

УДК 631.468

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПАРАМЕТРОВ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА*

Т.А. Трифонова, А.Ю. Буйволова, Ю.А. Буйволов, Е.П. Быкова

Рассмотрены аспекты сезонной динамики почвенной мезофауны лесных экосистем Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника. Показано, что от весны к осени растет разнообразие группового состава, увеличиваются общие показатели биомассы и численности при сохранении основных доминантных групп и структурных характеристик. Состав эудоминантов и доминантов сохраняется, несмотря на резкие изменения численности внутри комплексов.

Ключевые слова: биоиндикация, биомасса мезофауны, лесные экосистемы, численность мезофауны.

Введение

Возможности использования данных о состоянии почвенной мезофауны для оценки изменений в лесных экосистемах Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника (далее — Приокско-Террасный БЗ) активно изучались в 80-х гг. прошлого века. Результаты исследований изложены в работах А.Л. Тихомировой, Л.Б. Рыбалова, Т.Е. Россолимо и И.Н. Осипова [9, 11, 12, 16, 17]. Наблюдения за почвенными беспозвоночными, прежде всего жужелицами, в лесных экосистемах заповедника вошли в программу «Летопись природы». Накоплены ряды наблюдений общей протяженностью более 30 лет. Одним из существенных факторов, ставящих под сомнение надежность сравнительного анализа структуры и состава почвенной мезофауны в применении к заповедным и слабонарушенным экосистемам, является их сезонная изменчивость. В данной статье изложены результаты изучения сезонных изменений численности и биомассы почвенных беспозвоночных дерново-подзолистых почв в разных типах леса Приокско-Террасного БЗ.

Объекты и методы исследования

Приокско-Террасный БЗ расположен на юге Московской обл. — в пределах Москворецко-Окской моренно-эрозионной равнины, на левом берегу Оки. Площадь заповедника — 4960 га. После получения статуса биосферного заповедника (1945 г.) антропогенное воздействие на его территории было сведено к минимуму [2]. Леса заповедника смешанные: преобладают сосновые разных типов, на втором месте — березовые [6]. Эти леса стали пробными участками для изучения почвенной мезофауны.

Биотопы находятся в равных климатических и геоморфологических условиях, но различаются растительным и почвенным покровом, характером подстилки и условиями увлажнения: сосняк зеленомошно-ландышевый (*Pinus sylvestris* — *Convallaria majalis* + *Pleurozium schreberi*) и березняк разнотравный (*Betula pendula* — *Carex pilosa*). Почвенная мезофауна находится в тесной зависимости от целого ряда растительных и почвенных показателей [10]. Ниже приведена характеристика пробных участков.

Сосняк зеленомошно-ландышевый расположен в южной части заповедника (квартал 36а) на террасе р. Оки. Для участка характерна дерново-слабоподзолистая слабодифференцированная почва на аллювиально-флювиогляциальных отложениях [6]. В травостое преобладают ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника (*V. myrtillus* L.), вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth). В подлеске встречаются черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosus* Scop.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). Их кроны местами образуют полог. Моховой покров занимает до 90% приземного яруса. Средний возраст сосняков — около 80 лет. Проективное покрытие — 40%, сомкнутость крон первого древесного яруса — 50–60%.

Березняк разнотравный (парковый) расположен в квартале 19. Для этого фитоценоза характерна дерново-среднеподзолистая почва на аллювиально-флювиогляциальных отложениях. В травостое преобладают осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), вейник тростниковый (*C. arundinacea* (L.) Roth), костяника (*Rubus saxatilis* L.). Подлесок изрежен, и полог не образуется. Проективное покрытие

* Научная публикация подготовлена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-05-00219) и в рамках государственного задания № 2014/13.

тие — 70—80, сомкнутость крон древесного яруса — 30—40%. Средний возраст березняка — около 50 лет. Подстилка, толщиной 2—3 см, состоит в основном из опада прошлых лет и дернины.

