

Сравнение почвенной мезофауны пойм и плакоров европейской степи

A comparison of the soil macrofauna of floodplain and well-drained habitats of European steppe

Е.С. Самойлова
E.S. Samoylova

Институт проблем экологии и эволюции РАН им. Северцова, Ленинский проспект 33, Москва 119071 Россия. E-mail: askofa@gmail.com.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky Ave. 33, Moscow 119071 Russia.

Ключевые слова: пойма, мезофауна, Elateridae, проволочники.

Key words: floodplain, macrofauna, Elateridae, wireworms.

Резюме. В Саратовской области сравнивался комплекс почвенной мезофауны плакоров и пойм в трёх подзонах европейской степи: луговой, типичной и сухой. Известные широтные закономерности (в наиболее аридных подзонах такие сапрофаги, как люмбрициды и диплоподы, на плакорях исчезают и вытесняются в поймы) в целом соблюдаются, но изменения при движении с севера на юг не являются монотонными. Комплекс почвенной мезофауны типичной степи обладает характеристиками, выбивающимися из общего ряда. Это связано с тем, что почвенная мезофауна типичной степи представлена теми же группами, что и в луговой степи, однако из-за более сухого климата общая численность низкая, сохранить высокую численность способны только фитофаги. При дальнейшем же движении на юг добавляется ряд более ксерофильных групп, поэтому в сухой степи общая численность почвенной мезофауны вновь поднимается. В поймах эти процессы менее выражены, поскольку во всех подзонах пойменные биотопы характеризуются большей долей сапрофагов, чем плакорные.

Abstract. Soil macrofauna of floodplain and well-drained habitats were compared in three types of European steppe – meadow, typical and dry steppe in Saratov Oblast. Well-known latitudinal trends (saprophagous animals as earthworms and diplopods are disappear in well-drained habitats and exist only in floodplains) have take place but are not monotonic. Soil macrofauna of the steppe have special peculiarities which exclude this type of steppe from the trend. Typical steppe soil fauna has the same groups, that in meadow steppe, however abundance was low due to more dry climate. Only herbivorous invertebrates have high abundance. Farther to the south several xerophilous groups are added and the abundance of soil macrofauna grows higher again. These trends are low in floodplain habitats, because floodplain habitats always have higher percentage of saprophagous invertebrates.

Введение

Со времён зарождения почвенной зоологии исследователей интересовали вопросы широтно-зонального распределения почвообитающих животных. В первую очередь это касалось обитателей степной

и лесостепной зоны, как наиболее полно распаханной. Уже в 1949 году М.С. Гиляров рассматривал вопрос о распределении почвенной мезофауны, в частности, проволочников рода *Agriotes*, по различным подзонам европейской степи [Гиляров, 1949 (Gilyarov, 1949)]. С тех пор по теме был накоплен большой материал [Striganova, Rybalov, 1988; Стриганова 1995, 2003, 2005 (Striganova 1995, 2003, 2005)], с которым возможно сравнивать современное состояние почвенной мезофауны ввиду антропогенного влияния и изменений климата.

Вместе с тем, в работах мало затрагивали различия комплекса почвенной мезофауны в поймах и на плакорях, ограничиваясь лишь упоминанием о том, что в наиболее аридных подзонах такие сапрофаги, как люмбрициды и диплоподы, на плакорях исчезают и вытесняются в поймы [Стриганова, 2005 (Striganova, 2005)]. Поймы же крайне важны в связи с вопросами изменения биоразнообразия, структуры комплекса почвенной мезофауны и ареалов конкретных животных под действием изменения климата, поскольку именно по поймам в первую очередь происходит расселение животных в широтном направлении. Так проникновение животных по поймам на юг Казахстана было показано для многих животных, как позвоночных [Белик, 1997 (Belik, 1997)], так и беспозвоночных [Кержнер, 1981 (Kerzhner, 1981)]. Личинки насекомых с длительными многолетними циклами развития должны испытывать трудности при заселении пойм, поскольку неизбежно застают все фазы водного режима реки, а значит, подвергаются затоплениям и подтоплениям [Samoylova, Striganova, 2013]. Однако ряд видов жуков-щелкунов лесной зоны — *Actenicerus sjaelandicus* (Mueller, 1764), *Paraphotistus nigricornis*, *Prosternon tessellatum* (Panzer, 1799), *Dalopius marginatus* (Linnaeus, 1758), *Ampedus pomorum* (Herbst, 1784) и др. — проникают в степи именно по поймам [Гиляров, 1949 (Gilyarov, 1949); Гурьева, 1979, 1989 (Gur'eva, 1979, 1989)].

