



**ИТОГИ НАУКИ
И ТЕХНИКИ**

**ЗООЛОГИЯ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Том 5

Москва 1978

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ
СССР
ПО НАУКЕ И ТЕХНИКЕ

АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ
СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ВСЕСОЮЗНЫЙ ИНСТИТУТ НАУЧНОЙ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ



ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

СЕРИЯ

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Том 5

ТОМА СЕРИИ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ РАНЕЕ:

Зоология беспозвоночных. Том 1. М., 1972 Зоология беспозвоночных. Том 3. М., 1975
Зоология беспозвоночных. Том 2. М., 1973 Зоология беспозвоночных. Том 4. М., 1976

СЕРИИ «ИТОГОВ НАУКИ И ТЕХНИКИ» ПО БИОЛОГИИ,
ВЫХОДЯЩИЕ В 1978 г.

- Биофизика. Т. 8 (Холинорецепторы)
Биофизика. Т. 9 (Физико-химические механизмы криповреждений биологических структур)
Биофизика. Т. 10 (Молекулярная организация и механизмы функционирования Na-насоса клеток)
Биофизика мембран. Т. 1 (Бимолекулярные липидные мембраны. Библиографический указатель 1962—1975 гг.)
Ботаника. Т. 2 (Современные болотоведение и тундроведение)
Вирусология. Т. 7 (Биохимия вирусов)
Генетика человека. Т. 3
Общая генетика. Т. 3 (Эволюционная и популяционная генетика)
Общая генетика. Т. 4 (Биологические системы репарации ДНК у эукариотов)
Общая генетика. Т. 5 (Проблемы генетики и селекции растений)
Животноводство и ветеринария. Т. 10 (Паразитарные заболевания)
Животноводство и ветеринария. Т. 11 (Обмен веществ и пищеварение у сельскохозяйственных животных)
Зоология беспозвоночных. Т. 5 (Почвенная зоология)
Иммунология. Т. 6 (Иммунологические реакции при аллергических процессах)
Иммунология. Т. 7 (Регуляторные клетки иммунной системы)
Лесоведение и лесоводство. Т. 2 (Методы учета и прогноза лесных ресурсов)
Математическая биология и медицина. Т. 1
Микробиология. Т. 7 (Геомикробиология)
Микробиология. Т. 8 (Дезинтеграция микроорганизмов)
Микробиология. Т. 9 (Биосинтез ферментов микроорганизмами)
Морфология человека и животных. Антропология. Т. 8 (Пространственная организация дробления)
Молекулярная биология. Т. 11 (РНК-направляемый синтез ДНК)
Молекулярная биология. Т. 12 (Методы геной инженерии)
Патологическая анатомия. Т. 1 (Морфологические основы иммунопатологических процессов и болезней)
Токсикология. Т. 9 (Токсикологические аспекты blastomogenous загрязнений окружающей среды)
Токсикология. Т. 10 (Достижения советской токсикологии)
Фармакология. Химиотерапевтические средства. Т. 10 (Антибиотики)
Физиология человека и животных. Т. 21 (Актуальные проблемы эргономики)
Физиология человека и животных. Т. 22 (Биологическое действие электромагнитных излучений)

МОСКВА 1978

ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

ЗООЛОГИЯ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Том 5

ПОЧВЕННАЯ ЗООЛОГИЯ

Под редакцией *Л. П. Познанина*

МОСКВА 1978

СЕРИЯ
ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР — член-корреспондент АН СССР *А. А. Ничипорович*
УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ —

канд. мед. наук *В. А. Кочукова*

ЧЛЕНЫ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ: профессор *В. В. Аллатов*,

член-корреспондент АН СССР *Г. Г. Винберг*,

профессор *Ю. А. Владимиров*, академик *М. С. Гиляров*,

докт. биол. наук *Я. Л. Глембоцкий*, докт. с.-х. наук *Т. А. Зимица*,

член-корреспондент АН СССР *А. М. Кузин*, канд. с.-х. наук *Е. В. Ластовка*,

профессор *И. М. Нейман*, докт. биол. наук *Л. П. Познанин*,

канд. биол. наук *Г. Г. Порошенко*, профессор *Т. А. Работнов*,

профессор *А. А. Роде*, академик АМН СССР *А. И. Струков*,

профессор *Г. А. Степанский*, канд. мед. наук *В. Н. Тарасов*,

канд. вет. наук *О. А. Чайкина*, докт. мед. наук *А. И. Шнирельман*,

академик *В. А. Энгельгардт*

Книга содержит обзор данных о деятельности беспозвоночных в почве, их участии в процессах разложения растительных остатков, гумификации и минерализации органического вещества. Рассматриваются основные методы количественной оценки роли беспозвоночных в почвообразовании, возможность использования ряда групп для оценки свойств почвы, их зональное распределение и некоторые особенности экологии. Специально рассмотрено значение для диагностики почв некоторых групп почвенной фауны: панцирных клещей, энхитреид и раковинных амёб.

Авторы:

Академик *М. С. Гиляров*, канд. биол. наук *Н. Т. Залесская*,

Г. А. Карганова, докт. биол. наук *Д. А. Криволицкий*,

канд. биол. наук *Б. Р. Стриганова*

Научные редакторы

В. С. Луканин, докт. биол. наук *Л. П. Познанин*,

канд. биол. наук *А. Л. Тихомирова*

ОТ РЕДАКТОРА

Настоящий, пятый том серии "Зоология беспозвоночных" обзорного издания "Итоги науки и техники" ВИНТИ, является, вместе с тем, 28-м томом обзоров по различным областям зоологических наук, выходящим под редакцией автора этих строк. Сохраняя традицию, принятую в этом, теперь уже многолетнем издании, считаю необходимым упомянуть предыдущие обзорные публикации по зоологии беспозвоночных (исключая насекомых, которым посвящена особая серия "Энтомология"), помещенные в "Итогах науки".

Первый такой обзор по нематодам - переносчикам возбудителей заболеваний растений (автор Е.С.Турлыгина) был опубликован в сборнике "Зоология. 1966", вышедшем в свет в 1968 г. Один из последующих сборников "Зоология", вышедший в 1971 г., был целиком посвящен фитонематодам (обзорные статьи восьми авторов). После этого началось издание серии "Зоология беспозвоночных", первый том которой вышел в 1972 г. и содержал монографический обзор по континентальным брюхоногим моллюскам (автор А.А.Шилейко). Второй том этой серии (1973 г.) был также малакологическим и содержал три обзора - по экологической классификации головоногих моллюсков (К.Н.Несис), распространению и биологии кальмаров (Ю.А.Филиппова), разведению и некоторым чертам биологии двустворчатых моллюсков (И.А.Садыхова). Третий том (1975 г.) содержал монографический обзор по биологии ветвистоусых ракообразных (автор Н.Н.Смирнов), а четвертый том (1976 г.) - материалы по изучению обрастаний в Мировом океане (О.Г.Резниченко, И.Н. Солдатова, Г.А.Сихон-Лукапина).

Вопросы почвенной зоологии, которым посвящен настоящий, пятый том серии "Зоология беспозвоночных", занимают особое место. С одной стороны, они тесно связаны с важнейшей проблемой происхождения наземных беспозвоночных (в частности, членистоногих), а с другой - с проблемами рационального использования и повышения плодородия почв, о значении чего для

народного хозяйства вряд ли следует говорить. В разработке обоих этих аспектов почвенной зоологии исключительное место занимают работы академика М.С.Гилярова — одного из авторов данного сборника. Его плодотворные исследования начали развиваться с середины сороковых годов и результатом их явился ряд основополагающих трудов, выведших отечественную почвенную зоологию на передний край мировой науки.

В настоящем сборнике публикуются некоторые обзорные материалы, в очень большой мере основанные на исследованиях М.С.Гилярова и его многочисленных учеников. Специфика, и я бы сказал, неоспоримое преимущество таких обзоров состоит в том, что доля участия их авторов в разработке рассматриваемых вопросов является весьма значительной, а подчас и решающей.

В первом из помещенных в данном сборнике обзоров М.С.Гиляров и Б.Р.Стриганова рассматривают общий вопрос о роли почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и так наз. малом круговороте веществ. Освещается их участие в процессе гумификации и минерализации органического вещества, разбираются методы количественной оценки почвообразующей деятельности различных групп беспозвоночных. Весьма интересны сравнительные данные о численности основных групп педобионтов в различных природных зонах (от тундры до полупустыни), соображения о размерной классификации этих животных, материалы о трофических связях между ними, а также об их взаимоотношениях с микрофлорой разлагающихся растительных остатков. Особое внимание уделяется вопросу о роли разных групп беспозвоночных в вертикальном перемещении различных компонентов почвенного слоя и о значении их деятельности в создании структурных и химических характеристик этого слоя. Подчеркивается, что различные таксономические группы беспозвоночных, населяющих почву, вследствие кардинальных различий в своей физиологии и экологии, выполняют совершенно разные функции в процессах механического и химического разложения растительных остатков. Оценивается также их роль в энергетических процессах, протекающих в почвенных биогеоценозах. В результате разностороннего рассмотрения широкого круга вопросов, авторы приходят к заключению о возможности активной регуляции почвенных процессов с целью сохранения и повышения плодородия почв.

Остальные три обзора посвящены изучению отдельных групп почвенных беспозвоночных. Д.А.Кривоуцкий рассматривает вопрос о значении панцирных клещей, как индикатора почвенных

условий. Сопоставляются особенности населения орибатид – одной из доминирующих групп почвенных животных – в различных ландшафтно-географических зонах СССР, начиная от тундры и кончая пустынями и влажными субтропиками. Очень показательны материалы по вертикальному распределению клещей в почве этих зон. Автор делает интересную попытку определить численность орибатид в различных почвенно-географических условиях с помощью специальной, предложенной им ранее формулы и анализирует соотношение жизненных форм этих животных в различных зональных типах почв. Рассматриваются также особенности населения орибатид крупных регионов нашей страны и значение вертикальной поясности в горных ландшафтах. Обзор заканчивается анализом влияния хозяйственной деятельности человека на зооценозы панцирных клещей и изложением методики их изучения. Сделан вывод, что эти животные являются хорошим биоиндикатором различных воздействий на почвы и удобной группой для проведения экологических и биогеографических исследований.

В обзоре М.С.Гилярова и Н.Т.Залесской обсуждаются возможности использования энхитреид (также весьма многочисленной группы почвенных беспозвоночных) в биодиагностике почв. Приводятся убедительные данные, свидетельствующие о зависимости комплексов этих олигохет от типов почв, характера преобладающих насаждений, температуры и влажности. Устанавливается отношение отдельных видов энхитреид к различным условиям среды их обитания.

Наконец, обзор Г.А.Коргановой посвящен раковинным корневым – важному компоненту почвенной фауны. Эти простейшие легко реагируют на изменение физико-химических свойств почвы и являются перспективной группой для почвенно-биологических исследований. Приводится классификация почв по наличию в них комплексов тестаид, а также полный список раковинных корневожек СССР с указанием их приуроченности к различного типа почвам.

Содержание настоящего сборника, хотя и не охватывает все группы почвенных беспозвоночных, над которыми ведутся работы в руководимой М.С. Гиляровым Лаборатории почвенной зоологии ИЭМЭЖ АН СССР, но подводит ясные итоги тому, что сделано по ряду важнейших групп этих животных.

Не вызывает сомнений, что предлагаемый вниманию читателей сборник явится серьезным вкладом в дальнейшее развитие почвенной зоологии и что он будет тепло встречен широким кругом зоологов, экологов и почвоведов. Л.П.Познанин

РОЛЬ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ И КРУГОВОРОТЕ ВЕЩЕСТВ

М.С.Гилларов, Б.Р.Стриганова

(Лаборатория почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н.Северцова АН СССР)

Оглавление

Введение	8
Методы количественной оценки участия животных в разложении растительных остатков	10
Результаты количественных исследований деятельности животных в процессах разложения растительных остатков	13
Зависимость скорости и характера разложения растительных остатков от группового состава, распределения и трофической структуры комплексов почвенных беспозвоночных	19
Роль различных групп почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков	25
Участие почвенных беспозвоночных в процессах минерализации и гумификации растительных остатков	42
Роль почвенных беспозвоночных в круговороте зольных элементов и потоке энергии	44
Взаимоотношения между почвенными беспозвоночными и сапротрофными микроорганизмами	
Влияние хозяйственной деятельности человека на активность почвенных беспозвоночных и скорость разложения растительных остатков	51
Заключение	53
Литература	55

Введение

Одним из основных направлений развития почвенной зоологии с самого начала было изучение роли почвенных беспозвоночных в процессах почвообразования и поиски путей актив-

зации полезной деятельности животных с целью повышения плодородия и продуктивности почв. Еще в прошлом столетии деятельность почвенных беспозвоночных рассматривалась как важный фактор разложения растительных остатков и формирования гумусового профиля почвы. Роль животных в создании почвы как особого биокосного тела отмечена в классическом определении почвы, сформулированном В.В.Докучаевым. Первые наблюдения и описания роли животных в разрушении растительных остатков и их гумификации были сделаны почвоведом в конце прошлого и начале текущего столетия. Среди них следует отметить работы П.А.Костычева, Г.Н.Высоцкого, С.С.Неуструева, Н.А.Димо, П.Мюллера, Е.Раманна. В настоящее время сведения по количеству и групповому составу населения почвенных животных являются неперменной составной частью биологической характеристики гумуса (Гиляров, 1965 г.).

При высокой численности беспозвоночных—сапрофагов, непосредственно участвующих в разложении растительных остатков, происходит формирование тонкозернистого гумуса типа мулль или модер. В присутствии дождевых червей большая часть гумифицированного материала находится в виде стабильных минерально—гуминовых комплексов, отличающихся высокой водопрочностью и представляющих основу почвенной структуры. В отсутствие животных в результате деятельности только микроорганизмов образуется кислый или грубый гумус — мор, с большим количеством неразложившихся растительных частиц, сохраняющих клеточную структуру, и с высоким содержанием кислых промежуточных продуктов распада, которые препятствуют поселению животных. Почвы с кислым гумусом отличаются низким содержанием элементов питания растений и низкой продуктивностью (Кононова, 1963; Howard, 1969; Babel, 1972).