Отбор проб почвенных беспозвоночных проводили 25 мая и 15 сентября 2013 г. Образцы отбирали в пятикратной повторности на пробных площадях по 1 га. Точки отбора определяли методом «конверта», на каждой из них отбор проводили методом послойных почвенных раскопок с ручной разборкой на площадках 0,25 м² до глубины 30 см [4, 5]. Подстилку отбирали отдельно. Послойно определяли состав и прижизненную биомассу каждой группы организмов, численность — прямым подсчетом особей на 1 м².

Было просмотрено 80 проб, в которых отловлено 119 особей почвенных беспозвоночных, относящихся к 17 группам почвенной мезофауны разной таксономической принадлежности. В образцах определяли состав, численность (экз/м²) и биомассу (г/м²) мезофауны. На основе количественных данных по шкале Энгельманна [19] выделяли доминантные и эудоминантные комплексы мезофауны. Группы беспозвоночных выбирали, как правило, по таксонам ранга семейства или отряда, в соответствии с общностью экологических функций и возможностью полевого определения. Определения до вида не проводили. Изучали трофическую структуру сообществ животных как информативный показатель, позволяющий судить о специфике организации групп мезофауны и характере их взаимодействия со средой. Трофическую специализацию видов почвенных беспозвоночных устанавливали согласно литературным данным по соответствующим группам животных [8, 15]. Определяли индексы группового разнообразия Шеннона [22], Бергера—Паркера [18], выравненности Пиелу [21] и индекс Симпсона [20, 23].

Результаты и их обсуждение

Численность и биомасса мезофауны (рисунк). Наибольшее число почвенных беспозвоночных животных в сосновом лесу обнаружено в сентябре (694 экз/м²), наименьшее (218 экз/м²) — в весенний период. Если численность мезофауны в сосновых лесах имеет ярко выраженную сезонную динамику, то в березняке она более выровнена. Во всех случаях наблюдается повышение численности почвенных животных в осенний период, что может быть связано с преобладанием в видовом составе хищных форм, достигающих своего максимума в летне-осенние месяцы.

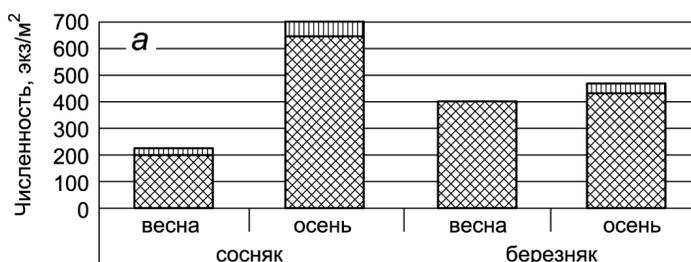
В составе комплекса мезофауны люмбрициды — самые крупные организмы. При той численности, которую они составляют, биомасса прочих групп на их фоне достаточна мала.

Замечено увеличение биомассы групп почвенной мезофауны в осенний период в обоих биотопах. Наибольший вклад в нее вносят дождевые черви (их общую численность и биомассу учитывали отдельно от прочих групп). Данная закономерность не наблюдалась в березняке в весенний период, что, вероятно, связано с его большим увлажнением. Пространственное распределение биомассы достигает своего максимума в слое 0—10 см.

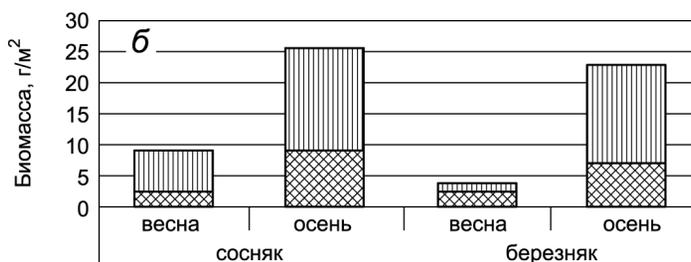
Структура почвенной мезофауны. Комплекс почвенной мезофауны представлен 15 таксономическими группами (табл. 1). В сосняке зеленомошно-ландышевом весной наиболее часто встречаются пауки (32 экз/м²), многоножки-костянки (29 экз/м²), многоножки-землянки (29 экз/м²) и кивсяки (29 экз/м²). В осенний период численность доминантных групп резко возрастает. Преобладают беспозвоночные семейств многоножек-костянок (166 экз/м²), пауков (141 экз/м²) и стафилинид (83 экз/м²).