В данной работе рассматриваются пространственные изменения структуры комплекса почвенной мезофауны, обусловленные широтными различиями. Особый акцент сделан на сравнении почвенного населения пойменных и зональных биотопов.

Районы работ, материал и методика

Исследовались пары биотопов пойма-плакор в трёх подзонах степи на территории Саратовской области. Почвенная мезофауна биотопов исследовалась методом ручного разбора образцов 25x25 см в пятикратной повторности в мае – июне 2013 года, всего исследовано 30 образцов. Географическое положение и характеристики пробных площадок приведены в таблице 1.

Представители почвенной мезофауны определялись преимущественно до семейств, некоторые группы (личинки жуков-щелкунов (проволочники), дождевые черви) — до вида. Количественные результаты представлены в таблице 2, всего собрано около 3000 экземпляров животных всех групп.

Во всех парах биотопов общая численность мезофауны значительно увеличивалась при переходе от плакора к пойме.

Численность пауков, блестянок (Coleoptera, Anthicidae), геофилид, диплопод, *Dipluga*, дождевых червей и энхитреид в пойменных почвах была на порядок и более выше, чем в плакорных.

Во всех вариантах пойменных почв среди фитофагов доминировали проволочники и личинки долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae), а среди сапрофагов — дождевые черви.

Среди хищников в пойменных почвах луговой и типичной степей доминировали губоногие многоножки, тогда как в сухой степи — пауки.

На плакорах в почвах всех подзон доминировали среди хищников личинки ктырей и лжектырей, в типичной и сухой степях — также пауки. Среди фитофагов в луговой и типичной степи преобладали личинки долгоносиков, в сухой степи доля личинок долгоносиков невелика, и среди фитофагов доминировали растительоядные клопы, гусеницы, а в целом фитофаги представлены рядом групп примерно одинаковой численности (около 3 %).

Численность жуков Anthicidae возрастала с продвижением на юг — в луговой степи эти жуки не встречались, а сухой степи их численность достигала 32 экз./м² в пойме. Также к югу возрастала численность чернотелок, клопов, гусениц. Численность дождевых червей, слизней, геофилид, напротив, снижалась при движении на юг.

Численность проволочников в поймах выше за счёт многочисленных представителей рода *Agriotes*. На плакорах *Agriotes* встречались единично или отдельными группами и исключительно в парцеллах с пыреем. Среди других встреченных видов лишь *Selatosomus aenus* и *S. latus* одинаково встречались как в поймах, так и на плакорах. Представители рода *Cardiophorus* встречались преимущественно в плакорных биотопах, а *Dalopius marginatus* встречался нами лишь в пойменных биотопах типичной степи.

Обсуждение

Распределение беспозвоночных по трофическим группам представлено в таблице 3.

Согласно Б.Р. Стригановой [2005 (Striganova, 2005)], для сообществ почвенной мезофауны европейской степи при движении с севера на юг характерны сохранение общего обилия животного населения, редукция сапрофильного комплекса и возрастание роли фитофагов, приуроченных к корням.

По нашим данным, эти закономерности прослеживаются только при сравнении крайних вариантов степей — луговой и сухой. Общая численность почвенной мезофауны в сухой и луговых степях сходны как в поймах, так и на плакорах. Доля хищников примерно одинакова, доля сапрофагов существенно сокращается как в пойме, так и на плакоре. Доля фитофагов возрастает в пойме и сохраняется на уровне трети на плакоре.

В то же время промежуточный вариант (типичная степь) выпадает. Вопреки ожиданиям, на плакоре типичной степи общая численность мезофауны была существенно ниже, чем в других подзонах, доля сапрофагов меньше, чем в типичной степи, тогда как доля фитофагов больше, чем в луговой. Если оперировать абсолютными значениями в экз./м², то численность всех групп на плакоре типичной степи

Таблица 1. Географическое положение пробных площадок, растительные ассоциации, почвы
Table 1. Locations, plant associations and soils of studied sites

| Тип степи | Положение | Координаты | Растительная ассоциация | Почва |
|-----------|----------------------------|------------------------------|-----------------------------------|---------------------|
| Луговая | Плакор | 51,9167° с.ш., 44,6784° в.д. | Типчаково-кострецово-разнотравная | Типичный чернозём |
| Луговая | Пойма р. Аткара | 51,9130° с.ш., 44,679°4 в.д. | Пырейно-кострецово-разнотравная | Аллювиально-луговая |
| Типичная | Плакор | 51,3135° с.ш., 45,4143° в.д. | Ковыльно-типчаково-разнотравная | Южный чернозём |
| Типичная | Пойма р. Карамыш | 51,3049° с.ш., 45,4070° в.д. | Пырейно-кострецово-разнотравная | Аллювиально-луговая |
| Сухая | Плакор | 50,6982° с.ш., 47,0512° в.д. | Ковыльно-житняковая | Каштановая |
| Сухая | Пойма р. Жидкая Солянка | 50,7080° с.ш., 47,0814° в.д. | Пырейно-разнотравная | Аллювиально-луговая |