Лабораторные наблюдения за ходом и темпами разложения травянистого и листового опада также подтвердили большое значение деятельности животных М.М.Кононова (1963) установила, что при активности одной микрофлоры листовая опад сохраняет свою структуру в течение нескольких лет; но при заселении разлагающейся листвы личинками мух *Sciara* (Diptera, Sciaridae) она в течение нескольких дней превращается в темную однородную массу, напоминающую мулль.

Животные принимают участие не только в образовании однородного гумифицированного слоя на поверхности почвы, они играют большую роль в распределении органического вещества по почвенному профилю и обогащении глубоких горизонтов про-

дуктами распада растительных остатков. Мощность гумусового горизонта почв коррелирует с глубиной проникновения корней растений и глубиной зоогенной активности. Взаимосвязь отдельных компонентов органического комплекса почвы: корневые системы - беспозвоночные - гумус была установлена М.С.Гиляровым (1965). Прокладывая ходы в почве, животные потребляют разлагающиеся там корни растений (детритофаги) или подгрызают живые корни (фитофаги). Некоторые виды дождевых червей, обитающие в глубоких ходах, но питающиеся на поверхности почвы, заносят растительный опад в глубокие минеральные горизонты, где его разложение заканчивается микроорганизмами.

Роющая деятельность животных содействует лучшей аэрации почвы, что, в свою очередь, стимулирует аэробные микробиологические процессы в глубоких частях почвенного профиля. Минеральные соли, образующиеся в результате разложения органических остатков, поглощаются корнями растений, поэтому глубина ходов животных обычно совпадает с глубиной проникновения корней, что было отмечено для разных типов почв (Гиляров, 1965). Таким образом, между подстилкой и минеральными слоями почвы происходят непрерывные миграции животных, амплитуда которых неодинакова в разных зональных типах почв и определяет мощность гумусового горизонта (Ghilarov, 1967; Гиляров, 1970а).

Методы количественной оценки участия животных в разложении растительных остатков

В конце 50-х годов началось проведение количественных исследований деятельности животных в процессах первичного разложения растительных остатков, преимущественно на примере лесных почв. В СССР был разработан метод отпугивания животных с помощью нафталина, предложенный М.С.Гиляровым в 1941 г. для учета деятельности подстилочных сапрофагов на поверхности почвы. Нафталин отпугивает животных и при этом не подавляет деятельность почвенных микроорганизмов (Ghilarov, 1970). С помощью нафталина от животных освобождали участки определенной площади, а затем на них определяли скорость разложения подстилки по разнице ее веса в начале и в конце опыта, в сравнении с контрольными участками, на которых проводили учеты численности и видового состава беспозво-

ночных. Нафталиновый метод был успешно применен Г.Ф. Курчевой в условиях лесостепи (Курчева, 1960, 1971). Ею проведены определения скорости разложения листового и травянистого опада в лесу и степи; было установлено, что при исключении деятельности животных потеря веса растительных остатков резко замедляется. Эффективность деятельности животных определяется в значительной мере погодными условиями. Комбинирование методов отпугивания животных нафталином и искусственного увеличения их плотности на опытных участках показало, что темпы механического разложения растительных остатков находятся в прямой зависимости от численности сапрофагов в почве (Курчева, 1965, 1967, 1971).

Модификация нафталинового метода была разработана в Окридже (США) на экспериментальной биологической станции. На обработанных нафталином и контрольных площадках проводились ежемесячные учеты массы разложившегося опада и динамики численности и видового состава беспозвоночных, преимущественно микроартропод (Crossly, Witkamp, 1964; Witkamp, Crossly, 1966). В этих опытах применялась небольшая доза нафталина — 100 г/м², что снижало численность микроартропод всего на 20%. Поэтому деятельность животных была лишь подавлена, но не исключена полностью. Потеря веса опада в течение нескольких месяцев составила в контроле 55, а в опыте — 40% (Witkamp, Crossly, 1966).

Однако обработка почвы нафталином стимулирует активность некоторых групп микроорганизмов, особенно в остатках растений, богатых азотом (Багдавичене и соавт., 1975). Отпугивающее действие нафталина на животных проявляется в течение нескольких недель. Затем плотность ряда групп беспозвоночных на участках, обработанных нафталином, оказывается выше, чем в контроле (Артемьева и соавт., 1972).

Широко применяются в последние годы методы механической изоляции растительных остатков от животных — с помощью рамок, затянутых снизу и сверху капроновой сеткой, препятствующей проникновению животных из почвы. В рамки помещалась навеска опада, разлагающегося под действием абиотических факторов и микроорганизмов (Курчева, 1975; Karkanis, 1975). Более эффективным является метод изоляции растительных остатков с помощью мешочков из капроновой сетки. Метод был разработан в Англии на Ротамстедской опытной станции (Edwards, Heath, 1963). Применение сетки с разными размерами ячеек позволило провести дифференцированную изоляцию

растительного опада от всех животных (диаметр ячей 0,003мм) или только от представителей мезофауны (диаметр 0,5 мм), или допускать в сетки всех животных, включая крупных дождевых червей (размер ячей 3-4 мм). Полевые опыты показали, что дубовый опад с крупными ячейками разложился в полевой почве за 5 месяцев на 93%, в мешочках с мелкими ячейками - на 12%. В лесной почве в течение года при участии всех животных разложилось 80% опада, при участии только микрофауны - 24% (Heath, Arnold, Edwards, 1966).

В аналогичных опытах с отдельными видами листового опада в течение зимы в Англии при участии всех групп животных разложилось 94% листы дуба и 65% листы бука, а при участии микроартропод - соответственно 38 и 35% (Edwards, Heath, 1963). Расчеты суточной потери веса опада показали, что в мешочках с мелкими ячейками она составляет в среднем 0,2%, а в контроле (без мешочка) - 0,5% (Wikamp, Olson, 1963).

Оценка роли отдельных групп или видов сапрофагов в разложении растительных остатков может быть проведена на основе прямых учетов пищевого рациона животных. При этом измеряется как скорость потребления пищи, так и ее усвояемость, что дает возможность определить эффективность того или иного вида в механическом разрушении опада и в химической трансформации растительного материала (Стриганова, 1975 а). Величина показателей пищевой активности сапрофагов зависит от состава пищи, возраста и физиологического состояния животных, а также гидротермических условий. Все эти факторы следует учитывать при экстраполяции результатов лабораторных определений пищевой активности почвенных сапрофагов на природные популяции (Стриганова, 1972).

Оценка роли животных в химическом преобразовании органического материала и потоке энергии может быть проведена на основе сравнения калорийности или химического состава пищи и экскрементов животных. Такие определения показывают характер химических превращений растительных остатков в организме животных - степень их минерализации, интенсивность разложения клетчатки, преобразования азотсодержащих соединений (King, Heath, 1967; Petruszewicz, Mactadyen, 1970; Стриганова, 1975 а).

Результаты количественных исследований деятельности животных в процессах разложения растительных остатков

Разработанные методы позволяют в полевых условиях измерять скорость механического разложения растительных остатков при участии всех или отдельных размерных групп почвенных беспозвоночных. В сосново-широколиственных лесах Подмосковья исследовали скорость разложения смешанного опада дуба и сосны в мешочках из нейлоновой сетки (Перель, Карпачевский, 1966, 1968). В мешочках с крупной ячейей, через которую могут проползать дождевые черви, разложение опада происходило в 2-3 раза быстрее, чем в контроле (без доступа животных). Но в участках того же леса с низкой численностью червей в почве разложение опада шло примерно с одинаковой скоростью в контроле и опыте. В этих лесах основными разрушителями являются дождевые черви, и скорость разложения пропорциональна их численности.

Активность тех или иных форм почвенных сапрофагов в разложении растительных остатков зависит не только от плотности животных, но и от величины пищевого рациона. Например, в дубраве Курского заповедника черви *Dendrobaena octaedra* при численности 171 экз/м² разрушают до 36 г опада в месяц, диплоподы *Chromatoiulus rossicus* - 5 г опада при плотности 15 экз/м², мокрицы *Trachelipes rathkei* - 2 г опада при плотности 9 экз/м² и личинки *Tipula scripta* - 2 г опада при плотности 4 экз/м² (Курчева, 1972). В целом при участии животных в благоприятных погодных условиях в степных и лесных участках разложение опада протекает в 3-8 раз быстрее, чем при воздействии только микрофлоры (Курчева, 1960, 1971).

Животные наиболее активно разрушают и потребляют выщелоченный опад, из которого удалены мало съедобные для них соединения, к которым некоторые авторы относят полифенолы (Heath, King, 1964; Lofty, 1974). Выщелоченная листва, пролежавшая на поверхности почвы несколько месяцев, быстрее разрушается животными, что было показано на примере сравнения скорости зоогенного разложения опада "зимней" и "летней" форм дуба в Курском заповеднике (Курчева, 1966).

В процессе питания почвенные сапрофаги проявляют избирательность по отношению не только к виду и степени предварительного разрушения, но и к возрасту листьев и условиям их развития на дереве. Например, листья, развивающиеся на более освещенной стороне кроны, оказываются более плотными и ме-

нее съедобными для животных, чем теневые, более мягкие листья (Heath et al., 1966). Старые листья менее съедобны, чем молодые, что было установлено в опытах при кормлении животных сорванной и высушенной листвой (Edwards, Heath, 1975).

Более съедобные для животных виды опада разлагаются в подстилке быстрее. Например, в широколиственном лесу опад ольхи и ясеня практически полностью разлагается в течение 9 месяцев. Несколько медленнее разлагается листва граба и липы. Опад дуба в течение первого года разлагается на 73%. Основную роль в его разложении играют дождевые черви (Karkanis, 1975).

Наиболее высока активность животных в лесных почвах, где создаются наиболее благоприятные для деятельности беспозвоночных гидротермические условия под пологом древесного покрова. В лесах разложение опада при участии животных протекает наиболее интенсивно, и поэтому лесные почвы послужили моделью для многих исследований функционирования комплексов почвенных сапрофагов и отдельных групп беспозвоночных в процессах деструкции (Drift, 1962, 1963; Dunger, 1963; Гиляров, 1967, 1970а; Стриганова, 1971; MacBrayer, Reichle, 1971).

Однако животные принимают активное участие в разложении растительных остатков и в экосистемах других типов. В высокогорьях Карпат сравнивалась скорость разложения опада в горно-луговых и горно-лесных почвах в присутствии животных и без них (Царик, 1975): в сосняке-черничнике запас подстилки составлял 345 ц/га, зоомасса почвенных беспозвоночных - 8-72 кг/га; в течение года разложилось при участии животных 27,7% опада, в контроле 12,0%. На разнотравных лугах запас подстилки составляет 101,5 ц/га, зоомасса - 49-132 кг/га; за год разложилось 37,6% опада, в контроле - 16,6%.

В дубравах лесостепи на территории Центрально-Черноземного заповедника животными разлагается 78% общего количества опада, а в степных участках - 13% (Злотин, 1972). В степях резкие колебания гидротермических условий на поверхности почвы тормозят деятельность животных в отдельные периоды. В условиях Западной Сибири было установлено, что пик активности почвенных животных-разрушителей наблюдается в июле-августе. В июне ведущим фактором разложения является активность почвенных микроорганизмов. В степи максимальная активность разложения растительного опада при

участии всех групп живых организмов наблюдается при влажности почвы свыше 70% и высокой температуре (Мордкович и соавт., 1975, 1976).

Беспозвоночные-сапрофаги принимают активное участие и в разложении отмерших корней растений. Наиболее активными разрушителями являются нематоды, эхитреиды, дождевые черви, панцирные клещи, личинки насекомых (Гиляров, 1968). Выказывалось предположение, что основным фактором разложения корней является почвенная микрофлора (Злотин, 1975). Однако по данным этого же автора наиболее активное разложение корней наблюдается в слое 10-30 см, где сосредоточена основная масса животных. Кроме того, в полевых опытах было установлено, что закопанные в почву отмершие растительные остатки активно заселяются беспозвоночными, плотность которых там выше, чем в окружающей почве, что стимулирует процессы разложения и минерализации (Naglitsch, 1966).

Изоляция растительных остатков в нейлоновых сетчатых мешочках использовалась и для оценки роли животных в разложении пожнивных остатков на пахотных почвах. Опыты с остатками ржаной соломы и стеблей люцерны проводили в ГДР на аграрной опытной станции в Мюнхеберге. Растительные остатки разрезали на кусочки длиной 1 см и закладывали на различную глубину в пахотную почву на полтора года (Naglitsch, 1966; Naglitsch, Grabert, 1968; Naglitsch, Matschke, 1970). Проводился регулярный учет потери веса растительного материала, содержания влаги, зольного остатка, гумусовых веществ, азота, углерода, численности и видового состава почвенных беспозвоночных. Было установлено, что растительные остатки заселяются микроартроподами, составляющими в данных почвах основу животного населения. Животные стимулируют механическое разложение и процессы минерализации растительных тканей. Отмечены сукцессионные изменения комплекса микроартропод, соответствующие изменениям микробного населения. Эти беспозвоночные, очевидно, не принимали непосредственного участия в процессах гумификации растительных остатков, так как в вариантах с высокой численностью коллембол и при анализе экскрементов коллембол было обнаружено, что содержание гумусовых веществ в них ниже, чем в контроле (Naglitsch, 1965). Микроартроподы в полевых почвах являются в основном регуляторами микробных сукцессий и состава микрофлоры. Эти выводы подтвердились и сопоставлением темпов заселения животными различных видов пожнивных остатков на полях. Микроартроподы появляются в большом количестве там

после того, как в растительном материале достигается высокий уровень плотности микроорганизмов, осуществляющих начальные стадии разложения (Madge, 1965).

В разложении растительных остатков в пахотных почвах большую роль играют дождевые черви и нематоды. При искусственном подавлении деятельности животных нафталином скорость минерализации растительных остатков резко замедляется (Багданавичене и соавт., 1972; Эйтминавичюте, 1975; Атлавините, 1975).

Скорость разложения остатков различных полевых культур варьирует, что определяется различиями их пищевой ценности для животных. При закапывании в почву остатков разных частей растений было установлено, что численность беспозвоночных снижалась в ряду: листья - корни - стебли. Остатки листья и корней хлопка быстрее разлагаются, чем опад соответствующих частей кукурузы и риса (Tadros, 1976).