В березняке разнотравном весной наиболее часто встречаемая группа — многоножки-костянки (70 экз/м²) и кивсяки (64 экз/м²). В осенний период меняется состав доминантных групп и возрастает общая численность. Преобладают многоножки-костянки (102,4 экз/м²), личинки двукрылых (77 экз/м²) и многоножки-землянки (67 экз/м²).

Доминирующей таксономической группой (табл. 2) почвенной мезофауны в сосняке являются пауки. Возможно, это связано с тем, что условия мертвопокровного опада благоприятны для их



1	16,0	44,8	6,4	25,6
2	208,0	649,6	400,0	454,4



1	6,9	16,2	0,8	15,4
2	2,7	9,5	3,2	7,7

Численность (а) и биомасса (б) мезофауны в исследуемых биотопах заповедника: 1 — дождевые черви, 2 — прочие группы мезофауны

Состав и число таксономических групп почвенной мезофауны заповедника, экз/м²

Таксономическая группа	Весна		Осень	
	сосняк	березняк	сосняк	березняк
Дождевые черви (Lumbricidae)	16,0	6,4	44,8	25,6
Кивсяки (Diplopoda)	28,8	64,0	12,8	38,4
Многоножки-костянки (Lithobiidae)	28,8	70,4	166,4	102,4
Многоножки-землянки (Geophilidae)	28,8	32,0	38,4	67,2
Пауки (Aranea)	32,0	32,0	140,8	48,0
Щелкуны (Elateridae)	9,6	38,4	70,4	25,6
Стафилиниды (Staphylinidae)	32,0	25,6	83,2	51,2
Долгоносики (Curculionidae)	0,0	16,0	9,6	6,4
Жужелицы (Carabidae)	9,6	28,8	16,0	0,0
Мягкотелки (Cantharidae)	0	0	19,2	3,2
Двукрылые (Diptera)	6,4	64,0	44,8	76,8
Полужесткокрылые (Hemiptera)	16,0	6,4	0,0	16,0
Чешуекрылые (Lepidoptera)	9,6	0,0	19,2	0,0
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	0	0	28,8	6,4
Улитки (Gastropoda)	0	0	0	12,8
Общая численность	218	384	694	480
Численность люмбрицид	16,0	6,4	44,8	25,6
Численность без люмбрицид	202	378	650	454

обитания за счет многочисленных укрытий, а имеющиеся воздушные пространства в подстилке позволяют даже мелким видам плести охотничьи сети. В березняках пауки также входят в группу доминантов, их численность осенью достигает 48 экз/м². В предшествующих работах по мезофауне заповедника фауна пауков характеризовалась как весьма разнообразная и довольно богатая количественно [17]. Группа многоножек-землянок, напротив, лучше чувствует себя, когда в подстилке преобладает опад лиственных пород: в осеннем сезоне процентное соотношение в березняке данной группы резко возрастает. В весенний период подстилка в березняке практически отсутствует, так как листва успевает разложиться за зиму. Однако осенью опавшие листья образуют трехсантиметровый слой, увеличивая тем самым разнообразие экологических ниш для почвенных беспозвоночных. Несмотря на то, что высокая численность многоножек-землянок более характерна для южных регионов и не типична для Московской обл., на территории заповедника этот показатель довольно высок и стабилен [17].

В обоих биотопах отмечены высокие показатели численности и разнообразия стафилинид (табл. 1), что особенно характерно для сосняка. Это было указано ранее в работах А.Л. Тихомиро-

Таблица 1

вой, Л.Б. Рыбалова и Т.Е. Россоломо [17]. Преобладают эвритопы, или лесные виды с широким экологическим спектром. Так как стафилиниды влаголюбивы [16], на их распределение значительное влияние оказывает увлажненность субстрата, в котором они развиваются. Следовательно, влажная весна способствовала всплеску численности стафилинид.

