палеарктики.

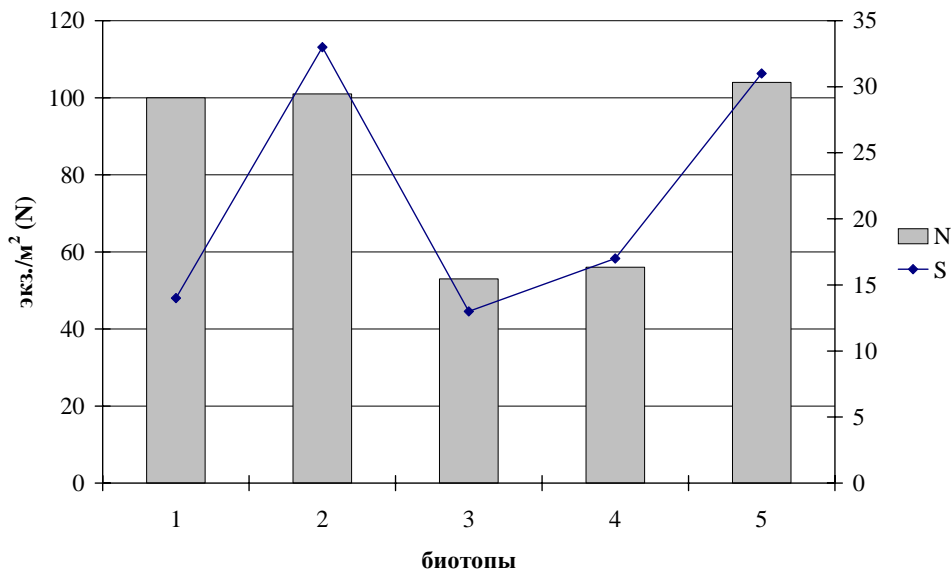
Лиственничники, отесняющиеся на склоновые и пониженные элементы рельефа, как и в лесотундре, резко различаются между собой по животному населению почвы, в зависимости от фактора влажности. Лиственничник на транзитной позиции по составу и структуре животного населения сравним с ельником и производным от него березняком. Придолинный лиственничник по структурным характеристикам более сходен с заболоченным кедром, а по составу и высокому уровню таксономического богатства мезопедобионтов — с производными березняками.

#### 4.2.2. Подзона средней тайги

В средней тайге было обследовано пять участков, расположенных вдоль водораздельного склона (см. гл. 2). Коренной тип леса в районе работ (заповедник «Малая Сосьва») — кедряк беломошный. Но на территории северо-запада Тюменской области почти не сохранились интактные лесные участки, не нарушенные вырубками и пожарами. При восстановлении лесов после пожаров одна из последних стадий восстановительной сукцессии представлена кедрово-еловыми кустарничково-зеленомошными лесами, занимающими возвышенные части водораздельных равнин на суглинистых слабоподзолистых почвах (Ильина, 1984). В одном из таких участков на водоразделе проводили почвенно-зоологические обследования, рассматривая его как современный вариант темнохвойной тайги. Основу древостоя составляет сибирская ель; кедр и пихта также выходят в первый ярус, но не занимают доминантной позиции. В покрове наряду с брусничкой, большую роль играют листостебельные мхи (*Pleurocium schreberi*, *Rhytidadelphus trequentus*). Для сравнения на водоразделе был обследован березняк, представляющий промежуточную восстановительную стадию послепожарной сукцессии. В нем хорошо развиты кустарничковый и травянистый ярусы. В составе травостоя встречались виды, характерные для южно-таежных экосистем (кислица, звездчатка).

Транзитные позиции исследованной катены были заняты сосняками, формирующимися в средней тайге на легких почвах песчаных грив, которые представляют наиболее теплообеспеченные местообитания. В напочвенном покрове сосняков преобладают лишайники *Cladonia* и кустарнички. В этой подзоне светлохвойные леса представлены сосняками, которые сменяют северо-таежные лиственничники на азональных элементах рельефа.

Для сравнения с лесными сообществами, исследована мезофауна злаково-разнотравного луга на высокой террасе у подножья водораздельного склона, не заливаемой вешним паводком. Таким образом, катена в подзоне средней тайги представлена серией участков, спускающихся от вершины водораздела до первой террасы речной долины. В этом ряду



**Рис. 34.** Изменения обилия и таксономического разнообразия почвенной мезофауны на катене средней тайги.

1 — ельник брусничный, 2 — производный березняк, 3 — сосняк брусничный, 4 — сосняк багульниковый, 5 — луг разнотравный.

**Fig. 34.** Changes of the abundance and taxonomic diversity of the soil macrofauna on the middle taiga catena.

1 — *Abietum vacciniosum*, 2 — secondary *Betuletum*, 3 — *Pinetum vacciniosum*, 4 — *Pinetum leduminosum*, 5 — forb meadow.

местообитаний видовое богатство мезофауны включало немногим более 60 видов, оставаясь практически на уровне северо-таежных сообществ. Состав животного населения и численность отдельных видов и групп представлены в табл. 36.

Число видов основных групп мезофауны отдельных местообитаний варьировало в пределах от 14 до 33. Наиболее бедные сообщества были отмечены в плакорном ельнике и в сосняках на транзитной позиции, а в березняке и на лугу число видов в локальных группировках превышало 30 (рис. 34). В табл. 37 показаны величины индекса  $\beta$  —разнообразия комплексов мезофауны отдельных местообитаний катены. Наибольшую сумму индексов имел березняк, в котором около трети видов не встречалось ни в одном из других биотопов данной подзоны. Наименьшие различия видового состава имели между собой сосняки. Относительно невелико дифференцирующее разнообразие было и между ельником и сосняком брусничным, что определялось сходством состава напочвенного покрова в этих лесах.

В ельнике наиболее многочисленными группами были энхитреиды, пауки и литобииды. Численность энхитреид составляла около трети от общего обилия, что уравнивалось суммарной численностью хищников. Последние были представлены двумя полизональными видами — *Pardosa* sp. и *M. curtipes*. В сосняках, очень схожих между собой по видовому

**Таблица 36.** Биотопическое распределение и численность (экз./м<sup>2</sup>) почвенных беспозвоночных в подзоне средней тайги.

**Table 36.** Habitat distribution and population density (Ind./m<sup>2</sup>) of soil invertebrates in middle taiga subzone.

Группы и виды беспозвоночных	Пробные участки				
	Ельник зеленомошный	Березняк вейниковый	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Луг разно- травный
Oligochaeta:					
Lumbricidae:					
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	2,4	1,6	—	—	1,6
<i>Lumbricus rubellus</i>	1,6	—	—	—	0,8
Enchytraeidae	37,6	—	—	—	13,6
Myriapoda					
Lithobiidae					
<i>Monotarsobius curtipes</i>	12,8	12,0	13,6	9,6	0,8
Aranei					
Thomisidae					
<i>Tibellus</i> sp.				0,8	
Clubionidae					
<i>Zora</i> sp.			0,8		
Theridiidae					
<i>Robertus</i> sp.		0,8			
<i>R. lividus</i>		0,8			
<i>Theridion</i> sp.					0,8
Lycosidae					
<i>Pardosa</i> sp.	20,0	22,4	16,0	11,2	5,6
Linyphiidae					
<i>Hilaria montigena arctica</i>		0,8			
<i>Lepthyphantes geminus</i>		0,8			
Micryphantidae					
<i>Diplocephalus subrostratus</i>		0,8			
<i>Micrargus herbigradus</i>		1,6			
Insecta					
Hemiptera sp.	2,4	0,8	1,6	0,8	3,2
Cicadidae sp.					
<i>Evacanthus interruptus</i>		1,6			
<i>Agallia</i> sp.					0,8
<i>Philaenus spumarius</i>		0,8			
Coleoptera					
Carabidae					
<i>Amara brunnea</i>		4,0			0,8
<i>A. familiaris</i>					0,8
<i>A. aenea</i>					2,4
<i>A. communis</i>					1,6
<i>Amara</i> sp.	0,8	0,8			
<i>Agonum versutum</i>		4,0		1,6	0,8
<i>A. muelleri</i>		0,8			
<i>A. micans</i>		0,8			

Таблица 36. Продолжение.

Table 36. Continue.

Группы и виды беспозвоночных	Пробные участки				
	Ельник зеленомошный	Березняк вейниковый	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Луг разно- травный
<i>Badister dilatatus</i>		0,8			
<i>Calathus melanocephalus</i>		0,8			
<i>Calathus micropterus</i>	3,2	7,2	0,8	6,4	1,6
<i>Cymindis macularis</i>				0,8	
<i>Microlestes minutulus</i>					1,6
<i>Microlestes</i> sp.					4,8
<i>Notiophilus aquaticus</i>	0,8				1,6
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		3,2			
<i>P. strenuus</i>		1,6			
<i>Syntomus truncatellus</i>					4,0
<i>Epaphius secalis</i>		8,8			2,4
Staphylinidae					
Aleocharinae sp.	2,4	—	1,6	3,2	2,4
<i>Anthophagus caraboides</i>		4,8			
<i>A. omalinus</i>		0,8			
<i>Heterothrops quadripunctulus</i>					0,8
<i>Othius lapidicola</i>	0,8				
<i>Quedius</i> sp.			0,8	1,6	
<i>Stenus clavicornis</i>		0,8			
<i>S. humilis</i>		2,4			
<i>Tachinus laticollis</i>		0,8			
<i>Tachyporus formosus</i>		0,8			
Elateridae					
<i>Dalopius marginatus</i>				0,8	
<i>Hypnoidus rivularius</i>			0,8		1,6
<i>Liatichus affinis</i>		0,8			
<i>Eanus costalis</i>	1,6		3,2	0,8	
<i>Selatosomus aeneus</i>			0,8	3,2	4,0
<i>S. impressus</i>				1,6	
<i>S. spretus</i>					0,8
Scarabaeidae					
<i>Amphimallon altaicus</i>		0,8	0,8	0,8	0,8
Cantharidae					
<i>Cantharis livida</i>	0,8	—	1,6	0,8	—
<i>Rhagonycha testacea</i>		0,8			
Cerambycidae					1,6
<i>Acmaalops pratensis</i>					
Curculionidae					
<i>Phyllobius</i> sp. 1		2,4			

Таблица 36. Продолжение.

Table 36. Continue.

Группы и виды беспозвоночных	Пробные участки				
	Ельник зеленомошный	Березняк вейниковый	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Луг разно- травный
Chrysomelidae sp. 1					
Coleoptera sp. 1., р.	10,4	9,6	8,0	7,2	12,8
Diptera					
Vibionidae					
<i>Bibio pomonae</i>					17,6
<i>B. hortulans</i>					3,2
Tipulidae					
<i>Tipula carinifrons</i>		1,6			
<i>Penthetria</i> sp.					0,8
Dolichopodidae sp.					
<i>Dolichopus</i> sp.			1,6	1,6	
Rhagionidae					
<i>Rhagio tringarius</i>	1,6				
Lepidoptera					
Noctuidae sp.				3,4	5,6
Итого: (экз./м <sup>2</sup> )	100,8	104,0	52,8	56,0	104,0
(экз./пробу)	6,3±1,1	6,35±1,0	3,3±0,5	3,5±0,6	6,5±1,2

Таблица 37. β-разнообразие комплексов мезопедобионтов в местообитаниях средней тайги.

Table 37. β-diversity of macropedobiont communities in the middle taiga habitats.

β-разнообразие	Березняк разнотравный	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Луг злаково- разнотравный
Ельник	0,7	0,4	0,5	0,6
Березняк разнотравный		0,7	0,7	0,7
Сосняк брусничный			0,2	0,6
Сосняк багульниковый				0,6

составу и обилию мезрфауны, черви и энхитреиды отсутствовали вовсе. Состав и численность напочвенных хищников были такими же, как в ельнике. Можно отметить лишь увеличение разнообразия комплексов жужелиц и пауков за счет появления 1–2 единично встречающихся видов. Но в сосняках, в сравнении с ельником, расширяется состав личинок шелкунов: там появляются трансзональные лесные виды *D. marginatus*, *H. rivularius*, *S. aeneus*, *S. impressus*. Последние два вида широко распространены в широколиственных лесах и лесостепи. В сосняках характерными обитателями были личинки пластинчатоусых *A. altaicus*, которые в данной подзоне встречались также в производном березняке и на лугу. В северной тайге этот вид был обнаружен только в травяном березняке на относительно дренированной почве.

Березняк кардинально отличался от хвойных лесов катены по видовому разнообразию и обилию за счет повышения видового богатства пауков (8 видов), жуков-жужелиц (11 видов) и стафилинид (6 видов). По этому признаку березняк можно сравнить со склоновыми листовничными редколесьями лесотундры, аккумулирующими значительную часть таксономического разнообразия, которое включает формы, характерные для более южных типов местообитаний.

Относительное обилие этих групп напочвенных хищников широко различается в исследованных местообитаниях. Жужелицы составляют основу мезонаселения в наиболее теплых биотопах (березняк, луг), в хвойных лесах их относительный вес не превышает 20%. Стафилиниды многочисленны в березняке, где отмечено и наибольшее видовое разнообразие этих жуков, а в остальных биотопах катены их относительное обилие варьировало в пределах 10–15%. Пауки составляли доминирующую группу во всех биотопах, кроме плакорного ельника. В березняке обилие пауков достигало почти 80%, в сосняках и на лугу — соответственно 50 и 60%. Личинки шелкунов играли значительную роль только на транзитной и аллювиальной позициях (рис. 35).

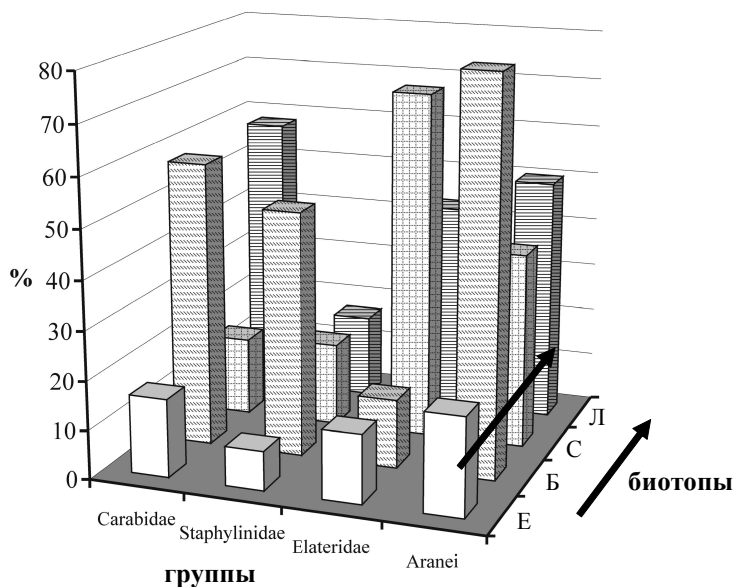
В березняках средней тайги большая часть фаунистического комплекса представлена плизональными лесными формами, распространяющимися в Западной Сибири на север за пределы лесной зоны под пологом мелколиственных группировок. Среди жужелиц преобладали представители экологических группировок мезо- и гигрофилов, как и в хвойно-широколиственных лесах Европейской России (Грюнталь, 1983). Для коренных лесов облигатным видом является *C. micropterus*, отличающийся высокой частотой встречаемости. Он характерен для комплексов жужелиц средней тайги Предуралья (республика Коми) (Крылова, 1974), и для сложных ельников хвойно-широколиственных лесов Русской равнины (Шарова, 1981). Экологическое разнообразие жужелиц в данной подзоне относительно низкое — здесь отмечено лишь пять жизненных форм, как и в подзоне северной тайги.

Комплекс стафилинид в лесных экосистемах отличается большим разнообразием, чем в европейских регионах. В Вологодской обл. отмечено всего 5 видов (Перель, 1965), а в Предуралье (окрестности Сыктывкара) — 6 видов (Крылова, 1974).

На суходольном лугу фаунистический комплекс напочвенных хищников луга значительно богаче, чем в коренных хвойных лесах, и в этом отношении сравним с населением березняка. На лугу следует отметить также высокое обилие сапрофагов: там встречались дождевые черви, значительное количество энхитреид и колонии *B. pomonae*. Высокая активность этих фитосапрофагов и детритофагов в открытом биотопе определяется достаточным увлажнением почвы за счет близкого залегания грунтовых вод у подножья водораздельного склона в сочетании с отсутствием весенних паводков, лимитирующих распространение подстилочных аэриобионтных форм.

Изменения общей численности мезопедобионтов на катене определяются в большей





**Рис. 35.** Соотношения видового богатства ключевых групп мезофауны в местообитаниях катены.

Е — ельник, Б — березняк, С — сосняки, Л — луг.

→ направление вниз по склону катены.

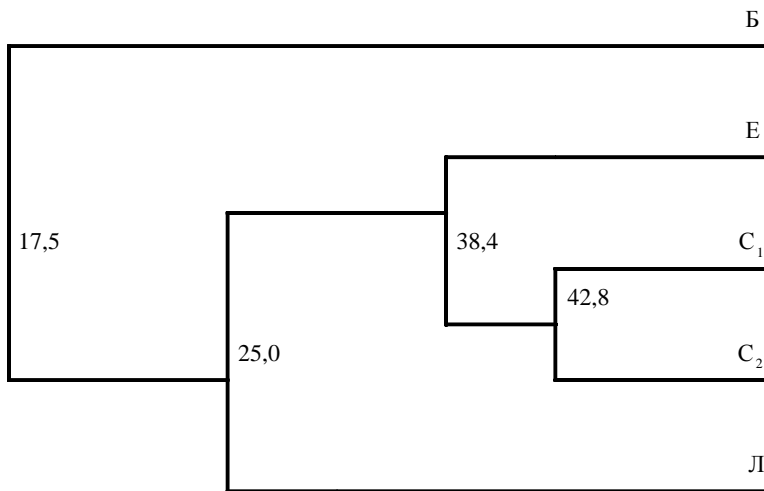
**Fig. 35.** Relations of the species richness of keystone groups of the soil macrofauna in separate habitats of the catena.

E — spruce forest, Б — birch forest, С — pine forests, Л — forb meadow.

→ down along the catena slope

степени положением отдельных биотопов на мезорельефе. В ельнике и березняке на плакоре численность практически одинакова, и при этом значения обилия животных выше, чем в ельниках и березняках северной тайги. В производных лесах северо-таежной зоны обилие животных не достигало уровня коренных лесов, при переходе к средней тайге эти показатели выравниваются. В Европейской средней тайге численность мезофауны в производных березняках была в 1,5 раза выше, за счет многочисленных корнегрызущих личинок *Eumolpinae* (*Chrysomelidae*), отсутствовавших в исследованном районе Сибири.

В табл. 38 представлены данные по биомассе мезофауны. Самая низкая зоомасса была в сосняках, что коррелирует с показателями численности. Наиболее высокие значения зоомассы были отмечены в ельнике за счет дождевых червей, составлявших около 86% от общей массы мезофауны. В березняке обилие червей значительно ниже, за счет чего снижается и общая зоомасса; доля червей составляет и там более 60%. В сосняках по массе преобладают хищники, а на лугу более половины зоомассы составляют дождевые черви и корнегрызущие личинки насекомых (38 и 25% соответственно), а доля хищников не превышает там 15%. Таким образом, в зональном ельнике распределение зоомассы основных групп мезофауны



**Рис. 36.** Дендрограмма биоценотического сходства локальных комплексов мезофауны средней тайги (по Вайнштейну, 1967).

Б — березняк, Е — ельник,  $C_1$  — сосняк-брусничный,  $C_2$  — сосняк багульниковый, Л — луг разнотравный.

**Fig. 36.** Dendrogramma of the biocenotic similarity of local communities of soil macrofauna in the middle taiga (after Vainstein, 1967).

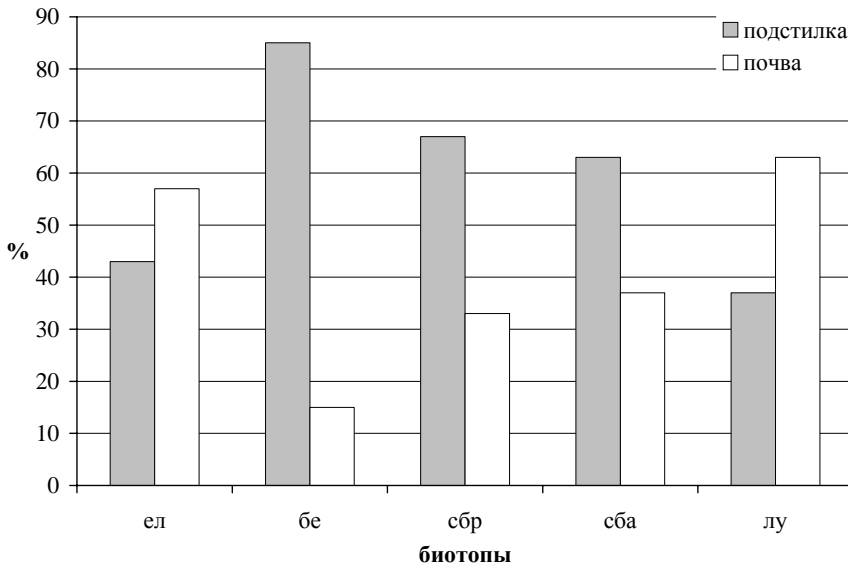
Б — *Betuletum*, Е — *Abietum*,  $C_1$  — *Pinetum vacciniosum*,  $C_2$  — *Pinetum leduminosum*, Л — forb meadow.

соответствует модели высокопродуктивных лесных сообществ, в сосняках большая часть зоомассы представлена крупными хищниками, что характерно для бедных сухих почв, а на лугу соотношения биомассы фитофагов, сапрофагов и хищников сбалансированы.

Проведено сравнение биоценотического сходства комплексов мезофауны отдельных участков катены по Вайнштейну (1967) (рис. 36). Коренные хвойные леса образуют единый кластер, от которого удалены сообщества березняка и луга, имеющие низкий индекс сходства и между собой — 16,3.

Сравнения вертикальной структуры сообществ мезофауны приведены на рис. 37. В ельнике и на лугу преобладают почвообитающие формы. Их доля в ельнике немного выше 50%, а на лугу они составляют 2/3 от общей численности. На этом фоне выделяются сосняки со сходной вертикальной структурой комплексов мезофауны, несмотря на различия в составе их напочвенного покрова и водного режима. Там преобладают напочвенные и подстилочные виды. В более влажном сосняке багульниковом обилие почвенных форм несколько больше в сравнении с выше расположенным сосняком брусничным за счет большего обилия и разнообразия личинок щелкунов. В березняке обитатели минеральной почвы составляют менее 20%, вертикальная структура комплекса мезофауны там имеет характер, свойственный группировкам, формирующимся в переувлажненных почвах.

В табл. 39 показаны изменения состава доминантов на исследованной катене. По этому показателю четко различаются лесные и луговые местообитания. Во-первых, на всех позициях катены значительный вес в сообществах имеют литобииды и пауки *Pardosa*. На лугу эти виды встречаются единичными особями. В ельнике субдоминирующее положение занимает *C. micropterus*, который становится доминантом в березняке и нижнем сосняке. Этот



**Рис. 37.** Соотношение подстилочных и почвенных форм в локальных сообществах средней тайги.

ел — ельник, бе — березняк, сбр — сосняк брусничный, сба — сосняк багульниковый, лу — луг разнотравный.

**Fig. 37.** Relations of litter and soil forms in local macrofauna communities of the middle taiga.

ел — spruce forest, бе — birch forest, сбр — *Pinetum vacciniosum*, сба — *Pinetum leduminosum*, лу — forb meadow.

вид, очевидно чувствительный к режиму влажности, единичен в сухом сосняке на легкой почве. Относительное обилие остальных часто встречающихся в пробах видов не превышает 2%. В березняке и обоих типах сосняков имеются свои специфические комплексы доминантов, в состав которых включаются представители жуличиц, стафилинид и щелкунов. В березняке в состав доминантов включаются виды, не встречавшиеся под пологом хвойных лесов: *E. secalis* и *A. caraboides*. В сухом сосняке брусничном доминирует *E. costalis*, распространенный по всей катене под пологом лесных группировок. В более увлажненном сосняке багульниковом в нижней части склона в доминантный комплекс включаются также *S. aeneus* и *Aleocharinae* sp. — виды, обитающие на легких почвах транзитной позиции и в нижней части водораздельного склона. Высокие индексы доминирования дают только отдельные политопные виды, многочисленные на всем протяжении исследованного профиля водораздела. Для остальных видов распределение их обилия в локальных сообществах отличается относительной выравненностью.

В табл. 40 представлены результаты определения индексов разнообразия и выравненности сообществ. В коренных лесах индекс таксономического богатства (Менхиника) возрастает от плакора вниз по катене. Показатель разнообразия Шеннона в большинстве участков составляет 70–75% от величин, возможных при соответствующем уровне видового богатства отдельных участков, а на лугу — более 80%. Одновременно возрастает и выравненность распределения обилия видов в локальных сообществах. Следует отметить, что различия индексов разнообразия и выравненности между сосняками, расположенными на сосед-

**Таблица 38.** Биомасса почвенных беспозвоночных в местообитаниях средней тайги (г/м<sup>2</sup>).**Table 38.** Biomass of soil invertebrates in the middle taiga habitats (g/m<sup>2</sup>).

Группы и виды беспозвоночных	Пробные участки				
	Ельник зеленомошный	Березняк вейниковый	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Луг разно- травный
Lumbricidae	4,70	1,6	—	—	1,2
Enchytraeidae	0,20	—	—	—	0,1
Lithobiidae	0,11	0,14	0,13	0,1	0,01
Aranei	0,14	0,2	0,14	0,1	0,04
Orthoptera	—	0,01	—	—	0,1
Hemiptera	0,02	0,01	0,024	0,003	0,03
Carabidae	0,06	0,4	0,02	0,2	0,3
Staphylinidae	0,02	0,05	0,02	0,03	0,04
Elateridae	0,01	0,02	0,12	0,17	0,21
Curculionidae	0,04	0,04	0,04	0,02	0,3
Scarabaeidae	—	—	0,03	0,03	0,3
Cantharidae	—	0,01	0,02	0,01	—
Cerambycidae	0,01	—	—	—	0,02
Coleoptera sp.	0,10	0,1	0,13	0,1	0,3
Diptera l.	0,03	0,01	0,002	0,01	0,1
Noctuidae l.	—	—	—	0,12	0,16
Всего г/ м <sup>2</sup>	5,44	2,58	0,68	0,89	3,12

**Таблица 39.** Структура доминирования в местообитаниях подзоны средней тайги (% от общего обилия).**Table 39.** Domination structure of soil macrofauna in the middle taiga (% of total numbers).

Виды беспозвоночных	Пробные участки				
	Ельник зеленомошный	Березняк вейниковый	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Луг разно- травный
<i>M. curtipes</i>	<b>12,7</b>	<b>11,8</b>	<b>25,7</b>	<b>17,1</b>	+
<i>Pardosa</i> sp.	<b>19,8</b>	<b>22,0</b>	<b>30,0</b>	<b>20,0</b>	<b>5,4</b>
<i>C. micropterus</i>	3,1	<b>7,1</b>	+	<b>11,4</b>	1,5
<i>E. secalis</i>	—	<b>8,6</b>	—	—	2,3
<i>A. caraboides</i>	—	<b>4,7</b>	—	—	—
<i>E. costalis</i>	1,5	—	<b>6,0</b>	1,4	—
<i>Aleocharinae</i> sp.	2,3	—	3,0	<b>5,7</b>	2,3
<i>S. aeneus</i>	—	—	1,5	<b>5,7</b>	3,8
Enchytraeidae	37,3	—	—	—	<b>13,0</b>
Noctuidae sp. l.	—	—	—	4,3	<b>5,4</b>
<i>B. pomonae</i>	—	—	—	—	<b>16,9</b>

— не найдены, + встречается единично

выделены виды-доминанты всей катены и ее отдельных участков

**Таблица 40.** Структурные характеристики сообществ средней тайги.**Table 40.** Structural characteristics of soil animal communities in the middle taiga subzone.

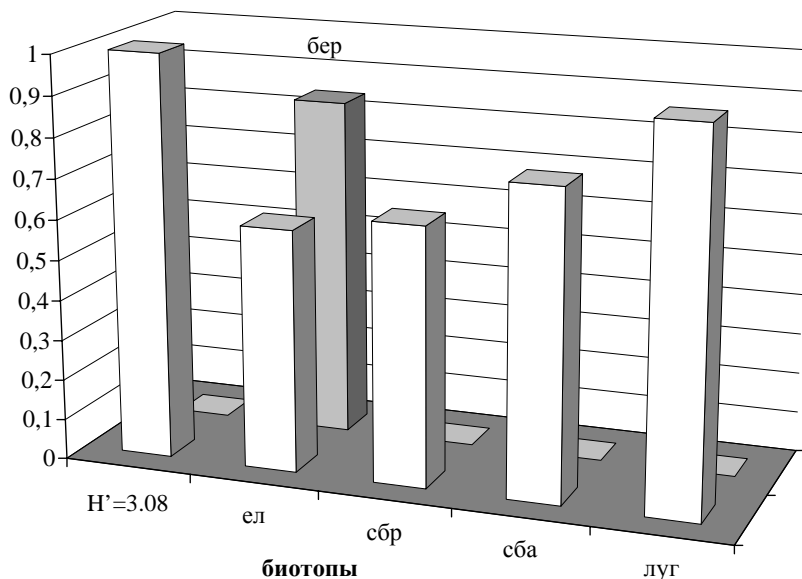
Индексы	Пробные участки				
	Ельник зеленомошный	Березняк вейниковый	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Лугаэропный
Менхиника $D_{mn} = S / \sqrt{N}$	1,49	3,33	1,92	2,40	3,13
Шеннона-Вивера $H' = \sum p_i \ln p_i$	1,88	2,61	2,00	2,37	2,88
Пиелу $E = H' / \log_2 S$	0,36	0,52	0,54	0,56	0,57
Бергера-Паркера $d = N_{\max} / N$	0,37	0,22	0,30	0,20	0,16

них участках водораздельного склона, не меньше, чем между сосняками и ельником. Это особенно заметно при сравнении индексов видового богатства. Поэтому можно сделать вывод, что на катене определяющим фактором формирования структуры сообществ является гидротермический режим. Производный березняк на плакоре отличается высокими показателями таксономического богатства и разнообразия, сравнимыми с величинами, характерными для луга. По интегральным показателям разнообразия на катене ведущее значение имеет теплообеспеченность. Под пологом березняка с относительно освещенной поверхностью почвы в покрове встречаются вейник, кислица, хвощ, звездчатка, характерные для более южных хвойно-широколиственных лесов с неморальными элементами в составе растительности. Появление этих видов на подзолистой почве плакора в средней тайге возможно лишь в условиях достаточного прогрева верхнего почвенного горизонта.

Интегральное разнообразие почвенной мезофауны всех исследованных участков на катене данной подзоны составляет по информационному индексу Шеннона 3,09. От вершины водораздела вниз по склону в коренных лесах и на лугу относительное разнообразие локальных сообществ возрастает от 0,6 (в ельнике) до 0,93 (на лугу) (рис. 38). Из этого ряда выделяется березняк, аккумулирующий 0,84 от общего разнообразия. Из 67 видов мезофауны лишь 10 видов были найдены только в ельнике и (или) в сосняках (см. табл. 36).

Для ряда многочисленных групп почвенной фауны был определен коэффициент агрегированности пространственного распределения (табл. 41). Для энхитреид характерно агрегированное распределение в тех биотопах, где они встречались. У литобииид распределение было близко к равномерному в верхней половине водораздельного склона, а в сосняке багульником, ниже которого они встречались единично, их распределение становится агрегированным. Пауки имели агрегированное распределение только в сосняке брусничном, где они представлены в основном *Pardosa* sp. Можно предполагать, что в этом участке их расселение лимитируется влажностью почвы и, соответственно, распределением пищевых ресурсов. Почвенные личинки жуков агрегированы только в березняке, где их обилие ниже, чем в других участках, что можно связать с неблагоприятными условиями обитания в почве.

Сравнения трофической структуры локальных комплексов мезофауны выявили широкие различия между отдельными местообитаниями (рис. 39). В ельнике сапрофаги и хищ-



**Рис. 38.** Отношение (%) разнообразия локальных комплексов мезофауны к общему разнообразию мезофауны подзоны средней тайги (по индексу Шеннона).

1 — коренные группировки: ел — ельник, сбр — сосняк брусничный, сба — сосняк багульниковый, луг — разнотравный луг; 2 — производные группировки: бер — березняк.

**Fig. 38.** Relation (%) of diversity of local macrofauna communities to general diversity of the middle taiga subzone.

1 — primary ecosystems: ел — spruce forest, сбр — *Pinetum vacciniosum*, сба — *Pinetum leduminosum*, луг — forb meadow; 2 — secondary ecosystems: бер — birch stand.

ники занимают равные доли по относительному обилию, составляя вместе более 80% от общей численности мезофауны. Фитофаги и формы со смешанным питанием единичны. В сосняках трофическая структура имеет характер, типичный для комплексов педобионтов бедных сухих почв. В обоих участках хищники составляют более 60% численности, а сапрофаги — всего 1–2%. В более влагообеспеченном сосняке багульничковом несколько увеличивается доля фитофагов, представленных в основном подстилочными и герпетобионтными формами, и относительное обилие миксофагов, к которым относятся личинки щелкунов и некоторых других семейств жесткокрылых, сочетающие сапрофагию и фитофагию в зависимости от конкретных условий влажности. На лугу доминируют сапрофаги (35%), значительную роль играют фитофаги, среди которых заметную роль играют почвенные гусеницы совок, связанные с корнями травянистых растений. Там повышается также вес почвенных миксофагов. В луговой почве животные включаются одинаково активно в пастбищные и детритные пищевые цепи на нижних трофических уровнях, связанных непосредственно с использованием ресурсной базы. Таким образом, в коренных типах местообитаний выделяется три варианта трофической структуры комплексов мезофауны: 1) преобладание сапрофагов, активизирующих поток энергии по детритной цепи, в темновойных лесах, 2) расширение группировки фитофагов на фоне преобладания сапрофагов, обеспечивающих активное функционирование и детритной и пастбищной пи-

**Таблица 41.** Коэффициент агрегированности ( $\lambda$ ) групп почвенной мезофауны.**Table 41.** Aggregation index ( $\lambda$ ) of selected groups of macropedobionts.

Группы	Пробные участки				
	Ельник зеленомошный	Березняк вейниковый	Сосняк брусничный	Сосняк багульниковый	Луг разно- травный
Enchytraeidae	3,3	—	—	—	1,6
Lithobiidae	1,2	1,2	1,2	1,4	—
Aranei	1,1	1,0	1,8	1,0	—
Carabidae	н./о,	н./о,	н./о,	0,9	2,1
Личинки Coleoptera	1,0	3,0	н./о,	0,9	0,9

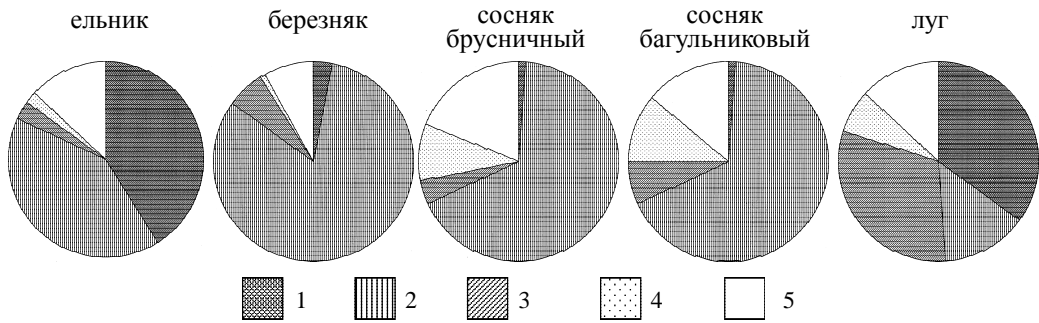
н./о. — не определено вследствие низкой численности

щевых цепей в луговом сообществе и 3) доминирование поверхностно обитающих хищников, формирующих высшие звенья пищевых цепей и использующих ресурсы подстилочного и растительного ярусов в сосняках.

Березняк по характеру трофической структуры своего населения относится к третьему варианту, с еще большим относительным весом хищников, составляющих более 80% от общей численности. Таким образом, на фоне высокого таксономического разнообразия в березняке функциональная структура сообщества мезофауны отличается монотонностью, связанной с резко выраженным доминированием напочвенных хищников и слабой заселенностью почвенного горизонта.

Группировки почвенной мезофауны средней тайги в темнохвойных лесах сходны по групповому составу и функциональной структуре с северо-таежными ельниками, развивающимися на автоморфных почвах. Общий уровень таксономического богатства в лесах этих подзон относительно низкий. По видовому составу можно отметить, что в средней тайге в составе населения ельников большее участие принимают полизональные виды, ареалы которых на юге выходят за пределы лесной зоны в лесостепь и северные степи. На фоне весьма ограниченного набора видов функциональная структура мезофауны отличается высоким разнообразием, хорошо развитым сапроблоком, принимающим активное участие в разных звеньях пищевых цепей и способствующим минерализации органических остатков.

Сравнительные исследования почвенной мезофауны на профиле водораздельного склона показали, что ведущими факторами формирования функциональной структуры являются гидротермические условия. На легких прогреваемых почвах склоновых позиций появляется ряд южно-лесных форм. Увеличение влажности и богатства почвы вниз по склону коррелирует с увеличением абсолютной и относительной численности обитателей почвенного горизонта и развитием группировки фитофагов. Луговая экосистема на аллювиальной позиции, где создается наиболее благоприятное сочетание влажности и прогреваемости верхнего горизонта почвы, оказывается концентратором наибольшей части разнообразия подзоны в целом. Наряду с высокими интегральными индексами разнообразия, эта экосистема отличается и наибольшим функциональным разнообразием, которое проявляется в сбалансированности заселения почвенного профиля и трофической структуре локального сообщества. На лугу широкого развития достигает сапроблок, структура которого сравнима с сапроблоком широколиственного леса. Здесь хорошо представлены все группы сапрофиль-



**Рис. 39.** Трофическая структура комплексов мезофауны средней тайги. 1 — сапрофаги, 2 — хищники, 3 — фитофаги, 4 — миксофаги, 5 — прочие.

**Fig 39.** Trophic structure of macrofauna communities in habitats of the middle taiga subzone. 1 — saprovores, 2 — predators, 3 — phytophaga, 4 — mixophaga, 5 — others.

ного комплекса — первичные разрушители растительных остатков (личинки бибионид), детритофаги (дождевые черви, энхитреиды), миксо-фитофаги (личинки щелкунов). При относительно небольшой численности и биомассе эти группировки могут активно влиять на динамику органического вещества почвы. Среди исследованных участков комплексы мезофауны луговых экосистем, наряду с сообществами темнохвойной тайги, отличаются наибольшей биомассой и сбалансированной функциональной структурой.

Во вторичных березняках, как и в северной тайге, таксономическое богатство практически вдвое повышается в сравнении с коренными лесами, но в составе населения преобладает лишь одна функциональная группировка — напочвенные хищники. Несмотря на зрелый возраст березняков (30–35 лет), в которых проводили исследования, на развитие подроста и напочвенного покрова с более южными элементами, структура животного населения соответствует модели начальных стадий формирования почвенного сообщества; она отличается слабой заселенностью почвенного горизонта и преобладанием поверхностных мобильных форм, способных к широким горизонтальным миграциям, что характерно для нарушенных почв. В данном случае можно констатировать, что при восстановлении лесного покрова в условиях многолетней мерзлоты, темпы сукцессии населения почвенных беспозвоночных отстают от демулационных изменений растительного покрова и, в результате дефицита тепла в почвенном ярусе, долго сохраняют черты субпионерной стадии почвенного сообщества по своим структурным параметрам.

#### 4.2.3. Подзона южной тайги

На водораздельном склоне в южной тайге обследовано три типа коренных лесных экосистем, расположенных на плакоре и транзитной позиции. Плакорные позиции в южной тайге занимают зеленомошные ельники с примесью сосны сибирской и пихты и с подростом кедра. На элювиальной позиции южного румба пробы были отобраны в липняке папоротниковом представляющем реликт ранее широко распространенных на юге Сибирской тайги липовых лесов, сохранившихся до настоящего времени в виде изолированных островных участков на дренированных серых лесных оподзоленных почвах. Средняя часть водораздельного склона занята сосняками, развивающимися на супесчаных сухих почвах.

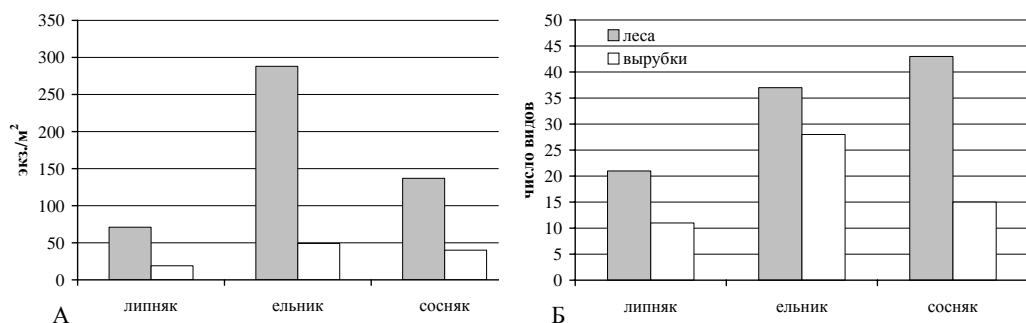
По соседству с ненарушенными лесами были обследованы 2-летние вырубki, на которых шло лесовосстановление. На водоразделе на вырубке ельника пробы были отобраны



повторно еще через 5 и 6 лет (в 1988 и 1989 гг.). Таким образом, было возможно проследить изменения структуры животного населения почвы до 8-летнего возраста вырубki, на которой формировался разнотравный березняк. В средней части склона, занятой сосняками, были обследованы зарастающая вырубka и 8-летняя гарь. Результаты количественных учетов представлены в табл. 42.

### Лесные участки

Только в лесных участках, на вырубках и гарях южной тайги было обнаружено более 120 видов мезопедобионтов, что превышает видовое богатство мезофауны лесных экосистем средней тайги более чем в 1,5 раза. Соотношения видового богатства и численности мезофауны в ненарушенных лесах и на вырубках представлены на рис. 40. Наиболее низкие показатели обилия и разнообразия всех групп отмечены в островном липняке, где структура мезофауны имеет отчетливо реликтовый характер. Наиболее высокое обилие мезофауны (238,4 экз./м<sup>2</sup>) было в почве ельника. В сосняке численность беспозвоночных более чем вдвое ниже, чем в ельнике (109,6 экз./м<sup>2</sup>), но уровень видового богатства мезофауны выше, чем в других лесных участках. На вырубках численность животных резко снижалась и не превышала 50 экз. Здесь снижалось и видовое разнообразие практически всех групп мезофауны. Например, в ельнике было найдено всего 11 видов пауков, на вырубке ельника — 1 вид, отсутствовавший в лесу, в сосняке — 10 видов, на вырубке сосняка — 4 вида. Столь же кардинально снижалось и видовое разнообразие жужелиц и стафилинид, которые вместе с пауками составляли основу подстилочного комплекса мезофауны под пологом леса. Видовое разнообразие почвообитающих личинок насекомых при сведении древесного полога в хвойных лесах практически не менялось, а на вырубке липняка число видов личинок шелкоунов возросло вдвое (см. табл. 42). Таким образом, в южной тайге, по сравнению с более северными подзонами, меняется влияние фактора затененности почвы древесным пологом почти с обратным знаком. Если у северной границы тайги наибольшее таксономическое разнообразие локализовалось в редколесьях, а зональные темнохвойные группировки были наиболее бедны, то в южной тайге уничто-



**Рис. 40.** Соотношения обилия и видового богатства комплексов мезофауны почв лесов и вырубok.

А — численность (экз./м<sup>2</sup>), Б — число видов.

**Fig. 40.** Relations of abundance and species richness of soil macrofauna communities in forests and felled areas.

А — population density (Ind./m<sup>2</sup>), Б — species number.

**Таблица 42.** Видовой состав и численность (экз./м<sup>2</sup>) мезофауны в лесах южной тайги.**Table 42.** Taxonomic content and population density (ind./m<sup>2</sup>) of the macrofauna in forest ecosystems of the southern taiga.

Виды и группы	Пробные лесные участки					
	Ельник зеленомошный	Вырубка ельника	Липняк папоротниковый	Вырубка липняка	Сосняк кладониевый	Вырубка сосняка
Oligochaeta						
Lumbricidae						
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	8,8	1,6	—	—	1,6	—
<i>Dendrobaena octaedra</i>	3,2	—	—	—	0,8	—
<i>Lumbricus rubellus</i>	—	2,4	0,8	1,6	0,8	—
<i>L. castaneus</i>	—	—	0,8	—	—	—
<i>Octolasion lacteum</i>	1,6	—	—	—	—	—
Enchytraeidae	51,2	9,6	23,2	4,0	—	—
Mollusca	22,4	0,8	—	—	—	—
Myriapoda						
Lithobiidae						
<i>Monotarsobius curtipes</i>	66,4	3,2	0,8	—	11,2	5,6
<i>Lithobius proximus</i>	8,8	—	0,8	—	—	0,8
Geophilidae	—	—	—	—	—	—
<i>Geophilus proximus</i>	—	—	0,8	1,6	—	—
Aranei						
Salticidae						
<i>Evarcha arcuata</i>	—	—	—	—	0,8	—
Salticidae sp.	—	—	—	—	—	0,8
Gnaphosidae						
<i>Gnaphosa</i> sp.	—	—	—	—	8,0	2,4
<i>Poecilochroa</i> sp.	—	—	—	—	0,8	—
Thomisidae sp.	—	—	1,6	—	—	1,6
Clubionidae						
<i>Zora</i> sp.	0,8	—	—	—	—	—
<i>Clubiona</i> sp.	4,0	—	4,0	—	2,4	—
Theridiidae						
<i>Robertus lividus</i>	3,2	—	—	—	—	—
<i>Theridion</i> sp.	0,8	—	—	—	—	—
Agelenidae						
<i>Hahnia ononidum</i>	—	—	—	—	0,8	—
Lycosidae						
<i>Pardosa</i> sp.	4,8	—	—	—	4,0	3,2
Araneidae						
<i>Cyclosa conica</i>	1,6	—	—	—	1,6	—
<i>Araneus</i> sp.	0,8	—	—	—	3,2	—

Таблица 42. Продолжение.

Table 42. Continue.

Виды и группы	Пробные лесные участки					
	Ельник зеленомошный	Вырубка ельника	Липняк папоротниковый	Вырубка липняка	Сосняк кладониевый	Вырубка сосняка
Linyphiidae						
<i>Macrargus multesimus</i>	0,8	—	—	—	—	—
<i>Oreonetides vaginatus</i>	0,8	—	—	—	—	—
<i>Linyphia</i> sp.	2,4	—	—	—	0,8	—
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	—	—	—	—	1,6	—
Micryphantidae						
<i>Wideria melanocephala</i>	1,6	—	—	—	—	—
<i>Gongylidium rufipes</i>	—	0,8	—	—	—	—
Opiliones						
<i>Opilionidae</i> sp.	4,0	—	—	—	—	—
Insecta						
Hemiptera	0,8	—	—	—	—	—
Homoptera						
<i>Cicadidae</i> sp.	1,6	—	—	—	—	—
Coleoptera						
Dytiscidae						
<i>Dytiscus</i> sp.	0,8	1,6	—	—	—	—
Carabidae						
<i>Amara similata</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>A. brunnea</i>	—	—	—	—	2,4	—
<i>Amara</i> sp.	2,4	—	2,4	—	—	—
<i>Anisodactylus binotatus</i>	—	1,6	1,6	—	—	—
<i>Bembidion unicolor</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>B. proferans</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>B. quadrimaculatum</i>	—	—	—	0,8	—	0,8
<i>Bembidion</i> sp.	—	—	—	—	0,8	—
<i>Calathus micropterus</i>	2,4	—	—	—	2,4	—
<i>Epaphius secalis</i>	—	—	4,0	—	—	—
<i>Harpalus affinis</i>	—	—	0,8	—	—	—
<i>H. fuliginosus</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>Hicrolestes maurus</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>Poecilus cupreus</i>	—	—	1,6	—	—	—
<i>P. oblongopunctatus</i>	13,6	—	—	—	5,6	—
Staphylinidae						
<i>Anthophagus caraboides</i>	—	0,8	—	—	—	—
<i>Bryocharis analis</i>	—	—	0,8	—	—	—
<i>Bolitochara lumelata</i>	—	—	—	—	0,8	—

Таблица 42. Продолжение.