Почвенные беспозвоночные играют большую роль в разложении и минерализации экскрементов крупного рогатого скота, способствуя высвобождению элементов питания из растительных остатков, не переваренных травоядными животными. На первых стадиях разложения навоза большую роль играют копрофаги. На последних стадиях навоз заселяется типичными почвенными формами (Чернова, 1966). В первые дни после попадания экскрементов скота в почву особенно большое значение имеют личинки насекомых. Максимальная плотность копробионтных двукрылых в навозе на пастбищах наблюдалась в первые трое суток (Абрамов, 1966). Детальные описания сукцессий беспозвоночных в процессе разложения навоза в условиях Подмосквья были даны Н.М.Черновой (1966) при изучении разложения навозного компоста. Наблюдения за сукцессиями крупных беспозвоночных и микроартропод в экскрементах скота на пастбище в Японии проведены Y. Nakamura (1965 a, b, 1976). В процессе разложения и "старения" навоза видовое разнообразие животных возрастает. При этом сохраняется основная закономерность смены специализированных копробионтных форм беспозвоночных почвенными сапрофагами, которая описана на примере разных таксономических групп. Выявлено три основных этапа биогенной деструкции навоза в почве на основе комплексного изучения сукцессий микроорганизмов, беспозвоночных животных и химических процессов разложения органических остатков в полевых условиях: 1. Разложение легкоподвижных белковых соединений и углеводов. В этот период наблюдается максимум численности амев, энхит-

реид, нематод, хищных и сапротрофных клещей. 2. Разложение более стабильных соединений (клетчатки и др.), что сопровождается снижением плотности коллембол и гамазовых клещей и увеличением численности оribатид. 3. Заселение навоза почвенными формами беспозвоночных. При обработке навоза нафталином наблюдается резкое снижение численности микроартропод и увеличение активности грибов и аммонификаторов. При этом процессы минерализации навоза тормозятся (Алейникова и соавт., 1975).

Проводились количественные исследования скорости разложения навоза личинками *Aphodius rufipes* и червями *Lumbricus terrestris*: свежий коровий навоз закладывали в трубки и закапывали в песок или садовую землю, заселенные определенным количеством животных. Потеря веса органического вещества в варианте с личинками навозников в 6-7 раз превышала величину ассимиляции пищи у личинок и составляла 0,62 г/экз, в варианте с червями - 0,75 г/г массы червей. При совместном заселении проб личинками жуков и червями эти беспозвоночные не конкурируют между собой при достаточном количестве органического субстрата, и скорость разложения навоза представляет суммированную величину активности тех и других копрофагов (Holter, 1977). Личинки жуков-навозников весьма активно способствуют минерализации навоза. Установлена корреляция между численностью навозников на пастбище и продуктивностью растений (Bornemissa, Williams, 1970).

Исследовали скорость разложения экскрементов диких травоядных животных и насекомых-фитофагов в почве при участии сапрофагов и сапротрофной микрофлоры. Экскременты лося, косули, серой полевки и зеленой дубовой листовертки перемешивали с опадом и помещали в почву в мешочках. Опад в этих опытах разлагался быстрее, чем в окружающей почве, в результате более высокой плотности сапротрофных организмов, привлекаемых экскрементами животных. Потеря веса в течение двух месяцев составляла в экскрементах лося - 25%, косули - 37%, полевки - 55%; экскременты листовертки разлагались фактически полностью. Почвенные беспозвоночные более активно участвовали в разложении экскрементов косули (72% от общей потери веса), нежели лося (45%) (Злотин, Ходашова, 1972). Этот опыт показывает, что животные являются существенным фактором, определяющим скорость разложения растительных остатков, в первую очередь их механического разрушения.

Роль отдельных групп сапрофагов в разрушении раститель-

ных остатков оценивается на основании активности их питания с учетом избирательности в отношении разных видов опада и частей растений. Экстраполяция результатов лабораторных опытов на природные популяции подстилочных беспозвоночных показала, что, например, на Северном Кавказе в смешанных лесах диплоподы потребляют в течение месяца до 400 кг подстилки/га. При величине запаса подстилки 2,5–3 т/га эти сапрофаги могут переработать фактически весь опад в течение активного сезона (Стриганова, 1969). В горно-лесных почвах Тальша диплоподы перерабатывают до 250 кг листового опада на 1 га в месяц и являются основными первичными разрушителями подстилки (Striganova, 1971). В низкогорном поясе Карпат диплоподы при плотности 30–87 экз/м² разрушают опад до 1,2 г/м² в сутки (Стриганова, 1974).

Результаты деятельности сапрофагов учитываются в некоторых случаях по количеству выброшенных в почву экскрементов. Например, по определениям Т.А.Лашак, пустынные мокрицы *Hemilepistus cristatus* выбрасывают из норок ежедневно до 4,5 мг экскрементов и 10 мг почвы, обогащенной минеральными солями (Стриганова и Валиахмедов, 1975). Коллемболы, по определениям Соудека и Шаллера, в широколиственных лесах Европы продуцируют в год свыше 180 мл/м² экскрементов, что соответствует слою гумуса толщиной 0,2 мм (Brauns, 1968).

Для ряда групп почвенных сапрофагов установлена сезонная динамика продукции экскрементов, позволяющая рассчитать эффективность этих животных в формировании гумусового профиля почв. Максимальная активность дождевых червей совпадает с периодами высокой влажности почвы. В широколиственных лесах восточной Европы максимум продукции копролитов, выброшенных на поверхность почвы, достигает 500 г/м² и наблюдается в апреле–мае и ноябре (Zajonc, 1967). В Нидерландах многоножки *Glomeris marginata* имеют также два пика активности – летом и в середине осени. В это время ежедневная продукция экскрементов составляет у взрослых особей 100–150 мг/экз (Drift van der, 1975). Активная деятельность беспозвоночных-сапрофагов в подстилке приводит к формированию тонкозернистого гумусового профиля муллевого типа.

Зависимость скорости и характера разложения
растительных остатков от группового состава,
распределения и трофической структуры комплексов
почвенных беспозвоночных

Полевые определения роли животных в разложении опада нередко дают заниженные результаты, так как в вариантах с полной изоляцией опада от животных могут оказаться отдельные представители почвенной фауны, которые быстро размножаются и превышают контрольные цифры, что неоднократно наблюдалось при проверке результатов определений (Курчева, 1975). Однако результаты всех опытов, проведенных в разных природных районах СССР на различных видах растительного материала, убедительно показывают, что животные принимают весьма активное участие в разных этапах разложения и минерализации растительных остатков и, прежде всего, в их первичном разрушении (Гиляров, 1970а).

Количественные исследования участия животных в процессах разложения показывают прямую зависимость между обилием животных и скоростью круговорота веществ. При этом первостепенное значение имеет активность сапрофагов в почве, питающихся растительными остатками или сапротрофными микроорганизмами.

Лесные почвы отличаются высоким видовым и групповым разнообразием сапрофагов и высоким уровнем их численности. В климатических районах, где гидротермический режим почв неблагоприятен для активной жизнедеятельности животных в течение длительного периода (низкая температура или недостаток влаги), наблюдается общее снижение численности почвенных беспозвоночных, обеднение группового и видового состава и снижение доли сапрофагов в общей численности и массе. Например, в смешанных и широколиственных лесах умеренного пояса сапрофаги составляют 80% от общей зоомассы почвенных животных, в луговых степях — 96% (Гиляров, 1965), а в полупустынных ландшафтах их доля снижается до 10–20%. Там основу комплекса почвенных животных составляют фитофаги, питающиеся сочными растительными тканями (Гиляров, 1970б). В таблице 1 показана плотность основных групп почвенных беспозвоночных в почвах разных природных зон СССР. Сюда включены группы животных, принимающих непосредственное участие в процессах разложения растительных остатков или, по крайней мере, в регуляции численности сапротрофной микрофлоры.

Между размерами беспозвоночных и численностью представи-

Таблица 1
 Численность основных групп почвенных беспозвоночных в различных природных зонах Европейской части СССР (экз/м²) (по Гилярову и Чернову, 1975) *

Группа животных	Типичные тундры	Тайга	Широколиственные леса	Луговые степи	Сухие степи	Полупустыни
Нематоды	2 млн.	15 млн	17 000	30 млн	0	0
Энхитреиды	1200	10 000	3 700	2 000	0	0
Дождевые черви	10	20	500	114	12	0
Гамазовые клещи	3000	13 000	3 000	5 000		
Панцирные клещи	4500	80 000	50 000	80 000	50 000	3500
Тироглифидные клещи	0	800	20 000	100		
Диплоподы	0	20	133	80	2	0
Коллемболы	44 200	12 000	12 000	8 000		4 000
Личинки жуков	0	24	114	152	68	410
Личинки двукрылых	120	400	100	33	8	48

* Пробелы в таблице означают отсутствие данных.

телей отдельных размерных групп существует обратная зависимость, которая в графическом изображении на двойной логарифмической шкале представляет почти прямую линию (Гиляров, 1975).

В почвенной зоологии принята размерная классификация животных для удобства исследования отдельных групп и оценки их деятельности. Для каждой размерной группы разработаны специфические методы учета и изучения их экологических потребностей. Мельчайшие представители почвенной фауны – простейшие, коловратки и нематоды – являются физиологически водными животными. Они обитают в микроскопических полостях почвы, заполненных капельной влагой, или прилипают к минеральным частицам, удерживаясь силой поверхностного натяжения водной пленки. Более крупные формы – микроартроподы – обитают в полостях и ходах других животных и корней и активно передвигаются вдоль почвенного профиля, участвуя в перераспределении органических остатков. Крупные представители почвенного населения – личинки крылатых насекомых, многоножки, дождевые черви – способны к рытью ходов и нор. Это – основные агенты формирования почвенного профиля, перемещающие остатки растений с минеральными слоями почвы, участвующие в перераспределении элементов питания растений. Их деятельность обуславливает многие физические свойства почвы – скважность, степень аэрации, глубину аккумулятивного горизонта и др. (Гиляров, 1965).

Названия отдельных размерных групп (нано-, микро-, мезо- и макрофауна) широко используются в литературе. Но эти термины у разных авторов имеют различное значение, что нередко вносит путаницу в порядок распределения животных по размерным группировкам в конкретных исследованиях. Поэтому в СССР недавно была предложена система наименований размерных групп беспозвоночных, представляющая, в сущности, старую традиционную классификацию с некоторыми терминологическими усовершенствованиями (Гиляров, 1975): наннофауна – простейшие; микрофауна – микроартроподы; мезофауна – крупные почвенные беспозвоночные: личинки насекомых, многоножки, пауки, мокрицы, дождевые черви; макрофауна – позвоночные животные. Некоторые представители почвенной фауны, однако, плохо укладываются в эту классификацию – коловратки, нематоды и энхитреиды. Эти животные по своим размерам и экологическим особенностям занимают промежуточное положение между отдельными группировками.

Размерная классификация почвенных беспозвоночных была

использована и для оценки деятельности разных форм животных при разложении растительных остатков. Например, среди сапрофагов были выделены группировки первичных и вторичных разрушителей (Dunger, 1964). Первые (мезофауна) рассматривались преимущественно как механические разрушители растительных остатков. Они способны размельчать и мацерировать большую массу растительных тканей. Вторые (микрофауна) питаются экскрементами первичных разрушителей и заканчивают размельчение кусочков тканей с сохранившейся клеточной структурой, не переваренных первичными разрушителями. При этом предполагалось, что первичные разрушители только мацерируют растительные остатки, но не изменяют их химический состав, так как усваивают в основном микробные клетки, развивающиеся в отмершем растительном материале. Вторичные разрушители способны и к химической трансформации органического вещества (Dunger, 1963, 1964).

Такая точка зрения сложилась на основании исследований, показавших, что степень усвоения беспозвоночными растительных остатков очень низка, порядка 3-5%, и что они не имеют ферментов, способных расщеплять структурные компоненты растительных тканей - клетчатку и лигнины. Кроме того, при анализе экскрементов первичных разрушителей в них было обнаружено не увеличение, а частичное снижение концентрации гумусовых веществ по сравнению с их пищей (Dunger, 1963). Однако более поздние исследования пищевых потребностей и пищевой активности ряда первичных и вторичных разрушителей показали, что среди крупных и мелких почвенных животных имеются более или менее специализированные потребители отдельных компонентов разлагающихся растительных остатков. При этом у сапрофагов взаимоотношения с сапротрофной микрофлорой не ограничиваются лишь трофическими связями; у них установлены различные формы симбиотических и синергических отношений, что повышает эффективность биогенной трансформации органического вещества в почве (Козловская, 1972, 1976).

В разных условиях одни и те же стадии разложения растительных остатков выполняются представителями различных групп почвенного животного населения. Например, в тропических лесах основную роль в механическом разрушении опада играют микроартроподы, численность которых в периоды листопада возрастает в десятки раз. В опытах по определению скорости разложения опада в мешочках из нейлоновой сетки при доступе только микрофауны опад полностью разлагается в течение нескольких недель (Madge, 1965, 1969).

В тайге большое значение в первичном разрушении хвойного опада имеет деятельность клещей-фтиракарин, которые минируют опавшие иглы и выедают мезофильную ткань (Wallwork, 1967, 1970).

В смешанных и широколиственных лесах умеренной зоны первичное разложение опада осуществляется в основном представителями мезофауны. В равнинных лесах центральной России наиболее активной группой являются дождевые черви (Perel et al., 1966, 1971). Коэффициент корреляции между численностью дождевых червей и мощностью гумусового горизонта составляет 0,78 (Кудряшева, 1976). В некоторых типах дубрав лесостепной зоны исключение деятельности мезофауны, однако, не снижает темпов разложения подстилки, что свидетельствует о значении микроартропод в этих процессах (Кудряшева, 1976).

В горных и равнинных широколиственных лесах большое значение в разложении опада имеет пищевая активность крупных членистоногих - диплопод, мокриц, личинок двукрылых, относящихся к комплексу сапрофагов. Наряду с дождевыми червями все эти беспозвоночные непосредственно участвуют в механическом разрушении опада, перемешивании его с минеральной почвой, частичной минерализации и гумификации и формировании гумусового слоя почвы (Гиляров, 1965; Brauns, 1968; Тишлер, 1971; Edwards et al., 1970; Mraz, 1975).