Таблица 2. Численность представителей почвенной мезофауны в парах пойма-плакор трёх подзон европейской степи, экз./м²: i — имаго, l — личинкиTable 2. The abundance of soil macrofauna in well-drained and floodplain habitats of three subzones of european steppe, sp./m²: i — imagines, l — larvae

| Таксон | Сухая степь | | Типичная степь | | Луговая степь | |
|--|-------------|---------------|----------------|------------|---------------|------------|
| | плакор | пойма | плакор | пойма | плакор | пойма |
| Oligochaeta: Lumbricidae | | 30 ± 11,5 | | 96 ± 10,0 | 2 ± 0,5 | 84 ± 6,5 |
| из них <i>Aporrectodea rosea</i> (Savigny, 1826) | | 30 ± 11,5 | | 8 ± 0,6 | | 68 ± 5,7 |
| <i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826) | | | | 76 ± 9,3 | 2 ± 0,5 | 16 ± 1,4 |
| <i>Lumbricus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843) | | | | 12 ± 0,5 | | |
| Mollusca: Gastropoda | | | | | | 4 ± 0,5 |
| Isopoda: Oniscoidea | 4,9 ± 2,4 | | | 8 ± 0,6 | | |
| Diplopoda | | | | 44 ± 4,8 | | 4 ± 0,5 |
| Chilopoda: Lithobiidae | 3,7 ± 1,4 | 5 ± 7,3 | | 68 ± 6,5 | | 16 ± 1,5 |
| Chilopoda: Geophilidae | 6,2 ± 1,4 | 7 ± 1,5 | | 14 ± 8,9 | 2 ± 0,5 | 52 ± 4,8 |
| Araneae | 12,3 ± 2,4 | 129 ± 32,5 | 3,8 ± 1,7 | 36 ± 3,0 | 8 ± 1,5 | 32 ± 1,7 |
| Insecta, всего | 168,4 ± 3 | 421,7 ± 102,0 | 44 ± 25,0 | 416 ± 37,5 | 116 ± 16,5 | 232 ± 19,0 |
| Отряды насекомых | | | | | | |
| Diplura | 1,2 ± 0,5 | 3 ± 1,0 | | 68 ± 6,6 | | 52 ± 4,8 |
| Hymenoptera (l.) | | 2 ± 0,5 | | | | 4 ± 0,5 |
| Cicadinea | | 1 ± 0,5 | | | | |
| Lepidoptera (l.) | 22,2 ± 8,7 | 1 ± 0,5 | | | | 4 ± 0,5 |
| Coleoptera | 107 ± 13,5 | 400 ± 100,0 | 37 ± 21,5 | 340 ± 31,2 | 90 ± 14,5 | 172 ± 15,0 |
| Carabidae (i.) | 4,9 ± 1,4 | 112 ± 25,0 | 3,1 ± 2,6 | 4 ± 0,5 | 8 ± 0,5 | |
| из них <i>Amara</i> sp. | | 96 ± 30,5 | | 4 ± 0,5 | 4 ± 0,6 | |
| <i>Harpalus</i> sp. | | 16 ± 2,5 | 0,8 ± 0,5 | | 4 ± 0,5 | |
| Carabidae (l.) | 1,2 ± 0,6 | | 0,4 ± 0,5 | | | 8 ± 0,6 |
| Staphylinidae (i.) | 13,5 ± 1,4 | 1 ± 0,5 | | 20 ± 1,7 | 2 ± 0,5 | 12 ± 1,0 |
| Scarabaeidae (i.) | 2,5 ± 0,5 | 8 ± 0,6 | | | | |
| Scarabaeidae (l.) | | 1 ± 0,5 | 0,4 ± 0,5 | 4 ± 0,5 | | |
| Elateridae (i.) | | | | | | |
| <i>Agriotes obscurus</i> (Linnaeus, 1758) | 1,2 ± 0,5 | 1,2 ± 1,4 | | 4 ± 0,5 | | |
| Elateridae (l.) | 38,1 ± 4,0 | 59 ± 6,0 | 1,6 ± 0,5 | 256 ± 20,5 | 26 ± 3,5 | 76 ± 5,5 |
| из них <i>Cardiophorus discicollis</i> (Herbst, 1806) | 1,2 ± 1,2 | 8 ± 1,4 | 0,4 ± 0,5 | | | |
| <i>Selatosomus latus</i> (Fabricius, 1801) | 22,1 ± 1,73 | 8 ± 1,41 | 0,4 ± 0,5 | 12 ± 0,5 | 6 ± 1 | |
| <i>Selatosomus aeneus</i> (Linnaeus, 1758) | 7,4 ± 1,4 | 20 ± 4,8 | 0,8 ± 0,6 | 20 ± 2,1 | 20 ± 3,4 | |
| <i>Dalopius marginatus</i> (Linnaeus, 1758) | | | | 32 ± 2,3 | | |
| <i>Agriotes lineatus</i> (Linnaeus, 1767) | 2,5 ± 0,6 | 3 ± 1,0 | | 8 ± 0,6 | | |
| <i>Agriotes obscurus</i> (Linnaeus, 1758) | 4,9 ± 0,6 | 20 ± 0,7 | | 184 ± 19,9 | | 76 ± 6,8 |