Table 42. Continue.

Виды и группы	Пробные лесные участки					
	Ельник зеленомошный	Вырубка ельника	Липняк папоротниковый	Вырубка липняка	Сосняк кладониевый	Вырубка сосняка
<i>Ochthebium fracticorne</i>	—	—	—	—	2,4	—
<i>Geostiba circellaris</i>	—	—	—	—	4,0	—
<i>Gyrophypnus angustatus</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>Latrobium brunnipes</i>	3,2	1,6	—	—	—	—
<i>L. geminum</i>	2,4	0,8	—	—	—	—
<i>Ischnosoma splendidus</i>	—	—	—	—	2,4	—
<i>Mycetoporus</i> sp.	—	—	—	—	0,8	—
<i>Oxypoda annularis</i>	—	—	—	—	1,6	—
<i>O. haemorrhoea</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>Quedius limbatus</i>	0,8	0,8	—	—	—	—
<i>Q. boops</i>	—	—	—	—	0,8	0,8
<i>Q. fuliginosus</i>	—	0,8	—	—	—	—
<i>Tachyporus nitidulus</i>	0,8	—	—	—	—	—
<i>T. chrysomelinus</i>	—	—	—	—	1,6	—
Elateridae						
<i>Agripnus murimus</i>	—	—	—	—	0,8	0,8
<i>Ampedus</i> sp.	—	—	—	0,8	—	0,8
<i>Athous subfuscus</i>	4,0	—	—	—	—	—
<i>Dalopius marginatus</i>	2,4	0,8	1,6	2,4	—	—
<i>Hypnoidus rivularius</i>	—	—	—	—	0,8	—
<i>Oedosternus quadripustulatus</i>	—	—	—	0,8	—	—
<i>Liotrichus affinis</i>	4,8	—	—	0,8	—	—
<i>Prosternon tessellatum</i>	—	—	—	—	3,2	2,4
<i>Selatosomus aeneus</i>	—	—	6,4	—	1,6	2,4
<i>S. impressus</i>	—	—	—	—	0,8	2,4
<i>S. gravidus</i>	—	—	1,6	—	—	—
<i>S. nigricornis</i>	—	2,4	—	0,8	—	—
<i>S. spretus</i>	—	—	—	—	—	—
<i>S. cruciatus</i>	—	—	—	0,8	—	—
Scarabaeidae						
<i>Serica brunnea</i>	—	—	—	—	10,4	—
Cantharidae						
<i>Cantharis livida</i>	—	0,8	—	—	—	1,6
Buprestidae						
<i>Sphenoptera</i> sp. 1	—	0,8	—	—	—	—
Byrrhidae						
<i>Byrrhus fasciatus</i>	—	—	—	—	0,8	—

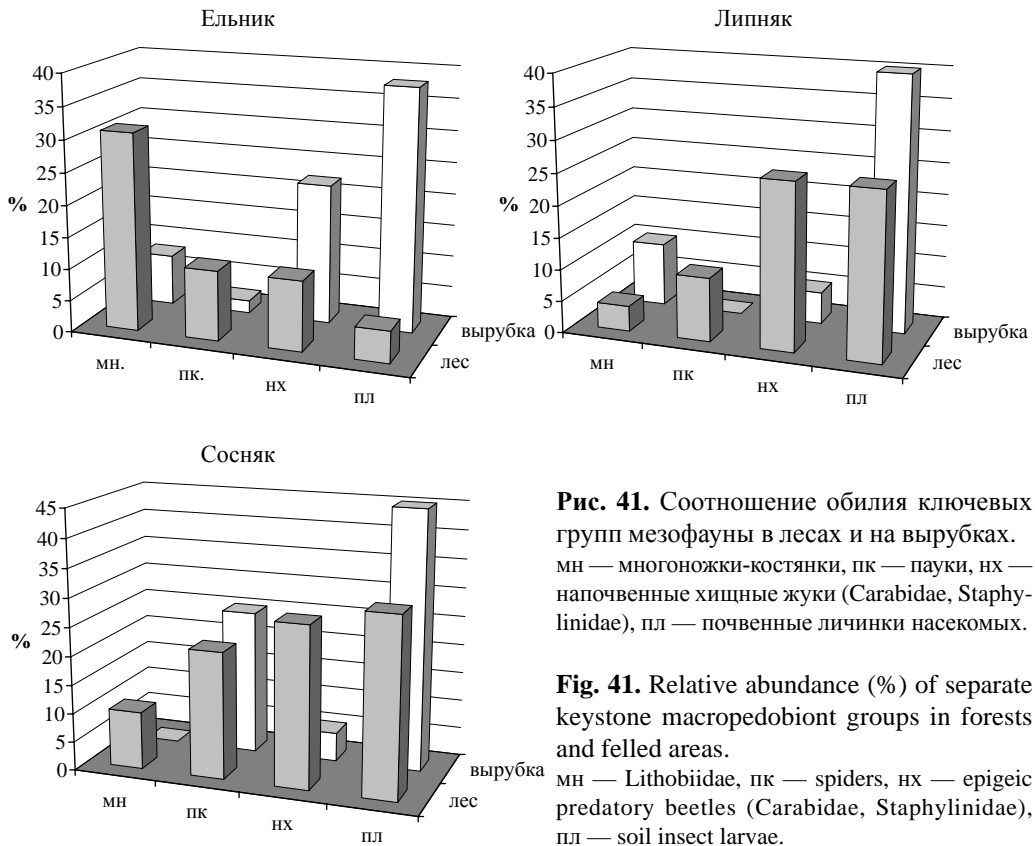
Таблица 42. Продолжение.

Table 42. Continue.

Виды и группы	Пробные лесные участки					
	Ельник зеленомошный	Вырубка ельника	Липняк папоротниковый	Вырубка липняка	Сосняк кладониевый	Вырубка сосняка
Nitidulidae						
<i>Meligethes</i> sp.	—	0,8	—	—	—	—
Cerambycidae						
<i>Acmalops pratensis</i>	—	—	—	—	0,8	—
Curculionidae l.						
<i>Otiorrhynchus</i> sp. l.	1,6	—	—	—	15,2	5,6
Coleoptera sp. l	3,2	—	0,8	—	—	—
Diptera						
Tipulidae						
<i>Tipula marmorata</i>	0,8	—	—	—	—	—
Sciaridae sp.	—	0,8	—	—	—	—
Limoniidae l.	—	1,6	—	—	—	—
Dolichopodidae						
<i>Dolichopus</i> sp.	—	0,8	0,8	—	—	—
Rhagionidae						
<i>Rhagio scolopaceus</i>	—	2,4	1,6	0,8	2,4	—
Asilidae sp.	—	—	—	—	1,6	—
Tabanidae						
<i>Silvius notatus</i>	2,4	0,8	0,8	—	1,6	—
Muscidae						
<i>Wolfartia magnifica</i>	—	0,8	—	—	—	—
Lepidoptera						
Noctuidae l.	2,4	—	—	—	—	—
Всего (на 1 м <sup>2</sup> )	238,4	39,2	56,8	15,2	109,6	32,0
(на 1 пробу)	14,9 ±0,7	2,45 ±0,1	3,55 ±0,2	1,0 ±0,03	6,8 ±0,3	2,0 ±0,1

жение лесного полога приводит к резкому снижению видового богатства поверхностно-подстилочных форм. Но эта тенденция не затрагивает часть мезофауны, тесно связанную с минеральным горизонтом почвы. Почва под лесом прогревается слабо, несмотря на исчезновение мерзлоты в южной тайге, о чем свидетельствует относительно низкая численность дождевых червей и почвенных личинок насекомых. Но на вырубках при освещении поверхности почвы разнообразие внутрипочвенного комплекса мезопедобионтов либо остается на прежнем уровне, либо возрастает.

На рис. 41 показано соотношение ключевых групп мезофауны. В ельнике, где был отмечен максимальный уровень численности животных, основу населения составляли много-



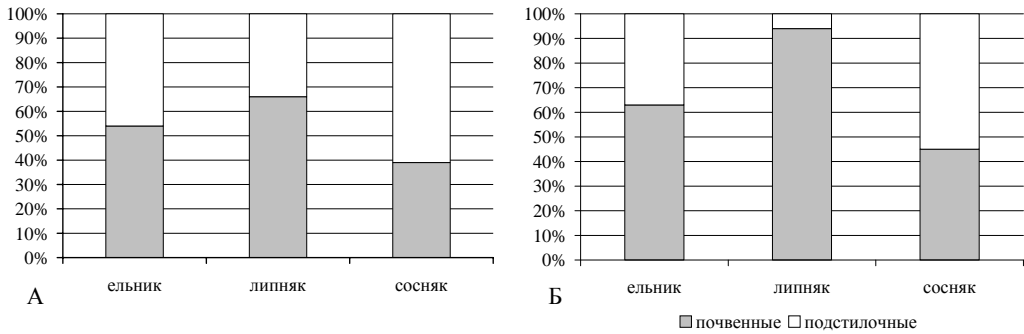
**Рис. 41.** Соотношение обилия ключевых групп мезофауны в лесах и на вырубках. mn — многоножки-костянки, pk — пауки, nx — напочвенные хищные жуки (Carabidae, Staphylinidae), пл — почвенные личинки насекомых.

**Fig. 41.** Relative abundance (%) of separate keystone macropedobiont groups in forests and felled areas.

mn — Lithobiidae, pk — spiders, nx — epigeic predatory beetles (Carabidae, Staphylinidae), пл — soil insect larvae.

ножки-костянки (*M. curtipes* и *L. proximus*). Кроме того, в подстилке были многочисленны энхитреиды и улитки, составлявшие соответственно 21 и 9% от общей численности. Следует отметить повышение разнообразия населения дождевых червей, представленных тремя видами. На вырубке ельника к ним добавляется еще *L. castaneus*. Жуки, в первую очередь, жужелицы и стафилиниды, занимают второе место по обилию после многоножек. Наиболее многочисленен в пробах лесных местообитаний был *P. oblongopunctatus*, на вырубке он исчезал. Абсолютное обилие жуков там снижалось, но относительный вес жесткокрылых в сообществе возрастал за счет резкого снижения обилия многоножек, олигохет и улиток. Следует отметить также увеличение обилия двукрылых на вырубке, представленных шестью семействами. В то же время под пологом ельника были обнаружены лишь личинки типулид и табанид. Среди дождевых червей на вырубке практически исчезают типичные таежные виды — *E. nordenskioldi* и *D. octaedra*, и появляются единичные *L. rubellus*, характерные для смешанных лесов и в данном районе характерные для липняка. В комплексе почвенных беспозвоночных ельника появлялись также представители *Opiliones*, которые не были отмечены в других лесных участках подзоны.

В липняке на фоне общей обедненности комплекса мезофауны доминируют энхитреиды. Единичные дождевые черви, найденные в этом участке, представлены видами, характерными для европейских хвойно-широколиственных лесов. В то же время там отсутствовал *E.*



**Рис. 42.** Вертикальная структура локальных сообществ мезофауны лесных участков и вырубок.

А — лесные участки, Б — вырубки.

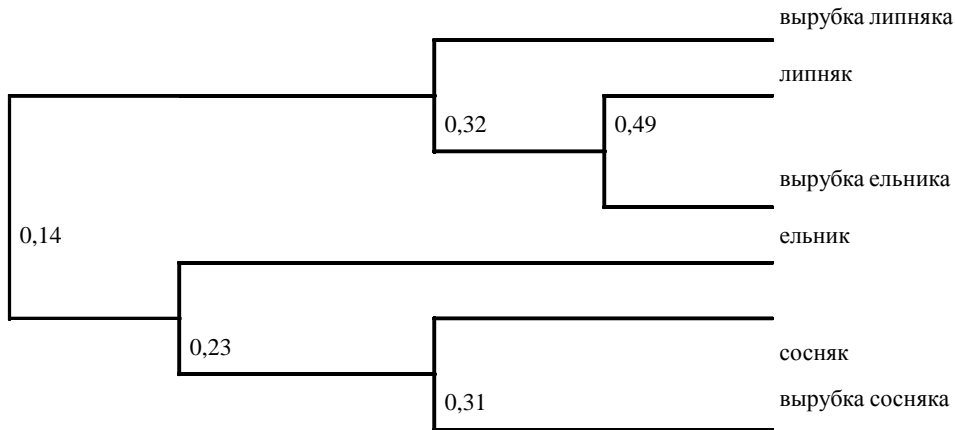
**Fig. 42.** Vertical structure of local macrofauna communities in forest habitats and felled areas.

А — forest plots, Б — felled plots.

*nordenskioldi*, широко распространенный в дренированных лесных почвах Сибирской тайги. По относительному обилию (см. рис. 41) в липняке наибольшее значение имеют жесткокрылые и пауки. Последние были представлены всего двумя видами. Из жуков наиболее разнообразны комплексы жужелиц и щелкунов. Среди жужелиц отмечено присутствие различных жизненных форм, занимающих разные почвенно-растительные ярусы — от страто-хортобионтов до эндогеобионтов. Среди щелкунов особенно многочисленны личинки *S. aeneus*. Этот вид предпочитает хорошо прогреваемые легкие почвы и широко распространен в открытых местообитаниях. Его высокая численность в липняке, очевидно, определяется микроклиматическими условиями, обеспечившими сохранение реликтового лесного сообщества. Следует отметить также появление в липняке геофилид, отсутствовавших в более северных районах с мерзлотными почвами. Они представлены единичными особями *G. proximus*, который сохранялся и на вырубке липового леса. Таким образом, в структуре сообщества липняка проявляется тенденция к увеличению разнообразия форм, связанных с почвенным ярусом, при этом среди обитателей почвенного горизонта появляются теплолюбивые формы, характерные для южной части лесной зоны и открытых местообитаний. На вырубке липняка доминировали почвенные личинки щелкунов с относительным обилием более 40%.

В сосняке лишайниковом на хорошо прогреваемом склоне наиболее высокое разнообразие характерно для подстилочных хищников, составляющих до 70% от общего видового богатства данного местообитания и около 60% численности (см. рис. 41). В то же время там достаточно разнообразно и население почвенного горизонта, в состав которого включаются не только личинки щелкунов, но и пластинчатоусых и долгоносиков, связанных с корнями растений.

На вырубке сосняка групповой состав мезофауны кардинально менялся. Напочвенные хищники (пауки, жужелицы и стафилиниды) были представлены единичными особями. Среди жесткокрылых, составлявших около 50% от общей численности, преобладали личинки щелкунов и долгоносиков. Таким образом, на склоне водораздела, занятом лесной растительностью, на фоне широких различий почвенного населения, обусловленных соста-



**Рис. 43.** Дендрограмма фаунистического сходства лесных пробных участков (по Жаккару)

**Fig. 43.** Dendrogramma of faunistic similarity of forest experimental plots (after Jaccard).

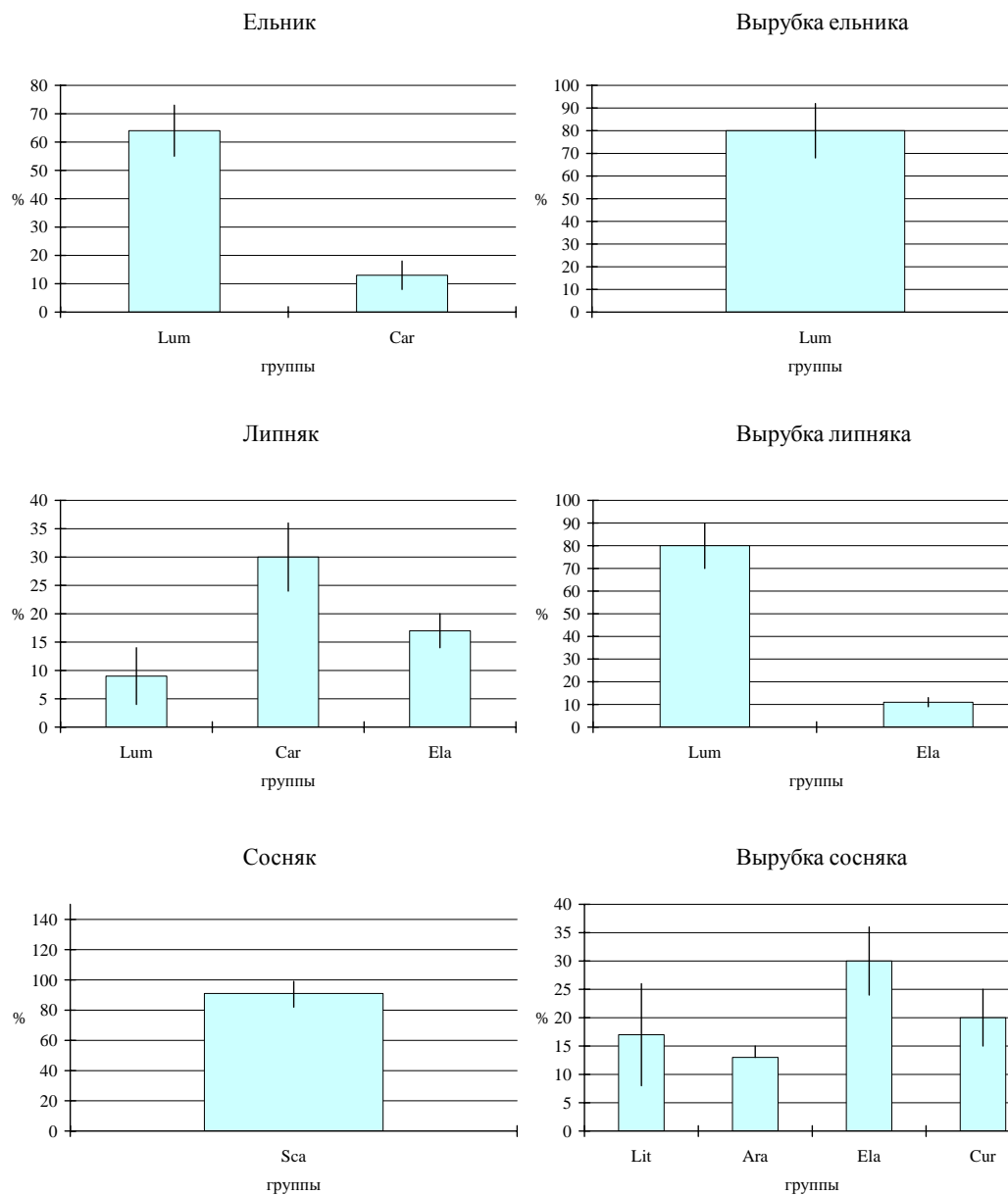
вом эдификаторных древесных пород и структурой напочвенного покрова, наблюдается тенденция к увеличению разнообразия и обилия внутрипочвенного комплекса беспозвоночных в сравнении с лесными участками более северных подзон тайги. Сведение леса усиливает эту тенденцию: на вырубках доминировали почвенные личинки насекомых. Вырубка ельника отличалась от вырубок других лесных группировок по составу таксонов высокого ранга: там преобладали личинки двукрылых, составлявшие до 18% от всего комплекса мезофауны, а на вырубках липняка и сосняка — личинки жуков. Таким образом, на вырубке плакорного ельника сохраняется одна из характерных черт структуры таежных комплексов педобионтов — доминирование личинок двукрылых.

Проведенные сравнения вертикальной структуры сообществ мезофауны показали различия в соотношении подстилочных и почвенных форм на суглинистых почвах под зональными группировками и на песчаных почвах под сосняками (рис. 42). В ельнике и липняке почвенные формы составляли более половины общего обилия в ненарушенных лесах, а на вырубках — 60–95%. В сосняке доля почвенных форм составляла около 40%, что достаточно много для сухого леса на песчаной гриве с лишайниковым покровом. На вырубках эти соотношения сдвигались в сторону расширения доли почвенных форм.

В табл. 43 показаны результаты определения  $\beta$ -разнообразия локальных сообществ мезофауны лесных участков и вырубок. Различия между лесными участками варьировали в пределах 0,70–0,80. Несколько меньше были различия между ненарушенными лесами и вырубками (0,63–0,70). Наиболее кардинальные различия отмечены для вырубок разных типов лесов (0,69–0,84). На дендрограмме фаунистического сходства (по Жаккару) (рис. 43) лесные участки и вырубки четко разделяется на два кластера, в один из которых включаются вырубки ельника и липняка и липовый лес, а в другой — хвойные леса и вырубка сосняка. Таким образом, состав животного населения на 2-летней вырубке ельника приобретает сходство с группировкой широколиственного леса.

Зоомасса почвенных обитателей варьирует в исследованных участках в широких пределах от 0,2 до 11 г/м<sup>2</sup> (табл. 44). Наибольшая зоомасса отмечена в хвойных лесах, где ее основу





**Рис. 44.** Соотношение (%) ключевых групп мезофауны в лесных участках и на вырубках. Lum — дождевые черви, Car — жуличицы, Ela — личинки шелкунов, Sca — личинки пластинчатоусых, Lit — многоножки-костянки, Ara — пауки, Cur — личинки долгоносиков.

**Fig. 44.** Relations (%) of keystone macrofauna groups in forest habitats and felled areas. Lum — earthworms, Car — ground beetles, Ela — elaterid larvae, Sca — scarabaeid larvae, Lit — Lithobiidae, Ara — spiders, Cur — curculionid larvae.

**Таблица 43.** β-разнообразие животного населения лесных участков.**Table 43.** β-diversity of the animal population in forest habitats.

	Ельник	Вырубка ельника (березняк)	Липняк	Вырубка липняка	Сосняк
Ельник	0,63	0,72	0,87	0,70	0,84
Вырубка ельника (березняк)		0,51	0,69	0,83	0,81
Липняк			0,68	0,81	0,78
Вырубка липняка				0,93	0,84
Сосняк					0,70

составляют дождевые черви (ельник и его вырубка) и личинки пластинчатоусых жуков (сосняк). В липняке зоомасса почти на порядок ниже, чем в темнохвойной тайге, прежде всего за счет низкой численности дождевых червей. На 2-летних вырубках ельника и сосняка зоомасса резко снижается в сравнении с ненарушенными лесами. Лишь в липняке ее величина остается на том же уровне, как в лесу. В ельнике и на его вырубке основу зоомассы составляют дождевые черви (до 70%) (рис. 44). В лесу значительную зоомассу составляют также жужелицы. На вырубке их относительный вес снижается, и там возрастает роль личинок златок. В липняке доминируют щелкуны и жужелицы, а на вырубке липняка жужелицы исчезают, и основу зоомассы составляют черви и личинки щелкунов. В данном случае общая зоомасса на вырубке оказывается выше, чем в ненарушенном лесу, за счет увеличения обилия проволочников. Под пологом сосны более 90% массы приходится на долю личинок пластинчатоусых, а на вырубке, где величина зоомассы очень низка, нет четко выраженных доминантов. Там можно отметить возрастание абсолютного и относительного обилия разных функциональных групп беспозвоночных — напочвенных хищников (литобиид, пауков), почвенных миксофагов (личинок щелкунов) и фитофагов, связанных с корнями травянистых растений (личинки долгоносиков) при снятии пресса лесного доминанта *S. brunnea*. Таким образом, только на плакоре в темнохвойной тайге после нарушения древесного полога сохраняется структурная основа животного населения, в процессе восстановления липняка и сосняка происходит почти полная смена групповой структуры зоомассы.

Проведены сравнения разнообразия и выравненности локальных сообществ мезофауны, результаты которых представлены в табл. 45. Наиболее высокая насыщенность видового богатства отмечена в сосняке, где большая часть видов представлена единичными особями, и степень доминирования наиболее низка. Индекс Менхиника наиболее низок в ельнике, но на вырубке он повышается за счет резкого снижения обилия доминирующих видов. Показатели разнообразия в ненарушенных лесах у вершины водораздельного склона существенно ниже, чем в аazonальном сосняке. Но на вырубках этих

**Таблица 44.** Биомасса (г/м<sup>2</sup>) почвенной мезофауны в лесных экосистемах южной тайги.**Table 44.** Biomass (g/m<sup>2</sup>) of the soil mesofauna in forest ecosystems of the southern taiga.

Виды и группы	Пробные лесные участки					
	Ельник зеленомошный	Вырубка ельника	Липняк папоротниковый	Вырубка липняка	Сосняк кладониевый	Вырубка сосняка
Lumbricidae	4,480	3,48	0,040	0,560	—	—
Enchytraeidae	0,140	0,073	0,126	0,032	—	—
Mollusca	0,167	0,008	—	—	—	—
Myriapoda	0,261	0,037	0,019	0,014	0,049	0,048
Aranei	0,266	0,020	0,036	—	0,143	0,038
Orthoptera	0,002	—	—	—	—	—
Hemiptera	0,016	—	—	—	—	—
Dytiscidae	0,038	0,04	—	—	—	—
Carabidae	0,897	0,09	0,136	0,014	0,164	0,008
Staphylinidae	0,055	0,046	0,002	—	0,033	0,030
Elateridae	0,211	0,05	0,079	0,074	0,260	0,085
Scarabaeidae	—	—	—	—	10,162	—
Vulpesidae	—	0,46	—	—	—	—
Cantharidae	—	—	—	—	—	0,015
Byrrhidae	—	—	—	—	0,059	—
Nitidulidae l.	—	0,008	—	—	—	—
Cucujidae l.	—	0,008	—	—	—	—
Cerambycidae	—	—	—	—	0,004	—
Curculionidae l.	0,014	—	—	—	0,149	0,062
прочие	0,066	0,033	0,015	—	0,092	—
Итого: г/м <sup>2</sup>	6,831	4,400	0,467	0,698	11,197	0,286

лесов разнообразие и выравненность сообществ повышаются. В то же время на вырубке сосняка разнообразие снижается за счет сужения видового богатства, хотя выравненность там возрастает (на вырубке снижается доминирование личинок *S. brunnea*, и долгоносиков). Был рассчитан индекс разнообразия, общий для всех лесных участков и вырубок катены, составивший 3,32. В сосняке разнообразие комплекса мезофауны составляло более 95% от общего разнообразия, в то время как в темнохвойной тайге и в липняке локальное разнообразие составляло соответственно 75 и 60% от общей величины. В этих участках показатели выравненности локальных сообществ мезофауны были наиболее низкими.

Состав доминантов очень четко различается в трех исследованных типах леса (табл. 46). Доминанты ельника сохраняют свое преимущество и в сосняке, хотя там формируется полидоминантный комплекс, включающий пять видов с относительным весом 5 и более процентов. В липняке основную роль играют личинки *S. aeneus* и жулицицы *E. secalis*. На вырубках состав доминантов кардинально меняется: на участке ельника начинают доминиро-

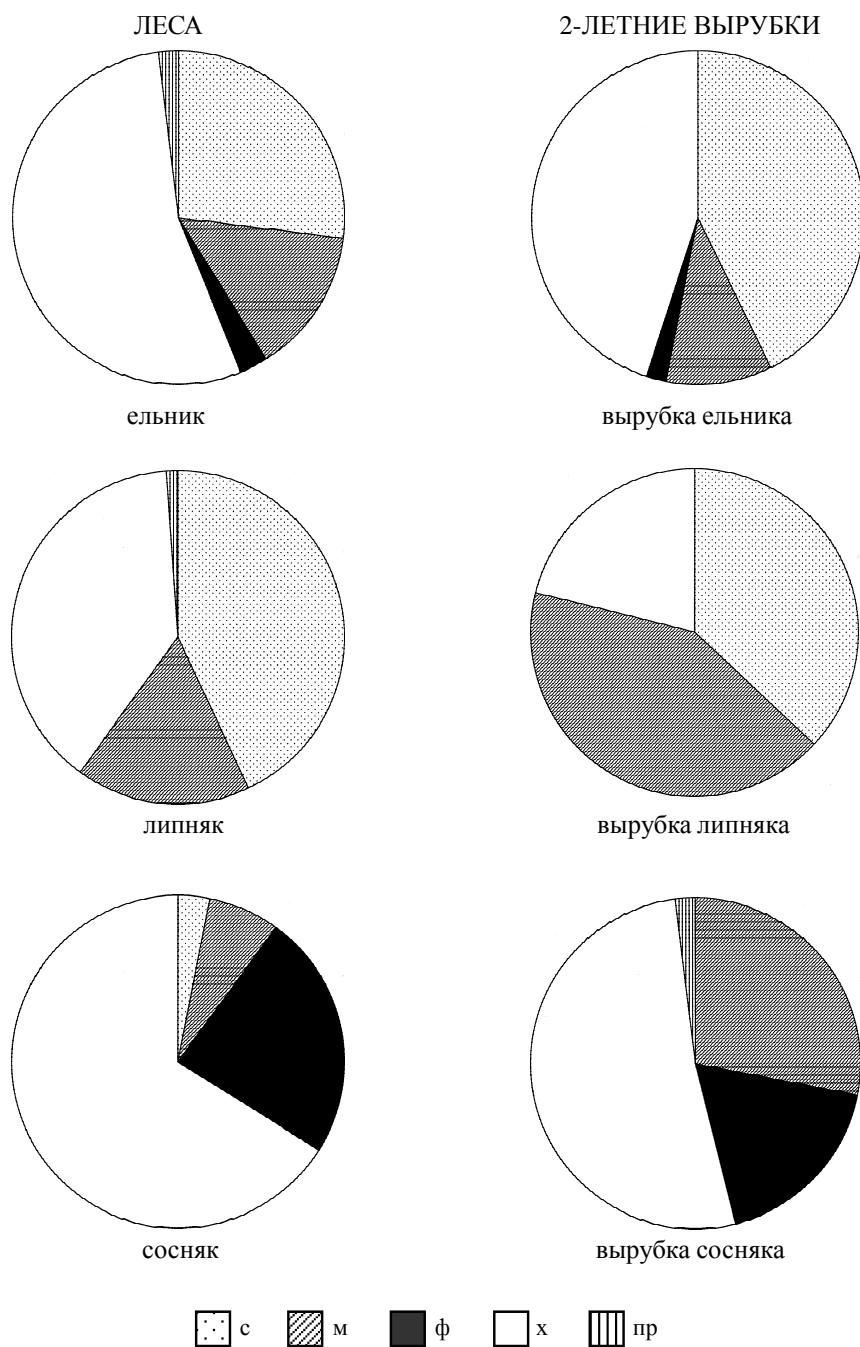
**Таблица 45.** Индексы разнообразия и выравненности мезофауны лесных участков южной тайги.**Table 45.** Diversity and evenness indices of local mesopedobiont communities in forest plots of the southern taiga.

Индексы	Пробные лесные участки					
	Ельник зеленомошный	Вырубка ельника	Липняк папоротниковый	Вырубка липняка	Сосняк кладониевый	Вырубка сосняка
Менхеника $D_{mn} = S / \sqrt{N}$	2,18	3,05	2,51	2,52	3,95	2,37
Шеннона-Вивера $H' = \sum p_i \ln p_i$	2,51	2,80	2,00	2,18	3,23	2,47
Пиелу $E = H' / \log_2 S$	0,48	0,61	0,45	0,63	0,60	0,63
Бергера-Паркера $d = N_{\max} / N$	0,29	0,24	0,41	0,26	0,15	0,18

вать *Clubiona* sp. и *E. secalis*, характерные доминанты интактного липняка. К ним добавляются почвенно-подстилочные черви *L. rubellus*. Таким образом, комплекс доминантов вырубки ельника приобретает сходство с широколиственным лесом. На вырубке липняка возрастает значение внутривидовых форм — геофилид, личинок *D. marginatus* и долгоносиков. Лишь на вырубке сосняка в составе доминантного комплекса видов преобладают поверхностно обитающие хищники.

Сравнения состава доминирующих видов на разных позициях южно-таежной катены показывают, что в зональных почвах, наряду с подстилочными видами, способными к широким горизонтальным миграциям, большую роль начинают играть и почвенные обитатели. При уничтожении древесного полога эта тенденция усиливается и в темнохвойном и широколиственном лесах, что свидетельствует о сохранении дефицита тепла в почвенном ярусе даже у южного предела тайги. В сосняке, и на его вырубке на песчаной почве, пересыхающей летом, доминируют напочвенные пауки, а также некоторые почвенные личинки, связанные непосредственно с корнями растений. На песчаных грибах южной тайги ведущим фактором формирования структуры сообщества мезофауны является дефицит влаги.

Трофическая структура локальных сообществ широко варьировала в разных типах леса и заметно изменялась на 2-летних вырубках в сравнении с ненарушенными лесными участками (рис. 45). В ельнике более 40% численности составляют сапрофаги (детритофаги) и почвенные личинки со смешанным питанием, способные сочетать сапрофагию и фитофагию в зависимости от влажности и обеспеченности почвы органикой. Хищники составляли немного более 50%, кроме того, под пологом темнохвойного леса появляется группировка напочвенных фитофагов. Последние составляли лишь несколько процентов; это — питающиеся в растительном ярусе наземные формы, облигатно связанные с почвой на ювенильных стадиях развития. В целом трофическая структура мезофауны ельника соответствует модели, характерной для хвойно-широколиственных лесов, с широким развитием сапрофильного комплекса. В данном случае сапрофильный комплекс представлен детритофага-



**Рис. 45.** Трофическая структура комплексов мезофауны лесных участков южной тайги. с — сапрофаги, м — миксофаги, ф — фитофаги, х — хищники, пр. — прочие.

**Fig. 45.** Trophic structure of macrofauna communities in forest habitats of the southern taiga. с — saprophaga, м — mixophaga, ф — phytophaga, х — predators, пр. — others.

**Таблица 46.** Структура доминирования комплексов почвенных животных лесов и вырубок (% от общей численности).**Table 46.** Domination structure of soil animal communities in forest and felled area plots (% of total numbers).

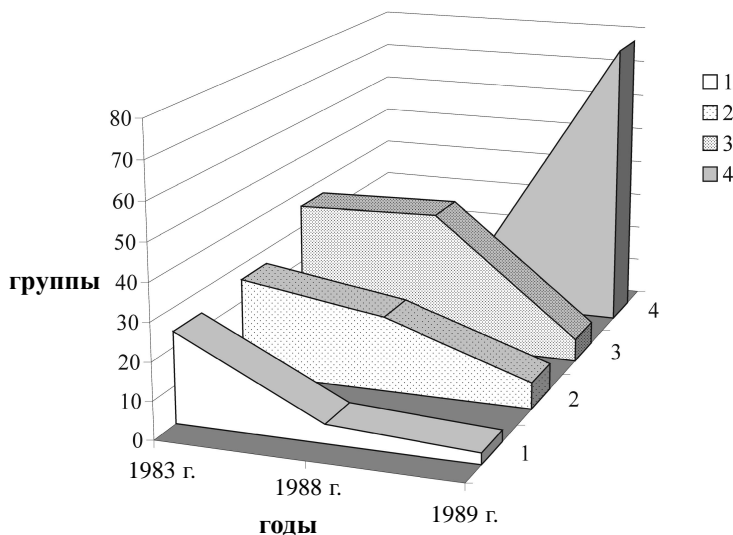
Лесные участки	Ельник	Липняк	Сосняк
<i>Enchytraeidae</i>	21,0	40,8	—
<i>Monotarsobius curtipes</i>	27,2	+	10,2
<i>P. oblongopunctatus</i>	5,6	—	5,1
<i>Clubiona</i> sp.	+	7,0	—
<i>Eraphius secalis</i>	—	5,6	—
<i>Selatosomus aeneus</i>	—	11,2	+
<i>Serica brunnea</i>	—	—	9,5
<i>Gnaphosa</i> sp.	—	—	7,3
<i>Otiorrhynchus</i> sp. 1.	+	—	13,8
Вырубки	ельник	липняк	сосняк
<i>Enchytraeidae</i>	17,9	26,3	—
<i>Monotarsobius curtipes</i>	5,9	—	17,5
<i>Clubiona</i> sp.	8,8	—	—
<i>Eraphius secalis</i>	7,4	—	—
<i>Lumbricus rubellus</i>	4,4	10,5	—
<i>Geophilus proximus</i>	—	10,5	—
<i>Dalopius marginatus</i>	+	15,7	—
<i>Otiorrhynchus</i> sp. 1.	—	—	17,5
<i>Pardosa</i> sp.	—	—	10,0
<i>Gnaphosa</i> sp.	—	—	7,5
<i>S. impressus</i>	—	—	7,5
Thomisidae sp.	+	—	5,0
<i>Cantharis livida</i>	+	—	5,0

ми и микрофитофагами; первичные разрушители подстилки отсутствуют, что свойственно таежным сообществам педобионтов. На вырубке в трофической структуре сохраняются соотношения между отдельными группировками, но имеется тенденция к расширению относительной доли сапрофагов за счет снижения веса хищников. В липняке соотношения основных трофических группировок типична для широколиственных лесов с преобладанием сапрофильного комплекса. Однако, в отличие от европейских районов России, здесь практически не развит комплекс первичных разрушителей опада, в котором на Русской равнине большую роль играют диплоподы и мокрицы. Следует отметить, что в Средней Сибири, в средней тайге уже появляются представители диплопод под пологом лесов с мохово-травяным покровом. В частности, в Приенисейской тайге в окрестностях пос. Мирное на левом берегу нами были отмечены представители *Polyzoniidae* и отряда *Nematorphora*, которые регулярно встречались в почвенных пробах. Проведенные в 1980–90-х гг количественные учеты многоножек в этом районе показали, что в среднетаежных лесах на относительно дренированных почвах численность *Angarozonium amurense* может достигать 30 и более экз. на кв.метр (Воробьева и др., 2002). В южной тайге диплоподы представляют одну из наиболее многочисленных групп в комплексах мезофауны (Бызова, Чадаева, 1965).

На вырубке липняка, как и на вырубке ельника, можно отметить лишь количественные изменения, направленные в сторону расширения сапрофильного блока. В сухом сосняке преобладают поверхностно обитающие хищники, доля сапрофагов весьма незначительна, но в этом участке широко представлена группировка фитофагов. В отличие от фитофагов ельника, в сосняке преобладали внутрпочвенные обитатели. На этой вырубке сапрофаги исчезают, но при этом расширяется значение миксофагов за счет сокращения доли хищников. Фитофаги практически сохраняют свое место в трофической структуре. Таким образом, на вырубке сосняка можно отметить качественные изменения в структуре локального сообщества. Расширение значения миксофагов можно связать с резкими межгодовыми колебаниями влажности и связанной с этим доступности органических остатков в почве и развивающейся на них микробной активности. В сухие периоды активного сезона почвенные личинки переключаются на питание растительной или животной пищей в зависимости от своего пищевого спектра.

#### *Динамика населения почв вырубок и гарей*

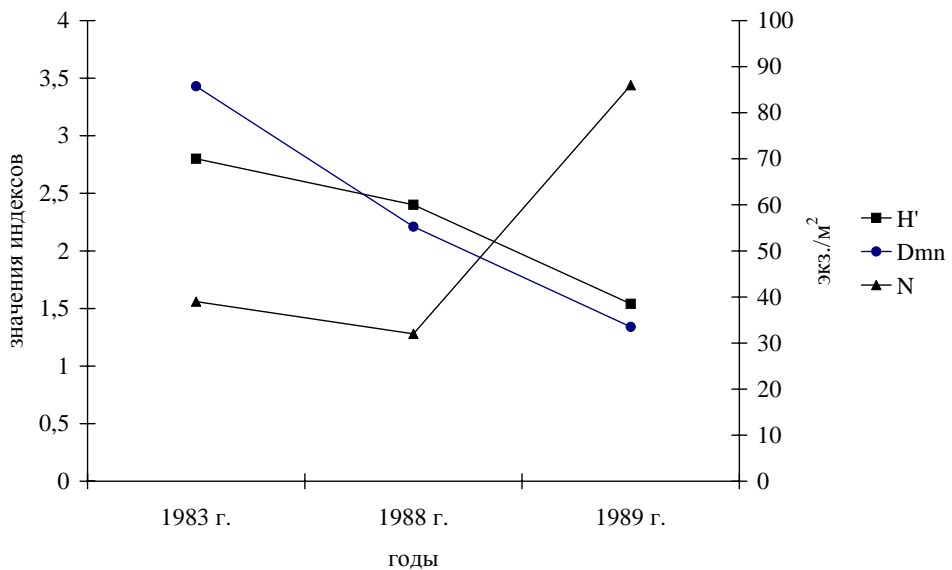
На вырубке ельника были проведены 3-кратные обследования почвенной мезофауны в 1983, 1988 и 1989 гг., что позволило проследить ход демулационной сукцессии животного населения почвы со второго по восьмой год восстановления. На вырубке формировался березняк с разнотравным напочвенным покровом, в котором преобладал вейник и листовые мхи. В течение первых пяти лет численность мезопедобионтов на вырубке была в 5–6 раз ниже, чем в лесу, на восьмой год она возросла в 2,5 раза, в основном за счет повышения обилия дождевых червей. В течение первых лет шло снижение видового бо-



**Рис. 46.** Динамика относительного обилия ключевых групп мезофауны на вырубке ельника. 1 — энхитреиды, 2 — напочвенные хищники, 3 — почвенные личинки насекомых, 4 — дождевые черви.

**Fig. 46.** Dynamics of relative abundance of macrofauna keystone groups in the felled area of spruce forest.

1 — enchytraeids, 2 — epigeic predators, 3 — soil insect larvae, 4 — earthworms.



**Рис. 47.** Динамика обилия и разнообразия мезофауны на вырубке ельника.  $H'$  — индекс Шеннона,  $Dmn$  — индекс Менхиника,  $N$  — общая численность мезофауны (экз./м<sup>2</sup>).

**Fig. 47.** Dynamics of abundance and diversity of the macrofauna community in the felled area of spruce forest.

гатства за счет исчезновения лесных видов. Если на 2-летней вырубке число видов составляло около 50% от разнообразия лесного комплекса, то в последующие годы наблюдалось дальнейшее сокращение числа видов в основном за счет напочвенных хищников. При сравнении состава населения 4- и 8-летней вырубок отмечено исчезновение стафилинид: на зарастающей 4-летней вырубке из 5 видов встречались только *Lathrobium brunripes* и *Anthophagus caraboides*, в следующем году они исчезли вовсе. В то же время отмечено возрастание обилия и разнообразия дождевых червей, которые на 8-летней вырубке были представлены 4 видами: к *E. nordenskioldi* и *L. rubellus* добавились *L. castaneus* и *O. lacteum*. Кроме того, на вырубке появляются фитофаги — подстилочные полужесткокрылые и почвенные личинки долгоносиков и гусеницы совок. На рис. 46 показаны годовые изменения относительного обилия ключевых компонентов почвенной мезофауны — подстилочных сапрофагов (энхитреиды), напочвенных хищников, почвенных личинок насекомых и дождевых червей. На фоне снижения трех первых группировок наблюдалось увеличение относительного и абсолютного обилия дождевых червей. В целом видовое богатство вырубок в течение периода наблюдений снизилось в 1,7 раза, а численность увеличилась более чем вдвое. В то же время биомасса животных на вырубке снижалась в первые годы: в 1988 г. она составляла не более 7% от зоомассы ельника. При этом доля червей составляла более 90% от общей величины. В 1989 г. величина зоомассы возросла в три раза в сравнении с предыдущим годом, в основном за счет увеличения массы червей. Следует отметить, что на вырубке преобладали ювенильные особи. В ельнике средняя масса червей составляла 0,3–0,5 г, на вырубке 2–4 годов — 0,8–0,9 г. Там остава-



**Таблица 47.** Погодовые изменения структуры доминирования на вырубке ельника (% от общей численности).

**Table 47.** Annual changes of domination structure on the felled area of the spruce forest (% of the total population density).

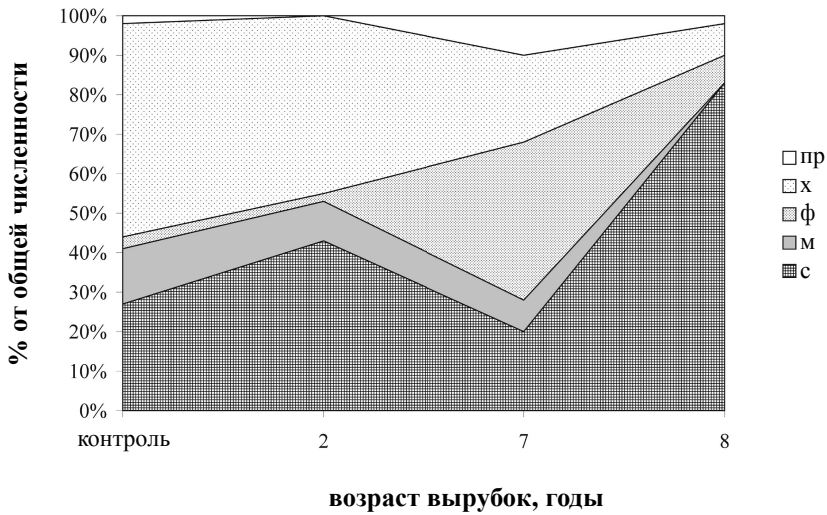
Виды	Годы		
	1986	1988	1989
<i>Lumbricus rubellus</i>	6,1		
<i>Monotarsobius curtipes</i>	8,1		
<i>Selatosomus nigricornis</i>	6,1		
<i>Rhagio scolopaceus</i>	6,1		
Enchytraeidae	24,4	5,0	
Noctuidae, l.		20,0	
Hemiptera		12,5	
Curculionidae, l.		7,5	
<i>Eisenia nordenskioldi</i>		12,5	54,6
<i>Pardosa</i> sp.		10,0	5,5
<i>Dendrobaena octaedra</i>			20,3

лись лишь немногочисленные взрослые особи. На 5-й год повышение численности дождевых червей на порядок (до 68,0 экз./м<sup>2</sup>) шло за счет появления массового количества молоди со средней массой около 0,02 г.

На рис. 47 представлены изменения обилия почвенной мезофауны и величин индексов разнообразия и видовой насыщенности. На фоне возрастания численности мезофауны показатели разнообразия комплексов животных снижаются. На вырубке 5-го года снижение идет за счет резкого снижения выравненности локального сообщества. Величина индекса Пиелу в 1986–88 гг. составляла 0,63–0,61, а в 1989 г. — всего 0,40, а индекс Бергера-Паркера при этом изменялся от 0,24–0,20 до 0,54.

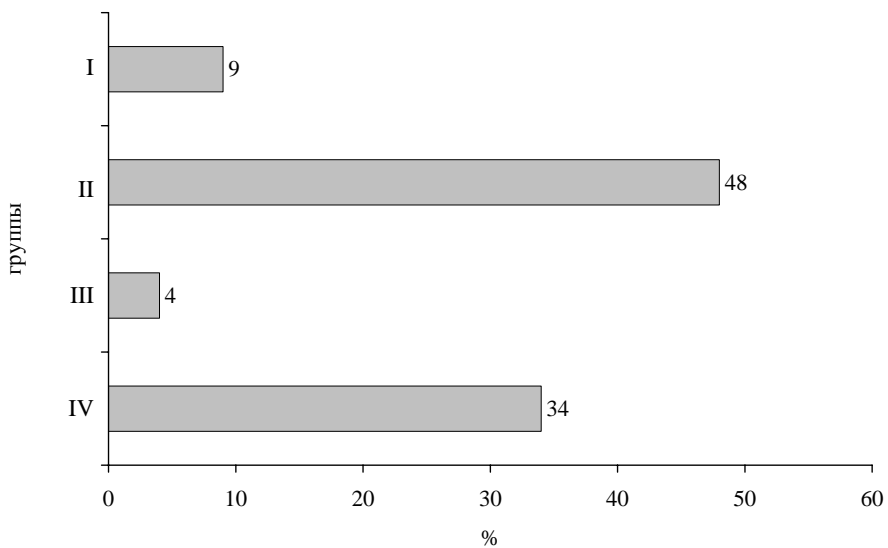
Табл. 47 показывает изменения состава доминантного комплекса. На молодой вырубке основу населения составляли энхитреиды и виды, отсутствовавшие под пологом леса и появляющиеся на вырубках разных типов леса. Доминантный комплекс 7-летней вырубки кардинально изменяется: там большую роль играют почвенные формы корнегрызущих фитофагов и дождевые черви. В следующем году *E. nordenskioldi* и *D. octaedra* формируют более 70% обилия комплекса мезопедобионтов.