Состав животного населения почвы и характер его вертикального распределения обуславливает и локализацию процессов разложения растительных остатков. Например, в бурых почвах под широколиственными лесами, где основная масса животных сосредоточена в подстилке, разложение опада в основном осуществляется на поверхности почвы, и при этом формируется гумусовый горизонт модерного типа. В серых лесных почвах, где большую часть населения составляют дождевые черви, обитающие в минеральных горизонтах, они заносят листовую опад в свои ходы, и процессы разложения, благодаря этому, смещаются в минеральные слои почвы, что содействует углублению аккумулятивного горизонта (Гиляров, Перель, 1970, 1973).

Механическое разрушение растительного материала в почве осуществляется только животными и не дублируется никакими другими группами организмов, населяющих почву. Поэтому темпы механического разрушения растительных остатков прежде всего зависят от уровня численности и трофической структуры комплексов животного населения. Активность животных определяет в основном соотношение процессов аккумуляции и разложе-

ния органических остатков в разных типах почв (Гиляров, 1970 а; Стриганова, 1971; Гиляров, Стриганова, 1971).

В процессах механического разрушения происходит многократное увеличение поверхности растительных тканей, доступной для микроорганизмов. Таким образом, животные одним только механическим воздействием на растительные остатки стимулируют процессы химического разложения, осуществляемые микрофлорой. В разных типах почв животные пропускают через кишечник 20–100% массы растительных остатков, ежегодно поступающей в почву в виде опада (Nickolson et al., 1966).

Деятельность беспозвоночных-фитофагов также способствует вовлечению в почву органического вещества и его минерализации. Однако одновременно с этим фитофаги снижают первичную продуктивность биоценозов (Гиляров, 1967). Сапрофаги в процессе питания высвобождают энергию и элементы питания растений, "законсервированные" в растительных остатках, и тем самым содействуют увеличению продуктивности биогеоценозов. В наземных экосистемах фитофаги потреляют лишь незначительную часть первичной продукции, составляющую в гумидных районах 1–4 и в аридных – 5–10% (Злотин, Ходашова, 1974). Остальная часть первичной продукции поступает в почву после отмирания растительных тканей и становится источником жизни сапротрофных организмов. В высокопродуктивных экосистемах, к которым можно отнести луговые степи и широколиственные леса (в умеренном поясе), общая величина зоомассы не превышает 1% от фитомассы. Причем почвенные беспозвоночные составляют основную ее часть – до 95% (Чернов и соавт., 1967; Чернов, 1975).

Деятельность почвенных беспозвоночных-сапрофагов является одним из ведущих факторов, определяющих скорость круговорота веществ и высвобождения в почве элементов питания растений. Комплекс почвенных сапрофагов, т.е. беспозвоночных, живущих за счет вещества и энергии растительных остатков, различается по характеру пищевых связей. Среди них можно выделить по крайней мере 3 группы животных, потребляющих разные компоненты органического вещества почвы (Стриганова, 1975 б, 1976): 1. Сапрофаги-первичные разрушители. Это – наиболее специализированные формы, питающиеся отмершими частями растений, сохраняющими клеточную структуру. 2. Детритофаги – потребители сильно разрушенных остатков растений и животных, утративших структуру, и продуктов их разложения. Эти животные переваривают также отмершие и жи-

вые микробные клетки. 3. Микрофитофаги – потребители сапротрофных микроорганизмов, развивающихся на растительных остатках в почве. Микрофитофаги проявляют избирательность в отношении отдельных групп и видов грибов и бактерий,

Пищевая избирательность сапрофагов во многих случаях определяется условиями их местообитаний и варьирует у представителей одних и тех же видов в разных природных районах.

Пищевые связи отдельных групп почвенных беспозвоночных-сапрофагов определяют и их функции в процессах разложения растительных остатков. Сапрофаги – первичные разрушители в основном осуществляют размельчение растительных тканей, частичное разложение клеточных стенок и клеточных включений, которое продолжается детритофагами. Последние осуществляют также перемешивание органических и минеральных компонентов почвы, образующих комплексные соединения. Экскременты детритофагов и первичных разрушителей обогащены минерализованными продуктами обмена и микроорганизмами, размножающимися в кишечнике животных. Беспозвоночные-микрофитофаги играют большую роль в регуляции группового состава сапротрофной микрофлоры. Выедая одни формы, они способствуют развитию других и тем самым ускоряют темпы микробной сукцессии (Чернова, 1977). Трофическая структура комплекса почвенных беспозвоночных, соотношение численности представителей отдельных трофических групп сапрофагов и их вертикальное распределение в конечном счете определяют функции животных в процессах деструкции, соотношение зоогенного и микробного факторов и локализацию процессов разложения в разных горизонтах почвы.

Роль различных групп почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков

Отдельные группы почвенных беспозвоночных резко различаются по уровню численности и своим экологическим требованиям, что определяет и разнообразие их функций в разложении растительных остатков.

Простейшие. Значение простейших в почвенных процессах связано в основном с регуляцией численности бактерий. Найдена довольно четкая обратная зависимость между уровнем численности бактерий и простейших. Последние при массовом размножении могут сильно снижать бактериальную массу (Stout, Neal, 1967). Колебания численности простейших являются основной причиной сезонных и суточных "пульсаций" численности бактериофлоры (Stout, 1973). При наблюдениях за динамикой

численности почвенных организмов при реколонизации почвы на месте пожара было отмечено, что вспышки размножения простейших следуют, как правило, за повышениями плотности бактерий (Stout, Heal, 1967; Stout, 1973).

Простейшие проявляют известную избирательность по отношению к определенным группам микроорганизмов. Так, степень предпочтения уменьшается в ряду: бактерии, дрожжи > > грибы > некоторые группы водорослей > актиномицеты, большинство грибов и водорослей (Stout, 1974).

В присутствии простейших активизируется деятельность олигонитрофильных форм (Николюк, Тапильская, 1976). Простейшие могут питаться и аморфным органическим детритом — продуктами жизнедеятельности других представителей почвенных беспозвоночных и микроорганизмов. Они могут переваривать клетчатку с помощью симбиотических бактерий (Stout, Heal, 1967; Schönborn, 1965).

В полярной пустыне почвенные простейшие большей частью питаются бактериями. В других областях для них характерна альгофагия и детритофагия. Последняя особенно распространена среди раковинных амёб. Питание грибным мицелием установлено у форм, обитающих в лесных почвах (Stout, 1974).

Биомасса простейших в лесной подстилке и верхнем слое почвы составляет 1–10 г/м² (Гиляров, 1970а). Среди них по биомассе преобладают амёбы, а по численности — жгутиковые. Простейшие влияют на темпы круговорота элементов питания растений, принимая непосредственное участие в высвобождении азота при разложении грибного мицелия. У них основной конечный продукт белкового обмена — аммиак, выделение которого зарегистрировано уже через 6 ч после начала питания. Пищевая активность простейших стимулирует также высвобождение фосфатов (Stout, Heal, 1967).

Нематоды. Данная группа занимает промежуточное положение между нанно- и микрофауной. Распределение и плотность нематод в почве определяются не только абиотическими факторами, но и в большой мере содержанием органических остатков или живых растений. Эти беспозвоночные привлекаются к очагам гниения, которые они находят по интенсивному выделению углекислоты (Парамонов, 1962). В муллевых почвах широколастных лесов численность нематод достигает 30 млн/м², а в грубом гумусе — 17 млн/м² (Twinn, 1974).

Среди свободноживущих почвенных нематод выделяют несколько трофических группировок (Парамонов, 1962; Banage, 1963; Yeates, 1971). Многие виды питаются почвенной сап-

ротрофной микрофлорой, водорослями, продуктами разложения тканей высших растений. Среди почвенных нематод имеется много фитопаразитов и хищников, питающихся простейшими и более мелкими нематодами. Ряд форм — специализированные микофаги, обладающие ферментами, которые расщепляют стенки и включения грибных гиф (Судакова, Шубина, 1965). Пищевые рационы нематод очень велики, так как эти беспозвоночные отличаются весьма быстрыми темпами роста и развития. На примере *Rhabditis* установлено, что они ежедневно потребляют массу бактерий, в 10 раз превышающую их массу — около 15 мг. Плодовитость самок прямо пропорциональна количеству потребленной пищи (Twinn, 1974).

Нематоды не принимают прямого участия в процессах деструкции, однако они играют большую роль как регуляторы группового состава и активности микрофлоры. Среди почвенных нематод микроротиляриды составляют более трети от общей численности (Banage, 1963). Кроме того, нематоды принимают участие в механическом разрушении растительных тканей: они вбуравливаются в отмершие ткани и, с помощью своих ферментов, разрушают клеточные стенки, открывая путь проникновения в растения более крупным беспозвоночным-сапрофитам. Деятельность нематод имеет большое значение при разрушении корней. Процесс отмирания корней часто начинается при заражении их фитопаразитическими нематодами. В очаги гниения в корнях затем проникают сапробиотические формы, которые уступают место сапрофитам, утилизирующим структурные компоненты растительных тканей (Парамонов, 1970). Тела нематод после отмирания представляют легкоусвояемый богатый белком субстрат, который быстро используется некрофитами и микроорганизмами, высвобождающими азот в доступной для растений форме (Banage, 1963). В лесной подстилке выделено 3 группы видов нематод, сменяющих друг друга на разных этапах разложения опада. Сукцессионная смена видов нематод в изолированных пробах растительных остатков соответствует порядку их вертикального распределения по профилю подстилки (Новикова, 1972).

Наиболее активными разрушителями растительных остатков среди представителей почвенной микрофауны являются панцирные клещи и коллемболы.

Панцирные клещи непосредственно участвуют в разрушении остатков высших растений и грибов. Плотность их в почвах умеренного пояса измеряется десятками тысяч (Криволицкий, 1976). Оribатиды совершают глубокие миграции в почве.

Они являются активными разрушителями корней растений (Гиляров, 1968).

Многие формы панцирных клещей трофически специализированы. Среди них выделены группы сапрофагов (в узком смысле) микофагов, альгофагов, некрофагов, хищников и формы со смешанным питанием (Lebrun, 1971; Luxton, 1972; Wallwork, 1967, 1970). Состав пищи орибатид и величина их пищевых рационов исследовались в лабораторных культурах и у особей, собранных из природных местообитаний, путем вскрытия кишечника (Hartenstein, 1962; Woodring, Cook, 1962; Farahat, 1966; Kowal, Crossly, 1971; Luxton, 1972). Орибатиды способны к активному разложению клетчатки в растительных остатках и частичной их минерализации (Стриганова, 1975 г).

Панцирные клещи заселяют также экскременты травоядных животных. Однако там они в основном питаются грибами и другими представителями микрофлоры, о чем свидетельствует характер сукцессионных изменений их комплексов, сопряженных с сукцессиями микроорганизмов (Cernova, 1970).

Орибатиды потребляют ежедневно массу пищи порядка 10% своего веса (Engelmann, 1961). При этом 96% потребленной энергии уходит на дыхание (Berthet, 1963).

В лабораторных условиях исследовали активность панцирных клещей в переработке мицелия грибов в почве осинового леса (Mitchell, Parkinson, 1976). Было установлено, что клещи *Ceratozetes kananskis*, обитающие в ферментативном и гумусовом слое подстилки, потребляют ежегодно 424 мг/м² пищи, или 3% сухого веса. В целом орибатиды потребляют ~ 6 г/м² грибов, или 2% ежегодного урожая. Установлена временная корреляция между пиком биологической активности почвы и максимумом пищевой активности орибатид.

Представители групп Mesostigmata и Astigmata являются преимущественно хищниками и некрофагами. Их основные пищевые объекты — коллемболы, протуры, нематоды, энхитреиды (Rodriguez et al., 1962). Некоторые виды питаются гифами и спорами грибов (Karg, 1963; Faasch, 1967). В подстилке широколиственных лесов эти группы клещей играют большую роль в пищевых цепях как потребители сапрофагов. Уроподо-вые клещи-микофаги менее активны, их численность и масса не достигают высокого значения. К комплексу почвенных сапрофагов принадлежат также многие виды гиетроглифоидных клещей (Dunger, 1964; Wallwork, 1967). В целом на долю почвенных клещей приходится ~ 2% потока энергии, поступающей в почву с растительными остатками (Криволуцкий, 1976).

Клещи играют большую роль в процессах разложения растительных остатков в пахотных почвах, как стимуляторы микробных сукцессий. Внесение в почву растительных остатков приводит к резкому возрастанию численности микроартропод. Среди них особенно высокой численности на определенных стадиях разложения достигают формы с коротким циклом развития - тарзонеомидные, тироглифидные, гамазовые клещи (Чернова, 1972). При этом доминирование определенных групп клещей зависит от характера растительного материала. Например, при внесении в почву соломы через 140 дней в ней преобладают панцирные клещи; в остатках люпина доминируют тарзонеомидные клещи, начиная с 90-го дня (Eitminavičiute et al., 1976).

Коллемболы. Эти беспозвоночные обитают в основном в подстилке и верхнем слое почвы и не совершают глубоких миграций. Коллемболы имеют трофические связи с различными группами низших растений. Однако в их кишечнике в определенные сезоны важной составной частью пищи является пыльца хвойных (Petersen, 1971). Кроме того, коллемболы потребляют в небольшом количестве ткани сильно разложившегося листового опада (*Tomocerus*, *Orchesella*, *Folsomia*, *Onychiurus*, *Isotoma*, *Hypogastrura*), остатки животных, органический детрит, а иногда хищничают (*H. purpureus*, *I. grandiceps*, *I. viridis*, *Friesea* spp.) (Christiansen, 1964; Rusek, 1975). В пределах одного местообитания у коллембол выражена определенная избирательность по отношению к группам микроорганизмов или растительным остаткам (Healey, 1967; Müller, Beyer, 1965; Petersen, 1971). Некоторые коллемболы имеют симбиотические связи с микроорганизмами и, с их помощью, переваривают клетчатку (Christiansen, 1964).

Представители данной группы являются типичными вторичными разрушителями растительных остатков. Те формы, которые потребляют и переваривают ткани высших растений, нередко встречаются в скоплениях экскрементов крупных почвенных сапрофагов и едят частицы растительных остатков, не переваренные первичными разрушителями, но обработанные ферментами в их кишечнике. Коллемболы заканчивают механическое разрушение клеточной структуры (Dunger, 1964; Zachariae, 1963). Экскременты коллембол представляют собой тонкозернистую гумифицированную массу, которая внешне напоминает тот субстрат, который П. Мюллером был назван зоогенным муллем (Brauns, 1968).