Таблица 2. (продолжение)
Table 2. (continuation)

| Таксон | Сухая степь | | Типичная степь | | Луговая степь | |
|--|-------------|------------|----------------|------------|---------------|------------|
| | плакор | пойма | плакор | пойма | плакор | пойма |
| Meloidae (l.) | 2,5 ± 0,6 | | | | | |
| Anthricidae (i.) | 4,9 ± 0,6 | 32 ± 15,6 | 0,4 ± 0,5 | 8 ± 0,5 | | |
| Tenebrionidae (i.) | 2,5 ± 0,6 | 6 ± 2,51 | 0,4 ± 0,5 | | 8 ± 0,5 | 4 ± 0,5 |
| из них <i>Blaps</i> sp. | | | | | 2 ± 0,5 | |
| Tenebrionidae (l.) | 4,92 ± 1,4 | 12 ± 0,5 | 1,5 ± 0,6 | 4 ± 0,5 | 2 ± 1,0 | |
| из них <i>Cylindronotus</i> sp. | | 2 ± 0,6 | | | | |
| Cerambycidae (l.) - <i>Dorcadion</i> sp. | | 4 ± 0,6 | | | | |
| Chrysomelidae (i.) | | | 0,4 ± 0,5 | | | 4 ± 0,5 |
| Alticini (i.) | | | | | | 12 ± 1,0 |
| Chrysomelidae (p.) | 2,5 ± 0,6 | | 3 ± 3,8 | | | |
| Curculionidae (i.) | 2,4 ± 1,1 | 162 ± 39,5 | | | | 32 ± 3,8 |
| Curculionidae (l.) | 6,1 ± 0,6 | 2 ± 0,6 | 25,5 ± 12,3 | 36 ± 3,1 | 38 ± 7,2 | 24 ± 2,2 |
| Coleoptera varia (i) | 13,5 ± 0,9 | | | 4 ± 0,5 | | |
| Coleoptera varia (l.) | 6,2 ± 0,6 | | | | 6 ± 1,0 | |
| Heteroptera | 24,6 ± 6,9 | 9,5 ± 1,5 | 2 ± 1,5 | | | |
| Pentatomidae <i>Aelia</i> sp. | | | 0,8 ± 0,5 | | | |
| Lygaeidae | | 8 ± 1,0 | 0,8 ± 0,6 | | | |
| Nabidae | 1,2 ± 0,8 | 1,5 ± 0,7 | 0,4 ± 0,5 | | | |
| Diptera (l.) | 12,3 ± 0,6 | 5 ± 0,0 | 5,3 ± 1,6 | 8 ± 0,5 | 26 ± 4,3 | |
| ВСЕГО | 196,9 ± 8,2 | 585 ± 23,5 | 47,25 ± 14,3 | 772 ± 70,2 | 150 ± 23,5 | 424 ± 37,8 |

минимальная, тогда как ожидалось промежуточные значения.