В соответствии с изменениями в составе доминантов и соотношений абсолютного обилия отдельных групп на вырубке отмечены и изменения трофической структуры комплексов беспозвоночных (рис. 48). В 1988 г. в составе населения преобладают фитофаги, на следующий год — сапрофаги. При этом в сравнении с ельником и с 2-летней вырубкой наблюдается сужение доли хищников, преобладание которых характерно для таежно-лесных сообществ мезофауны. Таким образом, в первые годы зарастания вырубки под пологом формирующегося вторичного березняка наблюдаются разнонаправленные пульсации состава и функциональной структуры животного населения, что свидетельствует о неустойчивости сообществ и зависимости их состава от погодных условий отдельных годов. В то же время на вырубке появляются виды, отсутствовавшие в темнохвойной тайге и в липняке, характерные для подзон смешанных и лиственных лесов — подстилочные личинки Erotylidae,



**Рис. 48.** Многолетняя динамика трофической структуры мезофауны на вырубке ельника. Контроль — ненарушенный ельник. с — сапрофаги, м — миксофаги, ф — фитофаги, х — хищники, пр. — прочие.

**Fig. 48.** Perennial dynamics of the macrofauna in the felled area of spruce forest. Control — intact spruce stand. с — saprophaga, м — mixophaga, ф — phytophaga, х — predators, пр. — others.



**Рис. 49.** Ярусная структура мезофауны 8-летней гари. Группы: I — герпетобионтные, II — напочвенные, III — подстилочные, IV — почвенные.

**Fig. 49.** Stratial structure of the macrofauna in 8-year burn. Group: I — herpetobionts, II — epigeobionts, III — epigeic, IV — soil.

Nitidulidae, связанные с разлагающейся подстилкой, и корнегрызущие фитофаги (личинки Curculionidae), сопутствующие травянистым растениям. Расширение видового разнообразия дождевых червей и подстилочных жесткокрылых сопровождалось снижением разнообразия видов, характерных для темнохвойных зональных лесов.  $\beta$ -разнообразие между комплексами животных на вырубке в разные годы сильно колеблется. Например, различия видового состава вырубки ельника 2–7-го годов составляло 0,73, 2–8 годов — 0,79. Таким образом, разница с видовым составом комплекса мезопедобионтов интактного ельника увеличивалась с годами. В то же время  $\beta$ -разнообразие населения вырубки 7–8-го годов составляло всего 0,35. В этот период можно отметить некоторую стабилизацию видового состава животных и сдвиг функциональной структуры от модели открытого местообитания с преобладанием фитофагов в сторону лесного типа с расширением сапрофильного комплекса. При этом изменения индексов разнообразия и выравненности сообществ в отдельные годы определяются в большей степени колебаниями относительного обилия отдельных групп под влиянием прямого действия гидротермических факторов.

Количественные учеты животного населения почвы проведены также на 8-летней гари сосняка кладониевого в средней части склона водораздела. Участок гари находился по соседству с сосновым лесом и вырубкой. На гари отмечен наиболее богатый комплекс мезонаселения, включающий 52 вида при численности 178,4 экз./м<sup>2</sup>. На рис. 49 показана ярусная структура населения гари. Здесь всего около 10% населения представлено фитофагами, связанными с растительным покровом (цикадки, полужесткокрылые). Подстилочные сапрофаги — энхитреиды составляли всего 4%, дождевые черви на гари отсутствовали. Основная масса беспозвоночных представлена напочвенными хищниками, отличающимися наибольшим видовым богатством и обилием. Пауки в сосняке были представлены 10 видами с общей численностью 24 экз./м<sup>2</sup>, а на гари обнаружено 11 видов (21,6 экз./м<sup>2</sup>). При этом только 4 вида (*Cnephalocotes obscurus*, *Pardosa* sp., *Linyphia* sp.) были общими с сосняком. На гари появляются *Dictyna pusilla*, *Trochosa terricola* и *Erigonella ignobilis*, отсутствовавшая в сосняке и на вырубке. В комплексе жужелиц отмечено значительное увеличение видового разнообразия на гари, там было найдено 16 видов (в сравнении с 9 видами в сосняке). Общая численность жужелиц на гари составила 37,6 экз./м<sup>2</sup>, в 2,4 раза больше, чем в интактном сосняке. 3 вида (*Amara similata*, *Harpalus fuliginosus*, *Microlestes maurus*) были общими, для сосняка и гари, *H. affinis* и *E. secalis* встречались в липняке, остальные виды, отмеченные на вырубке (*A. familiaris*, *A. infima*, *A. tibialis*, *A. ingenua*, *H. latus*, *Microlestes minutulus*, *Pterostichus melanarius*, *Harpalus rufipes*, *Bradycellus harpalinus*) в лесах и на вырубках южной тайги отсутствовали. Разнообразие стафилинид было достаточно высокое и в сосняке, и на гари, но из 9 видов, найденных там, только *Gyrophypnus angustatus*, *Geostilba circellaris* и *Tachyporus chrysomelinus* были общими. На 2-летней вырубке сосняка стафилиниды практически отсутствовали, так что можно предполагать, что заселение участков после уничтожения древесного полога начинается после появления подроста кустарниковой растительности, затеняющей поверхность почвы. При этом источники заселения зарастающей гари различны: наряду с видами, встречающимися в сосняке. Там был обнаружен *Anthophagus caraboides*, найденный на вырубке ельника, *Gyrophypnus angustatus*, встречавшийся в подтаежном лесу и ряд видов, которые не были отмечены в других местообитаниях южной тайги (*Amischa analis*, *Atheta fungi*, *Oxyrhopoda abdominalis*, *Philonthus lepidus*, *Zyras limbatus*).  $\beta$ -разнообразие гари и сосняка составляло 0,67, различия фаунистических комплексов гари и вырубки более значительны — 0,80. Индекс разнообразия Шеннона на гари составляет 3,37, что сравнимо с этим показателем в сосняке. Остальные индексы также в наибольшей степени приближены к исходному лесному варианту ( $D_{\text{mm}} = 3,5$ ,  $d = 0,18$ ,  $E = 0,58$ ).

Зоомасса животных на гари была на порядок выше, чем на вырубке и составляла 2,35 г/м<sup>2</sup>. Наиболее значимыми группами по массе были личинки шелкоунов (30,5%), жуужелицы (18%) и личинки долгоносиков (14,6%). Трофическая структура комплекса мезопедобионтов была в значительной степени сходна с таковой в сосняке: на гари преобладали хищники, вторую по значимости группировку составляли фитофаги, связанные с корнями (личинки долгоносиков) и с герпетобием (клопы, цикадки). Таким образом, население почвы на 8-летней гари достигло относительно высокого уровня разнообразия и имело ясно выраженный лесной облик, сохраняя при этом черты а зонального сообщества, как по групповому составу, так и по структурным характеристикам.

### *Луга и агроценозы*

Аллювиальные позиции водораздельных склонов в южной тайге в долинах небольших рек были заняты луговыми экосистемами. На приподнятых террасах, где почва не заливается весенними паводками, значительные площади распаханы и используются под зерновые и пропашные культуры. Проведены сравнения животного населения почв пойменного заливаемого луга и суходольного луга на первой террасе водораздельного склона, а также в трех типах агроценозов (табл. 48). Кроме того, почвенно-зоологические обследования повторялись на заливаемом лугу и на поле картофеля в течение 5 лет, что позволило выявить особенности структурной организации мезофауны в луговых экосистемах и пахотных почвах, оценить влияние культуры на состав животного населения и размах колебаний состава и обилия животных в пахотных почвах в разные годы.

В целом в местообитаниях аллювиальной позиции было обнаружено более 80 видов почвенной мезофауны, что приближается к фаунистическому богатству лесов и вырубок на плакоре и склоне водораздела. При этом 21 вид (пауки *Dictyna* sp., *D. pusilla*, *Erigonella ignobilis*, *Pardosa* sp., *Trochosa terricola*, жуужелицы *Amara infima*, *A. ingenua*, *Bradycellus harpalinus*, *Demetrius monostigma*, *D. imperialis*, *Dromius nigriventris*, *Calathus melanocephalus*, стафилииды *Amischa analis*, *Atheta fungi*, *Oxypoda abdominalis*, *Philonthus lepidus*, *Zyres limbatus*, щелуны *Agriotes obscurus*, *Agripnus benodulus*, *Selatosomus spretus*. не встречался в лесных участках и 4 вида (*A. tibialis*, *A. familiaris*, *Harpalus latus*, *Clivina fossor*) найдены в открытых местообитаниях и на гари сосны. Наиболее богатым местообитанием на аллювиальных почвах был заливаемый луг, где отмечено 52 вида. Второе место по таксономическому богатству занимали поля овса и картофеля (42 и 39 видов), и наиболее бедные сообщества отмечены на суходольном лугу и ржаном поле (19 и 16 видов). Численность мезопедобионтов в отдельных участках открытых биотопов и пахотных почвах варьировала меньше — от 40 до 62 экз./м<sup>2</sup>. Соотношение видового богатства наиболее разнообразных групп (пауки, жуужелицы, личинки шелкоунов) в отдельных участках у подножья водораздельного склона показано на рис. 50. Наиболее богатым местообитанием оказался пойменный заливаемый луг, который аккумулировал 50–75% видового разнообразия указанных групп. Суходольный луг наиболее беден по фаунистическому разнообразию, где было отмечено лишь 14–25% видов, встречавшихся на аллювиальной позиции. В агроценозах большее видовое богатство отмечено на поле картофеля и посевах овса. В первом были найдены все четыре вида дождевых червей, встреченных на аллювиальной позиции, во втором лишь *E. nordenskioldi* и *L. rubellus*, но общая численность червей и энхитреид на полях под обеими культурами была почти одинаковой. На поле ржи видовое разнообразие мезофауны было низким, как и на суходольном лугу.

Сравнения групповой структуры комплексов мезофауны показали существенные различия в соотношении обилия отдельных многочисленных групп, которые можно прежде все-

**Таблица 48.** Состав и численность (экз./м<sup>2</sup>) почвенной мезофауны в луговых и полевых почвах.**Table 48.** Content and population density (Ind./m<sup>2</sup>) of macropedobionts in meadow soils and agrocenoses of the southern taiga.

Виды и группы	Луга		Агроценозы		
	Пойменный	Суходольный	Картофель	Овес	Рожь
Lumbricidae					
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	0,8	—	1,1	1,0	—
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	—	—	0,3	—	—
<i>Lumbricus rubellus</i>	—	—	1,1	2,6	—
<i>L. terrestris</i>	—	—	0,3	—	—
Enchytraeidae	0,2	—	15,7	16,8	—
Mollusca	0,5	—	—	—	—
Lithobiidae					
<i>Monotarsobius curtipes</i>	0,5	—	0,3	—	—
Geophilidae					
<i>Geophilus proximus</i>	0,3	—	0,8	—	—
Aranei					
Araneidae					
<i>Araneus</i> sp.	0,2	—	—	—	—
<i>Singa hamata</i>	0,2	—	—	—	—
Clubionidae					
<i>Clubiona</i> sp.	0,5	—	—	—	—
Gnaphosidae					
<i>Gnaphosa</i> sp.	1,3	—	—	—	—
<i>Trochosa terricola</i>					
Linyphiidae					
<i>Linyphia</i> sp.	0,3	—	—	—	—
<i>Bathyphantes pullatus</i>	0,2	—	—	—	—
Lycosidae					
<i>Pardosa</i> sp.	—	—	0,5	0,3	—
Mimetidae					
<i>Mimetus laevigatus</i>	1,8	—	—	—	0,8
Salticidae					
<i>Synageles lepidus</i>	—	—	—	0,5	—
Tetragnathidae					
<i>Tetragnatha dearmata</i>	—	0,8	—	0,5	0,4
<i>T. extensa</i>	1,3	—	—	—	—
Thomisidae					
<i>Synema ornatum</i>	4,5	0,4	0,3	0,3	—
Thomisidae sp.	0,3	—	0,5	0,5	—
Insecta					
Orthoptera	0,2	—	—	0,3	—
Homoptera					
Cicadidae	0,5	—	—	—	—
Hemiptera	4,3	4,8	1,8	0,8	4,8
Carabidae					
<i>Carabus clathratus</i>	0,5	—	2,1	—	1,2
<i>C. granulatus</i>	0,2	—	—	—	—

Таблица 48. Продолжение.

Table 48. Continue.

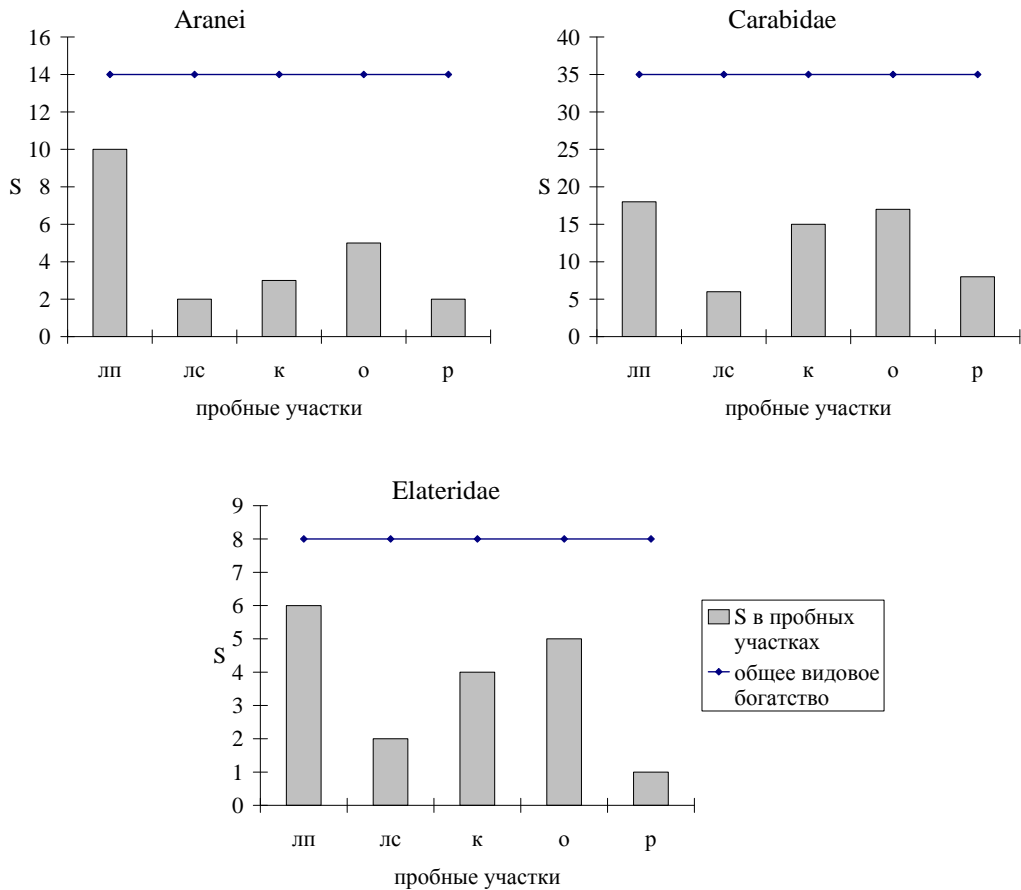
Виды и группы	Луга		Агроценозы		
	Пойменный	Суходольный	Картофель	Овес	Рожь
<i>C. arvensis</i>	—	0,8	—	6,1	4,8
<i>A. brunnea</i>	—	—	—	0,3	—
<i>A. communis</i>	2,1	—	—	—	—
<i>Amara ingenua</i>	—	0,4	0,3	—	—
<i>A. familiaris</i>	0,3	—	—	—	—
<i>Amara similata</i>	—	—	—	0,3	—
<i>Amara tibialis</i>	0,5	—	—	—	—
<i>Amara sp.</i>	0,3	—	—	0,3	—
<i>Agonum muelleri</i>	1,1	4,4	5,8	0,3	10.0
<i>A. obscurum</i>	—	—	—	0,5	—
<i>A. versutum</i>	—	—	—	0,3	—
<i>Acupalpus meridianus</i>	—	—	—	0,5	—
<i>Anisodactylus binotatus</i>	—	—	1,4	—	—
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	—	—	2,9	1,3	—
<i>Bembidion proferans</i>	0,2	—	—	—	—
<i>Clivina fossor</i>	0,5	—	—	0,3	—
<i>Calathus melanocephalus</i>	2,5	—	0,3	—	—
<i>C. micropterus</i>	—	—	—	0,3	—
<i>Demetrias monostigma</i>	0,3	—	—	—	—
<i>D. imperialis</i>	0,2	—	—	—	—
<i>Harpalus affinis</i>	—	—	0,3	—	0,8
<i>H. latus</i>	1,6	—	0,5	0,5	—
<i>H. serripes</i>	0,6	0,4	0,5	—	—
<i>H. zabroides</i>	—	2,4	2,1	—	—
<i>Harpalus sp.</i>	—	—	0,3	—	—
<i>Microlestes minutulus</i>	0,5	—	—	—	—
<i>Harpalus rufipes</i>	—	—	5.0	0,5	0,4
<i>Pterostichus niger</i>	0,5	—	—	0,3	—
<i>Poecilus melanarius</i>	—	—	0,3	0,5	—
<i>P. cupreus</i>	0,2	0,8	0,8	—	0,4
<i>P. anthracinus</i>	—	—	—	0,3	—
<i>P. melanarius</i>	1,3	—	—	—	1,6
<i>Zabrus tenebrioides</i>	—	1,2	0,3	1,6	0,4
Staphylinidae					
<i>Drusilla canaculata</i>	1,9	3,6	—	—	—
<i>Tachyporus nitidulus</i>	0,5	3,2	0,5	—	—
<i>Mycetoporus splendidus</i>	—	—	—	1,3	—
Elateridae					
<i>Agriotes obscurus</i>	9,1	—	1,3	3,7	—
<i>A. sputator</i>	—	—	—	—	—
<i>A. lineatus</i>	—	—	0,8	0,3	—
<i>Agriotes sp.</i>	0,2	—	—	—	—
<i>Liotrichus affinis</i>	0,2	—	—	—	—

Таблица 48. Продолжение.

Table 48. Continue.

Виды и группы	Луга		Агроценозы		
	Пойменный	Суходольный	Картофель	Овес	Рожь
<i>Selatosomus aeneus</i>	0,6	2,8	2,1	4,5	3,2
<i>S. latus</i>	0,2	—	—	0,5	—
<i>Lacon murinus</i>	0,8	3,2	1,3	0,3	—
Scarabaeidae					
<i>Melolontha melolontha</i>	1,1	16,4	2,4	0,5	1,2
<i>Serica brunnea</i>	0,5	—	—	0,5	—
Cantharidae					
<i>Cantharis rufa</i>	1,0	—	1,6	0,3	—
Coccinellidae I	0,2	—	—	—	—
Tenebrionidae					
<i>Opatrum sabulosum</i>	—	0,4	—	1,0	—
Chrysomelidae					
<i>Chrysomela limbata</i>	—	2,8	—	0,3	—
Curculionidae I.	6,4	1,2	0,8	1,6	8,0
Coleoptera sp.	2,2		2,9	2,1	1,6
Diptera					
Dolichopodidae					
<i>Dolichopus</i> sp.	—	—	—	1,0	—
Tabanidae					
<i>Silvius notatus</i>	1,0	—	—	—	—
Psychodidae sp.	—	—	2,9	—	—
Lepidoptera					
Noctuidae I.	3,8	4,0	0,5	0,5	1,2
Итого: (экз./м <sup>2</sup> )	61,0	54,0	62,7	56,2	40,8
(экз./пробу)	3,8 ± 0,5	3,4 ± 0,5	3,9 ± 0,4	3,5 ± 0,5	2,5 ± 0,4

го связать с сезонным режимом влажности почвы (рис. 51). На пойменном лугу значительный вес имели поверхностные обитатели — пауки и жуличицы, способные к широким межбиотопическим перемещениям, заселяющие луг после спада весеннего паводка. Из почвенных личинок были многочисленны представители щелкунов и долгоносиков, способные переносить длительные весенние затопления. Черви и энхитреиды были единичны: в пойме отмечен только *E. nordenskioldi*, предпочитающий дренированные почвы. На террасе на суходольном лугу и в агроценозах жуличицы составляли наиболее значительную долю населения (26–42%), а вес пауков снизился до нескольких процентов. В почве луга были многочисленны личинки пластинчатоусых, которые снижали свое абсолютное и относительное обилие в полевых почвах. На полях картофеля и овса 25–30% численности составляли энхитреиды, облигатно встречались дождевые черви, относительное обилие которых составляло 4–6%, что свидетельствует о достаточной влажности и высоком содержании органики в почве. Относительный вес потенциальных вредителей корней (личинки щелкунов и долгоносиков) составлял не более 16%. Из обследованных агроценозов выделялось поле ржи, на котором отсутствовали представители олигохет, и одной из наиболее многочисленных групп были личинки долгоносиков (19%). Групповая структура населения педобионтов на



**Рис. 50.** Соотношение видового богатства почвенной мезофауны в луговых и полевых почвах.

луга: лп — пойменный луг, лс — суходольный луг; агроценозы: к — картофель, о — овес, р — рожь.

**Fig. 50.** Relations of species richness of soil macrofauna in mesadow and field soils.

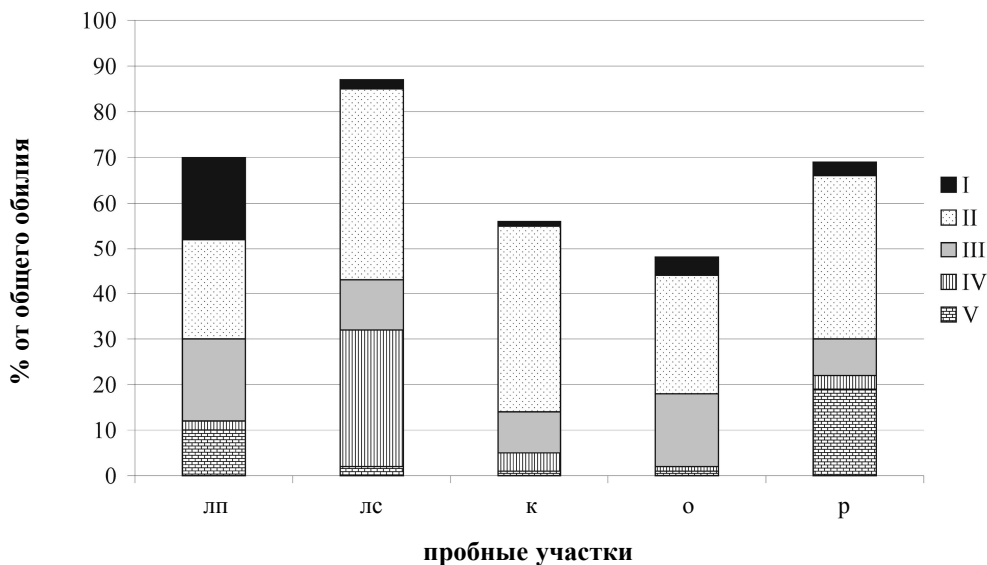
Meadows: лп — flood plain meadow, лс — dry meadow; agrocenoses: к — potato, о — oats, р — rye.

этом поле в наибольшей степени сходна с таковой на суходольном лугу, что может определяться недостатком влаги в почве.

В рассматриваемой группе местообитаний наметилась определенная тенденция изменения вертикальной структуры почвенного сообщества: на пойменном лугу соотношение поверхностно-подстилочных и почвенных форм было приблизительно равным, на суходольном лугу преобладали внутрипочвенные группы населения, во всех агроценозах доминировали обитатели поверхности почвы, составлявшие 70–90% (рис. 52).

Значения биомасс отдельных групп приведены в табл. 49. Сравнения обилия мезофауны по показателям численности и биомассы (рис. 53) показывают, что на первой террасе на лугу зоомасса достигает наибольших значений за счет личинок пластинчатоусых и гусениц чешуекрылых. В ряду агроценозов картофель—овес—рожь наблюдалась тенденция к незначительному снижению численности животных и очень резкое снижение зоомассы за счет изменения





**Рис. 51.** Относительное обилие ключевых групп почвенной мезофауны в луговых и полевых почвах.

Группы: I — Aranei, II — Carabidae, III — личинки Elateridae, IV — личинки Scarabaeidae, V — личинки Curculionidae.

Пробные участки: лп — пойменный луг, лс — суходольный луг, к — поле картофеля, о — поле овса, р — поле ржи.

**Fig. 51.** Relative abundance of keystone macropedobiont groups in meadow and field soils.

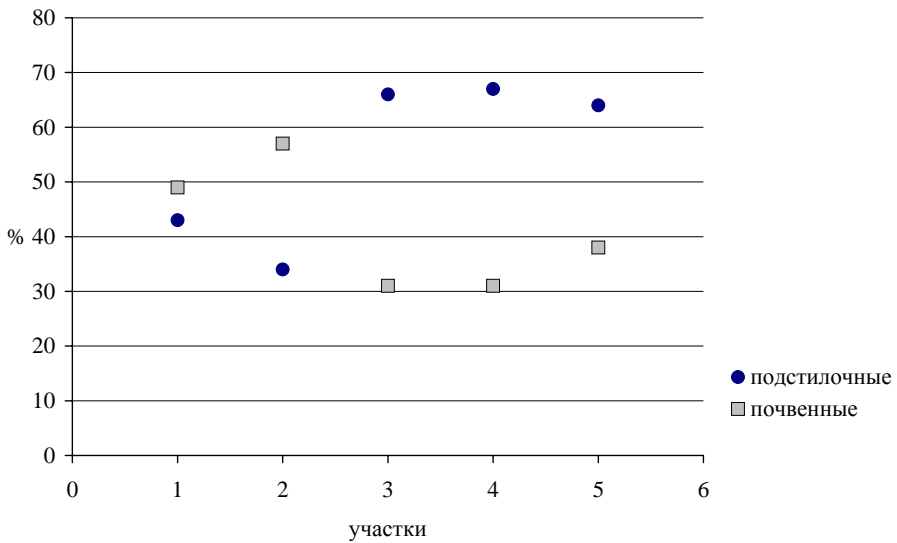
groups: I — Aranei, II — Carabidae, III — elaterid larvae, IV — scarabaeid larvae, V — curculionid larvae. Experimental plots: лп — flood plain meadow, лс — dry meadow, к — potato field, о — oats field, р — rye field.

группового состава комплексов мезофауны. На картофельном и овсяном полях основу зоомассы составляли дождевые черви, на посевах ржи они отсутствовали, что и определило эти различия. В табл. 50 представлены величины  $\beta$ -разнообразия луговых и полевых участков. Фаунистические различия между участками варьируют в пределах 0,40–0,70, эти величины несколько ниже, чем различия между отдельными лесными экосистемами и вырубками, где в ряде случаев значение дифференцирующего разнообразия достигало 0,80–0,90.

Было определено  $\beta$ -разнообразие между обоими участками лугов с одной стороны и ельником и сосняком — с другой: разнообразие между заливным лугом и ельником и сосняком составляло соответственно 0,71 и 0,72, а между суходольным лугом и указанными участками леса — 1,0 и 0,9.

Таким образом, несмотря на различия в удаленности обоих участков леса от луговой террасы и различия сезонного увлажнения, пойменный луг содержит больше лесных элементов, выходящих в условиях таежного климата в открытые биотопы при наличии достаточного увлажнения почвы. Суходольный луг по составу населения ближе к агроценозам.

По средним многолетним данным были определены стандартные показатели разнообразия и выравненности локальных комплексов мезофауны (табл. 51). Видовая насыщенность ( $D_{mn}$ ) была наиболее высокой на пойменном лугу и в агроценозах картофеля и овса, которые характеризовались и наиболее высокими показателями разнообразия. Величина

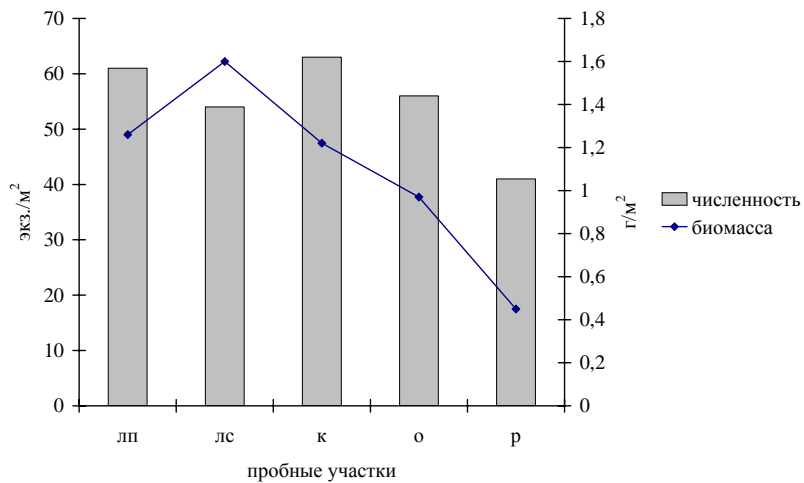


**Рис. 52.** Соотношение поверхностно обитающих (напочвенные + подстилочные) и собственно-почвенных форм в луговых и полевых почвах.

1 — пойменный луг, 2 — суходольный луг, 3 — поле картофеля, 4 — поле овса, 5 — поле ржи.

**Fig. 52.** Relations of surface (epigeic + litter inhabitants) and soil forms in meadow and arable soils.

1 — flood plain meadow, 2 — dry meadow, 3 — potato field, 4 — oats field, 5 — rye field.



**Рис. 53.** Соотношение численности и зоомассы комплексов мезофауны в луговых и полевых почвах.

Обозначения, как на рис. 50

**Fig. 53.** Relations of the population densities and zoomass of macrofauna communities in meadow and arable soils.

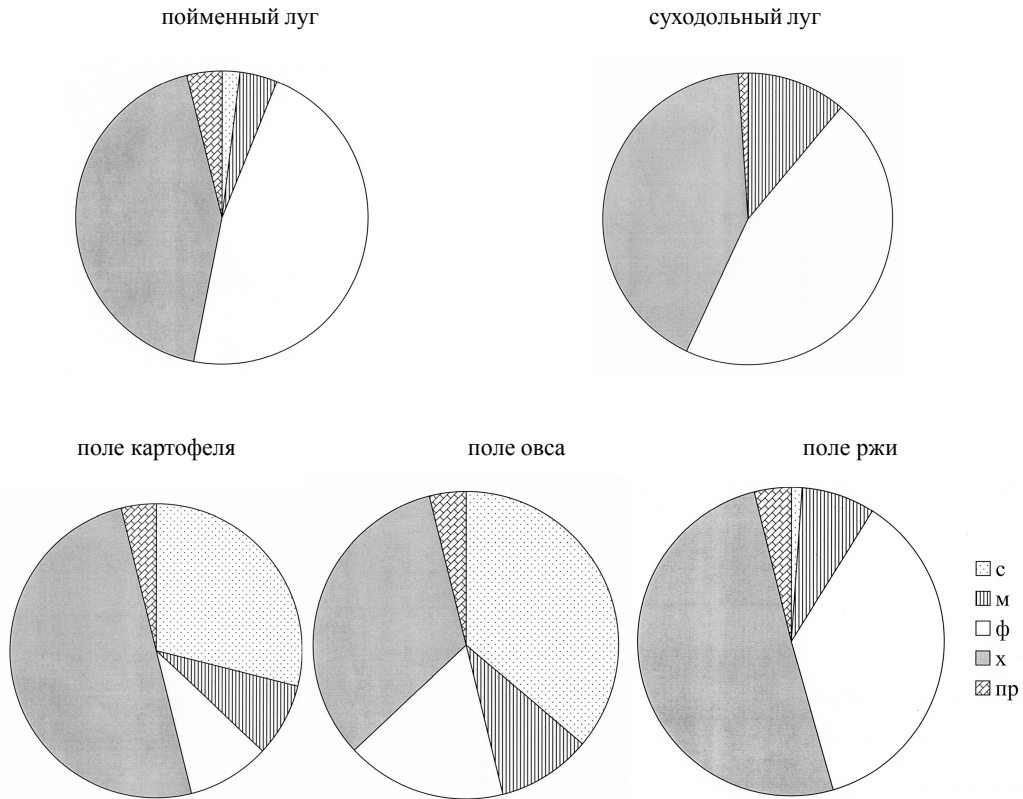
Legends as in Fig. 50.

**Таблица 49.** Биомасса почвенных беспозвоночных луговых и полевых местообитаний (г/м<sup>2</sup>).**Table 49.** Biomass of soil invertebrates in meadow and field habitats (g/m<sup>2</sup>).

Виды и группы	Луга		Агроценозы		
	Пойменный	Суходольный	Картофель	Овес	Рожь
Lumbricidae	0,416		0,572	0,520	
Enchytraeidae	0,002		0,114	0,122	
Lithobiidae	0,005		0,001		
Geophilidae	0,054		0,115		
Aranei	0,044	0,005	0,005	0,009	0,005
Orthoptera	0,005			0,008	
Hemiptera	0,026	0,029	0,011	0,005	0,029
Carabidae	0,094	0,073	0,160	0,099	0,137
Staphylinidae	0,006	0,017	0,001	0,003	
Elateridae	0,048	0,026	0,018	0,040	0,013
Scarabaeidae	0,084	0,867	0,127	0,053	0,063
Cantharidae	0,001		0,001		
Tenebrionidae		0,012		0,031	
Chrysomelidae		0,105		0,001	
Curculionidae	0,039	0,007	0,005	0,001	0,050
Diptera	0,002		0,007	0,002	
Lepidoptera	0,435	0,458	0,057	0,057	0,137
прочие	0,006		0,028	0,020	0,015
Итого: г/м <sup>2</sup>	1,267	1,599	1,222	0,971	0,449

**Таблица 50.** β-разнообразие комплексов мезофауны лугов и агроценозов южной тайги.**Table 50.** β-diversity of animal communities in meadow and arable soils.

	Пойменный луг	Суходольный луг	Поле картофеля	Поле овса
Пойменный луг	0,66	0,50	0,55	0,67
Суходольный луг		0,50	0,57	0,43
Поле картофеля			0,44	0,54
Поле овса				0,62



**Рис. 54.** Трофическая структура луговых и полевых комплексов почвенной мезофауны. с — сапрофаги, м — миксофаги, ф — фитофаги, х — хищники, пр. — прочие.

**Fig. 54.** Trophic structure of meadow and field communities of the soil macrofauna. с — saprovores, м — mixophaga, ф — phytophaga, х — predators, пр. — others.

индекса Шеннона на пойменном лугу выше, чем в лесных биотопах южной тайги и сравнима только с зарастающей сосновой гарью. Эти два местообитания аккумулируют значительную часть видового богатства южной тайги, и в составе их локальных комплексов отмечен ряд видов, характерных для юга лесной зоны и степи.

Отдельные участки существенно различались и по трофической структуре животного населения (рис. 54). На лугах доминируют хищники и фитофаги в равных долях (около 40%). Группировка сапрофагов представлена единичными особями червей. На суходольном лугу значимую роль играют личинки насекомых со смешанным питанием, сочетающие фито- и сапрофагию и факультативное хищничество. На полях картофеля и овса, отличающимися относительно высоким разнообразием и видовым богатством, сапрофаги составляют треть животного населения, миксофаги — около 10%. На посевах овса значительный вес приобретают также корнегрызущие фитофаги. На ржаном поле доминируют фитофаги и хищники, и трофическая структура в данном участке имеет типичные черты обедненного нестабильного

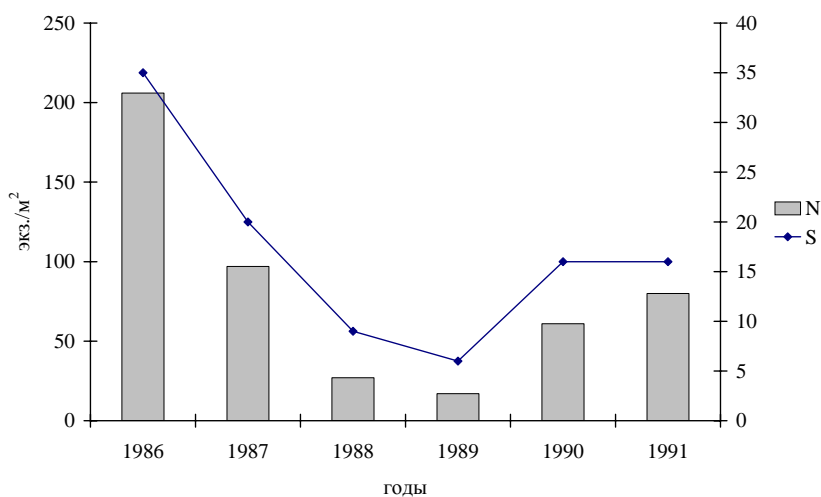
**Таблица 51.** Показатели разнообразия и выравненности сообществ лугов и агроценозов.**Table 51.** Diversity and evenness indices of meadow and field communities.

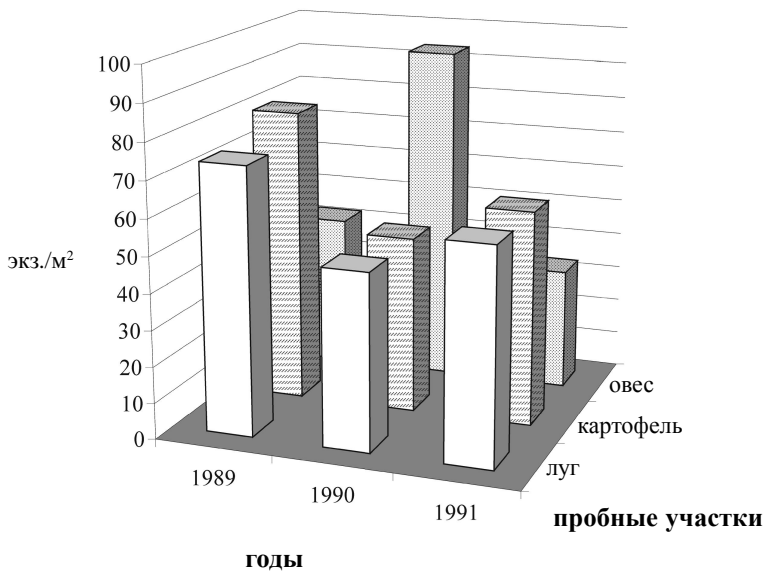
	Пойменный луг	Суходольный луг	Поле картофеля	Поле овса	Поле ржи
Менхеника $D_{mn} = S / \sqrt{N}$	2,72	1,63	2,53	2,90	1,58
Шеннона-Вивера $H' = \sum p_i \ln p_i$	3,19	2,42	2,96	2,76	2,26
Пиелу $E = H' / \log_2 S$	0,55	0,56	0,56	0,51	0,56
Бергера-Паркера $d = N_{\max} / N$	0,15	0,30	0,25	0,29	0,24

сообщества, в котором основой трофических отношений является пастбищная пищевая цепь, основанная на продукции возделываемой культуры.

В открытых биотопах повторные почвенно-зоологические учеты проводились с 1986 (пойменный луг) по 1991 гг., на суходольном лугу и в агроценозах в 1989–91 гг. По обилию и видовому составу были установлены значительные циклические годовые вариации. На пойменном лугу численность животных и видовое разнообразие снижались на порядок; минимум обилия и разнообразия отмечен в 1989 г., после чего начался подъем зоотической активности (рис. 55). Следует отметить очень широкие годовые вариации видового состава, составляющие 60-80% от состава предыдущего года. Лишь в 1990/91 гг. наблюдалась стабилизация видового состава комплекса мезофауны на фоне подъема общей численности. Различия состава населения между этими годами составляли всего 0,18.

На суходольном лугу и поле картофеля минимум обилия был зарегистрирован в 1990 г. (рис. 56). В следующем году начался подъем численности. На лугу возрастало в первую очередь обилие наземных и почвенных фитофагов (клопы, личинки листоедов), но общее

**Рис. 55.** Годовые изменения обилия (N) и видового богатства (S) на пойменном лугу.**Fig. 55.** Yearly changes of the abundance (N) and species richness (S) on the flood plain meadow.



**Рис. 56.** Погодовые изменения обилия мезофауны в агроценозах (экз./м<sup>2</sup>).

**Fig. 56.** Yearly changes of the macrofauna abundance in agroecosystems (Ind./m<sup>2</sup>).

видовое богатство продолжало сужаться за счет напочвенных хищников: в пробах исчезли пауки и сократилось число видов жуличиц. На картофельном поле видовое богатство, регистрируемое во время ежегодных учетов, оставалось одинаковым, но при этом шла активная смена видового состава полевого комплекса. В 1989/90 гг. сменилось более 80% видов, в 1990/91 гг. — около 50%. На посевах овса наблюдалась сходная динамика изменения величины  $\beta$ -разнообразия на фоне двукратного снижения видового богатства с первого по третий годы наблюдений. Таким образом, в открытых биотопах установлены широкие межгодовые флуктуации обилия и разнообразия животного населения почвы, определяемые погодными условиями. Подъем численности мезофауны после минимума сопровождался стабилизацией видового состава. При этом минимумы обилия и видового богатства наблюдались в разные годы.

Полученные данные по обилию и составу почвенной мезофауны южно-таежной подзоны сравнимы с материалами многочисленных исследователей, работавших в Европейской тайге (Алейникова, 1964; Перель, 1964, 1965; Криволицкий, Шилова, 1965; Кривошеина, 1966; Грюнталь, 1971, 1975, 1987; Арнольди, Матвеев, 1973; Матвеев, 1975; Гришина, Коротков, 1976; Коробов, Гельцер, 1976; Алейникова и др., 1979; Коробов, 1979; Козодой, 1984; Nuhta et al., 1986; Воронова, 1987; Добровольский и др., 1997; Стриганова, 1997). Подзоны средней и южной тайги Европейской России четко разграничиваются как по общему уровню обилия мезопедобионтов в зональных и интразональных лесах, так и по разнообразию основных групп животного населения. Численность мезофауны колеблется в пределах 50–500 экз./м<sup>2</sup>, в зависимости от степени увлажненности почв, состава лесных эдификаторных пород, структуры напочвенного покрова. В Тверской обл. на границе западного и центрального секторов южной тайги Европейской России, на водораздельной катене

минимальные показатели обилия были характерны для плакорных ельников на плоских заболоченных водоразделах и для переувлажненных почв травяно-болотных группировок в поймах малых речек. Численность животных коррелировала со степенью дренированности почвы и снижалась от элювиальных позиций катен вниз по водораздельному склону к долинам рек. При этом разнообразие животных повышалось от плакорных группировок вниз по склону водораздела, достигая максимума в его притеррасной части за счет увеличения видового богатства и формирования полидоминантных комплексов мезофауны. Анализ группового состава почвенной мезофауны южной тайги, выявленного в ходе многолетних исследований в Центрально-лесном биосферном заповеднике, показал, что в южной подзоне тайги центра Русской равнины представлены все основные группы педобионтов, характерные для бореальных лесов Евразии. На фоне широких пространственных вариаций структуры населения мезопедобионтов, определяемых пестротностью почвенного покрова, здесь сбалансировано обилие подстилочного и почвенного комплексов мезофауны. Трофическая структура имеет четко выраженный южно-лесной облик, характерный для высокопродуктивных почв смешанных хвойно-широколиственных лесов. В составе животного населения доминируют сапрофаги, составляющие до 70% от общей зоомассы, что сближает эти группировки мезофауны с неселением неморальных лесов. Однако, в структуре самого сапрофильного комплекса проявляются зональные черты, характерные для тайги (Стриганова, 1980; Стриганова, Чернов, 1980). Более трети сапрофильного комплекса составляют микрофитофаги, что свойственно бореальным сообществам. В то же время здесь найдено относительно низкое обилие первичных разрушителей растительного опада, деятельность которых определяет темпы разрушения опада и его полной минерализации. Зоогенная переработка опада реализуется представителями группировки детритофагов, представленной многочисленными видами дождевых червей, личинок двукрылых и жуков. Характер пространственного распределения детритофагов отличается жесткой локализацией в мертвопокровных и травяных лесах смешанных и мелколиственных с большим запасом листового и травяного опада. При этом детритофаги избегают моховые сообщества, в первую очередь, леса сфагновой группы. Относительный вес массы хищников небольшой (20–25%), что также сближает эти южно-таежные сообщества с неморальными группировками (Стриганова и др., 2002).

На Среднерусской возвышенности в составе лесов южной тайги широко участвуют широколиственные породы — липа и дуб (Орлов и др., 1974). Их присутствие заметно влияет на показатели обилия животного населения почв. Например, в Ярославской области в ряду: ельник-черничник — ельник кислично-папоротниковый — ельник липняковый — липо-ельник общая численность мезофауны повышается от 73–217 экз./м<sup>2</sup>. При этом в локальных сообществах отдельных типов леса имеет место смена доминантов: бореальном ельнике с кустарничковым покровом доминировали типичные таежные формы (*A. subfuscus*), а в липо-ельнике — диплоподы и дождевые черви. Среди последних наиболее многочисленным был *D. octaedra*, кроме того, встречался *L. rubellus*, характерный для смешанных и лиственных лесов (Перель, 1964, 1965). В производных березняках, Европейской тайги, как и в Западной Сибири, численность мезофауны несколько снижается до 50–110 экз./м<sup>2</sup>. В составе населения многочисленны многоножки-литобииды и личинки рагионид, хищничающих на дождевых червях (Шилова, 1950; Козловская, 1957). Сходные соотношения заселенности почв коренных ельников и вторичных березняков были показаны и для Пермской области (Воронова, 1987). В наиболее богатых сложных ельниках, численность мезофауны составляла 161–193 экз./м<sup>2</sup>, а в березняках — 165–180 экз./м<sup>2</sup>. При этом сменяются доминанты: вместо личинок

шелкунов *A. subfuscus* и *D. marginatus*, преобладающих по обилию в ельниках, на вырубках в большом количестве появлялись личинки *Agriotes aeneus*. Следует отметить, что на Западно-Сибирской равнине личинки *Agriotes* встречались только в открытых биотопах и не заходили под полог леса, даже в осветленных молодых березняках.

В южной тайге Среднего Поволжья выявлены различия заселенности почвы мезопедобионтами в зависимости от рельефа местности. В пониженных районах, примыкающих к среднетаежным лесам с широким распространением процессов заболачивания, средняя численность животных в зональных ельниках не превышала 80 экз./м<sup>2</sup>, на Волжско-Камской возвышенности она повышалась до 111 экз./м<sup>2</sup>, в основном за счет увеличения абсолютного и относительного обилия внутрпочвенных форм. В этих лесах отмечена высокая численность многоножек-геофилид (Алейникова, 1964).

В интразональных лесных сообществах южной тайги также проявляется тенденция к повышению богатства животного населения почвы по мере улучшения условий дренажа почвы. Однако, в плакорных сухих сосняках с мохово-лишайниковым покровом (республика Марий Эл) почвенная мезофауна обеднена по общей численности и по своему экологическому составу: там преобладают напочвенные беспозвоночные, способные менять свои топические предпочтения в течение активного сезона в зависимости от влажности почвы и подстилки (Аничкин, 2002). На примере сосняков Ярославской области показано, что в заболоченных участках со сфагновым покровом масса животных снижается в почве более чем вдвое в сравнении с сосняками черничными (Козловская, 1969). В этом регионе сосняки на дренированных почвах в Европейской южной тайге так же, как и в Сибири, отличаются высоким уровнем численности и разнообразия животных. Обилие локальных комплексов мезофауны достигало 350 экз./м<sup>2</sup>, а число видов в почвенных пробах около 80. Такие же соотношения обилия мезофауны почв в мокрых и дренированных сосняках зарегистрированы и в Кировской области, где в кустарничковых группировках численность беспозвоночных составляла 250–300 экз./м<sup>2</sup> (Соловьев, 1981). В то же время в заболоченных лесах численность мезофауны не превышала 120 экз./м<sup>2</sup> (Козловская, 1980). При осушении торфяников численность животных в почве быстро увеличивается, изменяется структура животного населения, в составе которого возрастает абсолютное и относительное обилие обитателей минерального горизонта. Обилие дождевых червей повышалось с 24 до 170 экз./м<sup>2</sup>, появлялись диплоподы и литобииды, отсутствовавшие на заболоченных переувлажненных почвах.