Падение численности в осенний период наблюдается у группы кивсяков. Особенно это характерно для сосняка на дерново-подзолистых почвах песчаного гранулометрического состава и в наиболее сухих условиях обитания, что отмечалось и в исследованиях 1979 г. [17]. Группа двукрылых также доминирует в весенний период в наиболее влажных местах березняка.

Интересно, что, согласно литературным сведениям, дождевые черви по биомассе в составе мезофауны в большинстве случаев составляют основную часть [7, 13]. Однако, по нашим данным (рисунок), подобная особенность в Приокско-Тerrasном БЗ не наблюда-

Таблица 2

Доминантный комплекс почвенной мезофауны отдельных биотопов заповедника, %

Биотоп	Период	Эудоминанты (>20)	Доминанты (10–20)
Сосняк	весна	—	Aranea (14,7)
		—	Geophilidae (13,2)
		—	Lithobiidae (13,2)
		—	Diplopoda (13,2)
		—	Staphylinidae (i) (10,3)
	осень	Lithobiidae (24)	Staphylinidae (i) (12)
Березняк	весна	—	Lithobiidae (18,4)
		—	Diplopoda (16,7)
		—	Diptera (I) (14,2)
		—	Elateridae (I) (10)
	осень	Lithobiidae (21,3)	Diptera (I) (16)
		—	Geophilidae (14)
		—	Aranea (10)

Примечание. Тире — отсутствие почвенной мезофауны.

ются: дождевые черви не являются преобладающей группой как для сосняка зеленомошно-ландышевого, так и для березняка разнотравного. Это подтверждается и работой [17], где подчеркивается, что фауна дождевых червей сосновых лесов заповедника существенно обеднена в видовом и количественном отношении по сравнению с таковой еловых и лиственных лесов других районов Подмосквья.

Таксономическое разнообразие. Разнообразие любого сообщества является показателем его экологического благополучия. Как правило, в благоприятных условиях формируются полидоминантные сообщества. Показатели разнообразия изучаемых биотопов представлены в табл. 3. По составу таксономических групп почвенная мезофауна березняка и сосняка практически не различается. Их основной состав представлен 11 группами, описанными весной и осенью. Исключительно осенью в обоих биотопах были найдены перепончатокрылые и мягкотелки. Это, равно как и отсутствие улиток в сосняке и чешуекрылых в березняке, имеет скорее характер случайного явления, связанного с относительно малой выборкой. Тем не менее показатель разнообразия Шеннона в сосняке выше и остается стабильным от весны к осени.

Т а б л и ц а 3

Информационные индексы разнообразия мезофауны биотопов заповедника

Показатель видового разнообразия	Сосняк ландышевый		Березняк разнотравный	
	весна	осень	весна	осень
Число групп	11	11	13	13
Индекс Шеннона	2,40	2,40	2,30	2,20
Индекс Пиелу	0,94	0,89	0,81	0,81
Индекс Симпсона	10,0	5,0	5,3	8,3
Индекс Бергера—Паркера	0,4	0,2	0,2	0,2

По индексу Пиелу, отражающему степень выравненности распределения обилия между группами в населении беспозвоночных, сосняки характеризуются более высокими показателями в оба сезона. В березняке уменьшение выравненности от весеннего к осеннему периоду подчеркивает постепенное снижение численности недоминантных видов.

Индекс Симпсона показывает “концентрацию” доминирующих групп: его величина тем больше, чем меньше доминантов. Максимум приходится на сосняк зеленомошно-ландышевый в весенний период и на березняк разнотравный — в осенний, что говорит об уменьшении числа эудоминантных групп в данные периоды. В целом индекс Симпсона оказался более чувствительным к изменению условий, чем индексы Шеннона и Пиелу.