Среди коллембол выделяют две экологические группы, различающиеся по характеру вертикального распределения в подстилке и пищевым связям, - обитатели верхнего слоя листового

опада, питающиеся растительными остатками и грибным мицелием, и формы, концентрирующиеся в нижнем ярусе подстилки и потребляющие исключительно микрофлору (Zachariae, 1963, 1965). Последние оказывают весьма большое влияние на групповой состав микрофлоры и характер микробной сукцессии (Vaupis, 1968). Установлены пищевые связи ряда видов коллембол с целлюлозоразрушающими микроорганизмами и, в результате этого, косвенное влияние коллембол на скорость разрушения клетчатки в почве (Törne, 1966 a,b, 1967). Экскременты разных групп коллембол различаются по составу. У сапрофагов обнаружены остатки целлюлозно-лигнинового комплекса в виде мельчайших плотных частичек, а у микофагов экскременты представляют полужидкую гумифицированную массу, включающуюся в почвенный детрит. Коллемболы своей пищеварительной активностью не вносят существенных изменений в состав растительных остатков. Они утилизируют легко разрушаемые соединения, образующиеся в результате предварительной микробной обработки органического вещества.

Энхитреиды. Эта группа занимает промежуточное положение между микро- и мезофауной. Они устойчивы к низким температурам и хорошо переносят кислую реакцию почвы. Поэтому энхитреиды особенно многочисленны в сильно оподзоленных и торфяных почвах, где другие представители комплекса сапрофагов не могут нормально развиваться (Abrachamsen, 1971). Эти беспозвоночные являются доминирующей группой почвенных беспозвоночных в полярных пустынях и составляют значительную часть зоомассы в тундрах и тайге (Гиляров, Чернов, 1975; Chernov et al., 1977). Среди энхитреид выделены группы первичных и вторичных разрушителей (Zachariae, 1964, 1965). Первые могут скелетировать листовую опад, вторые питаются экскрементами первичных разрушителей — диплопод и личинок двукрылых и заканчивают разрушение клетчатки. В экскрементах этих энхитреид не обнаружено следов клеточной структуры частиц растительных тканей (Zachariae, 1964). Энхитреиды-детритофаги наиболее многочисленны на границе гумусового и минерального слоев почвы, и в их кишечнике найдены фрагменты гумифицированного органического детрита, минеральные частицы и обрывки тканей опада (O'Connor, 1967). Экскременты энхитреид в некоторых местах образуют сплошной слой между опадом и поверхностью минерального горизонта (Zachariae, 1965). Эти животные хорошо культивируются в лаборатории на сильно разрушенных остатках хвойного опада (хвойный мор), в котором они потребля-

ют сапротрофные микроорганизмы (Abrachamsen, 1971). Деятельность энхитреид особенно эффективна в хвойных лесах, где численность первичных разрушителей невелика. При высокой плотности этих червей в нижней части подстилки формируется тонкозернистый слой гумуса муллевого типа (O'Connor, 1967).

Среди энхитерид, обитающих в таежных лесах, многие формы являются преимущественными микофагами. В лабораторных условиях они могут активно расти и размножаться на различных видах почвенных грибов, в отношении которых они проявляют определенную избирательность (Dash, Cragg, 1972). Последняя исследовалась на лабораторных культурах энхитреид и в полевых опытах. В первом случае энхитреиды содержались в чашке Петри на агаризованной культуре гриба, и по окончании опыта определялась либо площадь выеденного мицелия, либо общая численность или биомасса животных. В случае несъедобности гриба часть животных погибает, либо теряется в весе. При питании грибами с высокой пищевой ценностью энхитреиды активно размножаются, и через несколько недель число животных может оказаться выше исходного (Dash, Cragg, 1972).

В природных условиях применялись "грибные ловушки": в подстилку закладывали открытые чашки Петри с культурами различных грибов, и затем подсчитывали число животных, привлеченных к тому или иному виду мицелия.

На морских побережьях энхитреиды в значительном количестве встречаются в супралиторальной зоне, где они концентрируются в массе выброшенных на берег и гниющих водорослей. Они питаются тканями водорослей и развивающимися в них микроорганизмами (O'Connor, 1967; Brauns, 1968).

В почве энхитреиды привлекаются скоплениями разлагающейся растительной массы и к корневым системам растений, что особенно хорошо заметно в участках с разреженным растительным покровом (Тишлер, 1971). В прикорневой зоне энхитреиды нередко хищничают. Их основные объекты питания - фитопаразитические нематоды. При высокой численности энхитреид фитонематоды вскоре исчезают, и процесс заражения корневой системы приостанавливается (O'Connor, 1967).

Дождевые черви. Среди беспозвоночных-сапрофагов, обитающих в почве, особое место занимают дождевые черви, почвообразующая деятельность которых привлекала внимание ученых со времен Ч. Дарвина, посвятившего этим животным специальное исследование. Черви участвуют во многих процессах, связанных с превращением органического вещества почвы и раз-

ложением растительных остатков. Они осуществляют механическое разложение листового опада и древесины, "опускают" растительные остатки в минеральные горизонты почвы, перемешивая органические и минеральные компоненты; в их кишечнике образуются глинисто-гуминовые комплексы, составляющие основу почвенной структуры. В кишечнике дождевых червей наблюдается частичная минерализация растительных тканей.

Черви широко распространены в разных типах почв умеренного пояса. В лесных и степных биогеоценозах они составляют основу биомассы почвенных беспозвоночных (Гиляров, 1965, 1970 а; Гиляров, Чернов, 1975). Они играют большую роль в процессах почвообразования и в некоторых ландшафтах тундры, а также в темных сероземах аридной зоны.

Среди дождевых червей выделяют 2 морфо-экологических типа, отличающихся по характеру вертикального распределения и питания - формы, питающиеся на поверхности почвы растительным опадом, и собственно почвенные формы, потребляющие органический детрит (Перель, 1975 а, б, 1977).

Черви, питающиеся подстилкой, являются первичными разрушителями растительного опада. Они потребляют и переваривают ткани листового опада, древесины (Перель, Соколов, 1964; Satchell, Lowe, 1963; Wittich, 1967; Zachariae, 1967; Мамаев, Соколов, 1960), а также корни растений (Гиляров, 1968). В районах с высокой численностью червей они пропускают через кишечник огромную массу опада в течение периода пищевой активности. Опыты в вегетационных сосудах показали, что в отсутствие червей подстилка, лежащая на слое песка, лишь слабо разложилась за 5 месяцев. Но при активном участии червей подстилка разложилась полностью, и в сосудах наблюдалось формирование гумусового профиля со структурой, типичной для дерново-подзолистых почв (Perel et al., 1966).

На примере червей *Lumbricus terrestris* было установлено, что они проявляют определенную избирательность по отношению к видам листового опада, которая определяется механическими свойствами листьев, содержанием в них белков, растворимых углеводов и полифенолов. Последние оказывают на червей репеллентное действие (Dunger, 1963; Перель, Соколов, 1964; Satchell, 1967; Satchell, Lowe, 1967; Lofty, 1974).

Установлены различия в скорости разложения опада разными видами червей. В опыте, где червей кормили опадом липы, *Lumbricus rubellus* перерабатывали 80-90% опада, *Dendrobaena octaedra* - 67% и *Allolobophora caliginosa* - 16%. Последние потребляли опад в незначительном количестве, даже в отсутствие перегноя (Барцевич, 1972).

В широколиственных лесах Европы определяли пищевые рационы различных видов червей, питающихся опадом. Было установлено, что суточный рацион у *L. terrestris* составляет 30,04 мг сухого веса на 1 г живого веса червя, у *L. polyrhemus* - 35,32, *Dendrobaena platyura depressa* - 25,02 и *D. montana* - 16,7 мг (Zicsi, 1975).

В СССР в субтропических почвах играют большую роль представители семейства мегасколецид - черви рода *Pheretima*. На мандариновых плантациях в Колхиде их численность достигает 21,5 экз/м² (Таликадзе, 1975). В опытных сосудах эти черви переработали за 40 дней 3,06 г опада мандариновых листьев (3 червя), 2,7 г опада чая и 2,49 - ольхи. В естественных условиях они могут в течение активного сезона разлагать более 600 кг/га листового опада. Определения пищевой активности *Pheretima hypiciensis* в Японии показали, что за год они продуцируют 3831,6 г/м² экскрементов, что эквивалентно слою почвы толщиной 3,1 мм. Величина C:N в экскрементах возрастает до 10,5 (в почве - 8,1) (Watanabe, 1975). Суточное потребление опада составляет у этих червей в разных типах леса 2,6-10,1 г/м² (Watanabe, 1974).

В процессе пищеварения в кишечнике червей происходит разложение клетчатки и частичная минерализация растительных тканей. Кроме того, у этих беспозвоночных наблюдалось интенсивное новообразование гумусовых веществ, отмеченное многими исследователями. При этом установлено трехкратное повышение концентрации гуминовых кислот, что характеризует зрелые стадии гумификации растительных остатков (Перель, Соколов 1964; Стриганова, 1968; Zicsi et al., 1971).

При длительном содержании червей в сосудах с почвой и подстилкой содержание гумуса возрастает в течение 15 месяцев с 0,29 до 0,63% в присутствии червей *D. montana*. Количество резервного азота сначала увеличивается, а затем снижается ниже контрольной величины. Отношение C:N возрастает с 4,1 до 7,6 (Робозсны, 1975). В присутствии червей наблюдается переход азота в подвижные формы. При содержании *L. terrestris* в сосудах с навозом общее содержание азота в навозе составляло 2150 мг/100 г, в экскрементах червей - 132 мг, в почве - 95 мг. Количество гидролизуемого азота составляет соответственно 19,8; 98 и 88,1 мг. Количество нитратов и обменного аммиака составляет в почве 0,1 и 3,0, а в экскрементах - 2,8 и 7,0 мг/100 г (Aldag, Graff, 1975).

В экскрементах червей установлено значительно более вы-

сокое содержание органического и неорганического фосфора, чем в почве. Концентрация обменного фосфора втрое превышает таковую в почве. Поэтому активность червей рассматривается как фактор обогащения верхнего слоя почвы этим элементом (Sharpley, Syers, 1976).

В организме червей формируются органо-минеральные комплексы. Химические анализы обнаружили более высокую степень связанности органических и минеральных компонентов в экскрементах червей, чем в почве. Емкость адсорбции катионов и сумма поглощенных оснований в экскрементах на 60–84% выше в сравнении с почвой (Pobozsny, 1974). При содержании червей в вегетационных сосудах наблюдается увеличение содержания подвижных форм фосфора и калия пропорционально численности червей и длительности их активности (Ванагас, 1975). Характер изменений химических свойств почвы в опытных сосудах зависит и от исходных свойств почвы и наличия растительных остатков. Например, при внесении соломы наблюдается возрастание концентрации K_2O в присутствии червей (Атлавините, Ванагас, 1972). Пищевая активность червей приводит также к увеличению значения pH почвы и повышению содержания обменных кальция и магния. Наибольшие изменения химических свойств почвы в условиях опыта вызывает деятельность *L. terrestris*, по сравнению с *Allobophora longa*, *A. thurgida*, *A. chlorotica*, *Octolasion tyrtareum* (Leger, Millette, 1977).

Особенности трофической и локомоторной активности дождевых червей позволяют рассматривать их как важнейших агентов создания почвенной структуры и почвенного плодородия. В связи с этим большое количество исследований было посвящено выяснению влияния червей на продуктивность почв в агроценозах и урожайность сельскохозяйственных культур (Алейникова, Утробина, 1969; Атлавините, 1975; Graff, 1969). Полевые опыты показали, что при высокой численности червей продуктивность ячменя увеличилась на 78–96%. У ржи вес зерен повысился на 21–52% по сравнению с контролем. Урожайность полевых культур прямо пропорциональна численности червей (Атлавините, 1974; Атлавините, 1971).

На пахотных почвах исследовали роль червей в разложении пожнивных остатков – корней и соломы зерновых культур. Было установлено, что дождевые черви ускоряют разложение на 17–24% в течение полугода. Деятельность червей ускоряет темпы биологического круговорота: они стимулируют разложение и частичную минерализацию растительного материала. В то

же время часть органического вещества ресинтезируется в их кишечнике в виде гумусовых веществ, которые образуют комплексные связи с глинистыми частицами почвы. Эти комплексы представляют резерв питательных веществ, которые минерализуются микрофлорой при разрушении связей между органическими и минеральными компонентами.

Черви стимулируют развитие ряда групп микроорганизмов, численность которых в их экскрементах значительно выше, чем в окружающей почве и в пище, заглатываемой животными. В результате этого происходит обогащение почвы ферментами, что влечет за собой активизацию ряда важных элементов питания растений (Козловская, 1965, 1968; Kozlovskaja, 1969; Kozlovskaja, Zagurskaja, 1966; Kozlov, 1965; Went, 1963; Arlavinite et al., 1971). Результат стимуляции червями микробной активности — обогащение почвы витаминами группы В, содержание которых особенно высоко в экскрементах червей (Гаврилов, 1963; Атлавините и соавт., 1969).

Диплоподы. Среди крупных беспозвоночных-сапрофагов важную роль в первичном разложении и минерализации растительных остатков играют двупарноногие многоножки. В умеренном поясе они широко распространены в лесных и лесостепных ландшафтах. Численность их в широколиственных лесах составляет 60–120 экз/м² (Striganova, 1971). В балочных лесах в лесопосадках степной зоны диплоподы достигают уровня численности 150–400 экз/м² (Гиляров, 1965). Диплоподы доминируют среди крупных беспозвоночных в подстилке тропических и субтропических лесов, а также встречаются и в аридных районах под пологом древесной и кустарниковой растительности (полупустыня, саванна). Эти беспозвоночные являются обитателями подстилки и не совершают глубоких вертикальных миграций. В районах влажного климата они встречаются и на поверхности почвы в открытых местообитаниях, в том числе и на полях (Тишлер, 1971).

Большинство диплопод является потребителями и разрушителями листового опада и древесины. В лугово-степных местообитаниях диплоподы питаются и травянистым опадом (Курчева, 1971).