Исследованные южно-таежные леса Сибири к востоку от Западно-Сибирской низменности также отличались относительно высоким уровнем заселенности почв мезопедобионтами. В Кемеровской обл., как и в Европейской России, разнообразие животного населения зависит от степени участия в древостое лиственных пород. В осиново-пихтовых лесах численность мезофауны составляла 140 экз./м<sup>2</sup>, а в черневой тайге 117 экз./м<sup>2</sup> (Бызова, Чадаева, 1965). В пихтарнике энхитреиды отсутствовали, а в смешанном участке их численность достигала 5,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Кроме того, присутствие осины обуславливает наличие группировки диплопод, разрушителей листового опада. В данном районе отмечено шесть видов диплопод, что представляет достаточно высокий уровень разнообразия для таежной зоны, а также большое количество колоний личинок бибионид. В чистых пихтарниках доминировали дождевые черви *E. nordenskioldi*, кроме того, там многочисленны личинки шелкунов. Сходные структурные различия отмечены и восточнее — в Приангарской тайге (Бессолицина, 1985). Интересно отметить еще один аспект различий формирования животного населения почв Западно-Сибирской равнинной тайги и горно-таежных лесов Восточной Сибири. В Приангарье облигатными компонентами почвенной фауны являются личинки и жуки мертвоедов *Silphidae*. В лиственных и светлохвойных лесах, где исследовали особенности



экологии этой группы, их обилие коррелировало с массой подстилки. Сильфиды чувствительны к температуре, и условия теплового режима поверхности почвы в данном районе для них суровы. Массовый выход жуков наблюдается летом при достижении максимальной для летнего периода температуры в приземном слое воздуха (Дмитриенко, 2003). На Западно-Сибирской низменности сильфиды в южной тайге отсутствуют. Они появляются лишь под пологом островных лесов в лесостепной зоне, что еще раз подтверждает суровость условий обитания животных в почвах низменного ландшафта.

Южная тайга Западно-Сибирской низменности кардинально отличается от более северных подзон высокими показателями разнообразия локальных комплексов животного населения почв как в зональных темнохвойных лесах, так и в интразональных группировках. Наиболее бедное по численности и таксономическому богатству сообщество мезопедобионтов было обнаружено лишь в реликтовом липняке, куда не заходят многие формы, характерные для хвойных лесов. В то же время представители групп, обычно доминирующих в липняках в пределах основного ареала их распространения (дождевые черви), либо отсутствуют, либо малочисленны. Островные липняки по составу мезофауны сохраняют большее сходство с хвойно-широколиственными лесами Европейской России. Но групповая структура их мезонаселения имеет «таежный» облик с преобладанием энхитреид в подстилке и личинок насекомых в почвенном горизонте. Дождевые черви, которые составляют основу биомассы в липняках полосы хвойно-широколиственных лесов Европейской России, здесь встречаются единично.

Основным фактором, определяющим особенности животного населения почв южно-таежной подзоны является исчезновение многолетней мерзлоты: это обеспечивает прогревание минерального слоя почвы в течение летнего периода и отсутствие переувлажненности верхнего горизонта, что имеет место в более северных областях летом, в период таяния верхней части мерзлотного слоя. Для крупных представителей животного населения почв летнее переувлажнение почвы играет более негативную роль, чем дефицит тепла. Последний компенсируется этолого-физиологическими адаптациями животных, описанными для обитателей высоких широт и высокогорий (Стриганова, 1984; Striganova, 1992). Насыщение водой порового пространства почвы в активный период препятствует заселению животными минерального горизонта почвы даже при наличии у них адаптаций к низким температурам. Поэтому в северных частях таежной зоны Западной Сибири в составе животного населения почв под пологом леса преобладали поверхностно-подстилочные формы. Обитатели гумусового горизонта составляли значимую часть животного населения только в разреженных производных лесах с прогреваемым верхним слоем почвы, либо в открытых биотопах. Для южной тайги высокое относительное обилие (по численности и биомассе) внутрипочвенных обитателей характерно и для коренных лесов, в том числе для зональных елово-кедровых группировок. Освоение мезопедобионтами гумусового и минерального горизонтов представляет наиболее значимую особенность животного населения почв южной тайги.

При сведении лесного полога на вырубках уже на второй год появляются личинки семейств насекомых, характерных для смешанных лесов южной части лесной зоны, отсутствовавших в ненарушенных южно-таежных ельниках — мягкотелок, златок, блестянок. В то же время на молодых вырубках общее обилие и таксономическое богатство почвенного животного населения резко снижается, т.к. при уничтожении лесного полога большая часть таежно-лесных видов исчезает. В частности на вырубках отсутствует большая часть видов напочвенного комплекса пауков и жуков-жужелиц.

Высокое разнообразие животного населения почв южной тайги проявляется и в широких вариациях состава и структуры локальных сообществ педобионтов в различных типах

местообитаний. Сравнения комплексов мезофауны ельников, сосняков, суходольного и пойменного лугов показывают, что в соседних граничащих друг с другом местообитаниях при смене растительного покрова идет замена 70–80% состава фаунистических комплексов животного населения почвы. В пределах данной подзоны можно констатировать большую равномерность распределения разнообразия почвенной фауны между зональными и азональными группировками, чем в северной части тайги.

Сравнения животного населения различных лесных и луговых местообитаний позволяют выявить основные лимитирующие факторы, определяющие уровни разнообразия животного населения. Под пологом леса определяющую роль играет тепловой режим почвы. В сосняке на легкой прогреваемой почве таксономическая насыщенность обилия и информационный индекс разнообразия почти в 1,5 раза выше, чем в зональном елово-кедровом лесу. На аллювиальной позиции в луговых биотопах ведущее значение имеет очевидно, влажность почвы. На пойменном лугу на фоне более высокой численности и видового богатства величина индексов Менхиника и Шеннона гораздо выше, чем на суходольном лугу, несмотря на ежегодные паводки. Кроме того, преобладание внутрпочвенных групп в составе комплексов мезофауны суходольного луга и слабое развитие подстилочного комплекса также может свидетельствовать о недостатке влаги в верхнем дерновом горизонте. Таким образом, в южной тайге на профиле водораздельного склона можно констатировать смену ведущего лимитирующего фактора, который определяет структуру животного населения: если в верхней части склона под пологом леса имеет место дефицит тепла, хотя и смягченный отсутствием многолетней мерзлоты, то в открытых группировках речных долин с достаточно высокой теплообеспеченностью почвы в автоморфных почвах высоких террас на первое место выходит фактор влажности.

Межрегиональные сравнения показывают, что в Западной Сибири максимальные уровни заселенности почвы беспозвоночными, даже в самых богатых местообитаниях, почти вдвое ниже, чем Европейской России и Средней Сибири. Несмотря на углубление заселенного горизонта в почвенном профиле, в сравнении с более северными подзонами тайги Западной Сибири, а также расширение состава сапрофильного комплекса, структура мезонаселения низменных ландшафтов имеет ярко выраженные бореальные черты, которые в других регионах характерны для средне- и северо-таежных условий. Относительная доля сапрофагов ни в одном природном местообитании южной тайги Западной Сибири не превышала 40–45%. Там отсутствует группировка диплопод, группы, связанной исходно с неморальной растительностью, но заходящей далеко в область распространения бореальных лесов по зонально-широтным и вертикально-поясным градиентам. Отдельные представители диплопод, например, сем. Polyzoniidae, характерны для равнинных и горных таежных лесов в Европе, а также для горно-таежных лесов Южного Урала и Алтае-Саянской горной системы. Таким образом, почвенная мезофауна низменных ландшафтов южной тайги Западно-Сибирской равнины обеднена в сравнении с животным населением южно-таежных лесов Русской равнины и низкогорных темнохвойных группировок Урала, Средней и Восточной Сибири, также относящихся к этой подзоне.

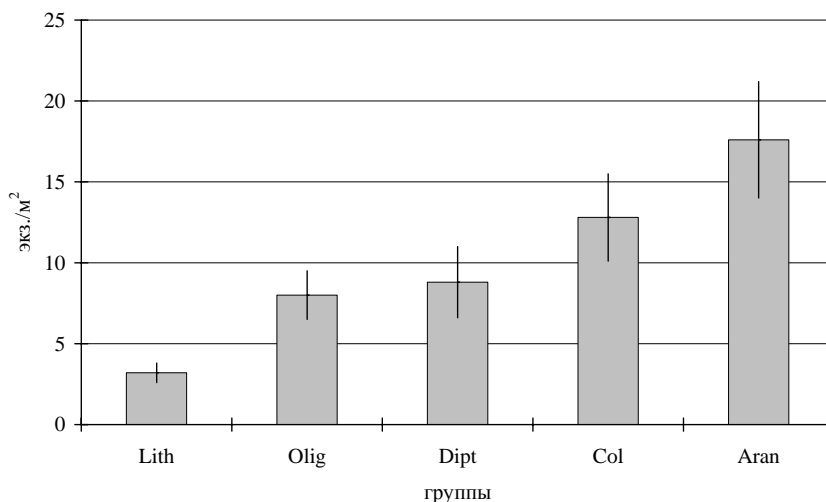
### 4.3. ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ НА ЭКОТОНЕ ТАЙГА / СТЕПЬ

#### **А. Животное население мелколиственных подтаежных лесов**

К югу от границы распространения темнохвойных лесов южной тайги на Западно-Сибирской низменности формируется полоса березово-осиновых лесов, которые замещают зону широколиственных лесов Европейской части континента (Мильков, Гвоздецкий, 1962).

Выпадение зоны неморальных лесов в середине Евразийского континента связывают в большей степени с палеоклиматическими факторами. Широколиственно-лесная зона, пересекавшая весь материк, была уничтожена ледником и не восстановилась в Сибири, в условиях современного континентального климата (Нейштадт, 1957; Нащокин, 1975). Мелколиственные леса в Западной Сибири распространяются далеко на юг в зону лесостепи, где встречаются в виде островных колков, окруженных лугово-степными группировками. В данной работе исследована мезофауна почвы мелколиственного леса 40–50-летнего возраста в верхней части водораздельного склона южной экспозиции. В районе работ на плакорах многие мелколиственные леса заболочены, что проявляется в составе растительного покрова (появление пушистой березы в древостое и лугово-болотных видов трав в напочвенном покрове). Поэтому для получения представительных почвенно-зоологических данных с целью выявления зональных особенностей животного населения мелколиственных лесов, в полосе подтаежных лесов и в лесостепи были выбраны пробные участки на элювиальной позиции, где почвообразовательный процесс идет по автоморфному типу.

Состав почвенной мезофауны и численность животных приведены в табл. 52. В участке березово-осинового леса были обнаружены представители всех основных крупных таксонов почвенной фауны, характерных для таежных лесов. На рис. 57 представлено количественное соотношение наиболее значимых групп. Следует отметить, что распределение животных в почвенных пробах было относительно равномерным в сравнении с таежными участками, т.к. величина стандартного отклонения была небольшой. В данном участке отсутствовали пустые пробы. В сравнении со сложными южнотаежными ельниками здесь резко



**Рис. 57.** Распределение обилия основных групп мезофауны мелколиственных подтаежных лесов.

Lith — многоножки-костянки, Olig — олигохеты, Dipt — личинки двукрылых, Col — личинки и имаго жуков, Aran — пауки.

**Fig. 57.** Abundance distribution of main groups in soil macrofauna communities of subtaiga small-leaved forests.

Lith — Lithobiidae, Olig — Oligochaeta, Dipt — Diptera larvae, Col — Coleoptera larvae & adults, Aran — spiders.

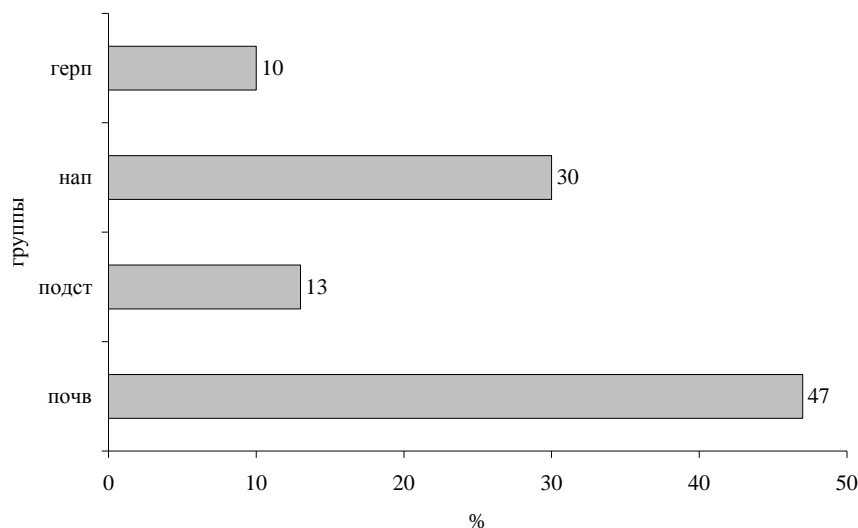
**Таблица 52.** Состав и численность мезопедобионтов в мелколиственном подтаежном лесу.

**Table 52.** Content and population density of macropedobionts in a small-leaved forest on the southern border of the taiga zone.

Виды и группы	экз./м <sup>2</sup>	Виды и группы	экз./м <sup>2</sup>
Oligochaeta		<i>Amara plebeja</i>	2,4
Lumbricidae	2,4	<i>Amara</i> sp.	0,8
<i>Lumbricus rubellus</i>	5,6	<i>Acupalpus viduum</i>	0,8
Enchytraeidae		<i>Agonum versutum</i>	1,6
Мыриapoda		<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,8
Lithobiidae	2,4	Staphylinidae	
<i>Monotarsobius curtipes</i>	0,8	<i>Gyrophypnus angustatus</i>	0,8
<i>Lithobius proximus</i>		Elateridae	
Aranei		<i>Liotrichus affinis</i>	0,8
Gnaphosidae	2,4	<i>Selatosomus aeneus</i>	0,8
<i>Micaria</i> sp.		<i>S. melancholicus</i>	0,8
Linyphiidae	1,6	Scarabaeidae	
<i>Stemonyphantes lineatus</i>		<i>Serica brunnea</i>	3,2
Clubionidae	4,8	Coleoptera sp.	15,2
<i>Clubiona</i> sp.		Diptera	
Lycosidae	5,6	Tipulidae	
<i>Pardosa</i> sp.		<i>Tipula marmorata</i>	1,6
Thomisidae	1,6	Sciaridae sp.	0,8
<i>Xysticus</i> sp.		Therevidae sp.	0,8
Zoridae	1,6	Tabanidae	
<i>Zora spinimana</i>		<i>Silvius notatus</i>	0,8
Insecta	0,8	Dolichopodidae	
Orthoptera	0,8	<i>Dolichopus</i> sp.	1,6
Hemiptera		Rhagionidae	
Coleoptera	1,6	<i>Rhagio scolopaceus</i>	1,6
Dytiscidae			
<i>Dytiscis</i> sp.		Итого: (экз./м <sup>2</sup> )	67,2
Carabidae		(экз./пробу)	3,4±0,5

снижается абсолютное и относительное обилие дождевых червей. Олигохеты были представлены преимущественно энхитреидами. Как и в таежных группировках, здесь были многочисленны пауки и личинки двукрылых, но, в отличие от зональных таежных группировок, литобииды теряли свое доминантное значение. 4 доминирующие семейства жесткокрылых представлены единичными особями отдельных немногочисленных видов. В сравнении с ельниками и сосняками южной тайги, в мелколиственном лесу наблюдалось заметное сужение разнообразия почвенных и напочвенных жуков. Среди видов, найденных в этом участке, сочетаются формы, характерные для влажных моховых местообитаний (*A. plebeja*, *A. viduum*, *L. affinis*) и политопные формы, встречающиеся под пологом леса и в открытых биотопах, включая пахотные земли (*S. melancholicus*, *S. aeneus*). Среди личинок двукрылых также встречались формы, тяготеющие к открытым биотопам, включая агроценозы (*T. marmorata*, личинки Therevidae).

Численность комплекса мезопедобионтов сравнима с таковой в островном липняке южной тайги. Таким образом, по видовому богатству и уровню обилия животного населе-



**Рис. 58.** Вертикальная структура животного населения подтаежных лесов. герп — герпетобий, нап — напочвенные, подст — подстилочные, почв — почвенные.

**Fig. 58.** Vertical structure of soil macrofauna communities in subtaiga forests. герп — herpetobionts, нап — epigeobionts, подст — litter, почв — soil.

ния лиственные леса у южной границы тайги обеднены в сравнении с хвойными зональными и азональными группировками. Сравнения фаунистического состава мезофауны мелколиственного леса и зональных группировок южной тайги показали, что различия с ельником составляют 0,58, а с липняком — 0,64. Эти значения  $\beta$ -разнообразия меньше, чем различия отдельных группировок южной тайги на разных позициях водораздельной катены (см. табл. 43).

Табл. 53 демонстрирует распределение зоомассы в комплексе мезофауны. Общая величина биомассы значительна и занимает среднее положение между зоомассой ельника и его вырубки, на которой формируется молодой березняк. 83% от общей биомассы составляли дождевые черви, кроме того, значимую роль в структуре зоомассы играли личинки пластинчатоусых жуков *S. brunnea*.

На рис. 58 показана вертикальная структура мезофауны с учетом того, что отдельные напочвенные формы питаются в ярусе герпетобия. Наиболее многочисленна группа почвенных обитателей. Собственно подстилочные формы имеют относительно небольшой вес, т.к. развитию подстилочного комплекса препятствует пересыхание листового опада в летний период. Поэтому найденные в пробах поверхностно обитающие беспозвоночные представлены преимущественно мигрирующими формами, способными к сезонной смене топического преферендума.

Определения параметров инвентаризационного разнообразия и выравненности сообщества (табл. 54) показали более высокую таксономическую насыщенность обилия (индекс Менхиника), чем в зональных лесах южной тайги. Этот показатель сравним с наиболее богатой группировкой мезофауны в сосняке на наиболее теплообеспеченной позиции катены. Индекс Шеннона также довольно высок за счет отсутствия резко

**Таблица 53.** Биомасса почвенной мезофауны мелколиственного леса (г/м<sup>2</sup>).**Table 53.** Biomass of soil animals in the small-leaved subtaiga forest (g/m<sup>2</sup>).

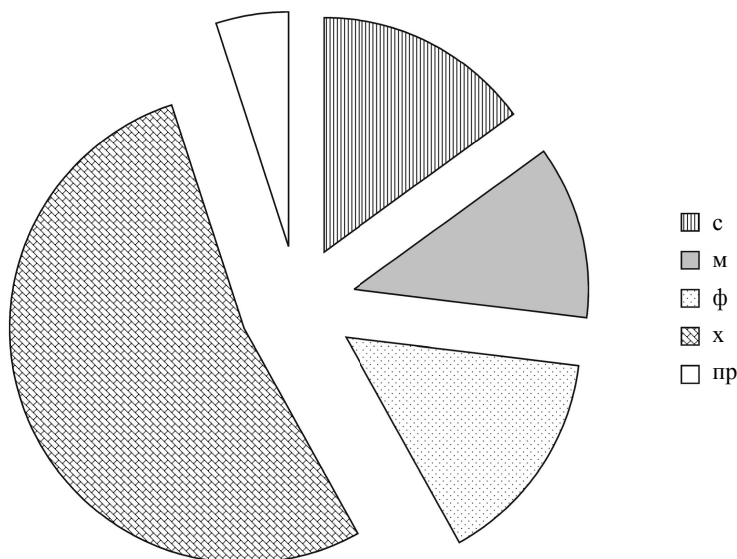
Группы	г/м <sup>2</sup>
Lumbricidae	3,43
Enchytraeidae	0,06
Lithobiidae	0,06
Aranei	0,14
Hemiptera	0,02
Orthoptera	0,02
Dytiscidae	0,08
Carabidae	0,05
Elateridae	0,02
Scarabaeidae	0,16
Diptera L	0,05
прочие	0,02
Итого: на г/м <sup>2</sup>	4,11

**Таблица 54.** Индексы разнообразия сообщества мезофауны мелколиственного леса.**Table 54.** Diversity indices of the macrofauna community in the small-leaved forest.

Индексы				
Менхиника $D_{mn} = S/N$	Шеннона $H' = \sum p_i \ln p_i$	Пиелу $E = H' / \log_2 S$	Симпсона $M = 1/\sum(n/N)^2$	Бергера-Паркера $d = N_{max} / N$
3,27	2,92	0,59	32,05	0,08

выраженного доминирования отдельных видов и групп. Он составляет почти 90% от теоретически возможной величины при данном уровне видового богатства. Соответственно высоко и значение индекса разнообразия доминантных видов Симпсона. В доминантной структуре данного комплекса выделяются только энхитреиды и *Pardosa* sp. по относительному весу, который составляет 8% от общего обилия для каждой группы. Относительная доля остальных представителей мезофауны в этом лесу не превышает 5%.

Рис. 59 демонстрирует трофическую структуру сообщества, в котором доминируют по численности и видовому разнообразию хищники. В эту группировку включаются как почвенные формы, так и обитатели минерального горизонта, представленные преимущественно личинками двукрылых. Последняя особенность является характерной чертой структуры животного населения таежных почв Европейской России, особенно ее восточных райо-



**Рис. 59.** Трофическая структура сообществ мезофауны подтаежных лесов. с — сапрофаги, м — миксофаги, ф — фитофаги, х — хищники, пр — прочие.

**Fig. 59.** Trophic structure of macrofauna communities in subtaiga forests. с — saprophaga, м — mixophaga, ф — phytophaga, х — predators, пр — others.

нов (Козловская, 1976; Стриганова, 1996). Доля сапрофагов и миксофагов меньше 20%, что соответствует структуре либо молодого сообщества, либо сообщества, формирующего в нестабильных гидротермических условиях. Однако, по биомассе в этих группировках преобладают дождевые черви, доля которых превышает 80%.

Анализ структуры и состава мезофауны мелколиственного леса у южного предела таежной зоны выявляет ряд черт, определяющих качественные и количественные отличия этого экотонного местообитания. Фаунистический состав мезофауны представлен преимущественно бореальными видами, либо широко распространенными в бореальных лесах, либо встречающимися в южной части лесной зоны. В то же время в комплексе животного населения присутствует и значительное число видов, характерных для открытых биотопов, которые в южной тайге локализовались в лугово-полевых местообитаниях, либо интразональных лесных группировках. На фоне относительно невысокого уровня обилия мезофауны, локальный комплекс мелколиственного леса отличается выравненностью распределения численности отдельных групп и видов, и поэтому имеет высокие индексы разнообразия, рассчитанные разными методами.

В вертикальной структуре населения имеется четкая тенденция к преобладанию обитателей гумусового и минерального горизонтов почвы и обеднению собственно-подстилочного комплекса форм, связанных с лесным опадом. Эта особенность сближает население мелколиственного леса с сообществами открытых биотопов лугово-степного типа. Среди

найденных обитателей собственно почвенного яруса многие формы отличаются длительным периодом развития (более года), способностью к прокладыванию почвенных ходов и активному передвижению в почвенной среде в поисках пищи и мест окукливания (личинки насекомых). Однако, трофическая структура, несет черты несбалансированного сообщества с многочисленной группировкой мелких напочвенных хищников, для которых ресурсной базой являются либо представители других размерных групп почвенного населения (микрофауна), либо обитатели надпочвенного яруса (фитобий). Такая структура характерна для ранних сукцессионных стадий формирования почвенного сообщества беспозвоночных, либо для сообщества, сложившегося в условиях постоянных резких колебаний гидротермического режима, выходящих за пределы нормальной жизнедеятельности животных, как это было описано в северных районах тайги с мерзлотными почвами.

Таким образом, в структуре животного населения подтаежного леса выражены черты, характерные для почв южных районов с дефицитом влаги в поверхностном горизонте, в которых животное население проявляет тенденцию к уходу в минеральный слой. Но в таких ситуациях среди почвенных обитателей преобладают формы, использующие в качестве основного ресурса живую или отмершую фитомассу (корни растений, наземный опад) вместе с развивающейся на ней микрофлорой. Высокое относительное обилие хищников, не связанных с обитателями минерального горизонта, представляющими нижние звенья консументов детритной и пастбищной пищевых цепей, свидетельствует о том, что сообщество мезопедобионтов мелколиственного леса у южной границы тайги находится на одной из субклимаксных стадий формирования, на которой освоение животными минерального горизонта почвенного профиля опережает формирование сбалансированных трофических сетей в почве.

## **Б. Животное население Сибирской лесостепи**

### *Лесные и луговые экосистемы водоразделов*

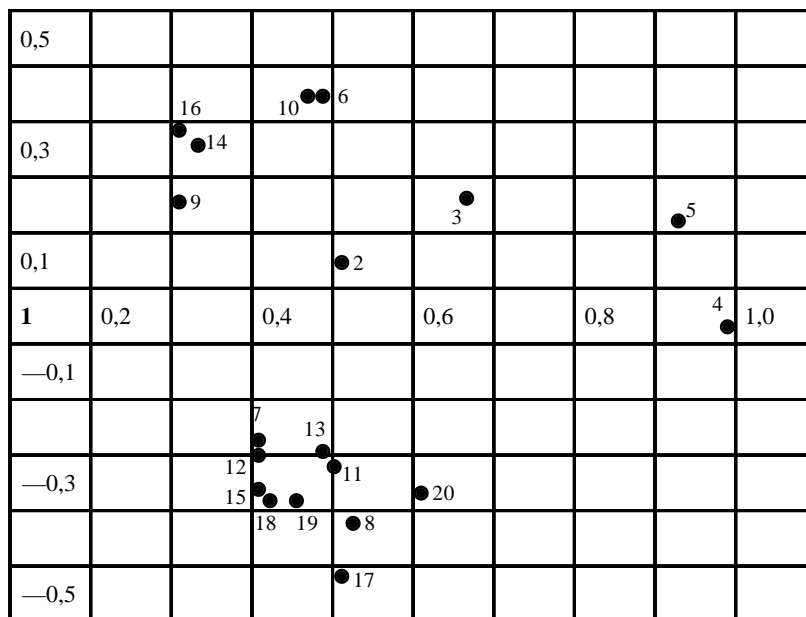
В Западно-Сибирской лесостепи лесные сообщества представлены мелколиственными колками, которые распространяются далеко на юг в степную зону по пониженным элементам рельефа. В исследованном районе лесные участки занимали вершины водоразделов с дренированными почвами. Вокруг колков формировались лугово-степные сообщества. В понижениях почва отличалась разной степенью засоленности, и эти участки были заняты луговой растительностью с включением галофильных форм.

В табл. 55 сравниваются видовой состав и численность мезофауны исследованных лесных участков, включающих естественные леса и сосновую посадку. Культура сосны 30–35-летнего возраста имела сомкнутый полог крон и разреженный травяно-моховый напочвенный покров.

Наибольшее обилие мезофауны отмечено в смешанном мелколиственном лесу, а наибольшее таксономическое богатство — в разнотравном березняке. Число обнаруженных видов снижается в ряду березняк – осиново-березовый колкок – сосновая посадка: 41–30–18 видов. Две наиболее богатых лесных группировки мелколиственных лесов различались между собой по характеру микрорельефа и связанной с этим влажностью почвы. В березняке чередовались микровозвышения с хорошим дренажом и сильно увлажненные западинки. Отдельные пробы на этих двух элементах микрорельефа резко различались по обилию животных и видовому составу. Обилие было выше в пробах на более сухих точках за счет присутствия там внутрпочвенных обитателей. А на влажных пятнах встречались в основном энхитреиды и напочвенные виды членистоногих, мигрирующие между герпетобием и



## БЕРЕЗНЯК



**Рис. 60.** Распределение комплексов мезофауны отдельных проб островного березняка лесостепи по фактору влажности почвы.

**Fig. 60.** Dispersion of macrofauna communities of separate samples in the insular forest-steppe birch stand along the soil humidity factor.

подстилкой. На рис. 60 показаны внутрибиотопические различия таксономического состава мезофауны в березняке, рассчитанные на основе определения Пифагорова расстояния (Whittaker, 1960) вдоль полярной оси ординации по фактору влажности. Пробы во влажных западинках представляют собой компактную группу: они относительно бедны и однообразны по видовому составу. Пробы на дренированных микровозвышениях представляют большее разнообразие и шире различаются между собой. В целом по численности и зоомассе в березняке в целом доминировали дождевые черви и личинки шелкоунов, концентрировавшиеся в основном в пробах на дренированных участках.

В осиново-березовом колке с более выравненными условиями стока и более ровным микрорельефом влажность почвы распределялась более равномерно на территории леса. Там в составе почвенного населения отмечено относительно высокое обилие корнегрызущих форм, характерных, как для сухих лесных, так и для лугово-степных группировок (личинки *G. proximus* и долгоносиков). Высокая численность беспозвоночных в колке определялась всего двумя группами — энхитреидами и многоножками-костянками *M. curtipes*, типичными обитателями таежных лесов. При этом в колке основная часть обилия была представлена поверхностно-обитающими формами, а в березняке — обитателями гумусового и минерального горизонта, что определяло структурные различия населения почв этих мелколиственных группировок. Вырубка березняка была очень бедна в отношении обилия и видового разнообразия и по этим параметрам сравнима с вырубками лесов южной тайги.

**Таблица 55.** Состав и численность (экз./м<sup>2</sup>) мезофауны островных лесов лесостепи.**Table 55.** Content and population density (Ind./m<sup>2</sup>) of soil macrofauna of insular forest stands of the forest-steppe zone.

ОСТРОВНЫЕ ЛЕСА	Березняк разнотравный	Вырубка березняка	Осиново- березовый колок	Сосняк (культура)
Видовой состав и численность (экз./м <sup>2</sup> )				
Lumbricidae				
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	1,6			
<i>A. rosea</i>	1,6			
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	5,6		4,0	
<i>Lumbricus rubellus</i>				3,2
<i>L. castaneus</i>		0,8		
<i>Dendrobaena octaedra</i>	3,2		2,4	
<i>Octolasion lacteum</i>				
Enchytraeidae	4,4		28,0	
Myriapoda				
Lithobiidae				
<i>Monotarsobius curtipes</i>	10,0		22,4	1,6
<i>Lithobius proximus</i>			4,0	0,8
Geophilidae				
<i>Geophilus proximus</i>	2,4		1,6	
Aranei				
Araneidae				
<i>Araneus</i> sp.	0,4		1,6	
Clubionidae				
<i>Clubiona</i> sp.	0,4		0,8	
Gnaphosidae				
<i>Haplodrassus</i> sp.			0,8	
Lycosidae				
<i>Pardosa</i> sp.	0,8		0,8	3,2
Salticidae				
<i>Marpissa radiata</i>	1,2	3,2		
Theridiidae				
<i>Robertus</i> sp.	0,4			
<i>Theridion umbraticum</i>			0,8	
Thomisidae gen. sp.			0,8	
Scorpiones gen. sp.			0,8	
INSECTA				
Homoptera				
Aphrophoridae				
<i>Lepyronia coleoptrata</i>		0,8		
Hemiptera				
Pyrrhocoridae				
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	1,2	3,2	0,8	1,6
Pentatomidae				
<i>Eurydema oleracea</i>	0,8			

Таблица 55. Продолжение.

Table 55. Continue.

ОСТРОВНЫЕ ЛЕСА	Березняк разнотравный	Вырубка березняка	Осиново- березовый колок	Сосняк (культура)
Видовой состав и численность (экз./м <sup>2</sup> )				
Coleoptera				
Carabidae				
<i>Amara brunnea</i>				1,6
<i>A. communis</i>			1,6	
<i>Calathus micropterus</i>	0,8		1,6	1,6
<i>C. melanocephalus</i>				1,6
<i>Carabus clatratus</i>		3,2		
<i>C. nitens</i>	0,8			
<i>C. granulatus</i>	1,2			
<i>C. glabratus</i>	0,8	2,4		
<i>Microlestes</i> sp.				0,8
<i>Harpalus calceatus</i>	1,2	2,4		
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>			1,6	
<i>P. strenuus</i>			1,6	
Staphylinidae				
Aleocharinae gen. sp.		0,8		8,0
<i>Bryoporus</i> sp.	0,4			
<i>B. cernuus</i>				
<i>Gabrius osseticus</i>				0,8
<i>Lathrobium brunnipes</i>			0,8	
<i>Oxipoda abdominalis</i>			0,8	
<i>Oxitelus rugosus</i>				0,8
<i>T. nitidulus</i>				0,8
<i>Xantholinus tricolor</i>				0,8
Silphidae				
<i>Aclypaea opaca</i>	0,4			
Elateridae				
<i>Agripnus murinus</i>	0,8			
<i>Dolopius marginatus</i>			0,8	
<i>Hypnoidus rivularius</i>	3,6			
<i>Melanotus sperins</i>	0,8			
<i>Prosternon tessellatum</i>	18,5			
<i>P. coriceum</i>	2,8		1,6	
<i>Selatosomus aeneus</i>	9,0		7,2	6,4
<i>S. gravidus</i>	1,6		1,6	2,4
<i>S. spretus</i>	0,8			
<i>S. nigricornis</i>	0,8			
Scarabaeidae				
<i>Amphimallon altaicus</i>			3,2	0,8
<i>Geotrupes stercorosus</i>	0,4			
Cantharidae				
<i>Cantharis livida</i>			3,2	

Таблица 55. Продолжение.

Table 55. Continue.

ОСТРОВНЫЕ ЛЕСА	Березняк разнотравный	Вырубка березняка	Осиново- березовый колос	Сосняк (культура)
Видовой состав и численность (экз./м <sup>2</sup> )				
Melyridae		0,8		
<i>Malachius aeneus</i>				
Coccinellidae l.	0,8			0,8
<i>Coccinella 7-punctata</i>				
Erotylidae gen.sp. l.				
Cerambycidae				
<i>Pachyta quadrimaculata</i>	0,4			
Chrysomelidae				
Curculionidae l.	0,8		2,4	
Coleoptera sp.	0,8		4,8	
Diptera				
Bibionidae				
<i>Biblio pomonae</i>	0,4		4,8	
Tabanidae				
<i>Tabanus bovinus</i>	0,4			
Rhagionidae				
<i>Rhagio scolopaceus</i>	0,4			
Lepidoptera				
Noctuidae l.	0,8		4,8	
Sphingidae l.				
Arctiidae	0,4			
ИТОГО: (экз./м <sup>2</sup> )	74,8	17,6	112,0	36,0
(экз./пробу)	4,7± 0,9	1,1± 0,2	7,0± 1,1	2.25± 0,3

Дождевые черви в лесостепи представлены шестью видами, в том числе пашенным червем, который в северных районах тайги был отмечен только в наиболее теплообеспеченных участках. Только в этой зоне он заходит под полог сомкнутого леса на плакоре. Среди червей по численности преобладал *E. nordenskioldi*, встречающийся в мелколиственных лесах. В группе многоножек-косянок следует отметить увеличение частоты встречаемости *L. proximus*, который появляется в составе мезофауны в подзоне южной тайги, а в лесостепных лесах становится облигатным компонентом комплексов мезофауны, особенно в более сухих участках. Для мелколиственных лесов были характерны и геофилиды, которые, как и *L. proximus*, встречались единично, но отличались высокой встречаемостью в пробах. Комплексы пауков относительно разнообразны в мелколиственных лесах, и лишь 3 вида из 8 были общими для обоих участков; в сосняке пауки представлены лишь трансзональным *Pardosa* sp.

Особый интерес представляет находка скорпиона в осиново-березовом колке, где в пробах было обнаружено две особи *Buthus* sp., распространенного в сухой степи Центральной Азии. Армизонский р-н Тюменской обл., где проводились почвенно-зоологические обследования, очевидно является одной из наиболее северных точек распространения этой группы.

Среди насекомых наибольшим разнообразием отличались представители отряда жесткокрылых, представленные в лесных участках лесостепи 13 семействами. Основное разнообразие жужелиц было сосредоточено в березняке и на его вырубке. В осиново-березовом колке отмечены лишь виды *Amara*. В пробах березняка найдены представители четырех видов *Carabus*, различающихся по своему экологическому предпочтению. *C. clathratus*, пойменная жужелица, распространенная во влажных местообитаниях, в том числе и с засоленными почвами, а также более сухолюбивые *C. granulatus* и *C. glabratus*. Здесь же встречался *C. nitens*, который в тайге Европейской России более характерен для северных и средне-таежных группировок (Арнольди, 1953).

В противоположность относительно высокому разнообразию жужелиц, в мелколиственных лесах видовое богатство и обилие стафилинид было низким, там отмечено всего два вида. Основное разнообразие стафилинид концентрировалось в сосняке и на лугу. Большинство видов встречались только в одном биотопе. Например, в сосняке отмечено в почвенных пробах 5, а на лугу — 4 вида, при этом ни одного общего для этих местообитаний. Узкая локализация отдельных видов стафилинид может быть объяснена отсутствием экологических коридоров, открывающих возможность обмена видами между отдельными лесными группировками.

В лесных участках значительную роль в составе почвенного населения играли также личинки щелкунов, представленные 10 видами, причем, основное разнообразие данного семейства было сосредоточено под пологом мелколиственных лесов. В сосняке встречались лишь личинки двух видов *Selatosomus*, относящихся к группе полизональных и поли-топных. В комплексе щелкунов под пологом островных лесов найдены северные виды (тундрово-лесной *H. rivularius*), широко-лесные (*D. marginatus*, *P. tessellatum*) и виды, характерные для лесостепных/степных районов (*S. aeneus*, *S. spretus*, *A. murinus*). Кроме того, комплекс щелкунов включал формы, различающиеся и по экологическим предпочтениям — от обитателей влажных биотопов, в том числе, луговых (*A. murinus*, *S. nigricornis*) до умеренных ксерофилов, встречающихся и в полевых почвах.

Состав и структура мезофауны мелколиственных лесов Западной Сибири кардинально отличается от комплексов животного населения лесостепных дубрав Европейской России (Кудряшева, 1975; Всеволодова-Перель, 1995; Стриганова, 1995). Здесь практически выпадает группировка неморальных видов, характерных для широколиственных лесов, и мезонаселение почвы представляет собой сочетание типично таежных и сухостепных форм. В зоне лесостепи на территории Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин наблюдается закономерная смена состава лесной растительности с запада на восток. Дубово-грабовые леса, доминирующие к западу от Днепра, сменяются липово-дубовыми лесами, а в Заволжье дуб включается в хвойно-широколиственные группировки и формирует байрачные дубравы. Для лесостепной зоны востока Европейской России характерны сложные сосняки с дубом и другими широколиственными породами. На Урале широколиственные леса на темносерых почвах встречаются на низких западных предгорьях, а на восточных склонах и в холмисто-равнинном ландшафте Зауралья они заменяются мелколиственными лесами (Мильков, 1950; Мильков, Гвоздецкий, 1962). В соответствии с трендом долготных изменений почвенно-растительного покрова, изменяются и состав и структура почвенного животного населения. Сообщества педобионтов лесных почв более западных районов характеризуются высоким разнообразием и обилием подстилочного комплекса, в составе которого большую роль играют диплоподы и мокрицы, а в комплексе обитателей минерального горизонта преобладают дождевые черви (Arnoldi, Ghilarov, 1963; Гиляров, 1965). К востоку в локальных сообществах наблюдается уменьшение относительного веса дождевых червей за счет расширения состава и обилия личинок насекомых, связанных с корнями

**Таблица 56.** Состав и численность (экз./м<sup>2</sup>) мезофауны луговых и полевых почв лесостепи.**Table 56.** Content and population density (ind./m<sup>2</sup>) of soil macrofauna of meadow and field soils of the forest-steppe.

Групповой и видовой состав	Луг разнотравный	Луг заливной засоленный	Луг заливной выпасаемый	Многолетние травы	Поле картофеля
Lumbricidae					
<i>Aporrectodea caliginosa</i>					2,4
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	1,6				
<i>Lumbricus rubellus</i>	8,0				4,0
<i>Dendrobaena octaedra</i>			0,8		1,6
<i>Octolasion lacteum</i>					16,8
Enchytraeidae	6,4				
Lithobiidae					
<i>Monotarsobius curtipes</i>	0,8				
<i>Lithobius proximus</i>	0,8				
Geophilidae					
<i>Geophilus proximus</i>	1,6				0,8
Aranei					
Agelenidae					
<i>Coelotes</i> sp.	1,6				
Araneidae					
<i>Cercidia prominens</i>				4,0	
Lycosidae					
<i>Pardosa</i> sp.	8,8				
Salticidae					
<i>Euophrys erratica</i>					0,8
<i>Marpissa radiata</i>		3,2	1,6		
Theridiidae					
<i>Steatoda</i> sp.	0,8				
<i>Robertus</i> sp.					
<i>Theridion umbraticum</i>			0,8		
<i>Theridion</i> sp.			0,8		0,8
Thomisidae					
<i>Thanatus arenarius</i>		8,8			
Insecta					
Orthoptera					
Tettigoniidae					
<i>Metrioptera brachyptera</i>				1,6	
Hemiptera					
Pyrrhocoridae					
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	15,2		3,2	3,2	4,9
Acanthosomtidae					
<i>Acanthosoma haemorrhoidale</i>		0,8			
Pentatomidae					
<i>Eurydema oleracea</i>			1,6	1,6	

Таблица 56. Продолжение.

Table 56. Continue.

Групповой и видовой состав	Луг разнотравный	Луг заливной засоленный	Луг заливной выпасаемый	Многолетние травы	Поле картофеля
Coleoptera					
Carabidae					
<i>Amara eurynota</i>	1,6				
<i>A. aenea</i>	0,8				
<i>Calathus melanocephalus</i>	1,6				
<i>Carabus clatratus</i>			1,6		
<i>C. nitens</i>		0,8			0,8
<i>C. glabratus</i>					0,8
<i>Eraphius secalis</i>	0,8				
<i>Microlestes</i> sp.	4,0				
<i>Harpalus calceatus</i>	0,8	3,2		10,4	
<i>Syntomus truncatellus</i>	2,4				
Staphylinidae					
Aleocharinae sp.				1,6	0,8
<i>Bryoporus cernuus</i>	0,8				
<i>Mycetoporus splendidus</i>	0,8				
<i>Tachyporus pulillus</i>	0,8				
<i>Xantholinus linearis</i>	2,4				
Histeridae					
<i>Margarinotus bipustulatus</i>					0,8
<i>Hister unicolor</i>		0,8			
Elateridae					
<i>Agriotes litigiosus</i>					0,8
<i>A. obscurus</i>	1,6				
<i>A. sputator</i>	0,8				
<i>Prosternon tessellatum</i>	0,8				
<i>Selatosomus aeneus</i>	4,8				
Scarabaeidae					
<i>Amphimallon altaicus</i>	7,2				
<i>Geotrupes stercorosus</i>					1,6
Melyridae					
<i>Malachius aeneus</i>					0,8
Coccinellidae l.	1,6				
<i>Coccinella 7-punctata</i>		1,6		3,2	1,6
Erotylidae l.sp.	0,8				
Cerambycidae					
<i>Pachyta quadrimaculata</i>	1,6	0,8		0,8	
Chrysomelidae l.	1,6				
Curculionidae l.	9,6				
Coleoptera sp.	11,2				
Diptera					
Rhagionidae					
<i>Rhagio scolopaceus</i>	0,8				
Lepidoptera					

Таблица 56. Продолжение.

Table 56. Continue.

Групповой и видовой состав	Луг разнотравный	Луг заливной засоленный	Луг заливной выпасаемый	Многолетние травы	Поле картофеля
Noctuidae l. Sphingidae l. Arctiidae	1,6				2,4 0,8
Итого: (на 1 м <sup>2</sup> ) (на 1 пробу)	106,4 6,65±1,0	20,0 1,25±0,2	10,4 0,65±0,1	26,4 1,65±0,3	43,2 2,7±0,4

(Стриганова, 1995), что особенно четко выражено в районе Среднего Поволжья (Алейникова, 1962, 1964; Утробина, 1964).

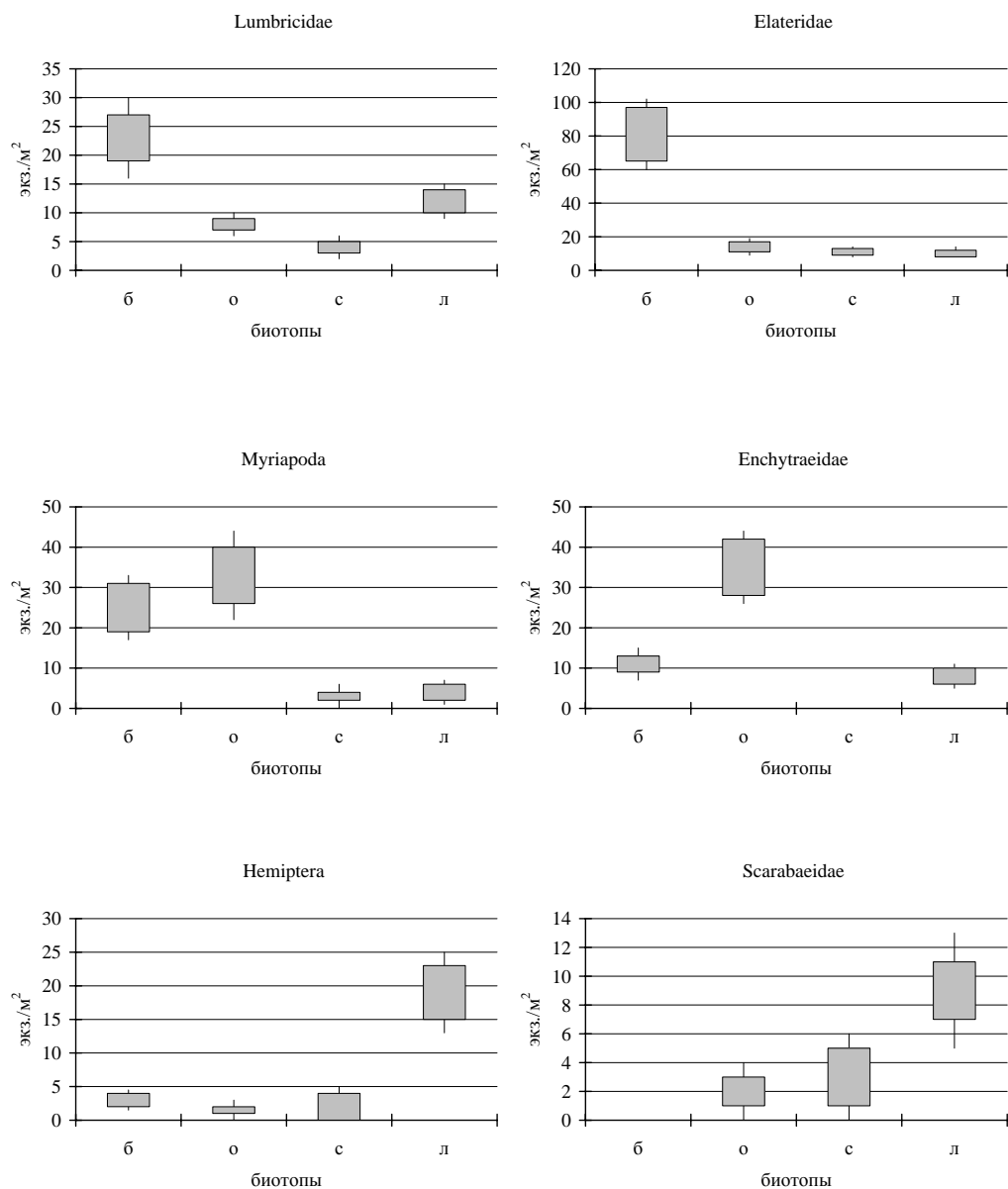
Распределение таксономического разнообразия почвенной мезофауны свидетельствует о том, что в этой зоне основным фактором, лимитирующим локальное разнообразие плакорных лесных сообществ, становится дефицит влаги в почве. В березняке при наличии участков с повышенным увлажнением появляются гигрофильные и мезофильные формы, значительно расширяющие таксономическое и экологическое разнообразие животного населения данного местообитания.