Таким образом, на примере трёх подзон европейской степи на территории Саратовской области широтные закономерности, выделенные Б.Р. Стригановой [2005 (Striganova, 2005)], в целом соблюдаются, но изменения при движении с севера на юг не являются монотонными. Так, комплекс почвенной мезофауны типичной степи обладает характеристи-

ками, выбивающимися из общего ряда. Это связано с тем, что почвенная мезофауна типичной степи представлена теми же группами, что и в луговой степи, однако из-за более сухого климата общая численность низкая, сохранить высокую численность способны только фитофаги — личинки долгоносиков. При дальнейшем же движении на юг происходит серьёзная перестройка комплекса почвенной мезофауны, добавляется ряд более ксерофильных

Таблица 3. Трофические группы почвенных беспозвоночных (экз./м² и % от общей численности в биотопе)
Table 3. Trophic groups of soil macrofauna (sp./m² and percentage of total abundance)

| Трофические группы | Сухая степь | | Типичная степь | | Луговая степь | |
|--------------------|---------------|--------------|----------------|--------------|---------------|--------------|
| | плакор | пойма | плакор | пойма | плакор | пойма |
| Хищники | 88,6 (45%) | 178 (30%) | 13,5 (29%) | 300 (39%) | 64 (43%) | 120 (28%) |
| Фитофаги | 59,1 (30%) | 361 (62%) | 33 (70%) | 252 (32%) | 56 (37%) | 160 (38%) |
| Сапрофаги | 9,8 (5%) | 82 (14%) | 1,125 (2%) | 220 (28%) | 30 (20%) | 104 (24%) |

видов и групп, поэтому в сухой степи общая численность почвенной мезофауны поднимается до 197 экз./м², а структура комплекса становится близка к предсказанной.

Снижение доли сапрофагов в степной зоне при движении с севера на юг объясняется тем, что зоомасса почвенной мезофауны уменьшается медленнее, чем первичная продукция растений, поэтому увеличивается нагрузка на фито- и мортмассу, усиливается конкуренция за пищевые ресурсы. С участием почвенной мезофауны деструкция опада происходит значительно быстрее, и более доступными для животных становятся корни растений.

По-видимому, в поймах эти процессы менее выражены, поскольку во всех подзонах пойменные биотопы характеризуются большей долей сапрофагов, чем плакорные.

Увеличение доли сапрофагов в поймах было показано и для лесостепной зоны [Стриганова, 1995 (Striganova, 1995)]. В целом на катене в лесостепной зоне также наблюдается увеличение общей численности почвенной мезофауны в аккумулятивных позициях. Однако структура мезофауны на уровне групп более сходна в зональных и пойменных почвах, чем в степной зоне.

Благодарности

Статья подготовлена к публикации по итогам проведения IV школы по почвенной зоологии и экологии для молодых учёных (грант РФФИ No 15-34-10305 мол-г).

Литература

- Belik V.P. 1997 [Penetrating of northern dendrophilous bird species into the depth of Kazakhstan desert] // Ukrainian journal of ornithology Berkut. Vol.6. No.1–2. P.19–22. [In Russian].
- Gilyarov M.S. 1949. [The Features of Soil as an Environment and Its Significance for the Evolution of Insects]. M.: Akademia Nauk SSSR. 279 p. [In Russian].
- Gur'eva E.L. 1979. [Click-beetles (Elateridae). Subfamily Elaterinae, Tribes Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini and Pomachiliini. Fauna of USSR. Coleoptera]. Vol.12. No.4. 453 p. [In Russian].
- Gur'eva E.L. 1989. [Wireworms (Elateridae). Subfamily Athoinae, tribe Ctenicerini. Fauna of USSR. Coleoptera]. Vol.12. No.3. 295 p. [In Russian].
- Kerzhner I.M. 1981. [Hemiptera of the family Nabidae. Fauna of USSR]. Vol.13. No.2. P.1–326. [In Russian].
- Samoylova E.S., Striganova B.R. 2013. Peculiarities of the biotope distribution of click beetle larvae (Coleoptera, Elateridae) in the Irtysh River valley // Biology Bulletin. Vol.40. No.6. P.550–557.
- Striganova B.R., Rybalov L.B. 1988. Bodenfauna der Zentralteil des Moldau und ihre anthropische Umgestaltung // XII International Symposium ueber Entomofaunistik in Mitteleuropa. Kiev. P.158.
- Striganova B.R. 1995. [Changes in structure and biodiversity of soil fauna on forest-steppe catena in Central Russia] // Biology Bulletin. No.2. P.189–208. [In Russian].
- Striganova B.R. 2003. [Effect of edaphic factor on formation of soil animal population in agrocenoses] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.82. No.2. P.178–187. [In Russian].
- Striganova B.R. 2005. [Spatial variations of the functional structure of soil animal populations in the steppes of European] // Povolzhskiy Journal of Ecology. No.3. P.268–276. [In Russian].

Поступила в редакцию 9.10.2015