Индекс Бергера—Паркера, как и индекс Симпсона, определяет степень выравненности между группами сообщества. Значения его (0,2—0,4) указывают на достаточно высокую степень доминирования нескольких групп в сообществе мезофауны каждого биотопа. Наибольшее значение индекса (0,4) достигается в сосняке зеленомошно-ландышевом в весенний период, что говорит о доминировании там большего числа групп, чем на остальных площадках.

Таким образом, осенью усиливается преобладание небольшого числа специфичных групп мезофауны в обоих биотопах, что свидетельствует о сохранении различий между ними и сонаправленности в них сезонных изменений.

Трофические группы. Трофическая структура сообществ животных (табл. 4) — показатель, позволяющий судить о специфике комплекса мезофауны и характере взаимодействия групп [14]. Среди почвенной мезофауны в исследуемых биотопах обнаружены представители всех типов пищевой специализации, однако наиболее представительны зоофаги и животные смешанного питания.

Т а б л и ц а 4

Соотношение трофических групп почвенной мезофауны по численности, %

Группа	Сосняк		Березняк	
	весна	осень	весна	осень
Сапрофаги	23,64	11,52	17,05	14,00
Зоофаги	41,82	49,77	32,56	45,33
Фитофаги	10,91	2,30	0,00	4,00
Смешанный тип	23,64	36,41	50,39	36,67

Характерна невысокая роль сапрофагов в общей структуре мезофауны. Сапрофаги представлены следующими основными группами: дождевые черви, личинки жуков-шелкунов и двукрылых. Соотношение численности сапрофагов и хищников может служить индикатором нарушенности экосистемы. По нашим данным и данным предыдущих исследований [17], в Приокско-Террасном БЗ наблюдается значительное преобладание (в 2—4 раза) хищных форм. В отношении к сапрофагам (по численности) это проявляется как в сосновых, так и березовых лесах в оба сезона. Фитофаги составляют незначительную часть трофической структуры почвенной мезофауны лесов заповедника.

Доля сапрофагов в суммарной численности мезопедобионтов как весной, так и осенью несколько выше в сосняке, чем в березняке. В течение года различия этого показателя между биотопами изменяются, однако значения сохраняются в относительно узком диапазоне (12%).