На суходольном лугу сообщество мезопедобионтов не уступает лесным участкам по видовому разнообразию и численности (табл. 56). Среди жуелиц, составлявших значительную часть видового разнообразия (7 видов), преобладали формы, характерные для открытых местообитаний, в том числе, для остепненных биотопов и полевых почв (*A. eurynota*, *A. aenea*, *C. melanocephalus*, *H. calceatus*) кроме того, там отмечены и виды, встречающиеся в смешанных и лиственных лесах (*E. secalis*, *S. truncatellus*). Щелкуны были представлены в основном видами лугово-степных и полевых местообитаний (виды *Agriotes*, *S. aeneus*). К элементам остепненных группировок можно отнести также многочисленных полужесткокрылых (*P. apterus*) и личинок пластинчатоусых (*A. altaicus*). Таким образом, состав фаунистического комплекса почвы суходольного луга, соседствующего с лесными группировками, отличался от них по соотношению лесных и лугово-степных видов.

В табл. 57 представлены результаты определения β-разнообразия комплексов мезофауны лесных участков и суходольного луга. Наименьшими были различия между мелколиственными колками. Величина индекса β-разнообразия сосняка возрастала в ряду: осиновый колок–луг–березняк, что соответствовало различиям влажности почвы в этих пробных участках и соответствующему присутствию гигрофильных и гигро-толерантных форм. Вырубка березняка имела наиболее высокие фаунистические отличия от других участков за счет бедности комплекса мезофауны.

Распределение обилия почвенных беспозвоночных в пробных участках между наиболее значимыми в структуре сообщества группами мезофауны достоверно различалось в разных участках леса и на суходольном лугу (рис. 61). Численность дождевых червей и личинок щелкунов была наибольшей в березняке. Обилие червей снижалось в более сухих лесах (колок, сосняк) и снова возрастало на лугу. Личинки щелкунов в березняке составляли почти половину от общего обилия (43%). Их абсолютная численность в этом местообитании была почти на порядок выше, чем в остальных сообществах. В осиново-березовом колке





**Рис. 61.** Распределение обилия основных групп почвенной мезофауны в лесных участках и на суходольном лугу лесостепи.

б — березняк, о — осиново-березовый колок, с — сосняк, л — суходольный луг.

**Fig. 61.** Distribution of the abundance of main macrofauna groups in forest habitats and dry meadow of the forest-steppe.

б — birch stand, о — aspen-birch "kolok", с — pine culture, л — dry meadow.

**Таблица 57.**  $\beta$ -разнообразие сообществ мезофауны лесных и луговых участков на плакоре (по Мэггаран, 1992).

**Table 57.**  $\beta$ -diversity of macrofauna soil communities in watershed forest and meadow plots (after Magurran, 1992).

$\beta$	Вырубка березняка	Осиново-березовый колок	Сосновая посадка	Суходольный луг
Березняк	0,83	0,54	0,79	0,62
Вырубка березняка		0,95	0,85	0,90
Осиново-березовый колок			0,66	0,68
Сосновая посадка				0,61

наиболее многочисленными группами были многоножки и энхитреиды, каждая из которых составляла по 25% от общей численности в этом участке. Численность многоножек (в основном — *M. curtipes*) была достаточно высока и в березняке. В сосняке и на лугу с пересыхающей летом поверхностью почвы они встречались единично, эти формы связаны с местообитаниями, имеющими хорошо развитый подстилочный горизонт, стабилизирующий суточные и сезонные колебания гидротермического режима и заселенный потенциальными жертвами этих хищников. Энхитреиды достигали значительного уровня численности только в колке (30–40 экз./м<sup>2</sup>). В сухом сосняке они отсутствовали вовсе, в березняке и на лугу их численность была в 5–6 раз ниже, чем в колке. На лугу ведущими по обилию группами были полужесткокрылые и личинки пластинчатоусых. Последние, как и дождевые черви, были относительно немногочисленны, но за счет своих крупных размеров, они составляли значительную долю зоомассы. Численность клопов была очень низкой в колке, а в березняке и сосняке она заметно возростала, при этом в отдельных пробах сосняка отмечены широкие колебания численности клопов. На лугу обилие клопов было на порядок выше, чем в лесных участках. Численность личинок пластинчатоусых, представленных в этой зоне двумя видами, возростала по градиенту нарастания сухости почвы от березняка к лугу.

В табл. 58 показаны биотопические изменения структуры доминирования локальных сообществ лесных участков. Здесь очень четко разделяются группы доминантов, характерные для отдельных типов местообитаний. Лишь *S. aeneus* доминировал во всех трех участках. Из всех участков наименее специфичен доминантный комплекс в колке, где нет ни одного вида, который не входил бы в доминантные комплексы других лесных сообществ. *L. rubellus* и *Lycosa* sp. доминируют не только в сосняке, но и на лугу. Таким образом, сосняк по составу доминантов имеет большее сходство с открытыми местообитаниями, чем с лесными.

Проведены сравнения зоомассы и ее групповой структуры в отдельных местообитаниях (табл. 59). В березняке и сосняке основную часть биомассы составляли дождевые черви и личинки шелкоунов. На вырубке березняка более 50% зоомассы приходилось на долю жуелиц, среди которых были крупные виды *Carabus*. Дождевые черви были представлены там очень мелкими единичными особями. Второе место после жуелиц в структуре зоомассы занимали полужесткокрылые, в обилии появляющиеся на вырубках при осветлении поверхности почвы. В осиновом колке зоомасса более равномерно распределялась между четыр-

**Таблица 58.** Структура доминирования сообществ мезофауны лесных участков лесостепи (% от общей численности).

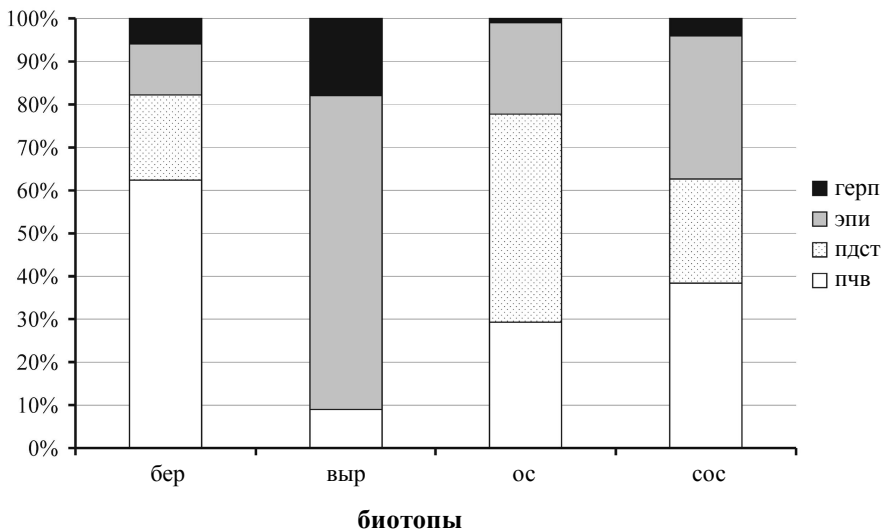
**Table 58.** Domination structure of macrofauna communities of insular forest stands in the forest-steppe (% of total numbers).

Доминантные виды	Березняк	Осиново-березовый колкок	Сосновая посадка
<i>Selatosomus aeneus</i>	9,6	6,4	17,8
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	7,5*)		
<i>Hypnoidus rivularius</i>	4,8		
<i>Prosternon tessellatum</i>	18,7		
Enchytraeidae	5,9	25	
<i>Monotarsobius curtipes</i>	13,3	20	
Aleocharinae sp.			17,8
<i>S. gravidus</i>			6,7
<i>Lumbricus rubellus</i>			8,9
<i>Pardosa</i> sp.			8,9

\*) выделены комплексы доминантов, специфичные для одного биотопа.

мя группами — дождевыми червями, личинками шелкоунов и подстилочными обитателями — энхитреидами и литобиидами, имевшими значительный относительный вес в зоомассе локальных сообществ. На лугу 50% зоомассы составляли дождевые черви и около 10% — личинки пластинчатоусых жуков. Эти топические различия определяли функциональные особенности животного населения и его вклад в динамику почвенных процессов в отдельных местообитаниях.

В лесостепи, как и в подзоне южной тайги, отмечено активное заселение животными минерального слоя почвы. В северной и средней тайге на мерзлотных почвах все население почвенного горизонта концентрировалось в слое 0–5 см. В южной тайге почвенные формы распространялись до 10 см глубины, а ниже находили отдельных особей червей и личинок жуков только в луговых местообитаниях. В лесостепи под пологом березняка 60% населения было сосредоточено в подстилке, 36% — в слое 0–10 см и 4% — в слое 0–20 см. На суходольном лугу в слое 0–20 см было обнаружено до 8% педобионтов, что связано с лучшим прогреванием в весенний период глубоких горизонтов и пересыханием поверхностного слоя почвы. Слой 20–30 см не был заселен ни в одном местообитании, но при раскопках на почвенных разрезах в осиновом колке и на лугу были заметны следы ходов животных. Очевидно, в наиболее сухой период середины лета дождевые черви мигрируют в этот горизонт, а в сезон активного питания и роста они концентрируются в слое 0–10 см. В лесостепи Европейской России животные в лесных и открытых участках заселяют минеральный горизонт до глубины 40 см. Наиболее глубоко за пределами этого слоя встречались личинки долгоносиков и многоножки-геофилиды (Arnoldi, Ghilarov, 1963). В Сибирской лесостепи личинки долгоносиков и пластинчатоусых сосредоточены в слое 15–20 см, глубина которого совпадает с распространением мелких корней растений, которые представляют для них основной пищевой резерв. Максимум корневой массы в лесостепи отмечался на глубине 8–15 см. В этом же слое находили и геофилиды, которые появляются в составе животного населения южнее границы



**Рис. 62.** Вертикальная структура сообществ лесных участков в лесостепи. бер — березняк, выр — вырубка березняка, ос — осиново-березовый колок, сос — сосновая культура. Обозначения вертикальных группировок, как на рис. 58.

**Fig. 62.** Vertical structure of animal communities in forest plots of the forest-steppe. бер — birch stand, выр — felled area of birch forest, ос — aspen-birch “kolok”, сос — pine plantation. Designations of vertical groups as in Fig. 58.

распространения мерзлоты. Районы южной тайги и лесостепи по температурному режиму почвы представляли для них северный предел распространения на территории бореальной зоны. В качестве основных факторов, определяющих вертикальное распределение геофилид в лесостепных участках можно рассматривать как температурный режим почвы, так и характер распределения потенциальных жертв по профилю почвы. На рис. 62 сравниваются паттерны вертикального распределения почвенной мезофауны. Как и в таежной зоне, здесь выделяют четыре вертикально-ярусные группировки (герпетобий, обитатели поверхности почвы, подстилочные и почвенные формы). В березняке наиболее обильными группировками являются поверхностные обитатели (70%) и почвенные формы (более 60%). В осиновом колке ярусное распределение более равномерное, там хорошо выражена группировка подстилочных форм (энхитреиды, литобииды), реализующих в этом горизонте все свои жизненные функции. В сосняке сохраняется сбалансированность обилия всех четырех групп, но, в сравнении с колком, здесь проявляется тенденция к увеличению веса почвенных форм за счет подстилочных и повышение доли горизонтально мигрирующих поверхностных обитателей.

В трофической структуре лесных сообществ признаки, характерные для лиственных лесов, наиболее четко были выражены в колке, где 35% от общей численности составляли сапрофаги (рис. 63). В отличие от широколиственных европейских лесов, здесь отсутствовала группировка первичных разрушителей опада, основная масса сапрофагов была представлена олигохетами-детритофагами. В березняке ведущей группировкой были миксофаги, сочетающие сапрофагию с хищничеством или фитофагией, в зависимости от сезонных условий влаж-

**Таблица 59.** Биомасса почвенных животных лесных участков и суходольного луга (г/м<sup>2</sup>).**Table 59.** Biomass of soil invertebrates in woody and dry-meadow plots (g/m<sup>2</sup>).

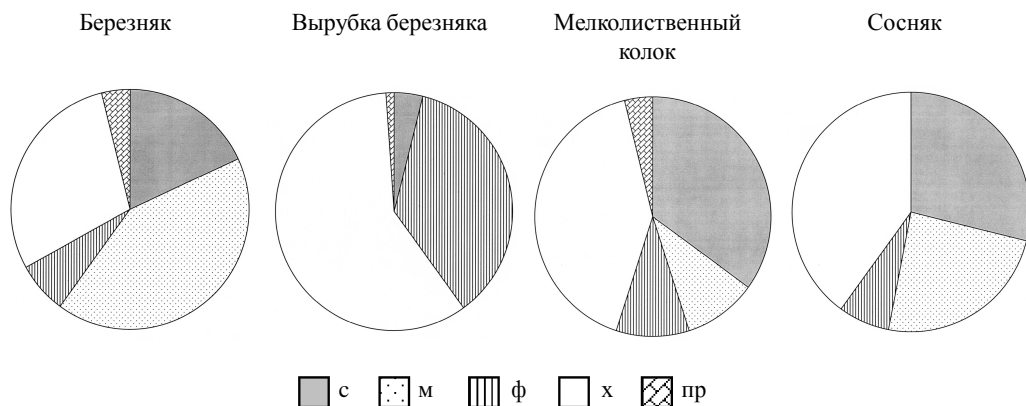
Группы	Пробные участки				
	Березняк	Вырубка березняка	Осиново-березовый колок	Сосновая посадка	Суходольный луг
Lumbricidae	0,900	0,070	0,342	0,408	2,319
Enchytraeidae	0,035	—	0,163	—	0,016
Lithobiidae	0,105	—	0,336	0,016	0,025
Geophilidae	0,020	—	0,013	—	0,010
Aranei	0,035	0,040	0,004	0,007	0,115
Hemiptera	0,035	0,100	0,024	0,016	0,156
Carabidae	0,050	1,000	0,105	0,087	0,157
Staphylinidae	0,020	0,020	0,017	0,025	0,017
Elateridae	0,724	—	0,272	0,490	0,189
Scarabaeidae	0,006	—	0,026	0,016	0,456
Coccinellidae	0,020	—	—	—	0,004
Cerambycidae	0,005	—	—	—	0,003
Chrysomelidae	—	—	—	—	0,03
Curculionidae	0,004	—	0,020	0,012	0,029
Diptera	0,026	—	0,095	—	0,003
Lepidoptera	0,042	—	0,128	—	0,312
прочие	0,086	0,04	0,062	0,629	0,742
Итого: г/м <sup>2</sup>	2,113	1,27	1,607	1,706	4,583

**Таблица 60.** Индексы разнообразия и выравненности лесных сообществ.**Table 60.** Indices of diversity and evenness of forest macrofauna communities in the Siberian forest-steppe.

Индексы	Березняк	Вырубка березняка	Осиново-березовый колок	Посадка сосны
Менхиника (mn)	2,92	1,92	2,53	2,68
Шеннона (H')	3,00	2,02	2,63	2,57
Пиелу (E)	0,56	0,64	0,53	0,61
Бергера-Паркера (d)	0,18	0,18	0,25	0,17

ности почвы, определяющих доступность пищи. Наряду с ними детритофаги составляли также значимую долю животного населения. В сосняке преобладали детритофаги и миксофаги, которые в сумме составляют существенный резерв для более высоких звеньев трофических цепей. В этих лесных группировках соотношение представителей разных трофических уровней сбалансировано, и пищевые цепи, складывающиеся внутри сообщества мезофауны, могут обеспечивать высокую активность деструкционного звена биологического круговорота.

На вырубке березняка основными группировками являются поверхностно-обитающие фитофаги, питающиеся в растительном ярусе, и хищники. Для почвенных хищников более



**Рис. 63.** Трофическая структура комплексов мезофауны лесных участков лесостепи. Обозначения, как на рис. 59.

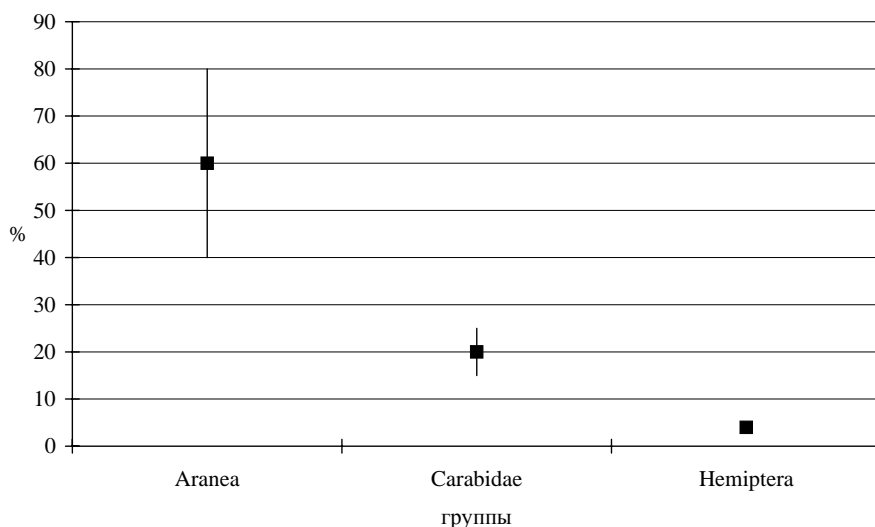
**Fig. 63.** Trophic structure of macrofauna communities in forest habitats of the forest-steppe. Legends as in Fig. 59.

существенную роль в качестве пищевой базы играют представители микрофауны и микрофлоры и обитатели травянистого яруса. Пищевые цепи на вырубке выходят за пределы почвенной системы и тесно связаны с наземным ярусом.

Таксономические и структурные различия локальных сообществ отражаются и в значениях интегральных индексов разнообразия и выравненности (табл. 60). Разнообразие во всех лесных группировках соответствует уровню видового богатства. Наибольший индекс доминирования имеет комплекс осинового колка, и за этот счет значение выравненности здесь было наименьшим в сравнении с другими участками. Разнообразие на вырубке наиболее низкое, но за счет высокой выравненности обилия присутствовавших там немногочисленных видов величина индекса Шеннона составляет там 90% от теоретически возможной при данном видовом богатстве.

#### *Луговые экосистемы и агроэкосистемы аллювиальной позиции*

Население пойменных лугов и полевых почв кардинально отличалось от лесных участков и от суходольного луга по таксономическому составу и структуре населения (см. табл. 56). На аллювиальной позиции практически отсутствуют дождевые черви и многоножки. Лишь на выпасе были найдены единичные особи *D. octaedra*, и на удобряемых полевых почвах — геофилиды. В пробах на луговых и полевых почвах было найдено семь видов пауков, относящихся к широко распространенным европейско-сибирским транзональным формам. Из них *C. prominens*, *E. erratica*, *Th. arenarius*, *Theiridion* sp. не встречались в плакорных сообществах. *M. radiata* и *Th. umbraticum* были отмечены и в мелколиственных лесах. Среди жуужелиц следует отметить присутствие *C. nitens* и *C. glabratus* в луговых и полевых почвах и высокую численность *H. calceatus*, типичного для полевых группировок. В пойме видовое разнообразие жуужелиц в пробах сокращается, стафилиниды не были обнаружены при раскопках вообще. Состав щелкунов существенно изменялся в сравнении с лесными участками и суходольным лугом за счет появления личинок *Agriotes*. На рис. 64 представлены соотношения относительно обилия ключевых групп мезофауны (пауков, жуужелиц и клопов) на пойменном лугу. Личинки пластинчатоусых, многочисленные на суходольном лугу, в пойме отсутствовали, что связано с



**Рис. 64.** Соотношения численности доминирующих групп мезофауны в почве пойменного луга.  
Вертикальные линии — стандартное отклонение от среднего.

**Fig. 64.** Relations of abundances of macropedobiont predominating groups in soil of the flood plain meadow.  
Vertical lines — standard deviation.

тем, что они не переносят даже кратковременных затоплений почвы водой. Пауки представляли самую многочисленную группу на контрольном участке пойменного луга, а в антропогенно измененных местообитаниях их абсолютное и относительное обилие снижается. На поле картофеля пауки были единичны, их встречаемость не превышала 20%. Жужелицы занимали второе место по относительному весу, они встречались единичными особями, но присутствовали практически во всех пробах. На поле многолетних трав абсолютное обилие жужелиц возрастало в 2,5 раза в сравнении с лугом, за счет растительных форм. Обилие клопов, в отличие от сообществ суходольного луга, на пойменном лугу было очень низким, а на выпасе и полевых почвах их обилие несколько возрастало. На картофельном поле доминировали дождевые черви, составлявшие там более 60% от общей численности.

В долинных участках большую роль в формировании комплекса почвенных обитателей играет фактор засоленности почвы. Поэтому общее обилие и видовое богатство мезофауны на пойменном лугу были почти в 4–5 раз ниже, чем на суходольном. В полевых агроценозах обработка почвы оптимизирует водно-воздушный режим, что отражается на более высоких показателях численности и биомассы почвенных животных. Из агроценозов наибольшее обилие и разнообразие почвенной фауны отмечено на картофельном поле, за счет внесения на этом участке органических удобрений, необходимых для возделывания пропашных культур в данном районе. Величина  $\beta$ -разнообразия лугов и лесных и сельскохозяйственных угодий показана в табл. 61. Локальные сообщества мезофауны в этих участках различались на 60–90%. Антропогенно измененные участки поймы также почти не имели общих фаунистических элементов с суходольным лугом. Полевые почвы и пастбище широко различались и меж-

**Таблица 61.**  $\beta$ -разнообразие комплексов мезофауны луговых и полевых почв.**Table 61.**  $\beta$ -diversity of macrofauna communities in meadow and field soils.

$\beta$	Пойменный луг	Выпас	Многолетние травы	Картофель
Суходольный луг	0,90	0,95	0,85	0,88
Пойменный луг		0,86	0,62	0,84
Выпас			0,73	0,76
Многолет-ние травы				0,77

**Таблица 62.** Биомасса почвенной мезофауны долинных участков ( $\text{г}/\text{м}^2$ ).**Table 62.** Biomass of soil macrofauna of valley experimental plots ( $\text{g}/\text{m}^2$ ).

	Луговые почвы		Полевые почвы	
	Пойменный луг	Выпас	Многолетние травы	Картофель
Lumbricidae		0,03		2,47
Geophilidae				0,05
Aranei	0,13	0,36	0,50	0,10
Hemiptera	0,22	0,13	0,18	0,13
Carabidae	0,60	0,01	0,44	0,12
Staphylinidae			0,07	0,01
Elateridae				0,01
Scarabaeidae				0,09
Coccinellidae	0,01		0,08	0,07
Cerambycidae	0,01		0,01	
Chrysomelidae				
Curculionidae				
Diptera				
Lepidoptera				0,22
прочие	0,01		0,03	0,08
Итого:	0,98	0,53	1,31	3,35

ду собой (0,73–0,86). Наибольшую общность имели комплексы пойменного луга и поля многолетних трав. Столь же низкая степень сходства отмечена между пойменным лугом с одной стороны, и лесными и луговыми плакорными группировками — с другой: величина бета-разнообразия составляла 0,80–0,90. Исключение представляла вырубка березняка, на которой степень различий с пойменным лугом составляла всего 0,62 за счет общего обеднения состава населения на вырубке и преобладания там широко распространенных политопных форм.

Сравнения биомассы животного населения показали, что общая зоомасса на пойменном лугу вчетверо ниже, чем на суходольном (табл. 62). На выпасаемом участке она снижается



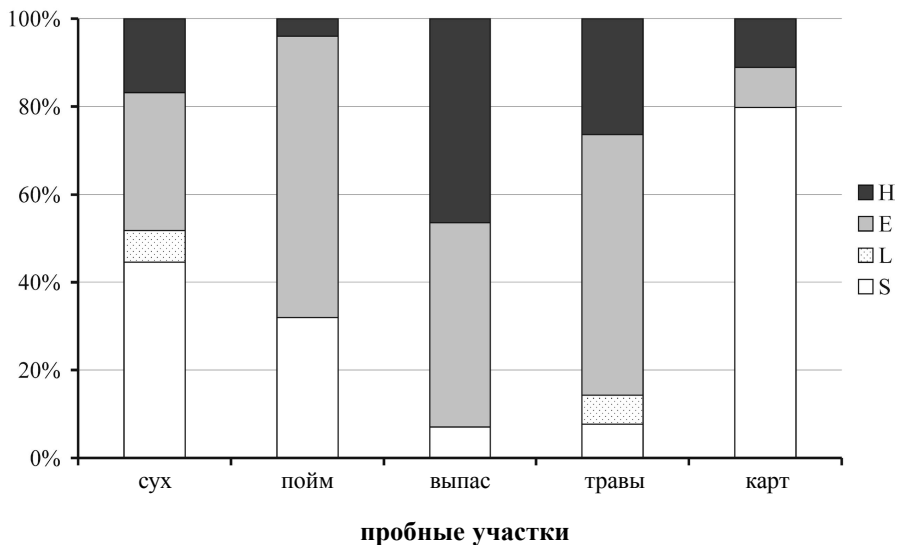
**Таблица 63.** Структура доминирования сообществ мезопедобионтов в луговых и пахотных почвах (% от общей численности).

**Table 63.** Domination structure in macropedobiont communities in meadow and arable soils (% of total population density).

Доминантные виды	Суходольный луг	Пойменный луг	Выпас в пойме	Поле многолетних трав	Поле картофеля
<i>Pyrhocoris apterus</i>	14,3		30,7	12,1	11,1
<i>Lumbricus rubellus</i>	7,5				9,2
<i>Octolasion lacteum</i>	6				38,9
<i>Pardosa</i> sp.	8,2				
<i>Amphimallon altaicus</i>	6,7				
Curculionidae sp., l.	9	22			
<i>Thanatus arenarius</i>		8			
<i>Marpissa radiata</i>		8			
<i>Harpalus calceatus</i>				39,4	
<i>Cercidia prominens</i>				15,1	
<i>Coccinella 7-punctata</i>				12,1	
<i>Aporrectodea caliginosa</i>					5,5

еще почти в два раза за счет исчезновения крупных видов жуличиц. На поле многолетних трав основу зоомассы составляли напочвенные хищники (пауки и жуличицы) и растительная клопы. На картофельном поле зоомасса втрое выше, чем на других участках поймы. Здесь значительную долю составляли дождевые черви и гусеницы чешуекрылых, а также группы, доминировавшие по массе в многолетних травах. Таким образом, все показатели обилия и видового богатства на пойменном лугу в 4–5 раз ниже, чем на суходольном. Использование луга под выпас скота приводит к дальнейшему двукратному снижению обилия животных. В агроценозах при обработке почвы, оптимизирующей водно-воздушный режим, численность и биомасса животных увеличиваются. На картофельном поле отмечены кардинальные изменения состава животного населения за счет расширения абсолютно и относительного обилия червей, их видового разнообразия, что связано, с использованием органических удобрений, необходимых в данном районе для пропашных культур. Активное участие червей в динамике почвенных процессов обеспечивает высокий уровень кумулятивной биологической активности в данном участке, что проявляется и в структурных показателях животного населения.

В табл. 63 сравнивается структура доминирования в комплексах мезофауны пойменных почв. Доминантные группировки видов четко различались в различных местообитаниях. Только *P. apterus* оказался супердоминантом, его относительное обилие превышало 10% в большинстве участков, за исключением заливного луга. Суходольный и пойменный луга не имели ни одного общего вида. Но *L. rubellus* и *O. lacteum* доминировали и на картофельном поле. На суходольном лугу формировался полидоминантный комплекс, включавший представителей разных трофических групп. На заливном лугу и посевах многолетних трав доминировали только напочвенные формы хищников и фитофагов, связанных с наземными частями растений. На поле картофеля в составе доминантного комплекса основную роль играли дождевые черви.



**Рис. 65.** Вертикальная структура сообществ луговых и полевых почв.

Пробные участки: сух — суходольный луг, пойм — пойменный луг, выпас — выпасаемый участок в пойме, травы — поле многолетних трав, карт — поле картофеля.

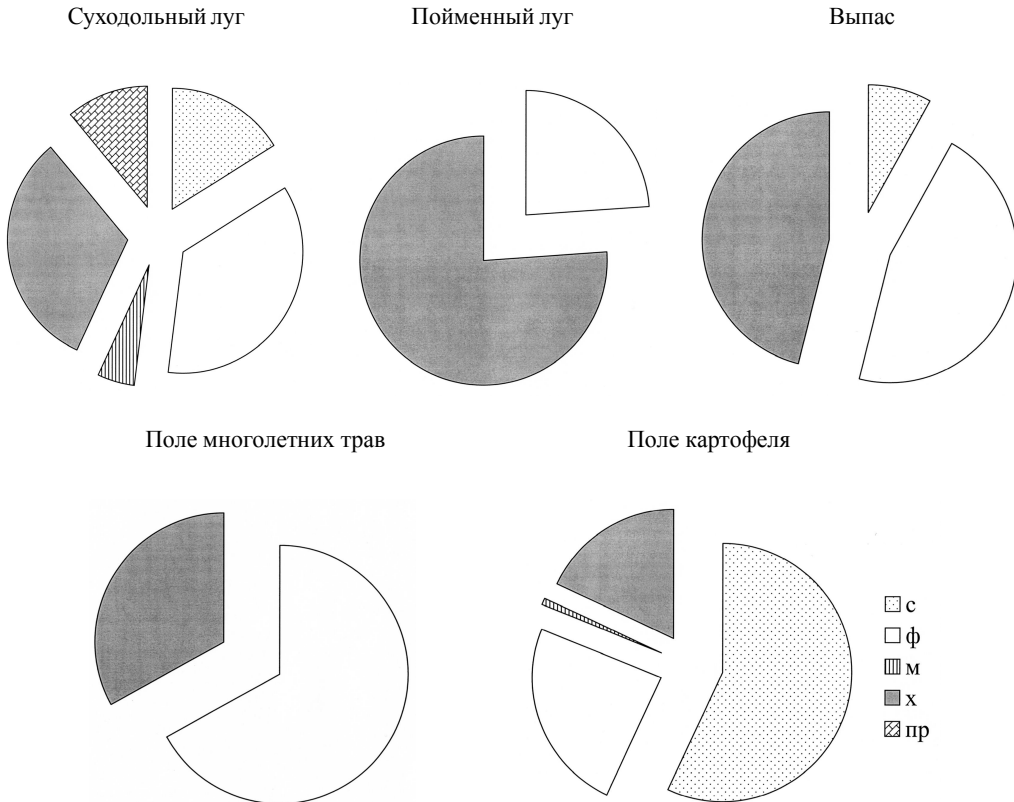
Группы: Н — герпетобионтные, Е — напочвенные, L — подстилочные, S — почвенные.

**Fig. 65.** Vertical structure of animal communities in meadow and field soils.

Experimental plots: сух — dry meadow, пойм — flood plain meadow, выпас — pastured meadow in flood plain, травы — perennial grass field, карт — potato field.

Groups: H — herpetobiont, E — epigeic, L — litter, S — soil.

Вертикальная структура сообществ мезофауны лугов различается прежде всего отсутствием в пойменном участке подстилочной группы, что связано с весенними паводками (рис. 65). На суходольном лугу достаточно хорошо сбалансировано обилие всех вертикально-профильных группировок. Среди них около 40% составляют почвенные обитатели. Однако, сравнения со структурой животного населения луговой степи Европейской России (Курчева, 1972) показывают значительное сужение обилия подстилочных сапрофильных форм, многочисленных в дернине разнотравной степи, активно участвующих в деструкционных процессах. Сокращение подстилочной группировки, непосредственно связанной топическими и трофическими связями с ветошью и дерниной, возможно объяснить континентальностью климата, характерной особенностью которой является высокая летняя температура и пересыхание дернины и верхнего горизонта почвы в период активности животных. На пойменном лугу подстилочная группировка полностью выпадает. Основную позицию в вертикальной структуре сообщества составляют трансбиотопические напочвенные мигранты, которые заселяют пойменные участки после спада паводковых вод. На выпасе и поле многолетних трав основными группировками являются герпетобионтные фитофаги и напочвенные хищники. Соотношение обилия этих групп показывает, что поверхностно-обитающие хищники могут эффективно контролировать активность фитофагов-вредителей, связанных с наземными частями растений. Следует отметить, что в структуре населения



**Рис. 66.** Трофическая структура сообществ луговых и полевых почв. Обозначения как на рис. 63.

**Fig. 66.** Trophic structure of animal communities in meadow and fields soils. Legends as in Fig. 63.

посевов многолетних трав выражены все вертикальные группировки, хотя собственно-почвенная и подстилочная составляют небольшую долю. На картофельном поле с высоким содержанием органики в почве за счет внесения удобрений преобладающую роль играет почвенная группировка, представленная дождевыми червями.

На рис. 66 показана трофическая структура локальных комплексов мезофауны лугов и полей. На суходольном лугу большую часть сообщества составляют нехищные группы — сапрофаги и фитофаги. К ним примыкает группировка миксофагов, включающая преимущественно личинок шелкоунов, которые сочетают сапро- и фитофагию. Хищники составляют около 30%. На пойменном лугу трофическая структура резко сдвигается в сторону преобладания хищников и упрощается: в составе мезофауны, кроме хищников, присутствуют только фитофаги. На выпасе появляются в небольшом количестве сапрофаги, что можно связать с удобрением почвы экскрементами крупного рогатого скота. На поле многолетних трав, как и на лугу, преобладают всего две группировки —

**Таблица 64.** Индексы разнообразия и выравненности комплексов мезофауны луговых и полевых почв лесостепи.

**Table 64.** Diversity and evenness indices of macropedobiont communities in meadow and field plots of the forest-steppe zone.

Индексы	Суходольный луг	Пойменный луг	Выпас	Поле многолетних трав	Поле картофеля
Менхиника (D mn)	2,95	1,60	1,94	1,39	2,45
Шеннона (H')	2,80	1,66	1,81	1,77	2,24
Пиелу (E)	0,55	0,55	0,64	0,59	0,53
Бергера-Паркера (d)	0,14	0,44	0,31	0,39	0,38

фитофаги и хищники. Но их количественное соотношение обратное тому, что имеет место на пойменном лугу: в структуре мезофауны подавляющее большинство составляют фитофаги, а хищники занимают подчиненное положение. На поле картофеля вновь появляются сапрофаги, которые снижают вес фитофагов в сообществе. Доля хищников остается такой же, как на посевах многолетних трав. Сравнения трофической структуры комплексов мезофауны показывают, что наиболее упрощенная ее модель характерна для контрольного участка пойменного луга, где почвенные беспозвоночные включаются в трофические цепи только на высших уровнях и принимают лишь незначительное прямое участие в процессах трансформации первичной продукции. Антропогенное воздействие, связанное с сельскохозяйственным использованием, приводит к оптимизации и усложнению структуры пищевых сетей в почве. Даже на выпасе, где вследствие отчуждения части фитомассы и вытаптывания почвы происходит количественное и качественное обеднение почвенного населения, поток органического материала с экскрементами животных способствует сохранению там немногочисленных сапрофагов, ускоряющих разложение и минерализацию органических остатков. Вспашка почвы и ее удобрение приводит к формированию сложных пищевых цепей с сбалансированными соотношениями консументов, деструкторов и хищников.

В табл. 64 показаны результаты расчетов интегральных индексов разнообразия и выравненности сообществ луговых и полевых почв. Таксономическая насыщенность обилия и, соответственно, величина индекса Шеннона, снижаются на пойменном лугу в сравнении с суходольным, за счет резкого сужения видового богатства. На выпасе все показатели относительно высокие, т.к. там практически все виды встречаются единично, и выравненность видового обилия выше, чем в природных сообществах. В полевых участках значения разнообразия выше, чем в контроле, а на поле картофеля разнообразие комплекса мезофауны приближается к таковому на суходоле. Сравнения значений индексов разнообразия открытых и лесных местообитаний показывают, что в зоне лесостепи суходольные луга с остепненными элементами в составе растительности имеют более разнообразные локальные комплексы мезофауны, чем лесные группировки. Индекс Менхиника на суходольном лугу оказался выше, чем в березняке, значения индекса Шеннона в этих сообществах мало различаются. В пойменных почвах показатели разнообразия существенно ниже, чем на водораздельных позициях за счет бедности таксономического состава и высокой степени доминирования наиболее многочисленных видов.

Сравнительный обзор состава и структуры комплексов мезофауны лесостепных почв выявил следующие особенности распределения животного населения: наиболее высоким разнообразием отличаются сообщества лесных и лугово-степных группировок на водоразделе, где к бореальным элементам почвенной фауны добавляются южные формы, характерные для лесостепи и степи. Степные элементы играют особенно значительную роль в составе сообществ открытых остепненных местообитаний. Лесные и луговые группировки мезофауны различаются не только по таксономическому составу, но в большей степени — по своей функциональной организации, которая проявляется в локальных особенностях ярусной и трофической структуры почвенных сообществ. В лесных группировках фактором, лимитирующим разнообразие мезофауны, является дефицит влажности в почве. На суходольном лугу относительно высокое разнообразие комплекса педобионтов определяется в основном обитателями открытых местообитаний с более ареалами, выходящими далеко на юг за пределы таежной зоны, которые не заходят под полог древесной растительности. На аллювиальной позиции в луговых группировках с достаточной влагообеспеченностью почвенное население обеднено в результате засоления почвы. Распашка и окультуривание пойменных земель приводит к обогащению животного населения, в составе которого появляются вредители культурных растений и сапрофаги-почвообразователи. Дождевые черви в хорошо удобренных почвах могут достигать уровня численности, при котором они определяют направление и темпы почвенной биодинамики.

## ГЛАВА 5. ЗОНАЛЬНО-РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ

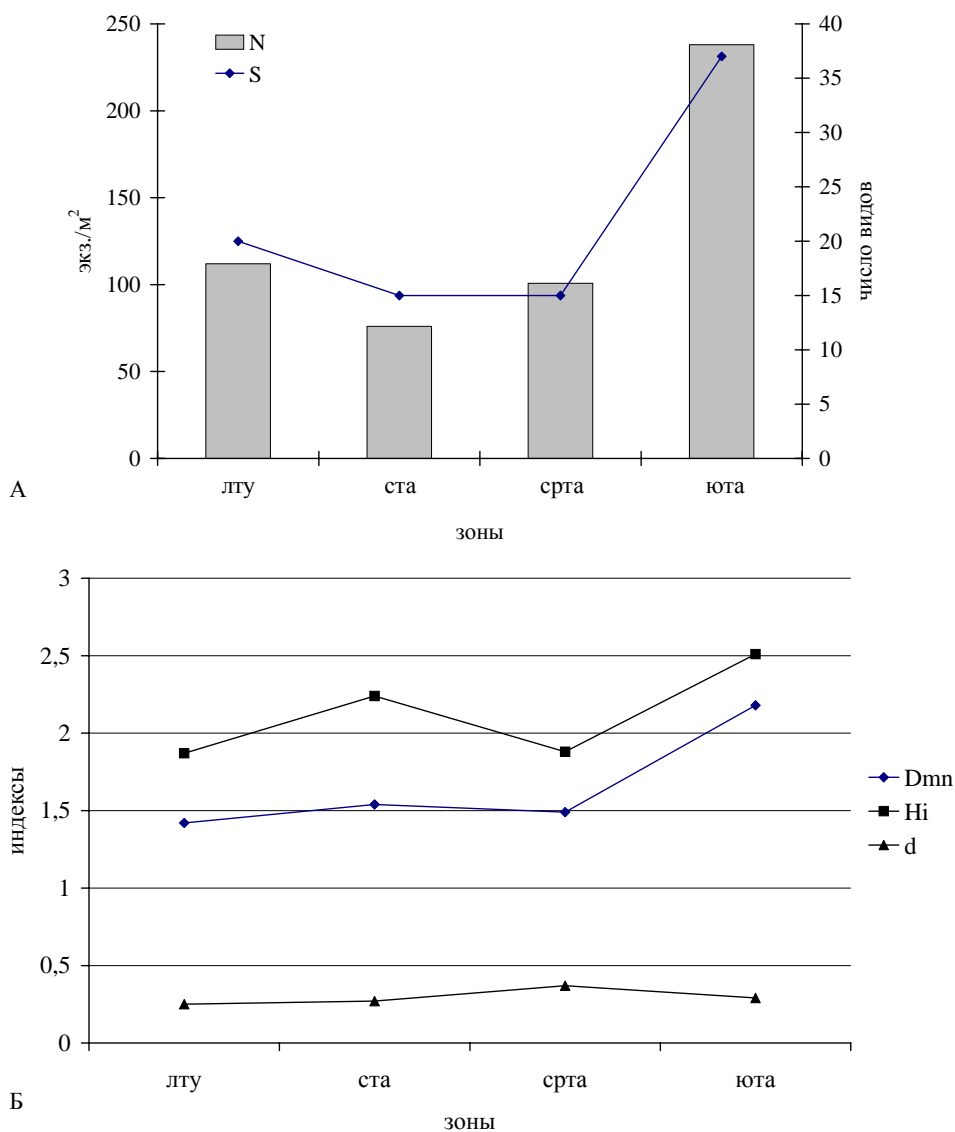
### ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗОНАЛЬНО-БИОТОПИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ОБИЛИЯ И РАЗНООБРАЗИЯ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

Анализ состава и структуры животного населения почвы бореальных лесов Западно-Сибирской равнины выявил широкие фаунистические и количественные различия комплексов мезопедобионтов в зональных и интразональных местообитаниях по всему профилю тайги и ее экотонів. Влияние зональных факторов на структурные параметры животного населения почв можно проследить на примере группировок, распространенных на протяжении всей таежной зоны или ее большей части — коренные темнохвойные елово-кедрово-пихтовые насаждения, производные березняки, луговые группировки.

Зональные темнохвойные леса с преобладанием ели («черневая тайга») в трех подзонах тайги сравнивали с лесотундровым еловым редколесьем на склоновой позиции.  $\beta$ -разнообразие комплексов мезофауны всех четырех ельников варьировало в пределах 0,65–0,80. Наибольшие суммарные значения  $\beta$ -разнообразия имел южнотаежный, самый богатый ельник. В экстразональном лесотундровом ельнике обилие и видовое богатство было несколько выше, чем в плакорных лесах северной и средней тайги. Там доминировали полизональные поверхностные формы — *M. curtipes*, *Pardosa* sp., *P. strenuus*, а из почвенных обитателей — только червецы, типичные для переувлажненных холодных почв. Таким образом, при выходе темнохвойных группировок на водораздельные позиции в зоне распространения мерзлоты обилие животного населения почвы под их пологом снижается. В северной тайге в составе доминантов появляются дождевые черви, энхитреиды, личинки шелкунов (*L. affinis*), заселяющие подстилку и самый верхний горизонт почвы. Условия существования на плакорах северной тайги в данном регионе очевидно являются экстремальными для поддержания стабильных популяций педобионтов. Поэтому некоторые виды, обнаруженные в склоновых еловых группировках лесотундры, в северной части таежной зоны не выходили на плакоры. Например, *P. strenuus* в подзоне северной тайги встречался в склоновом лиственничнике, а в средней тайге — в производном березняке, более осветленном, с прогреваемой поверхностью почвы. В плакорных ельниках таежной зоны обилие мезофауны повышается к югу (рис. 67 А). В южной тайге к числу трансзональных таежных доминантов добавляются виды, характерные и для хвойно-широколиственных лесов Европейской России — *A. subfuscus*, *L. affinis*, *P. oblongopunctatus*. Сравнения величин индексов разнообразия и выровненности сообществ ельников показали отсутствие значимых различий на протяжении большей части трансекта и их заметное повышение в южной тайге, где условия формирования специфического населения почв темнохвойных группировок достигают оптимума (рис. 67 Б).

В трофической структуре также были отмечены различия между интразональным ельником лесотундры и ельниками тайги. В первом сапрофаги составляли не более 3% от общей численности. Там преобладали хищники (более 70%) и фитофаги (червецы — 23%). В таежных ельниках сапрофаги составляют устойчивую группировку, относительный вес которой в отдельных подзонах варьировал в пределах 43–41%.

Это показывает, что в пределах таежной зоны под пологом зональных темнохвойных лесов на относительно дренированных почвах формируется характерная для бореально-таежной экосистемы структура сообщества мезопедобионтов, которая сохраняет свои основные черты до южной границы тайги. Основные подзональные различия, касаются коли-



**Рис. 67.** Зональные изменения обилия и разнообразия животного населения почв в ряду ельников.

А — численность (N экз./м<sup>2</sup>) и видовое богатство (S) мезофауны; Б — величины индексов разнообразия Менхиника (Dmn), Шеннона (Hi) и Бергера-Паркера (d).

лту — лесотундра, ста — северная тайга, срта — средняя тайга, юта — южная тайга.

**Fig. 67.** Zonal changes of the abundance and diversity of soil animal population in the series of spruce forests.

А — population density (N Ind./m<sup>2</sup>) and species richness (S) of macrofauna; Б — values of diversity indices of Menhinick (Dmn), Shannon (Hi) and Berger-Parker (d).

лту — forest-tundra, ста — northern taiga, срта — middle taiga, юта — southern taiga.

чественных показателей обилия и разнообразия, возрастающих к югу по мере оптимизации теплового режима почвы.

Продвижение темнохвойных группировок за северные пределы таежной зоны связано с пониженными элементами мезорельефа, характеризующимися более высокой теплообеспеченностью. В этих условиях в почве под еловыми редколесьями формируется достаточно многочисленное и разнообразное животное население. Однако у северного предела тайги происходит смена структуры сообществ мезофауны, так как в этой ситуации еловые редколесья уже не могут поддержать структурно-функциональную организацию сообществ педобионтов, характерную для тайги, как по вертикальному распределению в почвенном профиле, так и по характеру трофических отношений. Структура мезофауны лесотундрового ельника несет черты «островного» сообщества с хорошо выраженной олигодоминантной структурой: основу населения составляли там популяции всего двух политопных видов, характерных для данной зоны.

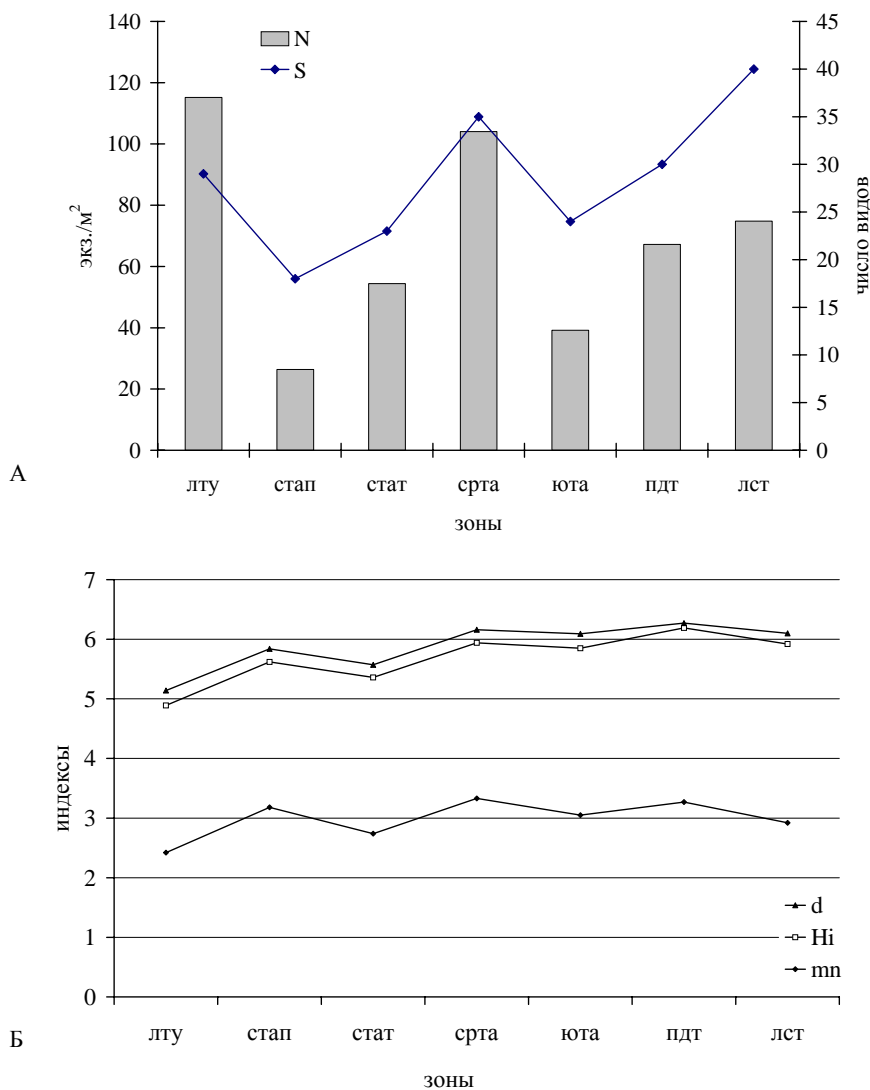
*Ряд производных березняков*, распространенных от лесотундры до южной тайги, продолжается к югу коренными березово-осиновыми лесами в полосе подтаежных лесов и лесостепи. Локальные сообщества мезофауны под березняками различались между собой в большей степени, чем комплексы мезопедобионтов ельников. Величины  $\beta$ -разнообразия между северными березняками соседних подзон до средней тайги включительно варьировали в пределах 0,65–0,77. Различия этой группы березняков и березняков более южных подзон превышали 0,80, а различия между южнотаежным и коренными березняками подтайги и лесостепи еще более широкие: значения  $\beta$ -разнообразия между ними составляли 0,80–0,93. Это позволяет говорить о низком эдификаторном значении березы в формировании сообществ почвенных животных, так как в широких колебаниях численности и таксономического богатства беспозвоночных в березняках не проявляется какого-либо определенного зонального тренда (рис. 68). По обилию почвенного населения выделяются два максимума — в лесотундре и подзоне средней тайги, а пики разнообразия отмечены в лесотундре, средней тайге и лесостепи.