Высокая пищевая активность и способность к потреблению мало разрушенного опада явились причиной того, что эти животные использованы рядом исследователей в качестве модельного объекта для изучения процессов зоогенного разложения растительных остатков (Gere, 1962; Dungler, 1963; Восock, Heath, 1967; Marcuzzi, 1970; Стриганова, 1972; Striganova,

1971). Пищевые рационы диплопод составляют 10–20% от массы тела (Стриганова, 1969). Скорость потребления листового опада разных пород определяется избирательностью животных (Striganova, 1967). Усвояемость опада колеблется в пределах 20–40%, а у молодых, активно растущих особей она составляет до 70% (Стриганова 1971, 1975 а). Высокая усвояемость пищи у диплопод определяется тем, что у них имеется в кишечнике относительно высокая целлюлазная активность. В кишечнике диплопод происходит интенсивное разложение клетчатки, служащей основным энергетическим ресурсом (Стриганова, 1970). На примере *Glomeris* было рассчитано, что азотсодержащие соединения пищи поставляют лишь незначительную часть энергии, затрачиваемой диплоподами на обменные процессы, а 70% энергии высвобождается при разложении клетчатки (Восcock, Health, 1967). Собственная ферментная активность у этих животных многократно усиливается ферментами симбиотических микроорганизмов (Козловская, 1972).

Среди диплопод имеются формы, предпочитающие гниющую древесину листовому опаду. Эти диплоподы концентрируются вокруг колод и пней и проводят там зимний период (Стриганова, Рахманов, 1973; Стриганова, 1977). Кроме того, среди этих беспозвоночных имеются группы, питающиеся полужидким органическим детритом в почве и разлагающейся древесине – представители *Polyzoniidae*. В районах засушливого климата у некоторых видов диплопод наблюдается копрофагия. Они регулярно потребляют собственные экскременты. При вторичном прохождении через кишечник растительные остатки более полно усваиваются в организме животных (Macbrayer, 1973).

В Индии детально исследовалось питание многоножек *Joanespeltis splendidus*, потребляющих почвенный детрит. Скорость потребления почвы у них составляет 3–8 мг/час. В экскрементах содержание органического вещества почти вдвое ниже, чем в почве. Содержание азота мало изменяется, но в процессе пищеварения в 7 раз возрастает концентрация аммонийного и в 3 раза – мочевинового азота. Установлена активная гумификация органического материала в кишечнике многоножек: содержание гумуса в экскрементах составляло 8,4, а в почве – 1,36%. В кишечнике обнаружены также специфические формы грибов, которые являются непосредственными гумусообразователями. В окружающей почве эти грибы отсутствовали. При плотности 3 тыс. экз/га эти многоножки играют большую роль в гумусообразовании (Bano, Bagyarai, Kishnamoorthy, 1976).

Диплоподы играют значительную роль и в потоке энергии.

На примере *Glomeris marginata* было рассчитано, что при плотности 5 экз/м² животные утилизируют 1,3% общего количества энергии, потребляемой почвенными животными (Drift van der, 1975). При плотности в несколько десятков особей, характерной для почв широколиственных лесов, участие этой группы в потоке энергии весьма значительно (MacBrayer, Reichle, 1971; MacBrayer et al., 1974).

Мокрицы. В широколиственных лесах большую роль в первичном разложении листового опада и древесины играют также мокрицы, которые многочисленны и в некоторых местообитаниях степных и аридных районов. В пустынных сероземах мокрицы являются одной из наиболее активных групп почвообразователей. Большая часть мокриц относится к сапрофагам. Некоторые пустынные виды сочетают сапро- и фитофагию (Гиляров, 1970б). Наземные подстилочные мокрицы потребляют в основном листовую опад и древесину. Они концентрируются в ферментативном слое почвы, а также под корой пней и колод, где встречаются плотными агрегациями (Brauns, 1968).

Мокрицы весьма чувствительны к содержанию в пище таких элементов, как кальций и медь. Первый необходим для построения их панциря, поэтому усвояемость Са в опаде достигает 79-84% (Radu et al., 1971). Медь входит в состав дыхательного пигмента мокриц. Они усваивают ее из пищи фактически на 100% (Wieser, 1966). Наблюдалось, что мокрицы в лабораторных условиях, наряду с растительной пищей, поедают свои экскременты, из которых они усваивают остатки меди, выброшенные вместе с конечными продуктами обмена. Коэффициент потребления листового опада у мокриц колеблется в пределах 10-50% (Стриганова, 1975в). Усвояемость растительных остатков составляет 30-70% - значительно больше, чем у диплопод, во многом сходных с мокрицами по трофическим и экологическим потребностям (Стриганова, 1975а; Стриганова, Валиахмедов, 1975).

Мокрицы - активные разрушители клетчатки и минерализаторы растительных остатков. При анализе экскрементов *Hemilepistus cristatis* было установлено, что в экскрементах содержание клетчатки составляло 11%, а в пище животных - 39%. При этом почти втрое возрастало содержание золы (Стриганова, Валиахмедов, 1975). Высокая целлюлозоразрушающая активность в кишечнике мокриц обусловлена действием собственных ферментов и симбиотических организмов (Hartenstein, 1964; Козловская, 1976).

Пустынные мокрицы питаются остатками трав и полукустар-

ников, которые они собирают на поверхности почвы и затаскивают в норы. Экскременты ежедневно выбрасываются мокрицами на поверхность почвы вместе с частичками почвы, осыпавшимися со стенок ходов. Таким образом, мокрицы осуществляют перемешивание минеральных слоев почвы, обогащая верхний горизонт минеральными солями в доступной для растений форме.

По наблюдениям в Бадхызском заповеднике (Южн. Туркмения), выбросы пустынных мокриц *H. cristatis* на территории их поселений составляют 1% площади, или 352 кг/га. В экскрементах содержание органики почти в 4 раза выше, чем в почве. В результате деятельности этих сапрофагов прибавка органического вещества в верхнем почвенном горизонте составляет 7 кг/га в год (Карасева, 1975).

При исследовании питания пустынных мокриц *Hemilepistus reamuri* было установлено, что они наряду с растительными остатками заглатывают значительное количество почвы. Величина пищевого рациона у них достигает 47,8 мг/экз, из которых растительные ткани составляют 3,4 мг. Усвояемость растительной пищи - 50,8 - 81,9%. Мокрицы ассимилируют в течение года 1,1-4,3% растительных остатков и 0,5 - 5,4% почвенного органического детрита. Всего этими животными вовлекается в круговорот 1-3,8% органического вещества почвы (Shachak et al., 1976).

В Средней Азии широко распространены мокрицы *Prottracheoniscus orientalis*, которые в значительном количестве встречаются в сельскохозяйственных ландшафтах, где питаются остатками культурных растений. Эти мокрицы играют большую роль в разложении растительной ветоши и опада на посевах многолетних трав (Ануфриева, 1963). В лабораторных опытах сравнивали деятельность мокриц и дождевых червей при разложении подстилки, образующейся на полях люцерны, хлопчатника и в садах (Ануфриева, 1966). Животные обеих групп активно перерабатывали растительные остатки и полностью разрушали их. Но при этом черви втягивали всю подстилку в почву и перемешивали ее с минеральным слоем. В сосудах с мокрицами размельченная подстилка оставалась наверху. При совместном содержании червей и мокриц в почву инкорпорировалась треть опада, то есть то количество, которое прошло через кишечник дождевых червей (Ануфриева, 1966).

Таким образом, активность мокриц при разрушении растительных остатков полностью сосредоточена на поверхности почвы. Даже роющие пустынные виды, питающиеся в глубоких но-

рах, потребляют наземный опад и выбрасывают экскременты на поверхность почвы.

Личинки двукрылых . В некоторых районах большое значение в процессах разложения растительных остатков имеет деятельность личинок двукрылых, в первую очередь, представителей семейств *Tipulidae*, *Bibionidae*, *Lycoriidae*. Они многочисленны под пологом широколиственных и хвойных лесов, в тундре, в лесостепи и даже в полупустынных ландшафтах под пологом древесной и кустарниковой растительности. Личинки типулид встречаются в подстилке, почве, гниющей древесине. Среди них выделяются трофические группировки фито-, сапро- и сапроксилофагов. Характер пищевой специализации отразился на морфо-физиологических особенностях кишечника этих насекомых (Семенова, 1974). Личинки типулид осуществляют первичное разложение листового опада и при этом активно переваривают клетчатку. Личинки *Bibionidae* и *Lycoriidae* встречаются в почве многочисленными колониями и в местах своей концентрации полностью разрушают растительные остатки, превращая их в тонкозернистую гумифицированную массу. Бибиониды могут разрушать и хвойный опад (Krogerus, 1960). В таежных лесах и южных тундрах деятельность личинок бибионид имеет особенно большое значение, так как представители других групп первичных разрушителей там отсутствуют.

Личинки двукрылых активно участвуют в формировании гумусового горизонта почвенного профиля (Zachariae, 1965; Karpachevsky et al., 1968; Perel et al., 19716). При этом их пищевая активность оказывает влияние и на химический состав гумифицированного органического вещества. В результате переработки ими листового опада в образовавшемся модере содержится значительно меньше органических соединений, растворимых в воде и переходящих в пирофосфатную вытяжку. В листовом опаде до опыта эти фракции составляли соответственно 0,071 и 0,290 - 0,154, в опаде, подвергнутому предварительному микробному разложению (контроль), - 0,056 и 0,262 - 0,135 и в экскрементах личинок двукрылых - 0,025 и 0,113 - 0,040 (Perel et al., 19716). В кишечнике личинок типулид установлено новообразование гумусовых веществ, в первую очередь фульвокислот (Striganova, Valiachmedov, 1976). Личинки двукрылых других семейств, потребляющие растительные остатки, также рассматриваются как активные гумификаторы (Priesner, 1961; Кононова, 1963; Козловская, 1976).

Личинки типулид, обитающие в лесостепной и степной зоне, являются активными разрушителями дубового опада, который

потребляется в незначительном количестве многими другими почвенными сапрофитами. Усвояемость листы дуба у личинок типулид достигает 55,7%. Поэтому эти формы играют большую роль в разложении и гумификации подстилки в островных лесах и лесопосадках степной зоны, где дуб является наиболее распространенной породой (Стриганова, 1975 г). В дубовых насаждениях в полупустынных районах Закаспия при плотности личинок типулид 120 экз/м² они разрушают до 900 кг/га опада в течение месяца (Стриганова, 1975).

Характер микробной сукцессии в экскрементах личинок типулид свидетельствует о том, что в непереваренных остатках опада активно развиваются процессы аммонификации и заканчивается разложение клетчатки, начавшееся в кишечнике (Козловская, Загуральская, 1967).

В лабораторных опытах исследовали роль личинок *Bradysia brunripes* (Sciaridae) в гумификации листового опада (Pobozsny, 1976). В их экскрементах наблюдалось существенное увеличение содержания азота и снижение величины C:N. Установлено, что эти личинки осуществляют разложение жиров, клетчатки и лигнина.

Личинки двукрылых играют также большую роль в разложении экскрементов крупных травоядных животных и тем самым ускоряют процессы круговорота веществ на пастбищах. На горных пастбищах в Польше продукция навоза за сезон выпаса составляет 1,8 кг/м², продукция личинок двукрылых - до 5,6 г/м². Эти насекомые являются основными разрушителями навоза на первых стадиях его разложения. В течение сезона они используют 16% общего количества навоза на пастбищах (Olechovich, 1976).

Наземные моллюски в некоторых местообитаниях также играют заметную роль в разложении подстилки (Mason, 1974). В буковых лесах они съедают 35-43% годового поступления подстилки. Некоторые виды могут рассматриваться как основные потребители подстилки в лесах, где они достигают высокой численности (Mason, 1970).

Термиты. В тропической и субтропической зонах большое значение имеет почвообразовательная деятельность термитов. На территории Бадхызского заповедника СССР постройки термитов составляют ~5% площади. В их выбросах содержание органического вещества ниже, чем в почве (Карасева, 1975).

В Афганистане, Пакистане и Индии широко распространены термиты *Acanthotermes macrocephalus*, сооружающие невысо-

кие холмики. В выбросах этих термитов почва обогащена солями натрия (Roonwal, 1975).

Анализ выбросов термитов *Macrotermes* в Африке показал увеличение содержания азота, фосфора, калия и кальция. Деятельность этих насекомых оказывает большое влияние на состав почвы: песчаные и глинистые почвы превращаются в суглинки (Boyer, 1975; Pomeroy, 1976 a). В Уганде почва выносятся на поверхность из подземных ходов термитов со скоростью $1 \text{ м}^3/\text{га}$ в год. Средняя продолжительность жизни термитников 5 - 10 лет. После их разрушения материал построек равномерно распределяется по поверхности почвы (Pomeroy, 1976b). Гигантские термитники *M. goliath* достигают высоты 2,7 м и сохраняются до 700 лет. Выбросы этих термитов обогащены углеродом (в 4 раза по сравнению с почвой), pH в них повышается до 7 (в почве pH 5) (Trappnell et al., 1976).

Пустынные термиты на юго-западе США питаются на поверхности почвы живыми и отмершими остатками трав, сухой древесины и навозом, сооружая из почвы футляры вокруг пищевых объектов. Биомасса термитов составляет в пустынных районах 5 - 22 г/м². Суточный рацион - 2,4% от массы тела. При уничтожении термитов на опытных участках через 4 года накапливается втрое больше опада, чем в контроле (Bodine, Ueckert, 1975).

Наряду с растительными остатками, термиты потребляют и значительное количество живой растительной массы и наносят заметный ущерб растительному покрову. В тропиках они активно потребляют также навоз и играют большую роль в разложении слоновьего навоза (Coe, 1977). Термиты потребляют сухой навоз и заселяют его после того, как деятельность жуков-навозников прекращается. Термиты перерабатывают до 35% навоза слонов, или 87 кг/га (Coe, 1977).

Особенно велико значение жизнедеятельности термитов в саванне. Среди них выделяются потребители живых растительных тканей, сапрофаги и микофаги. В саваннах Африки биомасса термитов-сапрофагов составляет 1 - 2 г/м², и годовой поток энергии через их популяции - 14 ккал/м² (Lee, 1974). У термитов, питающихся растительными остатками, коэффициент ассимиляции пищи составляет 60 - 80%. Они - активные разрушители клетчатки. Термиты имеют собственную целлюлазу и целлюлозоразрушающих симбионтов. В их кишечнике разлагается также и лигнин, хотя и в меньшей степени, чем клетчатка (Lee, Wood, 1971).