Выводы

Различия между комплексами почвенных беспозвоночных разных типов леса в Приокско-Террасном БЗ по основным показателям (численность, биомасса, разнообразие) сохраняются вне зависимости от сезона. Население мезофауны березняка отличается меньшей зависимостью от сезона, что определяется отсутствием резких перепадов влажности и температуры почвы. В сосняке резкие сезонные колебания численности мезофауны связаны с контрастными сезонными колебаниями гидротермического режима песчаных почв. В зависимости от сезона изменяется и состав доминантных комплексов мезофауны. Доминантные группы мезофауны в обоих биотопах, выделенные в весенний сезон, осенью были отмечены нами как эудоминантные виды. Для сосняка это *Aranea*, *Lithobiidae*, *Coleoptera*; для березняка — *Lithobiidae* и *Coleoptera*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аблеева В.А.* Погода // *Летопись природы*. Разд. 5 / Министерство природных ресурсов, Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник. Данки, 2013.
2. Атлас карт Приокско-Террасного заповедника / Отв. ред. М.В. Бобровский, М.Н. Брынских. Пушкино, 2005.
3. *Воробейчик Е.Л.* Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995.
4. *Гиляров М.С.* Зоологический метод диагностики почв. М., 1965.
5. *Гиляров М.С.* Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // *Методы почвенно-зоологических исследований*. М., 1975.
6. *Заблочкая Л.В.* Приокско-Террасный заповедник // *Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР*. Т. 2. М., 1989.
7. *Зенкова И.В.* Состояние почвенной мезофауны в зоне воздействия комбината «Североникель» // *Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия: Монограф. сб. докл. Всерос. совещ. и выезд. науч. сессии Отд. океанол., физики атм. и геогр. РАН. Апатиты, 22—25 июня 1998 г.* / Под ред. акад. Ю.А. Израэля, проф. Г.В. Калабина, проф. В.В. Никонова. Апатиты, 1999.
8. *Козловская Л.С.* Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л., 1976.
9. *Осипов И.Н.* Насекомые жесткокрылые — ксилобионты сосны как объект мониторинга в Приокско-Террасном заповеднике // *Изуч. экосист. Приокско-Террас. гос. биосфер. заповед. АН СССР / Пуш. науч. центр*. Пушкино, 1991.
10. *Русанова А.М., Гаевская М.А.* Изменения в сообществе почва—растение—почвенная мезофауна под влиянием антропогенной нагрузки // *Вестн. Оренбург. ун-та*. 2011. № 12.
11. *Рыбалов Л.Б.* Смена почвенного населения (мезофауны) в ходе первичного почвообразования на песках в Подмоскovie // *Зоол. журн.* 1979. Т. 58, вып. 6.
12. *Рыбалов Л.Б.* Сукцессионная динамика животного населения песчаных почв Центрального Нечерноземья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983.
13. *Соколова Т.Л.* Влияние антропогенного фактора на численность и биоразнообразие почвенной мезофауны городских и фоновых биоценозов // *Вестн. Костром. гос. ун-та имени Н.А. Некрасова*. Кострома, 2006. № 7.
14. *Соколова Т.Л.* Соотношение трофических групп почвенной мезофауны как показатель состояния почв // *Вестн. Моск. гос. обл. ун-та*. 2009. № 3.
15. *Стриганова Б.Р.* Питание почвенных сапрофагов. М., 1980.
16. *Тихомирова А.Л.* Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид. М., 1973.
17. *Тихомирова А.Л., Рыбалов Л.Б., Россолимо Т.Е.* Фауна и экология почвенных беспозвоночных (мезофауны) в сосновых лесах Приокско-Террасного заповедника // *Экосистемы Южного Подмоскovie*. М., 1979.
18. *Berger W.H., Parker F.L.* Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // *Science*. 1970. Vol. 168.
19. *Engelmann H.D.* Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // *Pedobiologia*. 1978. Vol. 18. P. 378—380.
20. *Magurran A.E.* Measuring Biological Diversity. Oxford, 2004.
21. *Pielou E.C.* An Introduction to Mathematical Ecology. N.Y., 1969.
22. *Shannon C.E., Warren W.* The Mathematical Theory of Communication. Urbana, 1949.
23. *Simpson E.H.* Measurement of diversity // *Nature*. 1949. Vol. 163.

SEASONAL VARIATION OF SOIL MACROFAUNA IN FOREST ECOSYSTEMS OF THE PRIOKSKO-TERRASNY STATE NATURE BIOSPHERE RESERVE**T.A. Trifonova, A.Yu. Buyvolova, Yu.A. Buyvolov, E.P. Bykova**

Seasonal changes of soil macrofauna in forest ecosystems in Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve are discussed in the present study. The seasonal growth of composition diversity (from 10 to 13 groups), biomass (from 9,6 to 25,7 g/m² in the pine forest, and from 4,1 to 23,7 g/m² in the birch forest) and individuals number (from 224 to 695 ind/m² in the pine forest, and from 400 to 500 ind/m² in birch forest) is observed, while dominant groups and structural characteristics remain without changes. So, the composition of dominants and eudominants are seasonally maintained, despite the abrupt changes in number of individuals within the complexes.

Key words: bioindication, forest ecosystems, macrofauna biomass, number of individuals of soil macrofauna.

Сведения об авторах

Трифорова Татьяна Анатольевна, докт. биол. наук, вед. науч. сотр. каф. географии почв ф-та почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова. *E-mail:* tatrifon@mail.ru. **Буйволова Анна Юрьевна**, аспирант каф. географии почв ф-та почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова. *E-mail:* anna.buyvolova@soil.msu.ru. **Буйволов Юрий Анатольевич**, канд. биол. наук, зам. директора по НИР Приокско-Тerrasного БЗ. *E-mail:* ybuyvolov@gmail.com. **Быкова Елена Пименовна**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр. каф. географии почв ф-та почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова. *E-mail:* elebyk2008@mail.ru.