Березняк в лесотундре является производным склонового ельника после рубки. Там доминировали те же виды, что и в ельнике, состав и структура животного населения в целом сохраняли большое сходство с коренным лесом. В березняке можно лишь отметить появление значительного числа личинок щелкунов *H. rivularius* — северо-лесного вида, далеко заходящего в тундровую зону по экстразональным местообитаниям. В лесотундре и северной тайге он встречался только в осветленных производных березняках и долинных светлых хвойных лесах. Склоновое местоположение и небольшая сомкнутость крон лесотундрового березняка обеспечивает в этом участке достаточную дренированность почвы и прогревание ее верхнего горизонта, а травяной покров смягчает суточные и сезонные колебания температуры поверхности почвы, что и определило высокое обилие и разнообразие ее животного населения. В частности, там отмечено высокое обилие дождевых червей *E. nordenskioldi*.

Видовое богатство этого березняка было в 1,5 раза выше, чем в коренном ельнике на той же склоновой позиции.

В подзоне северной тайги два участка березняков различались по расположению на мезорельефе и связанной с этим степенью заболоченности почвы. Плакорный березняк на переувлажненной почве отличался самой численностью и разнообразием почвенных обитателей, хотя его видовое богатство было значительно выше, чем в коренном кедряке. Комплекс мезопедобионтов формировался в основном за счет напочвенных мигрантов (пауки, жуужелицы), которые вместе с другими хищниками составляли почти 90% населения в этом





**Рис. 68.** Зональные изменения обилия и разнообразия животного населения почв в ряду березняков.

А — численность (N экз./м<sup>2</sup>) и видовое богатство (S) мезофауны; Б — величины индексов разнообразия Менхиника (D<sub>mn</sub>), Шеннона (H<sub>i</sub>) и Бергера-Паркера (d).

лту — лесотундра, стап — северная тайга, плакор, стат — северная тайга, склон водораздела, срта — средняя тайга, юта — южная тайга, пдт — субтайга, лст — лесостепь.

**Fig. 68.** Zonal changes of the abundance and diversity of soil animal population in the series of birch forests.

A — population density (N Ind./m<sup>2</sup>) and species richness (S) of macrofauna; Б — values of diversity indices of Menhinick (D<sub>mn</sub>), Shannon (H<sub>i</sub>) and Berger-Parker (d).

лту — forest-tundra, стап — northern taiga, watershed top, стат — northern taiga, watershed slope, срта — middle taiga, юта — southern taiga, пдт — subtaiga, лст — forest-steppe.

лесу. Кроме них небольшую долю в сообществе составляли личинки долгоносиков, связанные с корнями травянистых растений. Березняк на кромке водораздела с более дренированной почвой отличался и более высокими показателями обилия и разнообразия и более сбалансированной трофической структурой. Там встречались дождевые черви *E. nordenskioldi*, оставшиеся в небольшом количестве после ельника. Как и в заболоченном березняке, в этом участке присутствовали корнегрызущие фитофаги (личинки Curculionidae, Chrysomelidae), что характерно и для производных березняков Европейской северной тайги (Striganova, 1967).

Плакорный березняк подзоны средней тайги характеризовался высоким обилием мезофауны. Помимо таежных трансзональных доминантов *M. curtipes* и *Pardosa* sp., в нем значительную часть разнообразия составляли типичные обитатели хвойных и смешанных лесов (*E. secalis*, *C. micropterus*, *A. caraboides* и др.). Но в трофической структуре этого сообщества оставалось преобладание хищников, в то время как а сапрофаги и фитофаги составляли в сумме не более 10%, как и в лесотундровом и плакорном северотаежном березняках. Такой тип трофической структуры свойственен мало продвинутым стадиям восстановительной сукцессии лесной группировки.

Южнотаежный березняк отличался низкой численностью и разнообразием почвенных обитателей. В его составе были отмечены лесные виды, характерные для умеренного климата, отсутствовавшие в производных лесах более северных районах. В частности, *S. nigricornis*, характерный для открытых луговых и опушечных местообитаний лесной зоны, впервые появлялся на данном трансекте в южной тайге, где заселял вырубку ельника и липняка, а в лесостепи встречался в коренном березняке. *A. binotatus*, личинки мягкотелок, златок, длинноусых двукрылых Sciaridae и Limoniidae, рагионид *Rh. scolopaceus* в южной тайге встречались в только лиственных лесах. Последний вид на южном экотоне тайги имел широкое полиотопное распространение. Таким образом, на границе средней и южной тайги под березняками происходит кардинальная смена состава мезопедобионтов: здесь исчезают тундрово-северотаежные виды и появляются южнолесные. Большинство южно-лесных видов представлены там единичными особями, что и определило низкий уровень численности мезофауны этом березняке. В то же время изменения таксономического состава приводят к существенным перестройкам структурных показателей сообщества — состава доминантной группы, вертикального распределения, трофических отношений. В южной тайге расширяется группировка сапрофагов, которая вместе с миксофагами составляет около 50% от общей численности. Снижается соотношение поверхностных и почвенных форм в пользу последних.

В коренных березняках подтаежных лесов и лесостепи отмечено повышение к югу обилия и разнообразия мезофауны, преимущественно за счет южнолесных и лесостепных видов. Как и в южной тайге, там характерным элементом фаунистических комплексов были личинки пластинчатоусых, например, *S. brunnea*, полизонального вида, встречающегося от южной тайги до степей; в лесостепном березняке появлялись личинки южнолесных (*Geotrupes stercorosus*, *Prosternon tessellatum*), лесостепных видов (*S. aeneus* и пр.). В то же время в составе доминантного комплекса оставались таежные напочвенные хищники (пауки *Pardosa* sp., *Clubiona* sp. и др.). В трофической структуре южных березняков исследованного ряда сапрофаги составляли 20–30%. К югу от южной тайги можно отметить также расширение доли миксофагов, что характерно для северной части степной зоны в почвах с регулярными периодами дефицита влаги в летний сезон.

Березняки, в отличие от ельников, не формируют единого ландшафтного ряда с однонаправленными количественными изменениями структурных показателей животного насе-

ления, что подтверждается и колебаниями интегральных индексов разнообразия и выравненности (см. рис. 68). По составу мезофауны березняки можно разделить на две группы — северо- и южнотаежную. Первая включает производные леса от северного предела их встречаемости в лесотундре до средней тайги включительно. В структуре их почвенного мезонаселения преобладают полизональные напочвенные хищники, способные выходить на севере за пределы границы распространения лесных сообществ. Уровень обилия и богатства почвенной фауны определяется локальными условиями водного режима почвы, положительно коррелируя со степенью ее дренированности. В ряду вторичных лесов от лесотундры до средней тайги, включительно, формируются несбалансированные сообщества мезофауны за счет экспансии поверхностно обитающих форм на осветленную после рубки территорию с хорошо прогреваемой почвой, обогащенной остатками древесины. Эти комплексы мезофауны и после формирования древесного полога производных лесов сохраняют черты пионерных сообществ, характерных для начальных стадий демулационной сукцессии после стрессовых нарушений почвенно-растительного покрова.

В южной группе производные и коренные березняки составляют более регулярный ряд, в котором на фоне увеличения количественных показателей наблюдается направленная перестройка структуры сообществ с увеличением доли южнолесных и лесостепных видов, расширения, обитателей минерального горизонта почвы и доли фито-сапрофагов в трофических цепях. Следует подчеркнуть, что в северных березняках инвентаризационное разнообразие как правило выше, чем в коренных темнохвойных группировках. В южной тайге разнообразие березняка составляет 0,6 от общего разнообразия коренного ельника. В этой подзоне создается оптимум существования лесных сообществ под пологом темнохвойных лесов. Производный березняк имеет больше сходства с ельником, чем с березняками соседних подзон.

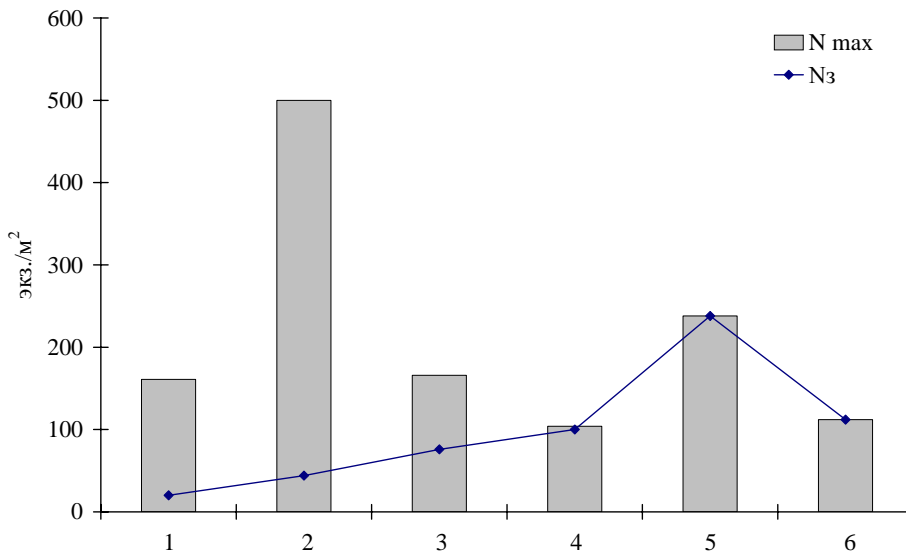
*Луговые группировки* исследованы в зональном ряду от средней тайги до лесостепи. В луговых почвах средней тайги комплексы мезофауны включают много лесных видов, и в разнообразии пойменного луга и лесных участков не превышало 0,6–0,7. На низкой равнине с близко залегающими грунтовыми водами почва в открытых местообитаниях сохраняет достаточную влажность, необходимую для лесных форм, а хорошее прогревание дернины и верхнего минерального горизонта оптимизирует условия обитания южнолесных видов. В южной тайге и лесостепи луговые экосистемы формировали свои специфические сообщества с широким представителем лугово-полевых форм в составе мезофауны, кардинально отличающиеся от лесных сообществ мезофауны той же зоны. Для характеристики региональных особенностей почвенных условий Западно-Сибирской низменности важно отметить, что в северных подзонах суходольные луга отличались повышенной численностью животных и более «южным» характером состава животного населения. Но уже в южной тайге пойменные луга оказываются более богатыми (в исследованных участках видовое разнообразие различается в 2,5 раза), чем суходольные, несмотря на регулярные весенние паводки. При этом на пойменном лугу преобладали широко распространенные лугово-полевые и лесные виды, характерные для дренированных почв. Это явление можно рассматривать как следствие дефицита влаги в почве в открытых биотопах, наблюдающееся уже в подзоне южной тайги. В лесостепи наблюдается обратное соотношение в распределении разнообразия между заливным и суходольным лугами. Но там основным фактором, лимитирующим заселение педобионтами пойменных почв является их засоление.

Таким образом, в зональных рядах темнохвойных и мелколиственных лесов и травянистых местообитаний широтные тренды изменений животного населения почв различаются, и эти различия в большей степени зависят от состава и структуры растительного покрова,

модифицирующего гидротермические условия и ресурсную базу педобионтов в пределах биотопа.

На этом фоне необходимо выделить те показатели структурно-функциональных параметров сообществ почвенных беспозвоночных которые отражают общие зонально-региональные пространственной организации животного населения почв бореальных лесов Западной Сибири.

На рис. 69 представлены вариации уровней численности мезофауны в исследованном ландшафтном ряду. Максимальные показатели численности локальных сообществ (гистограмма) в большинстве подзон колеблются в пределах 100–150 экз./м<sup>2</sup>. В лесотундре и южной тайге максимальная численность животных в почвах отдельных биотопов превышает этот предел в 2–3 раза. В лесотундре максимум обилия мезофауны был обнаружен в долинном лиственничнике с многочисленными колониями личинок бибионид. Более 90% от общей численности мезофауны составлял там лишь один вид — *B. pomonae*. Южнотаежный максимум численности отмечен в плакорном сложном ельнике, в котором высокое обилие определялось преимущественно энхитреидами и многоножками-костянками. На графике в ряду зональных местообитаний исследованной ландшафтной серии выражена четкая тенденция к повышению численности мезофауны от северных пределов до южной подзоны тайги и затем к ее снижению в лесостепных островных лесах.



**Рис. 69.** Зональные изменения уровня обилия почвенной мезофауны в Западно-Сибирской тайге.

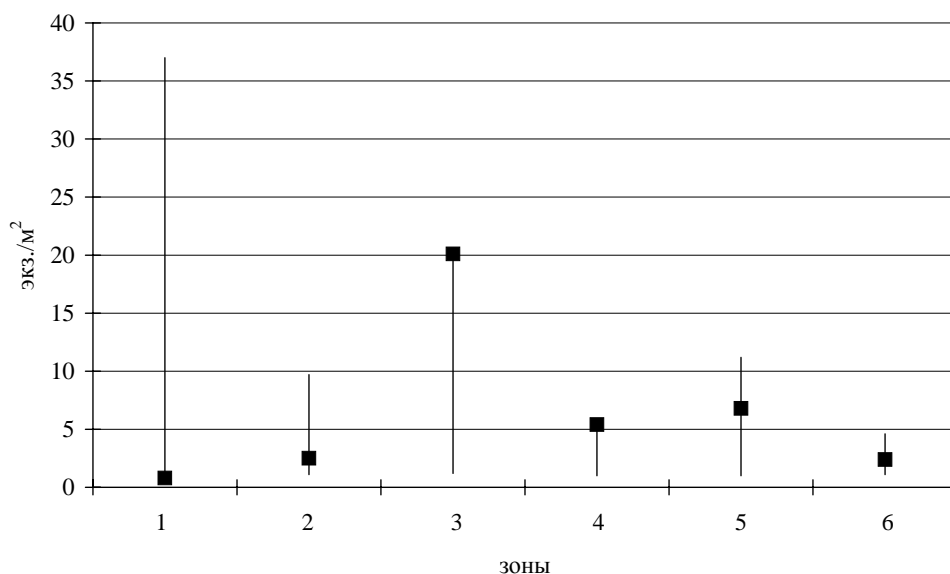
$N_{max}$  — максимальная численность,  $N_z$  — численность в зональных местообитаниях.

1 — южная тундра, 2 — лесотундра, 3 — северная тайга, 4 — средняя тайга, 5 — южная тайга, 6 — лесостепь.

**Fig. 69.** Zonal changes of abundance levels of soil macrofauna communities in Westsiberian taiga.

$N_{max}$  — maximum population density,  $N_z$  — population density in zonal habitats.

1 — southern tundra, 2 — forest-tundra, 3 — northern taiga, 4 — middle taiga, 5 — southern taiga, 6 — forest-steppe.



**Рис. 70.** Зональные изменения биомассы почвенной мезофауны.

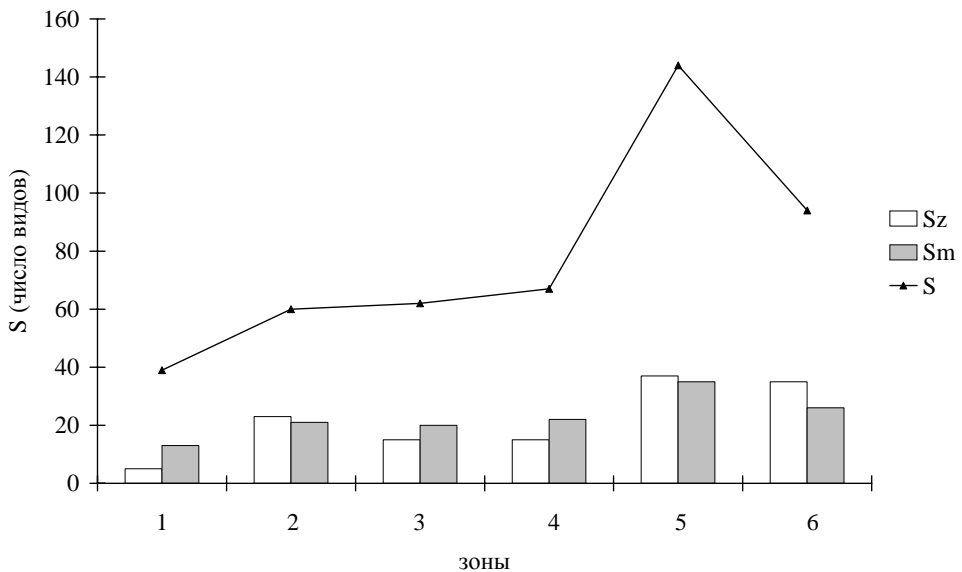
Вертикальные линии — диапазон значений зоомассы в исследованных местообитаниях (под)зоны; ■ — величина зоомассы в зональных местообитаниях. Обозначения (под)зон как на рис. 69.

**Fig. 70.** Zonal changes of soil animal biomass in the taiga.

vertical lines — ranges of zoomass values in habitats studied in separate (sub)zones. ■ — zoomass value in zonal habitats. Legends of (sub)zones as in Fig. 69.

Зональный тренд распределения биомассы почвенной мезофауны маскируется широкими межбиотопическими различиями (рис. 70). На диаграмме для каждой подзоны показан диапазон значений зоомассы в биотопах отдельных подзон, в котором маркирована величина зоомассы в зональном плакорном местообитании. Самая высокая зоомасса зонального местообитания, максимальная для подзоны в целом, была отмечена в ельнике северной тайги, расположенном на краю водораздела с относительно дренированной почвой. В данном участке зоомасса составляла более 20 г/м<sup>2</sup>, и ее основу (более 90%) формировали дождевые черви. В средней тайге максимальным для подзоны значением зоомассы мезофауны также отличался зональный плакорный ельник, но величина зоомассы была вчетверо ниже. В южной тайге зоомасса зонального ельника повышалась в сравнении со средней тайгой за счет увеличения абсолютного обилия дождевых червей. Но при этом зональный максимум зоомассы смещался в интразональный сосняк на песчаной гриве (в этом участке были многочисленны крупные личинки хрущей). В лесостепи максимум зоомассы (4,6 г/м<sup>2</sup>) отмечен на суходольном лугу, а в березняке величина зоомассы была вдвое ниже (2,1 г/м<sup>2</sup>), чем в открытом зональном местообитании.

На северном экотоне таежной зоны зоомасса мезофауны в зональных группировках очень низка, а ее максимальные значения в соответствующих зональных ландшафтах были отме-



**Рис. 71.** Зональные изменения видового разнообразия в Западно-Сибирской тайге.

Гистограмма: Sz — число видов в зональных местообитаниях, Sm — среднее число видов в местообитании данной (под)зоны.

График: S — общее видовое богатство макрофауны (под)зоны.

Обозначения (под)зон как на рис. 69.

**Fig. 71.** Zonal changes of species diversity of soil macrofauna in West-Siberian taiga.

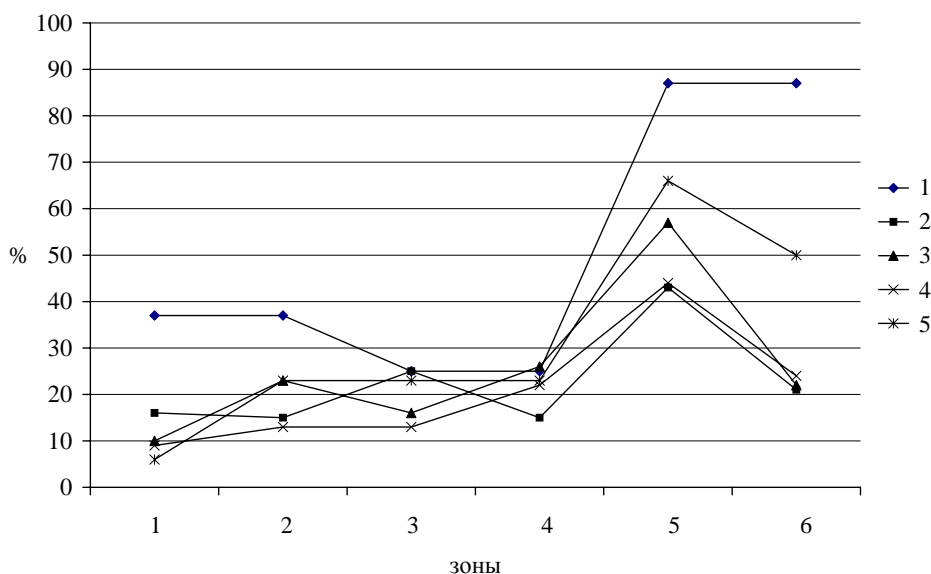
Histogramm: Sz — species number in zonal habitats, Sm — mean species number per one habitat of a given (sub)zone.

Graphics: S — total species richness of separate (sub)zones.

Legends of (sub)zones as in Fig. 69.

чены в интразональных местообитаниях на склоновых позициях. Абсолютный для трансекта максимум зоомассы, достигавший  $37,0 \text{ г/м}^2$ , был установлен в южной тундре, за счет очень высокого обилия дождевых червей в долинных ольшаниках, укрытых от северных ветров, а в лесотундре наибольшая для данной зоны зоомасса обнаружена почве под пологом производного берзняка, развивающегося на месте вырубki ельника. Таким образом, на северном и южном экотонах таежной зоны зоомасса почвенной мезофауны оказалась более высокой в интразональных местообитаниях.

Изменения зоомассы почвенных животных на трансекте не пропорциональны изменениям численности. Поэтому на основе весьма огрубленных расчетов средней массы педобионтов проведено сопоставление ее изменений с особенностями вертикальной структуры почвенных сообществ. На севере тайги подавляющая часть животного населения концентрируется в подстилке и на поверхности почвы. Заселение более глубоких горизонтов в более южных районах, где почва освобождается от мерзлотного слоя, коррелирует со снижением средних размеров почвенных обитателей. Уже в подзоне южной тайги можно отметить снижение средних размеров и массы почвенных обитателей, локализованных под пологом темнохвойных лесов, несмотря на значительное участие дождевых червей в составе сообществ. В лесостепи «измельчение» средних показателей зоомассы становится



**Рис. 72.** Зональное распределение разнообразия ключевых групп почвенной мезофауны (% от общего видового богатства на трансекте).

1 — Lumbricidae, 2 — Aranei, 3 — Carabidae, 4 — Staphylinidae, 5 — Elateridae.  
Обозначения (под)зон как на рис. 69.

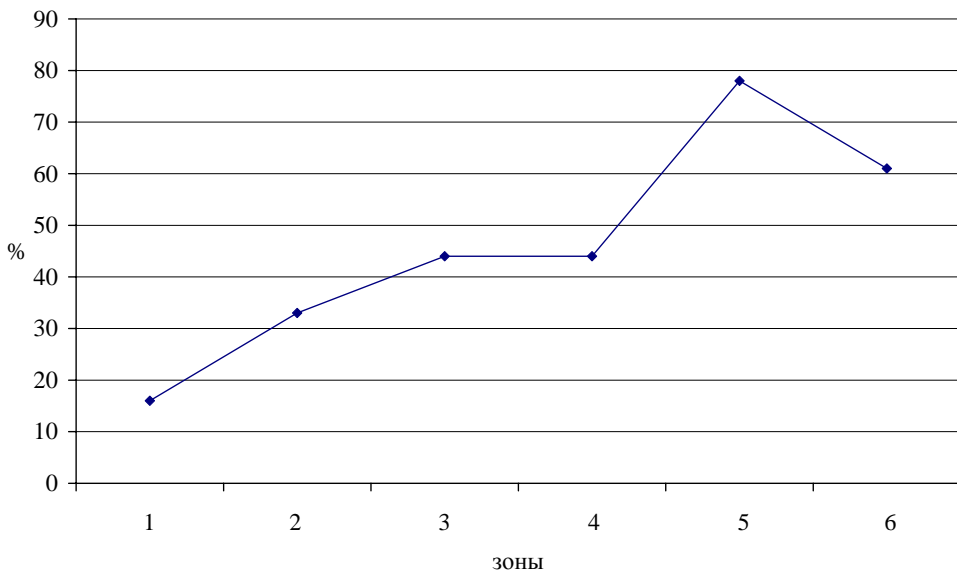
**Fig. 72.** Zonal distribution of keystone macrofauna groups diversity (% of total species richness on the transect).

1 — Lumbricidae, 2 — Aranei, 3 — Carabidae, 4 — Staphylinidae, 5 — Elateridae.  
Legends of (sub)zones as in Fig. 69.

ся особенно заметным. В ельниках средней тайги средняя биомасса составляла 0,05 г, в ельнике южной тайги — 0,028 г, в лесостепных колках — 0,028–0,01 г. На лугах средняя биомасса составляла 0,02–0,03 г в таежных ландшафтах, а в лесостепи повышалась до 0,04–0,5 г.

В интразональных сосняках широтные изменения средней биомассы мезопедобионтов подчиняются иной закономерности. В средней тайге преобладали мелкие поверхностные формы со средней массой около 0,01–0,016 г, характерные для обедненных сухих лесов, а в южной тайге и лесостепи появлялись крупные корнегрызущие почвенные формы, представленные личинками пластинчатоусых, которые доминировали в этих биотопах. Средняя масса педобионтов в южных сосняках составляла 0,10 г (южная тайга) и 0,047 г (лесостепь, сосновая посадка).

Максимумы зоомассы у северного и южного пределов тайги связаны с высокой концентрацией крупных беспозвоночных в локальных сообществах экстразональных биотопов. За северной границей тайги в южной тундре концентраторами почвенной зоомассы являются кустарниковые заросли ольшаника, у южной границы самая большая зоомасса была установлена в сосняках. В первом и втором вариантах это были наиболее теплообеспеченные для своих (под)зон местообитания. Это подтверждает еще раз лимитирующую роль температурного фактора на всем профиле таежной зоны Западной Сибири.



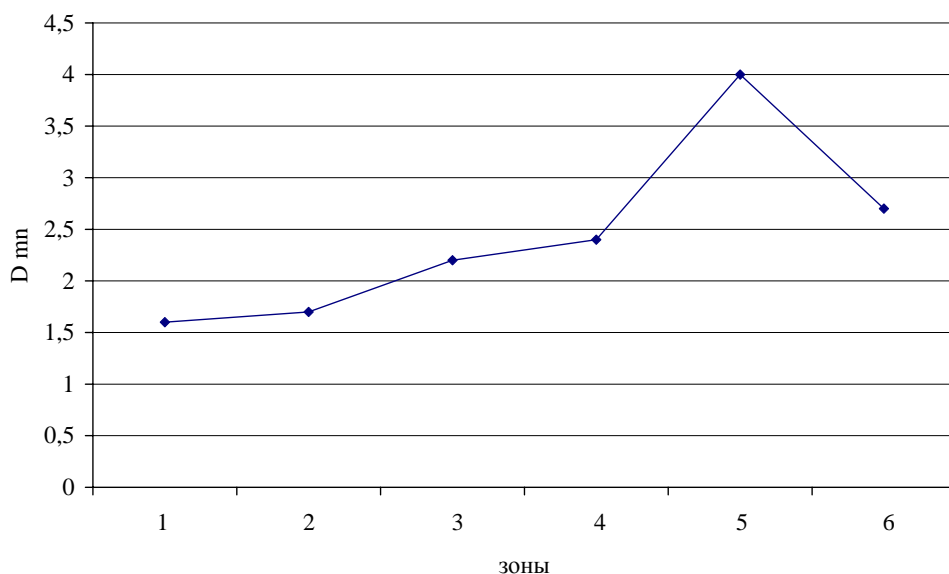
**Рис. 73.** Зональное распределение разнообразия семейств жесткокрылых с почвенными личинками на трансекте (% от общего числа семейств на трансекте). Обозначения (под)зон как на рис. 69.

**Fig. 73.** Zonal distribution of diversity of Coleopteran families with soil inhabiting larvae on the transect (% of total number of beetle families on the transect). Legends of (sub)zones as in Fig. 69.

При обследовании почвенной мезофауны методом отбора почвенных проб полностью учитывается лишь разнообразие почвенных и почвенно-подстилочных обитателей и в меньшей степени, разнообразие напочвенных форм, способных выходить за пределы почвенного горизонта в растительный ярус. 295 видов мезофауны, отмеченные в почвенных пробах, достаточно представительная часть животного мезонаселения, так как она включает все основные таксоны и практически все трофо-экологические группировки почвенных обитателей. Поэтому характер пространственного распределения разнообразия учтенных видов мезофауны позволяет судить о влиянии на него зонально-биотопических факторов.

Рис. 71 демонстрирует изменения видового разнообразия на зональном трансекте Западно-Сибирской равнины. На графике представлено распределение общего видового богатства по подзонам тайги, максимум которого (144 вида) отмечен в южной тайге. Было рассчитано распределение видового богатства в среднем на биотоп в каждой зоне ( $S_m$ ), которое сравнивали с абсолютным видовым богатством ряда зональных биотопов ( $S_z$ ) (см. рис. 71, гистограмма). В зональных группировках видовое разнообразие возрастает вдвое при переходе за южный предел тундровой зоны и поддерживается на этом уровне в северной и средней тайге. В подзоне южной тайги оно возрастает еще в 1,5 раза и с небольшими вариациями сохраняется в подтаежных лесах, лесостепных колках и в остепненных луговых группировках.





**Рис. 74.** Средние значения индекса разнообразия Менхиника для отдельных (под)зон Западно-Сибирской тайги. Обозначения (под)зон как на рис. 69.

**Fig. 74.** Mean values of diversity index of Menhinick for separate (sub)zones of the West-Siberian taiga. Legends of (sub)zones as in Fig. 69.

Распределение разнообразия ключевых групп мезофауны (дождевые черви, пауки, жу-желицы, стафилиниды, личинки жуков-щелкунов) в отдельных подзонах было рассчитано на основе процентного отношения числа видов в данной подзоне к общему видовому богатству соответствующей группы на исследованном трансекте (рис. 72). При наличии широких вариаций у всех групп выражен четкий тренд к увеличению видового разнообразия в южной тайге и его сокращению в лесостепи. Такая же тенденция отмечена и при сравнении относительного богатства высоких таксонов на примере семейств жесткокрылых (рис. 73). На трансекте найдены личинки и имаго жесткокрылых из 18 семейств. С севера на юг наблюдалось повышение разнообразия семейств жуков с максимумом в южной тайге, составлявшим 78% от общего числа. В лесостепи разнообразие семейств жуков снижалось до 61%. Для оценки зональных изменений таксономической насыщенности обилия почвенной мезофауны были проведены определения среднего значения индекса Менхиника ( $D_{mn}$ ) исследованных биотопов в каждой из ландшафтных зон (рис. 74). Средняя величина этого индекса повышается с севера на юг с максимумом в южной тайге, превышающем ее значение в южной тундре более чем в два раза, и затем незначительно снижается в лесостепи.

Таким образом, интегральные показатели обилия и разнообразия отдельных групп беспозвоночных и комплексов мезонаселения почв в целом закономерно возрастают на протяжении всей зоны бореальных лесов до ее южной границы. На южном экотоне тайги в подтаежных лесах и лесостепи разнообразие и обилие животных снижаются, хотя в составе ме-

зофауны, наряду с таежными видами, появляется значительное количество форм, характерных для открытых остепненных ландшафтов, отсутствующих в типичных бореальных местообитаниях.

В то же время следует отметить, что топическое распределение максимумов таксономического разнообразия и обилия между зональными и интразональными местообитаниями варьирует в разных (под)зонах ландшафтного ряда. В частности, в северной и средней тайге зональные группировки отличались более низким видовым богатством по сравнению с его средними значениями на одно местообитание, а на южном экотоне — более высоким (см. рис. 74).

В северных и центральных частях таежной зоны большая часть разнообразия концентрируется в производных мелколиственных лесах, где почвенное население формируется в основном за счет поверхностно-обитающих, большей частью мелких форм с высоким миграционным потенциалом. В зональных группировках большую роль в почвенном населении играют крупные почвенные формы с многолетними циклами развития, прежде всего, дождевые черви, присутствие которых определяет высокий уровень зоомассы.

В южной части Западно-Сибирской тайги, наряду с зональными ельниками, высокое разнообразие мезофауны было отмечено в сосняках, где в состав локальных комплексов беспозвоночных включаются южно-лесные и лесостепные виды. Основу животного населения южнотаежных сосняков составляют внутрпочвенные обитатели, связанные с корнями деревьев, которые создают основу зоомассы. По этому параметру южнотаежные сосняки Западной Сибири можно сравнить с лесостепными сосняками Центральной России. В частности, в Воронежском заповеднике (Усманский лес) сосняки в нижних частях водораздельного склона отличались очень высоким обилием личинок пластинчатоусых жуков, формировавших большую зоомассу в сравнении с зональными дубравами (Стриганова, 1995).

Приведенные результаты сравнительного анализа структуры животного населения почв выявляют региональные особенности исследованного зонального трансекта Западно-Сибирской равнины. Максимумы численности животных, межбиотопического и внутрибиотопического разнообразия комплексов мезофауны характерны для подзоны южной тайги. Только на юге распространения темнохвойной тайги зональные елово-пихтовые группировки на водоразделах имеют высокие показатели обилия, видового богатства, разнообразия и выровненности сообществ мезофауны в сравнении с ельниками более высоких широт. Это показывает, что в южной тайге достигается оптимум теплового режима почвы, связанный с полным исчезновением в этой подзоне многолетней мерзлоты. Кроме того, достаточная продолжительность периода среднесуточных температур выше 5 °C обеспечивает возможность реализации циклов развития беспозвоночных, ареалы которых тяготеют к южным районам лесной зоны. Поэтому в составе населения зональных ельников южной тайги расширяется разнообразие южнолесных и полизональных видов, характерных для смешанных и широколиственных лесов Европейской России. В южной тайге под пологом леса появляется также ряд лесостепных-северостепных видов. Но эти формы концентрируются преимущественно в интразональных сосняках на наиболее прогреваемых легких почвах.

В северном направлении в подзоне средней тайги наблюдается заметное снижение численности и биомассы животных. В сравнении с районами средней тайги Европейской России, либо с более восточным сектором Приенисейской тайги на правобережье р. Енисей (Стриганова, 1996; Рыбалов, Воробьева, 2002) почвенное население средней тайги Западно-Сибирской равнины оказывается наиболее обедненным. Основная причина этого — наличие многолетней мерзлоты, отсутствующей на Русской равнине и на территории древней террасы Енисея. В то же время в средней тайге основными концентраторами разнообразия

животного населения почв, как и в южной тайге. остаются темнохвойные леса. отличающиеся более высокими показателями численности и биомассы мезофауны в сравнении с интразональными местообитаниями.

В подзоне северной тайги на фоне дальнейшего общего снижения обилия почвенных сообществ имеет место смещение основной части разнообразия почвенного населения в долинные экстразональные группировки и под полог производных лесов. Однако, сообщества черневой тайги на дренированных почвах сохраняют структурные особенности, характерные для бореально-лесных группировок: на фоне обедненности таксономического состава мезофауны они отличаются значительным участием в составе сообществ сапрофагов-обитателей минеральной почвы и включением типичных таежных видов в состав доминантного комплекса.

Подъем численности и зоомассы мезофауны на северном экотоне тайги в лесотундре связан с участием в составе населения ряда лесных видов, характерных для умеренных широт, которые на исследованном трансекте в пределах таежной зоны и лесостепи встречались только в интразональных наиболее «теплых» местообитаниях. Это — жужелицы рода *Carabus* личинки лесных видов шелкоунов долгоосиков *Otiorrhynchus*, колонии личинок бибионид и др. Наиболее богатые комплексы мезофауны в лесотундре оказались в лиственничниках, в самых сухих (на кромке водораздела) и самых влажных (на аллювиальной позиции) участках, но наиболее защищенных от северных ветров и морозов вследствие накопления снега. Такой характер распределения обилия и разнообразия животных на зональном трансекте показывает, что в северной части таежной зоны дефицит тепла в почве ограничивает зоогенную активность и разнообразие педобионтов под пологом хвойных лесов. Наличие мерзлоты и связанное с нею весенне-летнее переувлажнение почвы препятствует заселению минерального горизонта. Поэтому в темнохвойных лесах с относительно высокой сомкнутостью крон преобладают пауки, жужелицы и стафилиниды, а также литобииды *M. curtipes*, способные быстро перемещаться по поверхности почвы в поисках более сухих и теплых локалитетов. Лесные редколесья в лесотундре и производные осветленные березняки на вырубках и гарях северной тайги являются концентраторами почвенного населения, и эдификаторами таежно-лесных сообществ почвенных мезопедобионтов, в которых вертикальная и трофическая структура носит черты, типичные для бореальных лесных экосистем, описанные ранее (Стриганова, 1980; Striganova, 1991).

К северу от подзоны южной тайги, сконцентрировавшей максимум разнообразия животного населения почвы, и до границы с тундрой наблюдается, таким образом, последовательное снижение обилия и таксономического богатства почвенного населения по вектору нарастания пессимальности теплового режима почвы. В то же время до самых северных пределов распространения древесно-кустарниковой растительности животное население под нею сохраняет структурные черты, свойственные сообществам бореально-лесного типа. Эдификаторная роль в формировании таких лесных сообществ переходит у северных границ тайги от зональных темнохвойных группировок к долинным лиственничным редколесьям и мелколиственным кустарниковым зарослям, под пологом которых идет распространение на север лесных видов.

К югу от подзоны южной тайги также наблюдается снижение зоогенной активности почв. В Сибирской равнинной лесостепи и даже в полосе подтаежных мелколиственных лесов проявляется тенденция к снижению обилия и разнообразия почвенного населения на фоне появления в составе мезофауны южнолесных и лесостепных видов. Лесостепные и степные виды заходят под полог лесных группировок. В то же время там отмечены широкие различия таксономического состава локальных сообществ отдельных лесных группировок

лесостепи, которые указывают на отсутствие обменов между лесными островами. Например,  $\beta$ -разнообразие комплекса мезофауны осиново-березового колка и лугов составляло 0,81 и 0,94. В лесостепи приобретает ведущее значение фактор дефицита влаги в почве в активный период жизнедеятельности животных, который лимитирует их пространственное распределение. Лимитирующее влияние недостаточной влажности почвы проявляется уже в южной тайге, но оно распространяется только на открытые травянистые группировки. В лесостепи комплексы беспозвоночных лесных и луговых местообитаний жестко сегрегируются. Островные леса широко различаются по фаунистическому составу мезофауны, что позволяет предполагать ограничение обменов особями в популяциях лесных видов и их частичную изоляцию. Наибольшим разнообразием и обилием отличаются группировки луговых незасоленных почв, состав которых имеет четко выраженный степной характер.

В Западно-Сибирской лесостепи отсутствует группировка лесостепных видов, выделенная К.В. Арнольди (1965), которая в данной зоне занимает лесные и открытые местообитания, формируя сеть биотических взаимодействий, определяющих общие черты почвенной биодинамики. Здесь отсутствует также группировка неморальных видов, связанных с широколиственными лесами и составляющих значительную часть населения островных широколиственных лесов Европейской лесостепи России. В западных районах Русской равнины эти формы встречаются и в участках луговых степей.

Состав животного населения лесостепных почв Западно-Сибирской низменности представлен комплексом таежных широко-лесных и северностепных видов, жестко сегрегированных по своей топической приуроченности в мелколиственных колках, либо в лугово-степных участках. Такая сегрегация характерна для областей аридного климата (Стриганова, 1994). Распространение степных элементов почвенной фауны южного происхождения сдерживается температурным фактором (низкие зимние температуры, относительно короткий период активных температур летом), а пространственное распространение таежно-лесных видов лимитируется дефицитом влаги. Кроме того, сниженный уровень разнообразия почвенной фауны лесостепи Западно-Сибирской равнины может определяться и историческими причинами. П.В. Серебровский (1947) на основе зоогеографического анализа орнитофауны высказал предположение о длительном существовании в Западной Сибири холодной сухой степи. Сформировавшейся после окончания ледникового периода, когда арктический климат сменился сухим континентальным. В степи существовали лесные острова, и в этом полуоткрытом ландшафте сохранились формы, устойчивые к засушливым условиям. Состав животного населения почв Сибирской лесостепи соответствует данной гипотезе. Если в составе фаунистического комплекса южной тайги Западной Сибири прослеживается тесная связь с южнотаежными и хвойно-широколиственными лесами Европейской России, то население лесостепи тяготеет скорее к сухостепному Центральноазиатскому типу. Таким образом, на широтном профиле Западно-Сибирской тайги выделяется южнотаежный максимум разнообразия животного населения почвы, сравнимый по структурно-функциональной организации с европейскими бореальными лесами, занимающими северную часть Восточно-Европейской равнины. Эта относительно узкая полоса на севере ограничивается недостатком тепла и многолетней мерзлотой, а на юге — недостатком влаги.

### **Региональные особенности животного населения почв Западно-Сибирской равнины**

В полосе бореальных лесов, пересенкающей территорию России с запада на восток, Западно-Сибирская равнина занимает срединное положение. В то же время по ряду природных показателей она рассматривается как пограничная область, к востоку от которой природно-климатические условия кардинально изменяются. В долготном направлении кли-

мат таежной зоны принято делить на два подтипа: западный с облачной снежной зимой и Восточносибирский с ясной малоснежной зимой, характерный для области Сибирского антициклона (Берг, 1947). Долина Енисея, разделяющая Западную и Среднюю Сибирь, является важным биогеографическим рубежом. По ней проходит граница сплошного распространения на восток темнохвойной тайги. На правобережье Енисея темнохвойная тайга на плакорных позициях сменяется лиственничной. На основе зоогеографического анализа Сибирской фауны птиц и млекопитающих по Енисею разграничиваются также западно- и Восточносибирская области тайги и лесостепи. По всем этим показателям Западно-Сибирская равнина сближается с европейской территорией России (Серебровский, 1947; Сочава, 1953).

Для выявления особенностей животного населения почв Западно-Сибирской тайги в ее долготных границах представляет интерес сравнение наших данных с результатами почвенно-зоологических исследований в тайге соседних районов Сибири и Европейской территории России.

На правобережье Енисея исследован зональный ряд таежных ландшафтов на стационаре Мирное (Рыбалов, 1997, 2002). Многолетние сборы материала по почвенной фауне методом отбора проб и ловушек Барбера выявили относительно богатую фауну почвенных мезопедобионтов с широким участием видов восточного происхождения. В частности, в составе мезофауны облигатным компонентом были многоножки-диплоподы. В Средней Сибири эта группа широко распространена и в других районах тайги (Бызова, Чадаева, 1965; Бессолицина, 2001). Там найдено семь видов, в основном азиатского происхождения. Один из наиболее широко распространенных сибирских видов — *Angarozonium amurense* доходит до северной тайги. В средней и южной тайге и подтаежных лесах видовое разнообразие диплопод расширяется за счет видов восточно- и южносибирского происхождения (Mikhaljova, Golovatch, 2000).

Приенисейские ландшафты правобережья относятся к области Среднесибирского нагорья. Они отличаются от низменной Западно-Сибирской равнины с широко развитыми процессами болотообразования по абсолютным высотам и хорошо выраженным формам рельефа, определяющим большую вариабельность биотопических условий и лучшие условия дренажа зональных плакорных почв, благоприятствующие развитию зоотической активности.

На юге Красноярского края в районе Нижнего Приангарья отмечена тенденция к повышению общей зоомассы от равнинных южнотаежных темнохвойных и подтаежных мелколиственных лесов к смешанным горно-лесным группировкам (Бессолицина, 2001). В остепненных сухих местообитаниях зоомасса ниже, чем в южнотаежных ландшафтах, как и на Западно-Сибирской равнине. Уровень заселенности почвы на юге таежной зоны Средней Сибири зависит прежде всего от условий влажности, поэтому в лесостепи отмечены широкие различия в составе населения в лесных и сухих степных группировках. По отношению к фактору влажности выделены два варианта структуры сообществ беспозвоночных, различающихся по составу доминантов: «мезогигрофильный» с доминированием дождевых червей и «ксерорезистентный» с преобладанием насекомых с почвенными растительоядными личинками, устойчивыми к дефициту влаги. На исследованной территории Средней Сибири так же, как и на Западно-Сибирской низменности, отмечена ограниченная полоса гидротермического оптимума зоотической активности почв, лимитированная с севера температурой, а с юга — режимом влажности. Повышение форм рельефа и переход от равнинных к предгорно-горным условиям оптимизирует водный режим почвы, что сразу же отражается и на обилии и разнообразии ее животного населения. На юге Красноярского края в темнохвойных лесах максимальная численность мезонаселения была отмечена в горно-таежных группировках на пологих склонах. Характерной особенностью этих экосистем была

высокая численность диплопод на бурых лесных почвах под осиново-пихтовыми лесами. В лиственничниках предгорной зоны дождевые черви и энхитреиды достигают высокого обилия и доминируют по биомассе в комплексах мезофауны. На остепненных склонах под полог лиственничников внедряются крупные личинки растительоядных пластинчатоусых, создающих большую зоомассу. Эти группировки можно сравнить с населением сосняков южной тайги Тюменской области, которые также отличались высоким разнообразием и обилием мезонаселения. Интересно отметить, что в Приангарье почвы сосняков на легких почвах имеют обедненную почвенную фауну вследствие недостатка влаги. В мелколиственных лесах состав и обилие население коррелировали с локальными условиями влажности (Бессолицина, 2001). В Западной Сибири в составе населения мелколиственных подтаежных лесов уже ощущалась ограниченность обилия групп почвенной мезофауны, чувствительных к влажности почвы. Здесь в отсутствие высотного градиента условий полоса зонального оптимума гидротермических условий для животного населения почв еще более узка, чем на юге бореальной зоны Красноярского края.

Широкие обобщения широтно-зональных трендов изменения обилия разных размеров групп животного населения почв Сибири (Мордкович, 1995) показали, что масса нанонаселения (простейшие) достигает максимума в выщелоченных черноземах лесостепи, микроартропод — в серых лесных, и мезофауны — в серых лесных и дерново-подзолистых почвах юга бореально-лесной зоны. При этом В.Г. Мордкович подчеркивает вариабельность широтно-зональных трендов в зависимости от геоморфологических и мезоклиматических условий, которые могут существенно модифицировать структурные показатели биотических сообществ. В частности, характеризуя зональные тренды изменений обилия мезонаселения почвы, подчеркивается, что максимальные данные по численности энхитреид (Бызова, 1964) получены в черневой тайге Салаирского Кряжа.