Термитники строятся из материала, представляющего почвен-

ные частицы, скрепленные экскрементами и выделениями слюнных желез. Этот материал очень медленно разлагается сапротрофными микроорганизмами в почве, поэтому остатки термитников сохраняются в течение многих лет. Он отличается высоким значением C:N, высокой величиной отношения лигнин: клетчатка и более высоким содержанием гуминовых соединений, чем окружающая почва (Wood, 1976).

Таким образом, комплекс сапрофагов в почве состоит из представителей различных таксономических групп беспозвоночных, имеющих кардинальные различия в характере пищевой избирательности, морфо-физиологических особенностях пищеварительной системы, что определяет различный характер переработки животными растительных остатков. Поэтому отдельные группы почвенных беспозвоночных выполняют совершенно различные функции в процессах механического и химического разрушения органического материала, его гумификации и минерализации. Характер деятельности животных в почве не менее многообразен, чем активность отдельных групп микрофлоры (Стриганова, 1971).

Участие почвенных беспозвоночных в процессах минерализации и гумификации растительных остатков

Сапрофаги, питающиеся отмершими растительными тканями, усваивают 30–40% потребленной пищи, в их кишечнике происходит химическое разрушение клеточной структуры растительного материала и частичная минерализация органического вещества. По характеру трансформации органических остатков в кишечнике сапрофагов среди них выделяются две группы – минерализаторов и гумификаторов растительных остатков (Стриганова, 1971, 1976), или карбо- и нитролиберантов (Козловская, 1971, 1976).

К минерализаторам относятся представители таких групп беспозвоночных, как диплоподы, мокрицы, наземные моллюски, термиты, клещи-фтиракариды. Все эти животные отличаются высокой способностью к разрушению клетчатки, составляющей существенную часть (15–50%) растительных тканей – листового и хвойного опада, древесины, корней. У беспозвоночных-минерализаторов клетчатка – основная часть рациона, и усвояемость пищи у них прямо пропорциональна активности разложения клетчатки в кишечнике (Стриганова, Валиахмедов, 1975). В процессе пищеварения у животных в кишечнике разлагается 30–80% клетчатки, содержащейся в пище (Striga-

нова, 1971). При разрушении клетчатки, составляющей основу стенок растительных клеток, содержащее их быстро разлагается до легко минерализуемых соединений. Минерализация органического вещества начинается уже в кишечнике животных и заканчивается в их экскрементах при участии почвенной микрофлоры. Пищевая активность минерализаторов ускоряет темпы малого биологического круговорота. При высокой численности минерализаторов элементы питания растений быстро высвобождаются из отмерших тканей и возвращаются в почву в доступной для растений форме.

К группе гумификаторов относятся дождевые черви и личинки двукрылых, питающиеся листовым опадом и древесиной. Эти формы также способны переваривать клетчатку и стимулировать минерализацию органического вещества, хотя и в меньшей степени, чем минерализаторы. Отличительной чертой процессов пищеварения этих животных является новообразование в их кишечнике гумусовых соединений. У личинок двукрылых это — низкомолекулярные соединения, названные М.М. Кононовой (1963) "прогумусовыми", или фульвокислоты. У дождевых червей в кишечнике синтезируются гуминовые кислоты, характеризующие зрелые стадии гумификации растительного материала. Основу питания сапрофагов-гумификаторов составляют азотсодержащие компоненты растительных тканей. У них тормозится минерализация органических соединений. Наоборот, образующиеся гумусовые вещества стабилизированы в виде органо-минеральных комплексов с глинистыми частицами почвы. Эти комплексы обладают высокой устойчивостью к почвенным ферментам. Минерализация их начинается после нарушения комплексных связей между молекулами гумусовых веществ и минеральными компонентами.

Почвенные животные и микроорганизмы в процессе разложения растительных остатков тесно взаимодействуют, и исключение хотя бы одной группы живых организмов из комплекса животных или микрофлоры ведет к серьезным нарушениям динамики разложения органического вещества. В настоящее время уже нельзя рассматривать животных лишь как механических разрушителей растительных тканей и потребителей микроорганизмов, а микроорганизмы — как единственных агентов химических преобразований и минерализации органики. В организме животных осуществляются глубокие преобразования растительных тканей и создаются условия, стимулирующие активность определенных групп микрофлоры, продолжающей разложение органического вещества после выбрасывания его из орга-

низма животных (Гиляров, Стриганова, 1971; Гиляров и соавт., 1974).

Почвенные беспозвоночные рассматривались в прежних экологических схемах как консументы, а микроорганизмы – как редуценты. Однако это деление представлялось весьма условным, что и подтвердилось результатами исследований роли животных в трансформации органического вещества в почве за последнее десятилетие (Гиляров, 1967; Brauns, 1968; Тишлер, 1971).

На основании многочисленных литературных данных, касающихся различных аспектов участия животных в разложении растительных остатков, можно сформулировать основные функции животных в этих сложных многоступенчатых процессах:

1. Пропуская через кишечник большую массу растительных тканей, животные размельчают их и тем самым многократно увеличивают суммарную поверхность растительного материала, доступную микроорганизмам, а также для воздействий атмосферных осадков и почвенных растворов.

2. С помощью собственных ферментов и симбиотических микроорганизмов беспозвоночные расщепляют некоторые клеточные включения и целлюлозные компоненты клеточных стенок и высвобождают лигнин, который находится в сложном соединении с клетчаткой.

3. Одним из продуктов белкового обмена у многих беспозвоночных является аммиак. В кишечнике животных происходит соединение лигнина с аммиаком, что имеет большое значение для развития процессов гумификации органических остатков.

4. В ходе пищеварения в кишечнике почвенных беспозвоночных имеет место частичная минерализация растительных остатков, а у некоторых групп – и частичная гумификация.

5. Совершая вертикальные миграции в почве, животные заносят растительные остатки в глубокие горизонты и перемешивают органические и минеральные частицы. Передвижения животных способствуют улучшению условий аэрации почвы, что, в свою очередь, стимулирует аэробные процессы разложения органических остатков.

Роль почвенных беспозвоночных в круговороте зольных элементов и потоке энергии

При микробиологическом разложении растительных остатков значительная часть зольных элементов накапливается и фиксируется в микробной биомассе (бактерии, актиномицеты, гриб-

ные гифы и споры). Она сосредоточена в основном в верхней части почвенного профиля. Деятельность микрофлоры способствует иммобилизации углерода, азота, фосфора, калия (Edwards et al., 1970). Максимум микробной иммобилизации элементов совпадает с пиком биологической активности почв. Отношение количества неподвижных форм элементов к их содержанию в годовом опаде составляет 37% для углерода, 2-99% - для азота, 200% - для фосфора (Ausmus et al., 1976), 40-80% - для кальция и цезия (Witkamp, Ausmus, 1976).

Почвенные сапрофаги, питающиеся растительными остатками, и микрофитофаги возвращают эти элементы в почву с экскрементами или экзuviaми в виде легко гидролизуемых соединений. При активном участии животных большая часть элементов, потребленных с пищей, переводится в доступную для растений форму. Количественная оценка роли почвенных беспозвоночных в круговороте зольных элементов показала, что при высокой численности они вовлекают в биогеохимический круговорот почти весь запас элементов, поступающих в почву вместе с опадом (Бызова, 1970; Злотин, Ходашова, 1974; Кривошукский, Покаржевский, 1974; Покаржевский, 1976; Edwards et al., 1970; Graff, 1971; Zajonc 1971).

В процессах круговорота минеральных элементов наряду с биогенной деструкцией большое значение имеет выщелачивание подвижных соединений из растительных остатков атмосферными осадками и талыми водами. Они сразу же включаются в состав обменного комплекса почвы либо поглощаются корнями растений. Однако активность выщелачивания ряда элементов не зависит от количества осадков, что свидетельствует о том, что они связываются почвенными микроорганизмами. Значение процессов выщелачивания в круговороте определяется ионным составом зольных элементов. При этом в процессах высвобождения магния и натрия основная роль принадлежит почвенным сапрофагам. Животные стимулируют выщелачивание, осуществляя механическое разложение растительных остатков. При этом разрушаются покровы листовых тканей и клеточные стенки, благодаря чему легкогидролизуемые соединения из содержимого клеток переходят в почвенный раствор при благоприятной влажности почвы (Witkamp, Ausmus, 1976).

Однако основное значение деятельности животных заключается в том, что в их организме изменяется молекулярный состав соединений, включающих элементы питания растений. В растительных тканях 60% азота входит в состав ферментов и структурных белков. В организме животных большая часть азо-

та включается в состав животного белка, хитина, мочевой кислоты. Пектат кальция из растительных мембран разлагается в кишечнике сапрофагов, и кальций в карбонатной или оксалатной форме включается в состав кутикулы (диплоподы, мокрицы) или раковины (моллюски). Активность высвобождения животными элементов питания растений коррелирует с интенсивностью дыхания животных и выделения углекислоты из растительных остатков при разложении. При участии животных в разложении подстилки скорость выделения углекислоты увеличивается в 7 раз (Drift, Witkamp, 1960).

Количественные исследования влияния животных на подвижность зольных элементов радиоизотопным методом показали, что в лабораторных условиях микробиологическая иммобилизация цезия составляет 36% от его общего содержания в опаде. При включении диплопод в разложение опада высвобождается 25,2% цезия. Почвенные сапрофаги стимулируют микробиологическое разложение, а микрофитофаги снижают массу микроорганизмов и переводят зольные элементы в подвижные формы (Witkamp, Frank, 1967).

Исследования разложения листвы эвкалипта в Австралии показали, что при исключении животных потеря веса листвы составляет 20–30% от контроля. При этом потери фосфора пропорциональны снижению веса, а содержание азота в отсутствие животных несколько возрастает. Установлено, что беспозвоночные сапрофаги минерализуют фосфор и азот, а при грибном разложении минерализуется лишь фосфор, а азот иммобилизуется (Macauley, 1975). В лесах умеренного пояса микрофаги потребляют 86% продукции грибов. Из них 99% используется затем хищниками (MacBrayer et al., 1974).

В Курской лесостепи сапрофаги, питающиеся листовым опадом, возвращают в почву с экскрементами и экзувиями 36,1% кальция, 24,9% магния и 26,2% калия (от общего содержания этих элементов в листовом опаде в дубраве). В степных участках животные, потребляющие травянистый опад, высвобождают соответственно 73,54 и 138% этих элементов от содержания в растительных остатках (Покаржевский 1976).

В организме животных происходит накопление некоторых элементов. Например, диплоподы и мокрицы – активные концентраторы кальция (Бызова, 1970). Дождевые черви и личинки бибионид накапливают в организме значительное количество магния (Покаржевский, 1975). Гусеницы чешуекрылых активно концентрируют калий. Максимальные показатели содержания

отдельных элементов в организме животных: кальций -
- 121,8 мг/г (сухого веса), магний - 3,86 мг/г, натрий -
- 5,95 мг/г (Carter, Cragg, 1976).

Таким образом, соотношение зоогенной и микробной активности в процессах разложения растительных остатков определяет интенсивность аккумуляции и высвобождения элементов питания растений в почве и, в конечном счете, скорость их круговорота.

Количественная оценка роли животных в потоке энергии, высвобождаемой из растительных остатков при их минерализации, проводилась на примере луговой экосистемы (Macfadyen, 1963). Сопоставляя показатели биомассы и суммарного дыхания животных и микроорганизмов, автор пришел к выводу, что 85% энергии растительных остатков высвобождается микроорганизмами, ~ 10% - простейшими и лишь 6% - многоклеточными животными-сапрофитами. Эти расчеты были сделаны без учета динамики численности и активности животных в разные сезоны. Кроме того, высокая скорость развития многих групп беспозвоночных определяет быструю смену отдельных поколений и высокий уровень их продукции. В первую очередь это относится к представителям микрофауны и нематодам, доля которых в суммарном метаболизме почвенной фауны очень велика. Численность и зоомасса почвенных животных, а также продолжительность активного периода питания и роста широко варьируют в разных зонах и типах биогеоценозов. Поэтому модель биогенного разложения растительных остатков в одном биогеоценозе не дает действительного представления о соотношении участия микроорганизмов и беспозвоночных в этих процессах в природе.

В модельных опытах по разложению навозного компоста было установлено, что при общей интенсивности метаболизма 1611,5 мл O_2 /ч в пробе конского навоза 782 мл O_2 /ч, то есть 48,4%, приходится на долю микроартропод и нематод. В данном случае многоклеточные почвенные беспозвоночные утилизируют почти половину энергии разлагающихся растительных остатков, хотя микробиологические процессы в компосте при его разложении также отличаются высокой интенсивностью (Гилларов и соавт., 1974).

За последние годы в литературе накопилось большое количество материалов, уточняющих сложившиеся ранее представления о зоомассе и активности почвенных беспозвоночных в разных типах биогеоценозов. В этих исследованиях представляют интерес измерения энергетических эквивалентов представ-

вителей различных групп животных, которые также могут быть использованы для измерения потока энергии через популяции животных (Berthet, 1963; Healey, 1967; Kitazawa, 1971; Phillipson, 1966; Второв, 1968; Кудряшева, 1973).

Расчет суммарного дыхания почвенных беспозвоночных в муллевом и грубогумусном профиле почвы под лесом показал, что в мулле биомасса беспозвоночных составляет $80,5 \text{ г/м}^2$ (из них сапрофаги - $68,2 \text{ г/м}^2$), а суммарное дыхание - $383,7 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$, в том числе сапрофагов - $112,2 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$. В море под буковым лесом биомасса животных составляет всего $15,6 \text{ г/м}^2$ (сапрофаги - $8,0 \text{ г/м}^2$), а дыхание - $165 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$ (сапрофаги - $89,9 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$) (Edwards et al., 1970).

Приведенные примеры показывают, что в разных условиях, даже в пределах одной природной зоны и в биогеоценозах одного типа, обилие животных в почве резко различается в разных местообитаниях, как и участие в потоке энергии через экосистему. Поэтому энергетическая оценка роли различных групп почвенных организмов в процессах разложения должна проводиться дифференцированно для разных типов ландшафта. При этом первостепенное значение имеет определение массы переработанного животными растительного материала, а не их продукции. Кроме того, приведенные выше примеры показывают, что животные стимулируют процессы разложения не только собственной физиологической активностью, но и косвенно - размельчением растительных остатков, их перемещением по почвенному профилю и перемешиванием с минеральной частью почвы. Присутствие животных и их активность стимулируют как абиотические (выщелачивание), так и микробиологические процессы разложения.