Пример Средней Сибири демонстрирует роль геоморфологических факторов в распределении разнообразия животного населения почвы и показывает, что предгорные и среднегорные таежные ландшафты отличаются более высоким таксономическим богатством почвенных сообществ в сравнении с равнинными территориями. При этом в южных районах выявляется лимитирующая роль дефицита влаги в почве.

Уровень заселенности таежных почв, даже в южной тайге Западно-Сибирской равнины значительно ниже, чем в Средней Сибири. Очевидно, основной причиной этого является сочетание низких абсолютных высот с низменным выровненным рельефом, в котором распространению почвенных беспозвоночных из возвышенных и горных восточных районов препятствует высокая степень заболоченности, а на юге — летнее иссушение почвы.

Сравнение животного населения исследованного района с Русской равниной, отделенной Уральским хребтом, открывает возможность проследить влияние фактора континентальности климата на почвенные сообщества на всем протяжении зонального ряда таежных ландшафтов. Животное население почв разных природных зон Русской равнины хорошо изучено, так как именно эта территория послужила моделью, на примере которой В.В. Докучаев (1889) продемонстрировал зональную закономерность смены природных условий и почвенного покрова. Поэтому М.С. Гиляров, начиная инвентаризационные исследования почвенной фауны на заре развития почвенной зоологии, организовал работы по сравнительному изучению животного населения почв в этом ряду природных зон Европейской части СССР от Баренцова до Черного морей. В результате работ многочисленных исследователей и научных коллективов накоплен обширный материал, обобщенный позже в обзорных работах (Гиляров, 1965, 1965а, 1967, 1968; Гиляров, Чернов, 1974, 1975; Чернов,

1975; Гиляров и др., 1976; Стриганова, 1996). В этих работах приводятся данные, характеризующие основные закономерности зональной смены животного населения почв.

Феномен природной зональности, определяющий закономерную смену почвенного и растительного покрова и животного населения, особенно четко выражен на равнинных территориях, где отсутствует высотный градиент. Две гигантские равнины — Восточно-Европейская (Русская) и Западно-Сибирская, разделенные по меридиану Уральским хребтом, представляют природную уникальную территорию в центре Евразийского континента, на которой можно проследить зональную смену природных ландшафтов от полярных до жарких пустынь и долготные изменения природной зональности по фактору нарастания континентальности климата с запада на восток. Русская равнина в определенной степени открыта Атлантическому влиянию, а Западно-Сибирская экранируется с запада Уральским хребтом, а с востока Среднесибирской возвышенностью.

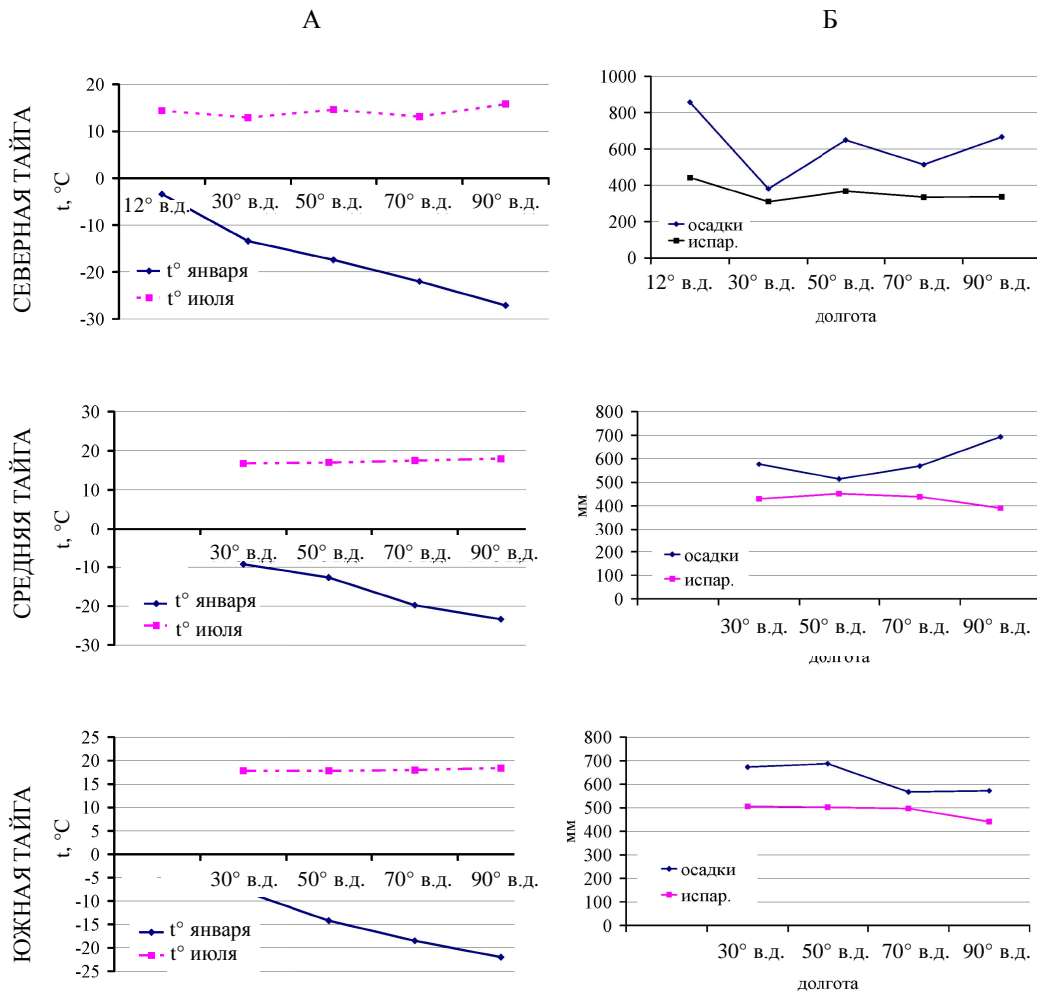
В Европейской России среднегодовая температура приближается к  $0^{\circ}$  уже в лесотундре, а в более южных зонах она положительна. В Западной Сибири среднегодовая температура достигает  $0^{\circ}$  только в лесостепи. Вся территория тайги находится в зоне отрицательных среднегодовых температур. Рис. 75 показывает долготные изменения многолетних средних температур января и июля, суммы осадков и интенсивности испарения. Ход летних температур практически одинаков на обеих равнинах на севере и юге бореальной зоны, но зимние температуры и длительность холодного периода существенно различаются, создавая в основном разницу среднегодовых температур и связанных с этим особенностей сезонного гидротермического режима почвенного и напочвенного яруса.

В обоих регионах серии зональных ландшафтов различаются у южной границы бореальных лесов, что также связано с фактором континентальности (Берг, 1947; Мильков, Гвоздецкий, 1962; Мильков, 1977). В Европейской России южная тайга сменяется полосой хвойно-широколиственных лесов, замещающих зону широколиственных лесов, характерную для Западной, Средней Европы и западного сектора Восточной Европы. К Уралу широколиственные леса выклиниваются, и в Западной Сибири они отсутствуют. Темнохвойная южная тайга заканчивается у южной границы узкой полосой подтаежных мелколиственных лесов, в которых основными эдификаторными породами являются осина и береза. Классическая лесостепь с островными широколиственными лесами практически исчезает уже в Заволжье. Западно-Сибирская лесостепь представлена березово-осиновыми колками, окруженными открытыми участками лугово-степной растительности или болотами разных типов (Алпатьев и др., 1962; Сочава, 1980).

Различия почвенного и растительного покрова в северной части равнин определяются наличием многолетней мерзлоты в Западной Сибири и ее практическим отсутствием на севере Русской равнины (Ливеровский, 1974; Стриганова, 1996). Эти различия определяются четвертичной историей ландшафтов равнин и различиями современных климатических условий, прежде всего, фактором континентальности, нарастающей к центру Евразийского континента.

Сравнения зонально-региональных особенностей почвенной мезофауны Русской и Западно-Сибирской равнин проведены по литературным данным на основе работ, проведенных на двух трансзональных трансектах, пересекающих зону бореальных лесов в долготных интервалах  $38-48^{\circ}$  в.д. и  $55-65^{\circ}$  в.д. Интегральные характеристики численности и разнообразия почвенной мезофауны в двух ландшафтных зональных сериях представлены на рис. 76, где приведены максимальные уровни численности животных в отдельных биотопах и видовое богатство мезофауны в зональных биотопах.

Максимальные уровни численности различаются кардинально. На Русской равнине отмечены 2 пика обилия — в северной тайге и в смешанных лесах. Южная тундра и лесотун-



**Рис. 75.** Долготные изменения гидротермических показателей в зоне бореальных лесов Европы и Западной Сибири (по Исаченко, Шляпников, 1989).

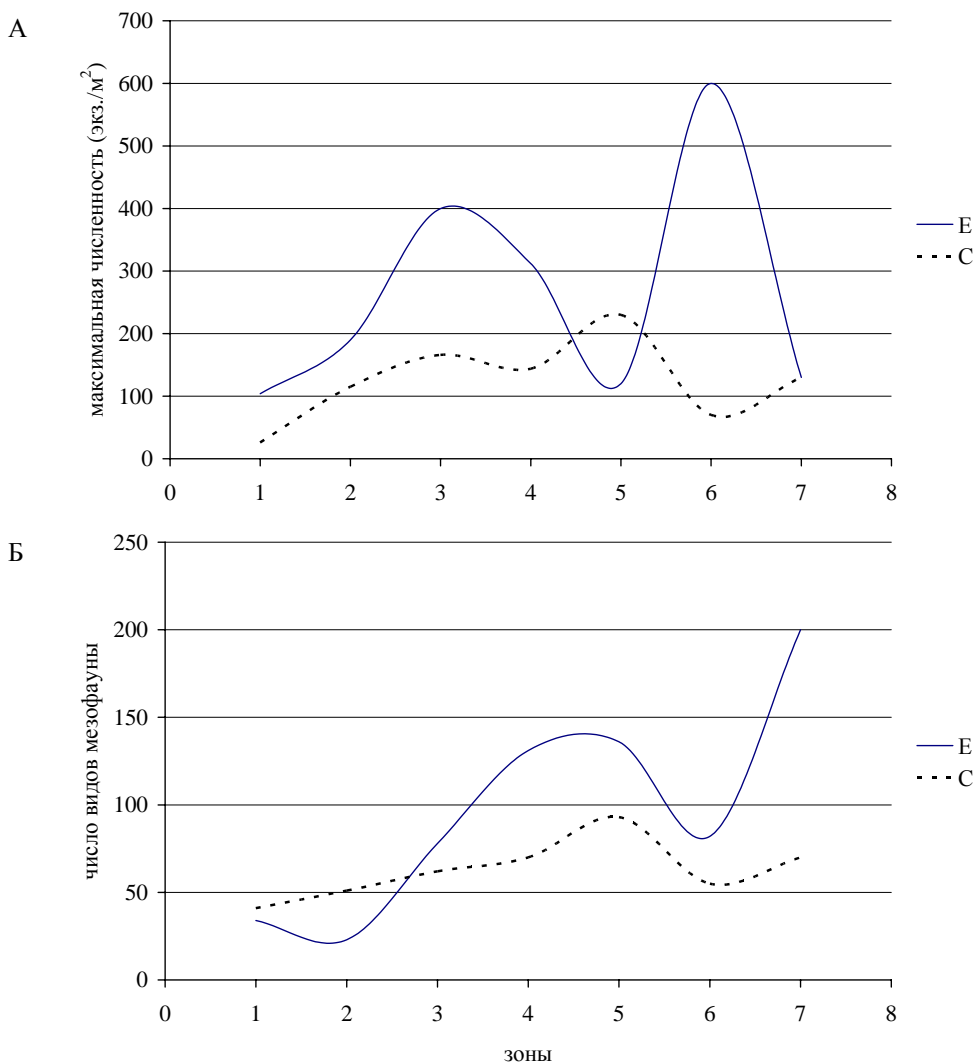
А — многолетние средние температуры января и июля; Б — сумма осадков и интенсивность испарения.

**Fig. 75.** Longitudinal changes of hydrothermal indices in the boreal forest zone of Europe and West Siberia (after Isachenko, Shljapnikov, 1989).

А — perennial mean temperatures of January and July; Б — yearly precipitation and evaporation rates.

дра в данном регионе не включают специфических субарктических форм и представляют практически обедненный вариант таежного населения. Основу населения составляют полизональные и политопные виды, широко распространенные в бореальных широтах. Они имеют относительно низкую плотность популяций за пределами лесной зоны. В северной тайге их численность резко возрастает в основном за счет личинок двукрылых и жесткокрылых (Козловская, 1957a; Striganova, 1967; Стриганова, 1973). Второй пик на Европейском трансек-





**Рис. 76.** Зональные изменения обилия и разнообразия животного населения почвы в зоне бореальных лесов Европейской России и Западной Сибири.

А — максимальные уровни численности мезофауны (экз./м<sup>2</sup>); Б — видовое богатство почвенной мезофауны.

Е — Русский Европейский трансект, С — Западно-Сибирский трансект.

1 — южная тундра, 2 — лесотундра, 3 — северная тайга, 4 — средняя тайга, 5 — южная тайга, 6 — смешанные (подтаежные) леса, 7 — лесостепь.

**Fig. 76.** Zonal changes of abundance and diversity of soil animal population in the boreal forest zone of European Russia and West Siberia.

A — maximum levels of population density (Ind./m<sup>2</sup>); B — species richness of soil macrofauna.

E — Russian European transect, C — West-Siberian transect.

1 — southern tundra, 2 — forest-tundra, 3 — northern taiga, 4 — middle taiga, 5 — southern taiga, 6 — mixed (subtaiga) forests, 7 — forest-steppe.

те зарегистрирован у южной границы лесной зоны в смешанных лесах. Основная часть животного населения представлена дождевыми червями, обитающими в минеральном горизонте почвы, среди которых преобладает *Aporrectodea caliginosa*. Этот вид широко распространен в смешанных и широколиственных лесах и травянистых группировках (Всеволодова-Перель, 1995). На Сибирском трансекте максимальное обилие педобионтов наблюдалось в южной тайге, что, как уже упоминалось выше, связано с исчезновением мерзлоты. Еще южнее в лесостепи численность мезофауны снижается, лимитирующим фактором здесь оказывается дефицит влаги в почве в летний период.

В Европейской России таксономическое богатство достигает высокого уровня уже в средней тайге, а максимум отмечен в лесных группировках лесостепи (210 видов в луговых степях и островных дубравах Курской обл. (Arnoldi, Ghilarov, 1963; Курчева, 1972). Количество видов в европейской лесостепи намного превышает таковое в тайге. В Западной Сибири имеется небольшой пик в южной тайге, после которого разнообразие резко снижается. Но в северной части трансекта в лесотундре уровень таксономического богатства в Сибири выше, чем в европейской России, за счет выхода лесных видов под полог интразональных редколесий.

Сравнения видового разнообразия массовых групп почвенной и напочвенной фауны средней и южной тайги, таких как пауки, жуки-жужелицы, стафилиниды в Северной Европе, на Русской и Западно-Сибирской равнинах также показывают значительную обедненность последней (Kroegerus, 1960; Алейникова, 1964; Утробина, 1964а; Шарова, 1971; Арнольди, Матвеев, 1972; Корonen, Ojala, 1975; Грюнталь, 1978, 1983; Евсюнин, 2001; Колесникова, 2001, Стриганова и др., 2002; Корчагина, 2003), что можно связать с влиянием континентальности климата.

В Западно-Сибирской тайге полностью отсутствуют многоножки-диплоподы, даже Polyzooniidae, характерные именно для темнохвойных бореальных лесов. В то же время на Русской равнине в южной и средней тайге диплоподы — облигатные компоненты почвенной фауны, представленные широко распространенными европейскими и восточно-европейскими видами (Golovatch, 1992). В тайге средней Сибири эта группа также достаточно широко распространена. Очевидно, долина Енисея с одной стороны, и Урал — с другой, послужили естественными барьерами, препятствующими распространению группы диплопод на Западно-Сибирской равнине. (Головач, 1984).

На примере наиболее богатых видами групп почвенной мезофауны — пауков и личинок щелкунов было показано, что распределение отдельных видов четко сегрегируется в 1-3 подзонах исследованного зонального ряда. Это характерно и для напочвенных хищников, мигрирующих в подстилке, и для почвенных личинок жуков, в большей степени связанных с определенными почвенно-растительными условиями. На Русской равнине нет такой жесткости в характере распространения отдельных видов рассматриваемых групп. Можно отметить лишь группы видов, тяготеющих к северу или к югу лесной зоны, но при этом они имеют широкую территорию совместной встречаемости.

Структура сообществ мезопедобионтов в отдельных зонах существенно различается на обоих трансектах, хотя большинство форм, обнаруженных при количественных исследованиях, относятся к широко распространенным видам. В южной тундре Европейской России фауна почв имеет лесное происхождение, как уже указывалось выше. В Западной Сибири в составе южно-тундровых сообществ отмечены еваркты и гемиаркты (например личинки типулид *T. carinifrons*, жужелицы *M. arctica*). В северной тайге Европейского трансекта 60% от общего обилия мезофауны представлено личинками двукрылых из групп Nematocera и Brachycera-Ortorrhapha (Кривошеина, 1966). В Западной Сибири население северной и средней тайги характеризуется доминированием и даже супердоминированием червецов

*Arcorthezia cataphracta* и *Newsteadia flaccosa* (сем. Ortheziidae), характерных для холодных переувлажненных почв. Особенно многочисленны почвенные червецы были в участках кедровников. В Европейской северной тайге появляются многоножки-диплоподы *Polyzonium germanicum* в средней тайге под пологом зональных лесов отмечены представители Julidae — *Rossiulus kessleri*, *Schizophyllum sabulosum* (Крылова, 1974, 1987). Эта группа полностью отсутствует в таежных лесах Западной Сибири, что уже обсуждалось выше. Для видов, общих для обоих трансектов, характерен сдвиг северных пределов их зонального распространения к югу на Западно-Сибирском трансекте в сравнении с Российским Европейским. Например, многоножки геофилиды, обитающие в минеральном горизонте почвы, в европейской России появляются в сообществах мезофауны уже в северной тайге, а в Западной Сибири — в южной. Эта же тенденция отмечена и для щелкунов, в частности, для *Athous subfuscus* видов *Agriotes*. На Русской равнине в южной тайге обитатели минерального горизонта составляют более 50% от общего обилия (Перель, 1965; Коробов, 1976; Стриганова, 1996). В широколиственных лесах их доля еще более возрастает, а относительное обилие подстилочных форм снижается. Это связано с гидротермическим режимом почвы: подстилка практически полностью разлагается на поверхности почвы к середине лета, и верхний горизонт испытывает недостаток влаги. Поэтому основная масса педобионтов смещается в более глубокие горизонты. При этом отмечено и снижение информационного индекса разнообразия почвенной мезофауны и показателей ее видового богатства. В южной тайге Западной Сибири доминирует комплекс подстилочных форм — пауки, хищные жуки (жужелицы, стафилиниды), многоножки-литобииды.

Трансектные исследования выявили различия в расположении важнейших экотонных зон, характеризующихся наиболее высокими индексами обилия и разнообразия почвенной фауны. На Русской равнине такой экотонной зоной является лесостепь, где под пологом широколиственных лесов и в участках луговых степей почвенная фауна формируется за счет южно-таежных, лесных и степных элементов. Кроме того, она включает многочисленную группу лесостепных видов, которые были выделены К.В. Арнольди (1965) в особую зональную группировку. Эти виды характеризуются тем, что в лесостепи они встречаются и под пологом леса и в степных группировках, но за пределами этой зоны населяют лишь интразональные местообитания: в степи — пойменные и овражные леса и в смешанных лесах — открытые травянистые сообщества.

В Западной Сибири основным зональным экотонном является подзона южной тайги, где кончается многолетняя мерзлота и еще не ощущается дефицит влаги в почве, который характерен для Сибирской лесостепной полосы. Следует отметить, что в южной тайге этого региона на фоне преобладания таежных форм в составе животного населения почвы встречаются и некоторые европейские виды, характерные для смешанных и широколиственных лесов Русской равнины. Они распространялись за Урал вдоль южной границы леса. В мелколиственных лесах Западно-Сибирской лесостепи животное население представлено смесью широко распространенных таежных видов с широкой экологической валентностью и степных форм. Таким образом, в Западной Сибири группировка лесостепных видов отсутствует, а группировка, характерная для смешанных и широколиственных лесов, умеренной зоны обеднена, и ее представители встречаются лишь в очень узкой полосе, ограниченной с севера многолетней мерзлотой, а с юга — аридностью климата. Эти межтрансектные различия демонстрируют влияние фактора континентальности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ пространственных закономерностей формирования животного мезонаселения почвы бореальных лесов Западной Сибири показал, что на этой территории четко выражены широтно-зональные различия в распределении почвенной фауны, обусловленные климатическими факторами. Животное население почв региона представляет обедненный вариант бореально-лесного сообщества Евразийского континента, в котором преобладают широкоареальные полизональные виды, занимающие относительно широкий спектр биотопов на протяжении большей части таежной зоны. Вместе с тем, в составе мезофауны почвы встречаются и типичные таежные виды, жестко локализованные в зональных группировках тайги. Наличие многолетней мерзлоты в северной части тайги, короткий период активных температур, низкие температуры почвы в летний сезон в сочетании с ее переувлажнением определяют значительные локальные различия в составе животного населения на разных элементах рельефа с концентрацией разнообразия беспозвоночных в наиболее теплообеспеченных местообитаниях.

Интразональные группировки не только на северном экотоне тайги, но и в северной части таежной зоны оказываются более богатыми, они концентрируют основную часть зоомассы и разнообразия почвенного мезонаселения и поддерживают наиболее высокую для соответствующей широтной зоны зоотическую активность. Оптимум существования бореального типа животного населения ограничен лишь территорией южнотаежной подзоны, где зональные группировки оказываются наиболее богатыми и имеют максимальное сходство по структурно-функциональной организации с группировками бореальных лесов Европейской России и Среднесибирского нагорья. Уже у южной границы лесной зоны начинает действовать другой лимитирующий фактор — дефицит влаги, определяющий широкое внедрение под полог леса степных форм и изоляцию лесных островных участков.

В отличие от Европейской лесостепи, в Западной Сибири разнообразие и обилие животного населения в этой зоне снижается по сравнению с южной тайгой. Характерной чертой Западно-Сибирской лесостепи является отсутствие группировки лесостепных видов и непосредственный контакт южнотаежных и сухостепных форм, взаимоотношения которых определяются локальными условиями местообитания и годовыми колебаниями температуры и влажности.

В фауне тайги Западно-Сибирской низменности отсутствует ряд типично лесных видов с многолетними циклами развития, развитыми формами заботы о потомстве, четко выраженными сезонными ритмами активности, которые характерны для предгорных и низкогорных ландшафтов соседних регионов. Таксономическая обедненность животного населения отмечена и в островных реликтовых липняках, сохранившихся в южной тайге со времен существования более теплого климата, и в елово-пихтовых лесах, занимающих доминирующее положение.

Структура локальных сообществ в большинстве таежных местообитаний отличается преобладанием поверхностно обитающих форм со способностью к горизонтальным миграциям, компенсирующим поведенческими адаптациями воздействие неблагоприятных факторов. Долинные, наиболее теплые биотопы, зарастающие вырубki и гари являются основными миграционными путями распространения животных и местами локализации повышенного биоразнообразия. На севере лесные виды выходят за пределы границы таежной зоны и встречаются под пологом лесотундровых редколесий на пониженных элементах рельефа с хорошо прогреваемой почвой.

Фаунистические связи с восточными районами распространения темнохвойной тайги (Среднесибирское плоскогорье, предгорья и среднегорья Алтая) весьма слабые. Средне-Сибирский регион отличается более высоким уровнем видового богатства и обилия мезофауны в соответствующих подзонах тайги, и при этом зональные елово-пихтовые и мелколиственные сообщества характеризуются высокими показателями таксономического и экологического разнообразия и сбалансированной структурой животного населения, чем интразональные и производные леса (Бессолицина, 2001; Рыбалов, 2002). На основе зоогеографических исследований распространения млекопитающих, птиц, ряда групп насекомых фауну Сибири подразделяют на восточный и западные регионы, границей между которыми служит долина р. Енисей, представляющая собой важный природный барьер, за который не распространяется к западу большинство Восточно-Сибирских видов (Серебровский, 1947; Арнольди, 1953; Равкин и др., 1998). Фауна Западной Сибири имеет больше общих элементов с Европейской тайгой. Большая часть мезопедобионтов представлена европейскими и европео-сибирскими видами, среди которых встречаются единичные представители Сибирской фауны. Отсутствие в Западной Сибири неморальных лесов, ранее составлявших единую полосу с Европейской Россией, опоясывающую Южный Урал, служит причиной отсутствия ряда групп, связанных с неморальной растительностью в южной части лесной зоны. В то же время комплексы почвенной мезофауны реликтовых липняков, оставшихся от более теплого времени существования на обеих равнинах единого пояса широколиственных лесов, сохранили общие черты сходства и структуры с хвойно-широколиственными лесами с участием липы на Русской равнине. Сравнения состава животного населения почв тайги Западно-Сибирской и Русской равнин позволяют рассматривать почвенное население Западной Сибири, как обедненный вариант Восточно-Европейской тайги.

Континентальность климата Западной Сибири обусловила очень узкую широтную полосу оптимальных условий развития зоогенной активности, ограниченную лишь южной тайгой. Лесной тип сообществ педобионтов с широким функциональным и таксономическим разнообразием сапроблока длстигает своего максимального развития под пологом широколиственных лесов в Европейской России (Гиляров, 1965; Гиляров, Стриганова, 1986). В подтаежных мелколиственных лесах Западной Сибири, наоборот, наблюдается сужение эколого-фаунистического разнообразия почвенных сообществ, в сравнении с собственно таежной зоной. Это определяется историческими и современными климатическими условиями, среди которых основную роль играет недостаток влагообеспечения в активный сезон. Влияние континентальности климата проявляется уже на востоке Русской равнины, где дубравы заменяются березняками, а в составе почвенного населения снижается доля дождевых червей и диплопод, характерных для неморальных лесов. Поэтому на Западно-Сибирской равнине в подтаежных лесах и в лесостепи влияние южнолесной Европейской фауны практически отсутствует. Основу почвенных сообществ составляют палеарктические политопные виды, устойчивые к широким колебаниям температуры и влажности почвы. В то же время в лесостепи, особенно в открытых местообитаниях, встречаются сухолюбивые восточные формы, характерные для Центральноазиатских степей. Таким образом, заселение почв таежной зоны Западной Сибири шло с запада, а восточное влияние проявляется только за южным пределом распространения таежных лесов.

В Западной Сибири особую актуальность приобретают вопросы охраны почвенной фауны с целью сохранения современного разнообразия почвенных сообществ, в свете реализации Международной Конвенции (Рио-де-Жанейро, 1992) по сохранению биоразнообразия (Miller et al., 1995). В последние десятилетия Западно-Сибирский регион испытывает сильный антропогенный пресс, связанный с интенсивным использованием нефтегазовых

ресурсов, в результате которого нарушается почвенно-растительный покров на обширных площадях, прежде всего, в северных районах, где его восстановление идет чрезвычайно медленно, вследствие неблагоприятных климатических условий. При проведении экологических экспертиз для оценки стоимости биоресурсов обычно оценивается состав, состояние и запас лесных ресурсов. Но не менее важной является оценка состояния почвенных ресурсов, в том числе, биологической активности почв, определяемой их зоо-микробальным населением. Особенностью равнинных Западно-Сибирских почв является то, что в северных районах основная часть разнообразия животного населения локализуется не в зональных лесах на водоразделах, а на склоновых и долинных позициях, под лесными группировками, образованными породами, не представляющими ценной деловой древесины. Между тем, именно эти локалитеты представляют собой резерваты почвенного животного населения, откуда может идти его расселение и восстановление естественного уровня биопродуктивности почв на нарушенных территориях. Поэтому экологическая экспертиза таежной территории перед ее использованием должна включать оценку разнообразия и функциональной структуры почвенных сообществ как основы поддержания биопродукционного потенциала почвы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический атлас мира. 1972. / И.А.Гольцберг (ред.). М–Л.: Гидрометеиздат. 340 с.
- Алгазин В.А. 1939. Растительность Приобья. Новосибирск: Облиздат. 84 с.
- Алейникова М.М. 1962. Фауна различных почв Татарии // Труды 2-й Межобл. конф. почвоведов Южного Урала и Среднего Поволжья. Казань. С. 251–255.
- Алейникова М.М. 1964. Почвенная фауна различных ландшафтов Среднего Поволжья / Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука. С. 5–51.
- Алейникова М.М. 1968. Закономерности ландшафтного распределения почвенных беспозвоночных в Среднем Поволжье // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 7. С. 1022–1033.
- Алейникова М.М., Порфирьев В.С., Утробина Н.М. 1979. Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М.: Наука. 81 с.
- Алексеева Е.Е. 1974. Почвенная мезофауна лесов и степей Западного Забайкалья // Автореф. дисс. . . канд. биол. наук. 20 с.
- Алпатыев А.М., Архангельский А.М., Подоплелов Н.Я., Степанов А.Я. 1965. Физическая география СССР. Ч. 2. Региональная. М.: Высшая школа. 555 с.
- Аничкин А.Е. 2002. Особенности пространственного распределения пауков на водораздельной катене // Russian Entomol. J. V. 11. No 1. P. 111–116.
- Арнольди Л.В. 1953. Жесткокрылые или жуки // Животный мир СССР. Т. 4. М–Л.: Изд-во АН СССР. С. 434–485.
- Арнольди К.В. 1965. Лесостепь Русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых // Труды Центр.- Черн. гос. Зап. Т. 8. Воронеж. С. 138–166.
- Арнольди К.В., Матвеев В.А. 1973. Население жужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги и его изменение на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука. С. 131–143.
- Берг Л.С. 1938. Рельеф Сибири и Средней Азии // Растительность СССР. Т. 1. М–Л.: Изд-во АН СССР. С. 97–106.
- Берг Л.С. 1947. Географические зоны советского Союза. М.: Географгиз. Т.1. 397 с.
- Берман Д.И., Бухкало С.П. 1985. Население почвообитающих беспозвоночных животного пояса редколесий бассейна Верхней Колымы // Биологические проблемы Севера. Владивосток. С. 64–90.
- Бессолицина Е.П. 1985. Распределение населения беспозвоночных в ландшафтах // Динамика геосистем и освоение приангарской тайги. Новосибирск. С. 118–128.
- Бессолицина Е.П. 1991. Компонентный анализ структуры мезонаселения почв юга Центральной Сибири // Проблемы почвенной зоологии. Новосибирск: Наука. С. 40.
- Бессолицина Е.П. 2001. Ландшафтно-экологический анализ структуры зооценозов почв юга Сибири. Иркутск: Изд-во Ин-та геогр. СО РАН. 162 с.
- Будыко М.И., Винников К.Л., Менжулин Г.В. 1989. Современные изменения климата // Проблемы современной гидрологии, Ленинград.: Гидрометеиздат. С. 108–124.
- Бухкало С.П. 1989. Структура животного населения почв верховьев Колымы и закономерности его пространственного распределения (на примере мезофауны). Автореф. дисс. . . канд. биол. наук. М. 22 с.
- Бызова Ю.Б. 1964. Влияние авиационной обработки на фауну почвенных беспозвоночных темнохвойных лесов // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 4. С. 488–502.

Бызова Ю.Б., Чадаева З.В. 1965. Сравнительная характеристика почвенной фауны различных ассоциаций пихтового леса (Кемеровская область) // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 3. С. 331–339.

Бызова Ю.Б. и др. 1986. Почвенные беспозвоночные Беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука. 311 с.

Вайнштейн Б.А. 1967. О некоторых методах оценки сходства биоценозов // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 7. С. 981–986.

Воробьева И.Г., Рыбалов Л.Б., Россолимо Т.Е., Залеская Н.Т. 2002. Зонально-ландшафтное распространение фауны и населения многоножек (Myriapoda) // Изучение биологического разнообразия на Енисейском трансекте. М.: ИПЭЭ. С. 60–69.

Воронова Л.Д. 1987. Почвенная фауна южной тайги Пермской области // Почвенная фауна Северной Европы. М.: Наука. С. 59–65.

Воропанов П.В. 1950. Ельники Севера. М.: Изд-во АН СССР. 89 с.

Всеволодова-Перель Т.С. 1995. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука. 98 с.

Всеволодова-Перель Т.С., Кудряшева И.В., Грюнталь С.Ю. 1995. Структура и функционирование животного населения почв среднерусской лесостепи. М.: Наука. 151 с.

Высоцкий Г.Н. 1962. Избранные сочинения. М.: Наука. Т. 1.

Гаврилов К.А., Перель Т.С. 1958. Дождевые черви и другие беспозвоночные в почвах лесов Вологодской области // Почвоведение. № 8. С. 133–140.

Гиляров М.С. 1964. Особенности распределения почвенных беспозвоночных в различных зональных типах почв // Физика, химия, биология и минералогия почв СССР. М.: Наука. С. 240–249.

Гиляров М.С. 1965. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука. 352 с.

Гиляров М.С. 1965а. Почвенные беспозвоночные как компоненты биогеоценозов // Журн. общ. биол. Т. 26. № 3. С. 276–289.

Гиляров М.С. 1967. Беспозвоночные животные и лесные биогеоценозы // Лесоведение, № 2. С. 27–36.

Гиляров М.С. 1968. Почвенный ярус биогеоценозов суши // Успехи совр. биол. Т. 66. № 1. С. 121–136.

Гиляров М.С. 1980. Биоценология и агроценология. Пушкино: Науч. Центр биол. Исслед. АН СССР. 16 с.

Гиляров М.С., Чернов Ю.И. 1974. Некоторые итоги почвенно-экологических исследований в СССР в плане Международной Биологической Программы // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 563–579.

Гиляров М.С., Чернов Ю.И. 1975. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по МБИ. Л.: Наука. С. 218–240.

Гиляров М.С., Криволицкий Д.А., Чернов Ю.И. 1976. Почвенно-зоологические исследования на биосферных стационарах // Матер. сов.-амер. симп. по биосферным заповедникам. Ч. 1. М.: Наука. С. 79–86.

Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. 1986. Животное население почвы и его роль в создании почвенного плодородия // 100 лет генетического почвоведения. М.: Наука. С. 96–104.

Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. (ред.) 1987. Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука. 286 с.

Говорухин В.С. 1957. Редколесья на полярном пределе лесов Малого Ямала и в Приобской лесотундре // Землеведение. Т. 44. № 4. С. 214–228.



Головач С.И. 1984. Распределение и фауногенез двупарноногих многоножек Европейской части СССР // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. С. 92–135.

Голосова Л.Д. 1977. Панцирные клещи подзоны южной тайги Тюменской области // Экология и фауна животных. Тюмень. С. 3–17.

Голосова Л.Д. 1987. Панцирные клещи Северной Палеарктики // Проблемы почвенной зоологии. Тбилиси.: Мецниерба. С. 73–74.

Горбачев В.Н. 1982. Почвенно-экологические исследования в лесных биогеоценозах. Новосибирск.: Наука. 184 с.

Горбачев В.Н., Дмитриенко В.К., Попова Э.П., Сорокин Н.Д. 1982. Почвенно-экологические исследования в лесных биогеоценозах // Новосибирск: Наука. 184 с.

Городков Б.Н. 1916. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области // Ежегодник Тобольского губерн. Музея. Т. 25. Вып. 27. 56 с.

Городков Б.Н. Неуструев С.С. 1923. Почвенные районы Уральской области. Материалы по районированию Урала. // Уральск. Техн.-экон. Сборник. Вып.5. Екатеринбург.

Горчаковский П.Л. 1968. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Труды Ин-та экологии растений и животных. Вып. 59. 207 с.

Гричук М.П. 1960. Общие черты истории природы средней части бассейнов Енисея и Оби // Материалы по истории Красноярского края. М.: Госгеолтехиздат. С. 57–64.

Гришина Л.Г., Коротков К.О. 1976. Структура населения и биомассы крупных почвенных беспозвоночных ельников и сосняков Валдая // Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: МГУ. С. 114–139.

Гришина Л.Г., Андриевский В.С. 1985. Панцирные клещи Западной Сибири и Казахстана // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск.: Наука. С. 45–54.

Гришина Л.Г., Махмудова Л.И. 1989. К фауне панцирных клещей лесостепной зоны Западной Сибири // Фауна, экология и зоогеография позвоночных и членистоногих. Новосибирск.: Наука. С. 150–153.

Гришина Л.Г., Стебаева С.К., Лапшина Е.И. и др. 1991. Микроартроподы, почвы, растительность в условиях пульсирующего увлажнения (на примере Карасукской равнины). Новосибирск.: Наука. 166 с.

Грюнталь С.Ю. 1975. Распределение жуужелиц в сложных ельниках зоны смешанных лесов // Проблемы почвенной зоологии. Вильнюс: Мокслас. С. 133–134.

Грюнталь С.Ю. 1978. О распределении жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах волосистоосокового цикла в условиях Подмосковья // Фауна и экология беспозвоночных животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 68–77.

Грюнталь С.Ю. 1981. Распределение жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах южной тайги // Вестн. зоологии. № 5. С. 20–24.

Грюнталь С.Ю. 1983. Комплекс жуужелиц в лесах подзоны широколиственных лесов // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской обл. М.: Наука. С. 85–98.

Грюнталь С.Ю. 1987. Распределение жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в хвойных лесах Европейской части СССР // Почвенная фауна Северной Европы. М.: Наука. С. 51–59.

Давыдова М.С., Никольский В.В. 1986. Гамазовые клещи Западной Сибири. Новосибирск. Наука. 124 с.

Дмитриенко В.К. 1981. Структура почвенной мезофауны в доминирующих биотопах Западных Саян // Проблемы почвенной зоологии. Киев: Наукова думка. С. 68–70.

Дмитриенко В.К. 1990. К фауне жуужелиц естественных и трансформированных биогеоценозов Красноярской лесостепи // Фауна и экология жуужелиц. Кишинев: Штиинца. С. 15–16.

Дмитриенко В.К. 2003. Комплексы жуков-сапрофагов в лесах Нижнего Приангарья // II Межд. конф. «Биоразнообразие беспозвоночных животных Севера». Сыктывкар. С. 22.

Добровольский В.В. 1976. География почв с основами почвоведения. М.: Просвещение. 288 с.

Добровольский Г.В., Бобров А.А., Головченко А.В., и др. 1997. Структурно-функциональная организация почвенной биоты в ненарушенных ельниках южной тайги (на примере ЦЛГБЗ) // Изв. РАН. Сер. Биол. № 4. С. 484–494.

Докучаев В.В. 1949. К учению о зонах природы, горизонтальные и вертикальные почвенные зоны СПб. 1899 // Избр. Соч. М.: Сельхозгиз. Т. 3. 446 с.

Долин В.Г. 1978. Определитель личинок жуков-шелкунов фауны СССР. Киев: Урожай. 124 с.

Евсюнин А.А. 2001. Особенности пространственного распределения жуков стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в ельниках южной тайги // Биоразнообразие Европейского севера. Петрозаводск: ИБ КарНЦ РАН. С. 51–62.

Ермаков А.Н. 2003. Структура сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в горных районах Северного Урала // II Межд. Конф. «Биоразнообразие беспозвоночных животных севера». Сыктывкар. С. 24.

Западная Сибирь 1963. // Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Изд-во АН СССР. 488 с.

Залеская Н.Т. 1978. Определитель многоножек-косянок СССР. М.: Наука. 211 с.

Залеская Н.Т., Титова Л.П., Головач С.И. 1982. Фауна многоножек (Myriapoda) Подмосковья // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука. С. 173–199.

Ильина И.С., Крисон Х.П., Полюшкин Ю.В. 1975. Растительность // Южная тайга Прииртышья. Новосибирск: Наука. С. 81–93.

Ильина И.С. 1984. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины // Растительность Западной Сибири и ее картографирование. Новосибирск: Наука. С. 19–59.

Исаченко А.Г., Шляпников А.А. 1989. Ландшафты. М.: Мысль. 503 с.

Караваева Н.А. 1973. Почвы тайги Западной Сибири М.: Наука. 165 с.

Клюева Н.М. 1972. Изменение почвенной фауны при восстановлении ельников после рубок в подзоне северной тайги // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука. С. 71.

Клюева Н.М. 1973. Изменение численности и видового состава проволочников в зависимости от зарастания вырубки ельника-черничника в условиях Архангельской области // Мат. научн. совещания зоологов пединститутов. М. С. 103–104.

Козловская Л.С. 1955. К характеристике почвенной фауны Большеземельской тундры // Доклады АН СССР, нов. сер. Т. 104. № 3. С. 485–487.

Козловская Л.С. 1957. Сравнительная характеристика почвенной фауны в заполярной части бассейна р. Усы // Труды Ин-та леса. М.: Изд-во АН СССР. Т. 52. С. 60–81.

Козловская Л.С. 1957а. Фауна лесных почв Котласского лесхоза // Труды ин-та леса АН СССР. Т. 52. М.: Изд-во АН СССР. С. 210–229.

Козловская Л.С. 1959. Характеристика фауны заболоченных лесных почв средней тайги // Почвоведение. № 8. с. 83–87.

Козловская Л.С. 1962. Почвенная фауна и ее сезонная динамика в заболоченных типах леса Кадниковского лесничества Вологодской области // Труды Ин-та леса и древесины Со АН СССР. Т. 57. Красноярск. С. 75–90.

Козловская Л.С. 1976. Роль беспозвоночных животных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука. 212 с.

Козловская Л.С. 1980. Почвенная фауна и биологическая активность почв осушенных и рекультивированных торфяников. М.: Наука. 116 с.

Козловская Л.С. 1981. Почвенные беспозвоночные как фактор формирования почвенно-биогеоценоза // Проблемы почвенной зоологии. Киев: Наукова думка. С. 101–102.

Козодой Е.М. 1984. Структура мезофауны северного побережья Рыбинского водохранилища // Фауна и экология беспозвоночных животных. М. С. 58–62.

Колесникова А.А. 2001. Эколого-фаунистическая характеристика стафилинид Европейского северо-востока России // Тезисы межд. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера». Петрозаводск. С. 76.

Комаров В.Л. 1953. Растительность Сибири // Избр. сочинения. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР. С. 131–178.

Копонен С. 1987. Почвенная фауна субарктического горного березового леса в Финской Лапландии // Почвенная фауна Северной Европы. М.: Наука. С. 85–89.

Коробейников Ю.И. 1977. Численность и биомасса дождевых червей (Lumbricidae) в лесах Ильменского заповедника. // Биологические исследования на Южном Урале. Труды Ин-та экологии растений и животных. Свердловск. С. 143–148.

Коробов Е.Д. 1979. О соотношении беспозвоночных в генетических горизонтах почв южно-таежных ельников // Генезис и экология почв Центрально-Лесного государственного заповедника. М.: Наука. С. 230–236.

Коробов Е.Д., Гельцер Ю.Г. 1976. Почвообитающие беспозвоночные – показатели основных типов ельников Центрально-Лесного государственного заповедника // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука. С. 261–278.

Корчагина Т.А. 2003. Материалы к изучению почвенной мезофауны хвойных лесов Восточно-европейской равнины // II Межд. конф. «Биоразнообразие беспозвоночных животных севера». Сыктывкар. С. 35.

Криволицкий Д.А., Рубцова З.И. 1987. Почвенная фауна вечномерзлотных почв // Почвенная фауна Северной Европы. М.: Наука. С. 79–83.

Криволицкий Д.А., Шилова С.А. 1965. О структуре биогеоценозов южной тайги // Вестник МГУ. Сер. 5. География. Вып.3. С. 72–75.

Кривошеина Н.П. 1966. Почвообитающие беспозвоночные основных типов леса Кадниковского лесничества Вологодской области // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. С. 166–180.

Криштофович А.Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Сб. 2-й. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 312 с.

Крыжановский О.Л. 1993. Жуки подотряда Adephaga сем. Rhysodidae, Trachypachydae, Carabidae // Фауна СССР. Новая серия. Жесткокрылые. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука. 341 с.

Крылов Г.В. 1961. Леса Западной Сибири. М.: Наука. 255 с.

Крылова Л.П. 1970. Почвенная фауна хвойных биотопов Коччой Яга (Коми АССР) // Уч. Зап. МГПИ им. В.И. Ленина. № 394. С. 217–223.

Крылова Л.П. 1974. Почвенная фауна различных типов леса средней тайги Коми АССР. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. 27 с.

Крылова Л.П. 1987. Почвенная фауна хвойных лесов Коми АССР и ее зональные черты // Почвенная фауна и почвенное плодородие. М.: Наука. С. 364–366.

Кудряшева И.В. 1974. Население почвообитающих беспозвоночных северо-таежных биогеоценозов // Основные типы биогеоценозов северной тайги. М.: Наука. С. 211–229.

Кудряшева И.В. 1975. Почвенная фауна и ее роль в лесу // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука. С. 178–191.

Кудряшева И.В. 1978. Население крупных беспозвоночных лесов севера Европейской тайги // Проблемы почвенной зоологии. Минск: Наука и техника. С. 126–127.

Кудряшева И.В. 1987. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) лесов низовьев Онеги // Почвенная фауна Северной Европы. М.: Наука. С.39–50.

Курчева Г.Ф. 1971. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука. 155 с.

Ланцов В.И., Чернов Ю.И. 1988. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука. 175 с.

Ливеровский Ю.А. 1974. Почвы СССР. М.: Изд-во МГУ. 451 с.

Любечанский И.И., Мордкович В.Г. 1997. Смена местообитаний у жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте континентальности в подзоне опустыненных степей Евразии // Динамика биоразнообразия животного мира. М.: ИПЭЭ РАН. С. 41–44.

Малевич И.И. 1953. Дождевые черви лесной зоны СССР // Животный мир СССР. Т. 4. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 577–588.

Малевич И.И. 1970. Дождевые черви (Lumbricidae, Oligochaeta) и их распространение в СССР // Вопросы популяционной экологии и географии животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. № 272. М. С. 184–198.

Матвеев В.А. 1975. Почвенная фауна сложных ельников и вырубок в Марийской АССР // Проблемы почвенной зоологии. Вильнюс: Мокслас. С. 223–225.

Матвеева В.Г. 1969. Распределение дождевых червей на пойменных лугах // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука. С. 109–110.

Матвеева В.Г. 1970. Почвенная мезофауна лугов и полей Подмосковья // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. № 394. С. 21–46.

Медведев С.И. 1950. Жесткокрылые // Животный мир СССР. Т. 3. Степи. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 294–347.

Мельцер Л.И. 1984. Зональное деление растительности тундр Западно-Сибирской равнины // Растительность Западной Сибири и ее картографирование. Новосибирск.: Наука. С. 7–19.

Мильков Ф.Н. 1950. Лесостепь Русской Равнины. Опыт ландшафтной характеристики. М. 206 с.

Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.Я. 1962. Физическая география СССР. М.: Высшая школа. 460 с.

Михайлов К.Г. 1983. Пауки (Arachnida, Aranei) лесной подстилки Звенигородской биостанции МГУ // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука. С. 52–67.

Михайлов К.Г. 1983а. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) Московской области // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука. С. 68–85.

Михайлов К.Г. 1997. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза. М.: Зоомузей МГУ. 415 с.

Мордкович В.Г. 1964. Население герпетобионтных жуков в микроландшафтах севера Барабинской степи и его изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 5. С. 680–694.

Мордкович В.Г. 1973. Зоологическая характеристика примитивных почв в осушенных зонах соленых озер юга Сибири // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 9. С. 1321–1329.

Мордкович В.Г. 1977. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука. 110 с.

Мордкович В.Г. 1991. Беспозвоночные животные и диагностика элементарных почвенных процессов // Почвоведение. № 10. С. 92–99.

Мордкович В. Г. 1995. Особенности зообиоты почв Сибири // Почвоведение. № 7. С. 840–849.

Мордкович В.Г., Волковинцер В.В. 1974. Особенности животного населения почв // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Т. 1. С. 18–21.

Мордкович В.Г., Корсунов В.М. 1978. Состав и почвообразующая роль мезофауны таежных почв приенисейской части Западно-Сибирской равнины // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. Вып. 2. С. 91–95.

Мордкович В.Г., Андриевский В.С., Мордкович Г.Д. 1984. Особенности животного населения почв и закономерности его сукцессии // Агроценозы степной зоны. Новосибирск: Наука. С. 71–80.

Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. 1985. Степные катены. Новосибирск: Наука. 115 с.

Мордкович В.Г., Любечанский И.И. 1998. Зонально-катенный порядок экологической ординации населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западно-Сибирской равнины // Успехи совр. биол. № 2. С. 205–215.

Мордкович В.Г., Андриевский В.С., Березина О.Г., Марченко И.И. 2003. Зоологический метод диагностики почв в северной тайге Западной Сибири // Зоол. журн. Т. 82. № 2. С. 188–196.

Мэгаран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.

Нашокин В.Д. 1975. Растительность Красноярского края и ее история // История лесов Сибири в голоцене. Красноярск: ИАД СО РАН. С. 20–36.

Нейштадт М.Н. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 403 с.

Ольшванг В.Н. 1972. К вопросу о сезонной динамике биомассы насекомых и пауков в тундре Южного Ямала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Вып. 3. Свердловск. С. 13–26.

Ольшванг В.Н. 1973. К вопросу о структуре населения насекомых в биогеоценозах южной тундры // Человек и биосфера. Тез. докл. молодежной конф. Свердловск. С. 20.

Ольшванг В.Н. 1974. Эколого-фаунистический обзор членистоногих мезофауны стационара «Харп» // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Свердловск. 27 с.

Ольшванг В.Н. 1976. Итоги количественного изучения мезофауны членистоногих на стационаре «Харп» // Информ. Мат. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Ч.1. Свердловск. С. 30–36.

Ольшванг В.Н. 1977. Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре // Биоценологическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск. С. 31–71.

Ольшванг В.Н. 1981. Почвенные беспозвоночные в горных тундрах Урала // Проблемы почвенной зоологии. Киев: Наукова думка. С. 154–155.

Омельченко Л.В. 1996. Особенности распределения муравьев лесной зоны Западно-Сибирской равнины // Сибирский экол. журнал. № 3. С. 227–237.

Омельченко Л.В., Жигульская З.А. 1997. Провинциальные отличия и пространственно-типологическая организация населения муравьев южной тайги Западной и Средней Сибири // Матер. межд. колл. по общественным насекомым. Российская секция IUSSI, Socium. СПб. № s. С. 130–147.

Омельченко Л.В., Жигульская З.А. 1998. Эколого-фаунистический анализ населения муравьев Западной Сибири и Средней Сибири // Успехи совр. биол. Т. 118. № 3. С. 299–305.

Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов Д.Ф. 1974. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука. 226 с.

- Осипов В.Н. 1977. Основные типы биогеоценозов северной тайги. М.: Наука. 87 с.
- Перель Т.С. 1962. Комплексы почвенных беспозвоночных в сложных сосняках различных типов // *Pedobiologia*. Bd.1. Н. 3 S. 174–188.
- Перель Т.С. 1964. Распределение дождевых червей (*Lumbricidae*) в равнинных лесах Европейской части СССР // *Pedobiologia*. Bd. 4. Н. S. S. 92–110.
- Перель Т.С. 1965. Почвенное население ельников южной тайги и его изменение в связи с рубкой леса и при смене пород // *Pedobiologia*. Bd. 5. Н. 2. S. 102–121.
- Перель Т.С. 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука. 272 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 284 с.
- Попов М.Г. 1940. Растительный покров Казахстана // Труды Казах. филиала АН СССР. Т. 18. М–Л. 216 с.
- Попов М.Г. 1949. Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во МОИП. 140 с.
- Порядина Н.М. 1982. Панцирные клещи подзоны средней тайги Тюменской области // *Экология животных и фаунистика*. Тюмень. С. 17–28.
- Порядина Н.М. 1987. Почвенная мезофауна севера Тюменской области // *Проблемы почвенной зоологии*. Тбилиси: Мецниерба. С. 234–235.
- Порядина Н.М. 1989. Почвенные беспозвоночные мезофауны средней тайги Западной Сибири // *Зоол. журн.* Т. 68. Вып. 1. С. 138–142.
- Порядина Н.М. 1989 а. Фауна и экология дождевых червей таежной зоны Западно-Сибирской равнины // Всес. совещание «Кадастр и учет животного мира». Уфа. С. 233–234.
- Порядина Н.М. 1991. Мезофауна лесных почв Западно-Сибирской равнины. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Порядина Н.М. 1991а. Почвенная мезофауна подзоны северной тайги Западно-Сибирской равнины // *Проблемы почвенной зоологии*. Новосибирск. С. 85.
- Пузаченко Ю.Г. 1967. Географическая изменчивость обилия и структуры населения птиц лесных биогеоценозов // *Орнитология*. Вып. 8. С. 109–122.
- Равкин Ю.С., и др. 1996. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // *Сибирский экол. журнал*. № 3–4. С. 307–317.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г. и др. 2001. Классификация летнего населения птиц равнин северной Евразии // *Сибирский экол. журнал*. № 5. С. 741–766.
- Рыбалов Л.Б. 1997. Динамика разнообразия населения жужелиц в различных зонах Средней Сибири // *Динамика разнообразия животного мира*. М.: ИПЭЭ. С. 34–40.
- Рыбалов Л.Б. 2001. Зонально-ландшафтное распределение населения жужелиц (*Coleoptera*, *Sarabidae*) в Приенисейском районе средней Сибири // *Russian Entomol J.* V. 10. No. 3. P. 219–224.
- Рыбалов Л.Б. 2002. Зонально-ландшафтная смена населения почвенных беспозвоночных в Приенисейском районе Средней Сибири и роль температурных адаптаций в меридиональном (зональном) распределении беспозвоночных // *Russian Entomol. J.* V. 11. No 1. P. 77–86.
- Рыбалов Л.Б., Семенов В.Б. 1999. Население почвообитающих *Staphylinidae* Костомукшского заповедника // *Проблемы почвенной зоологии*. М.: ИПЭЭ. С.115–116.
- Рыбалов Л.Б., Воробьева И.Г. 2002. Население почвенных беспозвоночных в таежных экосистемах среднего течения реки Енисей // *Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте*. Животный мир. М.: ИПЭЭ РАН. С. 8–42.
- Рысин Л.П., Савельева Л.Н. 2002. Еловые леса России. М.: Наука. 334 с.

- Седых В.Н. 1979. Формирование кедровых лесов Приобья, Новосибирск: Наука. 109 с.
- Серебровский П.В. 1947. Послеледниковоое формирование современной фауны и воздействие человека на природу // Животный мир СССР. т. 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 124–157.
- Соколов В.Е., Стриганова Б.Р. 1998. Изучение разнообразия животного населения в зональных климатических градиентах с использованием трансектного метода // Известия РАН, сер. биол. № 4. С. 422–427.
- Соловьев А.В. 1981. Влияние микрорельефа на распределение и численность мезофауны соснового леса в сезонном аспекте // Проблемы почвенной зоологии. Киев.: Наукова думка. С. 207–208.
- Сочава В.Б. 1933. К истории флоры южной части азиатской Берингии // Ботан. журн. Т. 43. Вып. 4. С 1–16.
- Сочава В.Б. 1944. О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса // Ботан. журн. Т.29. № 5. С. 515–526.
- Сочава В.Б. 1946. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза манчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Сб. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 360 с.
- Сочава В.Б. 1952. Основные положения геоботанического районирования // Ботан. журн. Т. 37. Вып. 3. С. 349–351.
- Сочава В.Б. 1953. Растительность лесной зоны // Животный мир СССР. Т 4. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 7–61.
- Сочава В.Б. 1956. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. Ч.1. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 139–216.
- Сочава В.Б. 1980. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука. 256 с.
- Стебаев И.В. 1958. Роль почвенных беспозвоночных в развитии микрофлоры почв Субарктики (на примере личинок Tipulidae) // Докл. АН СССР. Вып. 122. № 4. С. 720–722.
- Стебаев И.В. 1959. Почвенные беспозвоночные Салехардских тундр и изменение их группировок под влиянием земледелия // Зоол. журн. Т. 33. Вып. 10. С. 513–521.
- Стебаев И.В. 1962. Зоологическая характеристика тундровых почв // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 6. С. 816–825.
- Стебаев И.В., Волковинцер В.В. 1964. Животное население почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 10. С. 1425–1439.
- Стебаев И.В., Стебаева С.К., Мордкович В.Г. и др. 1968. Животное население в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск: Изд-во НГУ. 240 с.
- Стебаев И.В., Мордкович, В.Г., Гришина Л.Г. и др. 1973. Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск: Изд-во НГУ. 223 с.
- Стебаева С.К. 1970. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 10. С. 1437–1455.
- Стриганова Б.Р. 1962. Влияние хозяйственной деятельности человека на распределение и численность жесткокрылых в почвах северной тайги // Вопросы экологии. Киев: Наукова думка. Т. 7. С. 48–49.
- Стриганова Б.Р. 1968. Комплексы почвообитающих беспозвоночных в пойме среднего течения Днестра // Зоол. журнал. Т. 47. Вып. 3. С.360–368.
- Стриганова Б.Р. 1973. Почвенная фауна северного побережья Кольского полуострова // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука. С. 75–83
- Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 242 с.
- Стриганова Б.Р. 1984. Пищевые стратегии почвенных сапрофагов в условиях Субарктики // Адаптация организмов к условиям крайнего Севера. Таллин. С.56–63.

Стриганова Б.Р. 1994. Пространственная структура животного населения почв аридных редколесий Центральной Азии // Исследования структуры животного населения почв. М.: Наука. С. 32–63.

Стриганова Б.Р. 1995. Изменения структуры и биоразнообразия животного населения почвы на лесостепной катене Центральной России // Известия РАН, сер. биол., № 2. С. 191–208.

Стриганова Б.Р. 1996. Почвенная фауна и энтомофауна // Российский Европейский трансект. М.: Комиссия РАН по заповедному делу. С. 38–44.

Стриганова Б.Р. 1997. Зональные тренды динамики разнообразия животного населения почв // «Динамика разнообразия животного мира» М.: ИПЭЭ РАН. С.25–34.

Стриганова Б.Р. 1999. Животное население горных почв западных судетов (горы Карконоше) // Известия РАН, сер. биол. № 4. С. 509–512.

Стриганова Б.Р. 2001. Особенности биотопического распределения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в тайге Западной Сибири // Russian Entomol. J. V.10. № 3. С. 225–230.

Стриганова Б.Р. Бобров А.А., Евсюнин А.А. и др. 2002. Структурно-функциональная организация животного населения почвы // Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. М.: Наука. С. 227–273.

Стриганова Б.Р., Емец В.М. 1998. Закономерности пространственно-временной динамики разнообразия почвенной мезофауны на примере жуков-щелкунов (Elateridae, Coleoptera) // Известия РАН, сер.биол. № 6. С. 717–724.

Стриганова Б.Р., Рахлеева А.А. 1999. Особенности внутри-парцеллярного распределения почвенных тестастей (Protozoa, Testacea) // Известия РАН, сер. биол. № 6. С. 748–755.

Стриганова Б.Р., Чернов Ю.И. 1980. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. С. 269–288.

Стриганова М.Н. 1996. Почвенный покров // Российский Европейский трансект. М.: Комиссия РАН по заповедному делу. с. 25–28.

Сукачев В.Н. 1938. История растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР. Т. 1. М–Л.: Изд-во АН СССР. С.183–234.

Тихомиров Б.А. 1937. Об условиях обитания дождевых червей в тундровых почвах // Природа. № 5. С. 52–58.

Тихомиров Б. А. 1959. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры // М.–Л.: Изд-во АН СССР.

Толмачев А.И. . 1943. К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта.// Сов. Ботаника. № 4. С. 1–15.

Толмачев А.И. 1948. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Бот. журнал. Т. 32, Вып. 2.

Толмачев А.И. 1949. Еще несколько мыслей о происхождении тайги // Изв. Геогр. общ-ва. Т. 81. Вып. 1.

Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М–Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.

Тыщенко В.П. 1971. Определитель пауков Европейской части СССР. Л.: Наука. 281 с.

Утробина Н.М. 1964. Фауна и распространение пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) в Среднем Поволжье // Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука. С. 67–92.

Утробина Н.М. 1964. Обзор жужелиц Среднего Поволжья // Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука. С. 93–119.

Уиттекер 1980. Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 326 с.



Феоктистов В.Ф. 1979. Комплексы жуужелиц в фитоценологических рядах Мордовского заповедника // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 23–24.

Феоктистов В.Ф. 1982. Сезонная динамика активности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в различных типах леса у южной границы тайги // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 2. С. 227–232.

Чередников С.Ю. 1996. Особенности формирования животного населения почв байрачных лесов степной зоны юга России. Автореф. дисс... канд.биол. наук. Ростов-на-Дону. 19 с.

Черепанов А.И. 1965. Проволочники Западной Сибири (Определитель). М.: Наука. 190 с.

Чернов Ю.И. 1966. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С. 52–91.

Чернов Ю.И. 1972. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука. С. 96–113.

Чернов Ю.И. 1973. Геоэкологическая характеристика территории Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Т. 2. Л.: Наука. С. 190–286.

Чернов Ю.И. 1975. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. С. 160–216.

Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.

Чернов Ю.И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 167 с.

Чернов Ю.И. 1980. Жизнь тундры. М.: Мысль. 236 с.

Чернов Ю.И., Ананьева С.И., Кузьмин Л.А., Хаюрова Е.П. 1973. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л.: Наука. 180–186.

Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. 1979. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука. С. 166–200.

Чернов Ю.И., Стриганова Б.Р., Ананьева С.И., Кузьмин Л.Л. 1979. Животный мир полярной пустыни мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука. С. 35–49.

Чернова Н.М. 1977. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука. 200 с.

Шарова И.Х. 1971. Особенности биотопического распределения жуужелиц (Carabidae) в зоне смешанных лесов // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 61–68.

Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жуужелиц (Col., Carabidae). М.: Наука. 360 с.

Шарова И.Х., Матвеева В.Г., Куперман Р.Г., Харюков Н.Л. 1983. Распределение жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сосняках Подмоскovie // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука. С. 107–110.

Шашков М.П. 2003. Почвенная мезофауна лесотундры Южного Ямала // Тезисы II междунар. конф. «Разнообразие беспозвоночных животных на севере». Сыктывкар. С. 82.

Шилова Е.И. 1951. К характеристике фауны дерново-подзолистых почв // Ученые записки ЛГУ. Биол. науки. Л. Вып. 21. № 140. С. 59–63.

Штегман Б.К. 1938. Основы орнитологического деления Палеарктики // Фауна СССР. Т. 1. М–Л.: Изд-во АН СССР.

Яновский В.М., Дмитриенко В.К. 1983. Фауна лесных жесткокрылых (Coleoptera) Саяно-Шушенского заповедника // Энтомол. обозр. Т. 62. Вып. 2. С. 277–286.

Arnoldi K.V., Ghilarov M.S. 1963. Die Wirbellosen im Boden und in der Streu als Indikatoren der Besonderheiten der Boden- und Pflanzendecke der Waldsteppenzone // Pedobiologia. Bd. 2. H. 3. S. 183–222.

- Bengston S.A., Nilsson A., Nordström S., Rundgren S. 1975. Habitat selection of lumbricids in Iceland // *Oikos*. V. 26. P. 253–263.
- Bukhhalo S.P. 2003. Structure of the soil invertebrate population in communities of the Kolyma river // II Intern. Conf. "Invertebrate animal diversity in the North". Syktyvkar. P. 92.
- Chernov Ju.I., Striganova B.R., Ananjeva S.I. 1977. Soil fauna of the polar desert at cape Cheluskin, Taimyr Peninsula // *Oikos*. V. 29. No. 2. P. 175–179.
- Clarke R.D., Grant P.R. 1968. An experimental study of the role of spiders as predators in a forest litter community // *Ecology*. V. 49. P. 1152–1154.
- Forsslund K.H. 1987. Studien über Tierwelt des Nord-Schwedischen Waldbodens // *Mitt. der Forstlichen Versuchsanstalt Schwedens*. H.34. S. 9–14.
- Golovatch S.I. 1992. Some patterns in the distribution and origin of the millipede fauna of the Russian Plain // *Advances in Myriapodology*. Innsbruck.: Suppl.10. P.373–383.
- Huhta V., Karpinen E., Nurminen M., Valpos A. 1967. Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil // *Ann. Zool. Fenn.* V.4. No. 2. P. 87–143.
- Julin E. 1950. De svenska dagmaskarterna // *Stockholm Arkiv für Zoologi*. Bd. 42. H. 3. Nr. 17. 58 p.
- Koponen S., Ojala M.-L. 1975. Quantitative study of invertebrate groups in the soil and ground layer of the IBP sites at Kevo, Northern Finland // *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat.* Vol. 12. D. 45–52.
- Krogerus R. 1960. Ökologische Studien über Nordische Moorarthropoden // *Comm. Biol. Soc. Sc. Fennica*. V. 21. No 3. 238 S.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. 1995. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia-Moscow.: Pensoft Publ. 271 p.
- Lindroth C.H. 1957. The faunal connections between Europe and North America // *Stockholm*. 344 p.
- Lindroth C.H. 1968. Distribution and distributional centers of North Atlantic insects // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* Baltimore. V. 14. P. 91–95.
- Mikhaljova E.V., Golovatch S.I. A review of the millipede fauna of Siberia (Diplopoda) // *Arthropoda Selecta*, 2000. V. 9. No. 2. P. 103–118.
- Miller K., Allegretti M.H., Johnson N., Johnson B. 1995. Measures for conservation of biodiversity and sustainable use of its components // *Global biodiversity assessment*. UNEP. Cambridge.: Univ. Press. P. 919–1060.
- Pianka E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // *American Naturalist*. V. 100. P. 33–46.
- Rybalov L.B. 2003. Zonal and landscape biodiversity of soil population in tundra of Western Taimyr // II Intern. Conf. "Invertebrate animal diversity in the North". Syktyvkar. P. 140–141.
- Stegmann B. 1932. Die Herkunft der palaeartischen Taiga-Voegel // *Archiv f. Natg.* N.F.Abt.B. 1,3.
- Striganova B.R. 1967. Soil-dwelling Coleopterous larvae in forest soils of the taiga zone // *Progress in soil biology*. Braunschweig.: Friedr. Vieweg & S. GmbH. P. 419–425.
- Striganova B.R. 1991. Trophic relations in soil animal communities and decomposition rates // *Polish Ecol. Studies*. V. 16. s. P. 119–130.
- Striganova B.R. 1992. Ecological adaptations of Diplopoda to highland conditions // *Advances in management and conservation of soil fauna*. New-Dehli: Oxford & IBN Publ. P.691–696.
- Striganova B.R. 1995. Zonal changes of biodiversity of soil animal communities on examples of Russian Plain and West-Siberian Lowland // *Sino-Russian Workshop on study of major ecosystems of Eurasia*. Beijing. P. 43–47.

Striganova B.R. 1996. Transect approach to the assessment of the spatial diversity of soil macrofauna // *Biology International*. No. 33, P.17–33.

Striganova B.R. 1998. Patterns of the intralandscape diversity of the soil fauna population // *Proc. of VII Intern. Congr. Ecology, Florence*. P. 409.

The IGBP terrestrial transects: science plan // *ICSU Report No 36*. Stockholm. 1995. 61 p.

Ude H. 1902. Die arktischen Enchytraeiden und Lumbriciden sowie die geographische Verbreitung dieser Familien // *Fauna Arctica*. Teil 2. 34 S.

Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecol. Monogr. IBP*. No 30. P.279–338.

Whittaker R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. V. 21. P. 213–251.

Wilson E.O., Mohler C.L. 1983. Measuring composition change along gradients // *Vegetatio*. V. 54. P. 129–141.

## SUMMARY

Comparative studies of soil animal communities in separate subzones of the West-Siberian Plain taiga and at its Northern and Southern ecotones permit to reveal clearly expressed zonal-latitudinal peculiarities in the taxonomic and functional structure of the soil animal population, which are determined by hydrothermal factors. Both the abundance and diversity indices in typical zonal habitats tend to increase to the south and reach their maximum in the southern taiga subzone. Southward these indices markedly decrease in the Siberian forest-steppe. In the Northern taiga subzones the warmth deficiency in soil supported by the presence of the permafrost and low winter temperature seems to represent the main limiting factor for the zootic activity. To the South from the southern taiga appears another limiting factor — the water deficiency in soil which restricts the distribution to the South of mesophilic forms. Starting point of this factor is determined by equality of precipitation and evaporation rates, what spatially coincides with the border of the taiga and forest-steppe. The optimal zone of the zootic activity in West-Siberian soils is restricted by the southern taiga subzone, which is characterized by the maximum diversity and abundance of the soil population. Main factors determined an ecological optimum for a soil zootic activity is the disappearance of the permafrost and high temperatures of soil combined with comparatively high precipitation rates during a summer period.

At the northern ecotone of the taiga occur a number of spider and insect species characteristic of southern parts of the forest zone. These species were absent in the northern and middle taiga subzones. It is assumed that they distributed to the present northern border of the forest zone during previous geological periods with warmer climate, for example during the boreal time. In the forest-tundra landscape with large open territories, which receive more warmth they preserve their viable populations. In the northern taiga with the permafrost combined with a comparatively high density of a forest canopy they disappeared. Such “out-pulling” of forest species to the north beyond limits of the forest cover was recorded for a number of birds and small mammals and this phenomenon characteristic of the Siberia is absent in European regions.

In the northern taiga subzone watershed tops were occupied by cedar and spruce stands growing at swampy soils. The bulk of the soil animal population formed there by the Orthesiid coccids (Homoptera) inhabited only moist soils. The drained soils at transit positions have the lowest population densities. In the larch forests at alluvial soils numbers of invertebrates increased for account of hydrophilous forms. The taxonomic richness increased from the watershed tops to alluvial position of a mesorelief, which are sheltered from northern winds and preserve snow protecting upper soil horizons from the freezing.

In the middle taiga the maximum of numbers and taxonomic richness of the soil macrofauna were recorded in zonal spruce forests at the eluvial positions. Lower parts of watershed slopes were occupied in this region by intrazonal pine woods. In this subzone passes the northern border of the distribution of pine woods in West Siberia, and these ecosystems support here only pure soil animal communities.

The population densities of soil macroinvertebrates in the southern taiga were by an order as high as in the northern parts. The highest population was characteristic of the zonal spruce stands. Pine woods occupying low parts of watershed slopes support a high population density of soil invertebrates and demonstrate a maximum level of the taxonomic diversity of local communities. These ecosystems contain rich faunistic complexes including typical boreal forest forms and forest-steppe species coming under the forest canopy from the south.

At the southern ecotone of the Siberian taiga insular birch and aspen stands combine with open herb habitats. Local faunistic communities of forest and open habitats differ widely, and the beta-diversity between these kinds of habitats averages 0.2-0.3. Forest plots preserve an impoverish

content of a forest animal population but the open habitats have the typical steppe fauna. In one of such plots were found two specimens of scorpions, typical inhabitants of dry steppes or semi deserts. These scorpions belonged to the central-Asiatic species *Butho eupeus*.

The West-Siberian transect was compared with the East-European landscape series. The East-European (Russian) Plain showed two abundance maxima of the soil animal communities — in the northern taiga and in mixed forests. The soil animal population in the southern tundra and forest-tundra represents an impoverished kind of taiga communities. Polyzonal and polytopic species occurred at the northern ecotone of the European taiga had there a relatively low population density. But in the northern taiga their numbers increased significantly, mainly for account of larvae of Dipterans and beetles. The second peak of the macrofauna abundance was recorded near the southern border of the forest zone in the mixed forests. This formation is absent in Siberia. The bulk of animals is represented there by earthworms inhabited the mineral soil horizons. On Russian Plain the taxonomic richness reaches its maximum in the forest-steppe.

Both the composition and structure of the soil animal population was found to differ significantly in separate zones of the both Russian and West-Siberian Plains, in spite of the fact, that the bulk of soil animals belongs to widely distributed European-Siberian species. The soil fauna of the southern tundra of European Russia has the forest origin. In Siberia the soil animal population of the tundra includes a number of euarctic and subarctic species predominated in local communities. In the European northern taiga predominate soil-inhabiting Dipterans larvae, in West-Siberia -taiga Coccids superdominate in zonal forest communities on cold saturated soils. In the European northern taiga occur diplopods which are characteristic of coniferous and mixed forest stands. This group was absent in the West-Siberian taiga. But eastwards, in the Middle-Siberian Upland diplopods appear in taiga forests, but there they are represented by species of the oriental origin. In the taiga ecosystems of Far East, which were formed under the influence of the Pacific Ocean climate diplopods, predominate in the soil animal population.

In the European southern taiga inhabitants of the mineral soil consist more than 50% of the total animal abundance. The relative weight of this group increases in broad-leaved forests and in the steppe. The animal activity shifts to the mineral soil horizons, what relates to peculiarities of hydrothermal soil regime by the transition from boreal to temperate zone. In the West-Siberian taiga predominate litter invertebrates, what is related to low soil temperatures. In the southern taiga tendency to the shift of the zootic activity to mineral soil horizons was recorded only in open habitats (meadows, argocenoses, felled areas).

In Europe the forest-steppe ecotone represents the most important zone with a high richness of the soil fauna. The latter includes both the boreal and steppe elements. Apart of them the special zoogeographic “forest-steppe” group of species was formed in this region; these forms populate both forest and grass habitats and representing the significant part of the animal population.

The most important ecotone in West Siberia is represented by ecosystems of the southern taiga, which are characterized by the maximum diversity of the soil fauna at the Siberian latitudinal transect. In the southern taiga of West Siberia disappears the permafrost, but the water deficiency is not still noticeable. The water deficiency represents the main limiting factor in the Siberian forest-steppe and steppe regions.

The fauna of the southern taiga in Siberia includes a number of species characteristic of mixed and broad-leaved forests of Europe. They distributed to the West Siberia along the southern border of forest zone in the warm subboreal time. The small-leaved forests of Siberian forest-steppe include many steppe forms together with boreal elements. The forest-steppe group is absent in Siberia. The forest boreal fauna immediately displaced there by arid forms. All these peculiarities of the soil animal population of the West-Siberian taiga demonstrate the significance of the factor of climatic continentality characteristic of the Siberian nature.

# ПРИЛОЖЕНИЕ

## СОСТАВ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ТАЙГИ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Виды и группы	Зональные ландшафты						
	Южная тундра	Лесотундра	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтаежные леса	Лесостепь
1	2	3	4	5	6	7	8
<b>OLIGOCHAETA</b>							
Lumbricidae							
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	*				*		*
<i>A. rosea</i> (Savigny, 1826)							*
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)		*			*		*
<i>Eisenia nordenskioldi</i> (Eisen, 1879)	*	*	*	*	*		*
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	*	*	*		*	*	*
<i>L. castaneus</i> (Savigny, 1826)					*		
<i>L. terrestris</i> L., 1758					*		
<i>Octolasion lacteum</i> (Orley, 1885)					*		*
Enchytraeidae	*	*		*	*	*	*
<b>MOLLUSCA</b>					*		*
<b>MYRIAPODA</b>							
Lithobiidae							
<i>Lithobius proximus</i> Seliwanoff, 1878					*	*	*
<i>Monotarsobius curtipes</i> C.L. Koch, 1841	*	*	*	*	*	*	*
<i>M. alticus</i> Loksa, 1965			*				
Geophilidae							
<i>Geophilus proximus</i> C.L. Koch, 1847					*		*
<b>ARACHNIDA</b>							
<b>ARANEI</b>							
Agelenidae							
<i>Coelotes</i> sp.							*
<i>Hahnia ononidum</i> Simon, 1875					*		
<i>H. nava</i> (Blackwall, 1841)			*				
<i>Hahnia</i> sp.		*					
Araneidae							
<i>Araneus</i> sp.					*		*
<i>Cercidia prominens</i> (Westring, 1851)							*
<i>Cyclosa conica</i> (Pallas, 1772)					*		
<i>Hypsosinga</i> sp.			*				
<i>Singa hamata</i> (Clerck, 1758)					*		
Clubionidae						*	
<i>Clubiona</i> sp.			*		*	*	*

1	2	3	4	5	6	7	8
Dictynidae							
<i>Dictyna arundinacea</i> (L., 1758)			*				
Gnaphosidae							
<i>Gnaphosa</i> sp.	*	*	*		*		
<i>Haplodrassus</i> sp.							*
<i>Micaria</i> sp.						*	
<i>Poecilochroa</i> sp.					*		
Linyphiidae							
<i>Bathypantes simillimus</i> (L. Koch, 1879)	*		*				
<i>Kaestmeria pullata</i> (O. Pickard-Cambridge, 1863)					*		
<i>Hilaira montigena arctica</i> Holm, 1960				*			
<i>H. herniosa</i> (Thorell, 1875)		*	*				
<i>H. tatica</i> Kulczyński, 1915			*				
<i>H. nivalis</i> Holm, 1937	*						
<i>Hypselistes jacksoni</i> (O. Pickard-Cambridge, 1902)	*						
<i>Lepthyphantes decipiens</i> (L. Koch, 1879)		*					
<i>L. geminus</i> Tanasevitch, 1987			*	*			
<i>L. nigriventris</i> (L. Koch, 1879)	*		*				
<i>Linyphia</i> sp.			*		*		
<i>Macrargus multesimus</i> (O. Pickard-Cambridge, 1875)	*	*			*		
<i>Agyneta mollis</i> (O. Pickard-Cambridge, 1871)	*				*		
<i>Oreonetides vaginatus</i> (Thorell, 1872)					*		
<i>Stemonyphantes lineatus</i> (L., 1758)						*	
<i>Zornella cultrigera</i> (L. Koch, 1879)		*					
Lycosidae							
<i>Lycosa</i> sp.	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pardosa</i> sp.		*			*		
<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856					*		
Micryphantidae							
<i>Cnephalocotes obscurus</i> (Blackwall, 1834)					*		
<i>Diplocentria bidentata</i> (Emerton, 1882)		*					
<i>Diplocephalus subrostratus</i> (O. Pickard-Cambridge, 1873)					*		
<i>Diplocephalus</i> sp.	*						
<i>Gonatium rubellum</i> (Blackwall, 1841)	*		*				
<i>Gongylidium rufipes</i> (L., 1758)		*			*		
<i>Micrargus herbigradus</i> (Blackwall, 1854)				*			
<i>Walckenaeria atrotibialis</i> (O. Pickard-Cambridge, 1878)					*		
Mimetidae							
<i>Mimetus laevigatus</i> (Keyserling, 1863)					*		
Salticidae							
<i>Euophrys erratica</i> (Walckenaer, 1825)							*
<i>Evarcha arcuata</i> (Clerck, 1758)							*
<i>Synageles lepidus</i> Kulczyński, 1897					*		
<i>Marpissa radiata</i> (Grube, 1858)							*
Salticidae sp.					*		
Tetragnathidae							
<i>Pachygnatha clercki</i> Sundevall, 1823			*				
<i>Tetragnatha dearmata</i> Thorell, 1873			*		*		
<i>T. extensa</i> (L., 1758)					*		
Theridiidae							
<i>Robertus lividus</i> (Blackwall, 1836)				*			
<i>Robertus</i> sp.	*		*	*	*		*
<i>Steatoda</i> sp.							*
<i>Achaearanea</i> sp.							*
<i>Achaearanea lunata</i> (Clerck, 1758)							*
<i>Theridion</i> sp.				*	*		*

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Theridion umbraticum</i> (L., 1758)							*
Thomisidae							
<i>Synema ornatum</i> (Thorell, 1875)					*		
<i>Thanatus arenarius</i> Thorell, 1872							*
Thomisidae sp.			*		*		*
<i>Tibellus</i> sp.				*			
<i>Xysticus</i> sp.						*	
Zoridae							
<i>Zora spinimana</i> (Sundevall, 1832)				*		*	
<i>Zora</i> sp.					*		
<b>OPILIONES</b>							
Opiliones sp.					*		
<b>SCORPIONES</b>							
<i>Buthus eupeus</i>							*
<b>INSECTA</b>							
<b>ORTHOPTERA</b>							
Tettigoniidae					*	*	
<i>Metrioptera brachyptera</i> L., 1758							*
<b>HOMOPTERA</b>							
Ortheziidae							
<i>Arctorthezia cataphracta</i> Shaw.	*	*	*				
<i>Newsteadia floccosa</i> De Geer			*				
Aphrophoridae							
<i>Lepyronia coleoptrata</i> L., 1758							*
Cicadidae							
<i>Philaenus spumarius</i>				*			
<i>Agallia</i> sp.				*			
<i>Evacanthus interruptus</i> L., 1758				*			
Cicadidae sp.					*		
<b>HEMIPTERA</b> sp.	*			*	*	*	
Acanthosomatidae							
<i>Acanthosoma haemorrhoidale</i> L., 1758							*
Pyrrhocoridae							
<i>Pyrrhocoris apterus</i> L., 1758							*
Pentatomidae							
<i>Eurydema oleracea</i> L., 1758							*
<b>COLEOPTERA</b>							
Dytiscidae							
<i>Dytiscus</i> sp.		*	*		*	*	
Carabidae							
<i>Amara eurynota</i> (Panzer, 1797)							*
<i>A. aenea</i> (De Geer, 1774)				*			*
<i>A. brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	*	*	*	*	*		*
<i>A. communis</i> (Panzer, 1797)				*	*		*
<i>A. ingenua</i> (Duftschmid, 1812)					*		
<i>A. familiaris</i> (Duftschmid, 1812)				*	*		
<i>A. plebeja</i> (Gyllenhal, 1810)						*	
<i>A. similata</i> (Gyllenhal, 1810)					*		
<i>A. tibialis</i> (Paykull, 1798)					*		
<i>Amara</i> sp.				*	*	*	



1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Agonum muelleri</i> Herbst, 1784		*		*	*		
<i>A. versutum</i> Gyllenhal, 1816		*	*	*	*	*	
<i>A. viduum</i> L., 1758						*	
<i>A. micans</i> Nicolai, 1822				*			
<i>Agonum</i> sp.		*	*				
<i>Anchus obscurus</i> Herbst, 1784					*		
<i>Acupalpus meridianus</i> L., 1758					*		
<i>Anisodactylus binotatus</i> L., 1758					*		
<i>Badister dilatatus</i> Fabricius, 1792				*			
<i>Bembidion unicolor</i> Chaudoir, 1850					*		
<i>B. lampros</i> (Herbst, 1784)			*				
<i>B. properans</i> Stephens, 1829					*		
<i>B. quadrimaculatum</i> L., 1761					*		
<i>Bembidion</i> sp.			*		*		
<i>Blethisa multipunctata</i> L., 1758		*					
<i>Broscus cephalotes</i> L., 1758		*					
<i>Calathus melanocephalus</i> (L., 1758)	*			*	*		*
<i>C. micropterus</i> (Duftschmid, 1812)			*	*	*		*
<i>Calosoma inquisitor</i> L., 1758		*					
<i>Carabus arvensis</i> Herbst, 1784		*			*		
<i>C. clathratus</i> L., 1758							*
<i>C. nitens</i> L., 1758							*
<i>C. nemoralis</i> Müller, 1764		*					
<i>C. granulatus</i> L., 1758					*		*
<i>C. glabratus</i> Paykull, 1790							*
<i>Clivina fossor</i> (L., 1758)			*		*		
<i>Cymindis macularis</i> Panzer, 1797				*			
<i>C. vaporariorum</i> L., 1758		*					
<i>Demetrias monostigma</i> Samouelle, 1819					*		
<i>D. imperialis</i> Germar					*		
<i>Epaphius secalis</i> (Paykull, 1790)		*	*	*	*		*
<i>Harpalus affinis</i> Schrank, 1781					*		
<i>H. calceatus</i> Duftschmid, 1819							*
<i>H. rufipes</i> De Geer, 1774					*		
<i>H. latus</i> (L., 1758)					*		
<i>H. serripes</i> Quens.					*		
<i>H. zabroides</i> Dej.					*		
<i>Harpalus</i> sp.					*		
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)		*					
<i>Microlestes maurus</i> Strumer					*		
<i>M. minutulus</i> Goeze, 1777				*	*		
<i>Microlestes</i> sp.	*			*			*
<i>Miscodera arctica</i> Paykull, 1798	*	*					
<i>Notiophilus aquaticus</i> L., 1758				*			
<i>Nebria livida</i> L., 1758		*					
<i>Patrobus assimile</i> (Chaudoir, 1850)	*		*				
<i>Poecilus cupreus</i> L., 1758					*		
<i>Pterostichus diligens</i> Sturme	*	*					
<i>P. oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787			*	*	*	*	*
<i>P. niger</i> (Schaller, 1783)					*		
<i>P. strenuus</i> (Panzer, 1797)		*	*	*			
<i>P. anthracinus</i> (Illiger, 1798)					*		
<i>P. melanarius</i> (Illiger, 1798)					*		
<i>P. vermiculosus</i> Mén.		*					
<i>Pterostichus</i> sp.	*						
<i>Syntomus truncatellus</i> L., 1758				*			*
<i>Zabrus tenebrioides</i> Goeze, 1777					*		

1	2	3	4	5	6	7	8
Staphylinidae							
Aleocharinae sp.				*			*
<i>Acidota quadrata</i> (Zetterstedt, 1838)		*					
<i>Anthophagus caraboides</i> (L., 1758)				*	*		
<i>A. omalinus</i> Zetterstedt, 1828				*			
<i>Bryocharis analis</i> Paykull, 1789					*		
<i>Bryoporos</i> sp.							*
<i>Bryoporos cernuus</i> (Gravenhorst, 1806)							*
<i>Lordithon lunulatus</i> (L., 1767)					*		
<i>Ochtheophilum fracticorne</i> (Paykull, 1800)					*		
<i>Drusilla canaculata</i> (Fabricius, 1787)					*		
<i>Eucnecosum brachypterum</i> Gravenhorst, 1806	*						
<i>Gabrius osseticus</i> (Kolenati, 1846)					*		
<i>Geostiba circellaris</i> (Gravenhorst, 1806)					*		
<i>Gyrophypus angustatus</i> Stephens, 1832					*	*	
<i>Heterothrops quadripunctatus</i> (Gravenhorst, 1806)				*			
<i>Lathrobium brunnipes</i> (Fabricius, 1792)			*		*		*
<i>L. geminum</i> Kraatz, 1856					*		
<i>L. poljarnis</i> Giff.		*					
<i>Ischnosoma splendidum</i> (Gravenhorst, 1806)		*			*		*
<i>Mycetoporos</i> sp.					*		
<i>Olophrum boreale</i> (Paykull, 1800)	*						
<i>O. consimile</i> (Gyllenhal, 1810)			*				
<i>Othius lapidicola</i> Märkel & Kiesenwetter, 1847				*			
<i>Oxyroda abdominalis</i> (Mannerheim, 1830)							*
<i>O. annularis</i> (Mannerheim, 1830)					*		
<i>Oxytelus rugosus</i> (Fabricius, 1775)							*
<i>O. haemorrhoea</i> Mannerheim, 1830					*		
<i>Quedius fellmani</i> (Zetterstedt, 1838)	*						
<i>Q. limbatus</i> (Heer, 1834)					*		
<i>Q. boops</i> (Gravenhorst, 1802)					*		
<i>Q. fuliginosus</i> (Gravenhorst, 1802)					*		
<i>Q. jensiseensis</i> J. Sahlberg		*					
<i>Quedius</i> sp.				*			
<i>Stenus clavicornis</i> (Scopoli, 1763)		*	*	*			
<i>S. humilis</i> Erichson, 1839				*			
<i>S. calcaratus</i> Scriba, 1764			*				
<i>S. sibiricus</i> J. Sahlberg, 1876			*				
<i>Tachinus laticollis</i> Gravenhorst, 1802				*			
<i>T. bicuspidatus</i> L., 1758		*					
<i>Tachyporus abdominalis</i> (Fabricius, 1781)			*				
<i>T. formosus</i> Matthews, 1838				*			
<i>T. nitidulus</i> (Fabricius, 1771)					*		*
<i>T. chrysoelinus</i> (L., 1758)					*		
<i>T. pusillus</i> Gravenhorst, 1806	*						*
<i>Xantholinus tricolor</i> (Fabricius, 1787)							*
<i>X. linearis</i> (Olivier, 1794)							*
Silphidae							
<i>Aclypaenae opaca</i> L., 1758							*
Histeridae							
<i>Margarinotus bipustulatus</i> (Schränk, 1781)							*
<i>Hister unicolor</i> L., 1758							*
Elateridae							
<i>Agripnus murinus</i> (L., 1758)					*		*
<i>Agriotes obscurus</i> (L., 1758)					*		*
<i>A. sputator</i> (L., 1758)					*		*
<i>A. lineatus</i> (L., 1767)					*		*

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Agriotes litigiosus</i> Heyd.							*
<i>Agriotes</i> sp.					*		
<i>Ampedus</i> sp.					*		
<i>Athous subfuscus</i> (Müller, 1764)					*		
<i>A. bicolor</i> Paykull			*				
<i>Dalopius marginatus</i> (L., 1758)				*	*		*
<i>Hypnoidus rivularius</i> (Gyllenhal, 1808)	*	*	*	*	*		*
<i>Oedosternus quadripustulatus</i> (Fabricius, 1792)					*		
<i>Liotrichus affinis</i> (Paykull, 1800)			*	*	*	*	
<i>Limonius minutus</i> (L., 1758)		*					
<i>Melanotus sperins</i> (L., 1758)							*
<i>Eanus costalis</i> (Paykull, 1800)	*	*	*	*			
<i>Prosternon sericeum</i> Gebl.		*					
<i>P. tessellatum</i> (L., 1758)			*		*		*
<i>P. coriceum</i> Gebl.					*		*
<i>Selatosomus aeneus</i> (L., 1758)			*	*	*	*	*
<i>S. impressus</i> (Fabricius, 1792)			*	*	*		*
<i>S. gravidus</i> (Germar, 1843)					*		*
<i>S. melancholicus</i> (Fabricius, 1798)						*	
<i>S. nigricornis</i> (Panzer, 1799)					*		*
<i>S. spretus</i> Mannh.					*		*
<i>S. cruciatus</i> (L., 1758)					*		
<i>S. rugosus</i> Germ.		*					
<i>Selatosomus</i> sp.		*					
<i>Serica brunnea</i> (L., 1758)		*			*	*	
Scarabaeidae							
<i>Amphimallon altaicus</i> Mannerheim, 1825		*	*	*			*
<i>Geotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)							*
<i>Melolontha melolontha</i> (L., 1758)					*		
Cantharidae							
<i>Cantharis livida</i> (L., 1758)				*	*		*
<i>C. rufa</i> L., 1758					*		
<i>Rhagonycha testacea</i> L., 1758				*			
<i>Rh. limbata</i> Thoms., 1864			*				
<i>Rhagonycha</i> sp.			*				
Melyridae							
<i>Malachius aeneus</i> (L., 1758)							*
Coccinellidae							
<i>Coccinella 7-punctata</i> L., 1758					*		*
Buprestidae							
<i>Sphenoptera</i> sp.1					*		
Byrrhidae							
<i>Byrrhus fasciatus</i> (Foerst., 1771)	*	*			*		
Nitidulidae							
<i>Meligethes</i> sp.					*		
Erotylidae l. sp.							*
Tenebrionidae							
<i>Neomida haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)			*				
<i>Opatrum sabulosum</i> (L., 1761)					*		
Cerambycidae							
<i>Acmaeops pratensis</i> (Laicharcting, 1784)				*	*		
<i>Pachyta quadrimaculata</i> (L., 1758)							*
Chrysomelidae							
<i>Chrysomela limbata</i> L.				*	*		*
Curculionidae l.							
<i>Otiorrhynchus</i> sp. l.	*	*	*		*		*
<i>Phyllobius</i> sp. l.				*			

1	2	3	4	5	6	7	8
Coleoptera sp. l.	*		*	*	*	*	*
<b>DIPTERA</b>							
Asilidae sp.					*		
Bibionidae							
<i>Bibio pomonae</i> Fabr.	*	*					*
<i>B. hortulans</i> L.							
Tipulidae							
<i>Tipula marmorata</i> Meigen, 1818					*	*	
<i>T. carinifrons</i> Meigen, 1818	*	*	*				
<i>Penthetria</i> sp.					*		
Sciaridae sp.			*		*	*	
Limoniidae l.					*		
Bolitophilidae sp.	*	*					
Dolichopodidae					*		
<i>Dolichopus</i> sp.	*				*	*	
<i>Empedus</i> sp.			*				
<i>Neurogona</i> sp.		*	*				
Heleidae sp.		*					
<i>Mycetobia pallipes</i> Meigen, 1818		*					
Petaraustidae							
<i>Aedes cinereus</i> Meigen		*					
Psychodidae sp.					*		
Rhagionidae							
<i>Rhagio scolopaceus</i> (L., 1758)				*	*	*^	*
<i>Rh. tringarius</i> (L., 1758)							
Scatopsidae sp.			*				
Tabanidae							
<i>Silvius notatus</i> Ric.					*	*	
<i>Tabanus bovinus</i> L., 1758							*
Tendipedidae							
<i>Smittia muscicola</i> Kieff.		*					
Therevidae sp.						*	
Muscidae							
<i>Wohlfartia magnifica</i> (L., 1758)					*		
<b>LEPIDOPTERA</b>							
Noctuidae l.	*	*	*		*		*
Sphingidae l.							*
Arctiidae							*
<b>HYMENOPTERA</b>							
Tenthredinidae							
<i>Monostegia abdominalis</i> F.		*					
ИТОГО ВИДОВ: 295	39	60	59	60	153	30	90

# СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	5
ВВЕДЕНИЕ .....	6
ГЛАВА 1. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БОРЕАЛЬНО-ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ .....	10
Климатические условия .....	10
Ландшафты и почвы .....	15
Растительный покров .....	19
ГЛАВА 2. МЕТОДОЛОГИЯ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ .....	26
ГЛАВА 3. ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ .....	43
ГЛАВА 4. ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ .....	65
4.1. Животное население почв на экотоне тайга / тундра .....	65
А. Животное население основных типов тундровых сообществ .....	65
Б. Животное население основных типов лесотундровых сообществ .....	76
4.2. Животное население почв тайги .....	92
4.2.1. Подзона северной тайги .....	92
4.2.2. Подзона средней тайги .....	110
4.2.3. Подзона южной тайги .....	123
4.3. Животное население почв на экотоне тайга / степь .....	157
А. Животное население мелколиственных подтаежных лесов .....	157
Б. Животное население Сибирской лесостепи .....	163
ГЛАВА 5. ЗОНАЛЬНО-РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ .....	185
Закономерности зонально-биотопических изменений обилия и разнообразия почвенной мезофауны .....	185
Региональные особенности животного населения почв Западно-Сибирской равнины .....	199
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	207
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	210
SUMMARY .....	223
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	225

# CONTENT

PREFACE .....	5
INTRODUCTION .....	6
PART 1. ZONAL CHANGES OF THE SOIL AND PLANT COVER OF THE WEST-SIBERIAN TAIGA .....	10
PART 2. A METHODOLOGICAL APPROACH TO THE ANALYSIS OF SPATIAL DISTRIBUTION OF SOIL ANIMAL POPULATION .....	26
PART 3. SOIL MACROFAUNA OF THE WEST-SIBERIAN TAIGA .....	43
PART 4. ZONAL CHANGES OF THE FUNCTIONAL STRUCTURE OF THE SOIL ANIMAL POPULATION .....	65
4.1. Soil animal population on the taiga/tundra ecotone .....	65
A. Soil animal population of main types of tundra communities .....	65
B. Soil animal population of main types of forest-tundra communities .....	76
4.2. Soil animal population of the taiga zone .....	92
4.2.1. Northern taiga subzone .....	92
4.2.2. Middle taiga subzone .....	110
4.2.3. Southern taiga subzone .....	123
4.3. Soil animal population of the ecotone taiga/steppe .....	157
A. Soil animal population of small-leaved subtaiga forests .....	157
B. Soil animal population of the Siberian forest-steppe .....	163
PART 5. ANALYSIS OF ZONAL-REGIONAL PECULIARITIES OF THE SOIL ANIMAL POPULATION .....	185
CONCLUSION .....	207
LITERATURE .....	210
SUMMARY .....	223
APPENDIX .....	225