Взаимоотношения между почвенными беспозвоночными и сапротрофными микроорганизмами

Трансформация органических остатков в организме сапрофагов осуществляется при большом участии симбионтов. У многих беспозвоночных имеется сложный комплекс симбионтов, включающий простейших и разные виды бактерий. Этот комплекс может нормально функционировать лишь при наличии всех его компонентов. При исключении хотя бы одного из них у животных нарушается нормальное пищеварение.

Кроме того, почвенные сапрофаги избирательно используют активность различных групп почвенной микрофлоры, попадаю-

шей в их кишечник вместе с пищей. Л.С.Козловская (1976) описала своеобразные временно-симбиотические отношения между почвенными беспозвоночными и микроорганизмами на примере комплексов животных торфяных почв. В процессе прохождения пищевого комка через кишечник животных наблюдается подавление одних и стимуляция других групп микроорганизмов. При этом стимулируется активность либо разрушителей клетчатки, либо, наоборот, разложение клетчатки подавляется, и интенсифицируется трансформация азотсодержащих соединений с последующим формированием молекул гуминовых соединений. В кишечнике сапрофагов создаются благоприятные условия для массового развития отдельных представителей микрофлоры. Поэтому и в экскрементах животных уровень микробиологической активности во много раз выше, чем в окружающей почве. Таким образом, животные стимулируют процессы микробиологического разложения органического вещества не только чисто механическим воздействием на растительные остатки (размельчением); они создают также условия для массового размножения микроорганизмов в своем кишечнике и обогащают ими почву (Kühnelt, 1963; Зонн, 1964; Kozlov, 1965).

В процессе трансформации органического вещества большое значение имеет деятельность микроорганизмов — аммонификаторов, фиксаторов молекулярного азота и разрушителей клетчатки. Почвенные беспозвоночные имеют симбиотические отношения с представителями этих функциональных групп микрофлоры, причем связи разных трофических группировок беспозвоночных с микроорганизмами имеют свою специфику. Животные проявляют избирательность по отношению к временным симбионтам — бактериям и грибам (Козловская, 1972, 1975, 1976; Козловская, Загуральская, 1972; Козловская, Фадеева, Загуральская, 1964). В кишечнике первичных разрушителей растительных остатков происходит разложение легко гидролизуемых органических соединений азота желтопигментными и флуоресцирующими формами бактерий, доминирующими в опад на первых стадиях разложения. Эти бактерии дают вспышку массового размножения в кишечнике животных, они преобладают в составе микрофлоры их экскрементов, что наблюдается у диплопод, мокриц, личинок некоторых групп жуков. У сапрофагов, питающихся более разложившимся опадом (дождевые черви, энхитреиды, личинки двукрылых), возрастает количество аммонификаторов. В экскрементах животных отмечено высокое содержание аммиака и преобладание спорных бактерий.

Среди фиксаторов азота симбиотические отношения с беспозвоночными характерны лишь для свободноживущих симбиотрофных азотфиксаторов и анаэробных форм. Активизация азотфиксаторов сопровождается интенсивное разложение клетчатки в кишечнике животных, при котором выделяется углекислота, и парциальное давление кислорода снижается. Большое значение для азотфиксирующих форм имеет также повышенное содержание витаминов группы В в организме животных. Целлюлозоразрушающие бактерии особенно интенсивно размножаются в кишечнике диплопод, моллюсков, нематод, некоторых видов коллембол и орибатид. У дождевых червей увеличение численности разрушителей клетчатки в кишечнике также имеет место, однако активность этого процесса сильно колеблется в зависимости от сезона и состава растительных остатков. У мокриц и личинок двукрылых максимум численности целлюлозоразрушающих бактерий наблюдается в экскрементах.

В кишечнике беспозвоночных, как правило, не встречаются патогенные микроорганизмы, развитие которых подавляется ферментами животных и других групп микрофлоры. Симбиотические отношения между животными и микроорганизмами в почве основаны на том, что в кишечнике беспозвоночных реакция среды близка к нейтральной, влажность более стабильна, чем в почве, микроорганизмы защищены от хищных простейших, погибающих при попадании в кишечник животных. Ферменты животных и экзоферменты бактерий идентичны, их активность ускоряет разложение определенных групп органических соединений, и продукты гидролиза усваиваются животными и микроорганизмами (Козловская, 1976).

Среди почвенных сапрофагов лишь определенные группы питаются микробными клетками. Животные, потребляющие и переваривающие ткани высших растений и имеющие симбиотические отношения с микрофлорой, как правило, не переваривают микробные клетки, и последние удаляются из организма вместе с непереваженными остатками. Потребление микрофлоры наблюдалось лишь у животных при длительном голодании (Reves, Tiedje, 1976). Таким образом, первичные разрушители растительных остатков способствуют развитию и распространению почвенной микрофлоры.

Влияние хозяйственной деятельности человека
на активность почвенных беспозвоночных и скорость
разложения растительных остатков

Комплекс почвенных сапрофагов страдает при различного рода химических обработках почвы и растительности, которые проводятся в аграрных и лесных ландшафтах для борьбы с отдельными видами вредителей. При авиахимических обработках в сибирской тайге наблюдалось резкое снижение численности таких разрушителей опада, как диплоподы (в 19 раз), энхитреиды (в 2 раза), микроартроподы (в 2 раза) (Бызова, 1964). При обработках севином погибают не только подстилочные формы сапрофагов, но и обитатели минеральных горизонтов почвы - дождевые черви (Voronova, 1968).

В различных условиях химические обработки оказывают дифференцированное действие на разных представителей почвенной фауны. В ряде случаев особенно резко снижается плотность хищников, что влечет за собой кратковременное увеличение численности сапрофагов (Дмитриенко, 1975).

При обработке севином нор грызунов численность беспозвоночных, обитающих на поверхности почвы, сократилась до 12% от исходной. Через год севином обнаруживался в выбросах из нор и в травянистой растительности вокруг нор и оказывал подавляющее действие на развитие беспозвоночных (Воронова и соавт., 1975).

Карбофос оказывает сильное, но непродолжительное действие на почвенную фауну. После обработки этим препаратом численность большинства групп восстанавливается. Наиболее сильное действие он оказывает на напочвенных жуков (Воронова, 1972).

В лабораторных условиях исследовали влияние пестицидов на регенерацию дождевых червей. Было установлено, что из 50 экз. с отрезанным хвостовым концом в контроле выживают 35 особей, при обработке карбофосом - 23, симазинном - 16. Наиболее токсичны для беспозвоночных гранозан и трихлор-ацетат натрия (Гальвялис, 1975).

Хозяйственное освоение земель также резко нарушает нормальное соотношение в групповом составе и количественных соотношениях отдельных представителей почвенной фауны. Например, исследования динамики численности орибатид при зарастании вырубок в пихтовых лесах Дальнего Востока показали, что численность их значительно ниже, чем в контроле. Вырубки зарастают разнотравьем и кустарниками, а восстановление леса идет за счет березы и осины. В этих условиях формируются

комплексы орбатида, отличающиеся по составу и плотности от коренных участков леса, с меньшим видовым разнообразием (Голосова и соавт., 1975). Интенсивность выпаса сильно снижает численность почвенных фитофагов, но мало влияет на сапрофагов и хищников, что было показано на примере проволочников (Гурьева, 1975).

Почвенные беспозвоночные весьма чувствительны к внесению удобрений, которые, при высоких дозах, могут оказать подавляющее действие на нормальное развитие и активность отдельных групп почвообразователей. При этом представители разных систематических и трофических групп по-разному реагируют на удобрения в зависимости от сезонного ритма активности, вертикального распределения в почве и других особенностей своей биологии (Кипенварлиц, 1964; Валиахмедов, 1969; Ильин, 1969; Алейникова, 1976; Гончаренко, 1976). Эти работы являются основой для разработки методов внесения удобрений с учетом динамики активности почвенных животных и их сукцессий в подстилке и почве.

Влияние химических обработок и других воздействий на почвенную фауну неодинаково отражается на скорости и характере разложения растительных остатков; это зависит от исходного группового состава и трофической структуры комплексов почвенных животных, а также реакции отдельных форм на антропогенные воздействия.

В полевых и лабораторных условиях изучали влияние гексахлорана на скорость разложения листового опада. Через 3 месяца после обработки установлено снижение численности жуков, личинок двукрылых, гамазовых клещей. Численность форм, устойчивых к гексахлорану (дождевые черви, энхитреиды, орбатида) возросла. Скорость разложения листового опада, однако, не увеличилась. Дождевые черви и личинки двукрылых выполняли в этих местообитаниях роль первичных разрушителей. При элиминации двукрылых дождевые черви заменили их, что сопровождалось увеличением численности червей (Дормидонтова, 1972).

Для стимуляции процессов круговорота веществ в почвах, бедных животными, используется интродукция полезных форм почвообразователей. Опыты по интродукции отдельных видов сапрофагов проведены в Средней Азии на вновь орошенных землях, на пастбищах Новой Зеландии, на засоленных маршах в Северной Европе, а также в искусственных лесопосадках полупустынного Закаспия (Ghilarov, Mamaev, 1967; Гиляров, 1970 а; Тишлер, 1971).

Стимуляция активности почвенных беспозвоночных-разрушителей проводилась также путем известкования почвы и внесения азотных удобрений. Эти методы особенно эффективны на бедных кислых подзолистых почвах. При этом наблюдалось улучшение физико-химических свойств почвы, являющееся непосредственным результатом возросшей активности животных (Spannagel, 1976).

Интродукция дождевых червей успешно проводилась также на отвалах грунта в открытом угольном бассейне одновременно с посадкой деревьев. При отсутствии животных подстилка разлагалась под пологом таких насаждений очень медленно. При интродукции червей через 5 лет численность их возросла в 5-6 раз. На основании опытов в теплицах было рассчитано, что черви перерабатывали 9,5 т/га подстилки за полгода и выбрасывали 16,7 т/га копролитов. При этом значительно возросло содержание подвижных форм калия, кальция, магния, фосфора (Vimmerstedt, Finney, 1973).

Дальнейшие исследования роли животных в разложении растительного опада и взаимосвязей отдельных групп почвенных организмов, разработка методов биологической мелиорации почвы открывают возможности активной регуляции почвенных процессов с целью сохранения и повышения плодородия почвы и ее продуктивности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Деятельность животных в почве является одним из ведущих факторов, определяющих морфологию почвенного профиля, многие физические и химические свойства почвы и темпы круговорота веществ.

Многолетние наблюдения за формированием комплексов почвенных беспозвоночных на отвалах и терриконах позволили выделить несколько этапов сукцессии животного населения (Dunger, 1968, 1969): 1) пионерная стадия, на которой преобладают ксерофильные формы; 2) развитие умеренного горизонта на поверхности минерального слоя, доминирование коллембол и личинок бибионид, активно осуществляющих разрушение растительных остатков; 3) "луговая" стадия, доминирование *Dendrobaena octaedra*; 4) "лесоподобная" стадия, формирование гумусового профиля типа муллия, появление глубокопочвенных видов дождевых червей.

Характер заселения беспозвоночными рекультивированных

почв отражает основные закономерности формирования животного населения в процессе развития почвенного покрова при выветривании горных пород. Начальные стадии этого процесса были описаны И.В.Стебаевым (1963). Развитие гумусового профиля сопровождается увеличением таксономического и экологического разнообразия комплексов почвенных животных и усложнением их пространственной структуры. В развитых почвах с регулярным поступлением растительных остатков отмечено одновременное существование разных функциональных групп пировок, приуроченных к различным частям почвенного профиля (Чернова, 1975, 1977).

Темпы минерализации органического вещества резко различаются в разных частях почвенного профиля. Радиоизотопным методом было установлено, что в почвенном детрите присутствуют органические соединения тысячелетней давности. В то же время скорость разложения наземного опада на пастбище и в буковом лесу в Новой Зеландии составляет 1–3 года (Stout et al., 1976). Органическое вещество почвы образно сравнивается с айсбергом, в котором видимая поверхностная часть представлена подстилкой, а основная часть органики сосредоточена в глубоких горизонтах. Основным фактором, определяющим различия в скорости минерализации органических остатков на поверхности почвы и в глубине, являются микроклиматические условия, которые отличаются высокой динамичностью на поверхности почвы и стабильностью в глубоких частях гумусового профиля. Предполагается, что скорость разложения органического вещества на поверхности почвы измеряется годами, а в глубоких горизонтах – сотнями и тысячами лет. Стабильность органических компонентов почвы является в значительной мере результатом деятельности животных, в первую очередь – дождевых червей, которые перемешивают растительные частицы с минеральными и способствуют формированию органо-минеральных комплексов (Stout et al., 1976).

Участие почвенных беспозвоночных обеспечивает более быстрое и полное разложение растительных остатков и является одним из факторов высокой продуктивности почвы. Поэтому исследования роли почвенных животных в биогеоценозах имеют большее значение для разработки методов сохранения почвенного покрова на Земле.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамов Ю.В. Роль насекомых в разложении навоза на пастбище в условиях центральной лесостепи. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1966, 10-11.
2. Алейникова М.М. Животное население почв и его изменение под влиянием антропогенных факторов. "Pedobiologia", 1976, 16, №3, 195-205.
3. Алейникова М.М., Утробина Н.М. Комплексы почвенных животных агробиоценозов Среднего Поволжья. В сб. "Животное население почв агробиоценозов и его изменение под разными культурами", Казань, Изд-во Казанск. ун-та, 1969, 3-61.
4. Алейникова М.М., Артемьева Т.И., Самосова С.М. Экспериментальное изучение процессов разложения органического вещества. В сб. "Роль животных в функционировании экосистем". М., "Наука", 1975, 75-78.
5. Ануфриева Р.И. Об участии земляных червей, мокриц и низших насекомых в разложении растительной подстилки. В сб. "Вопросы биологии и краевой медицины. Вып. 4". 1963, 265-270.
6. Ануфриева Р.И. Роль беспозвоночных животных в разложении растительных остатков в почве оазисной зоны Узбекистана. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1966, 14-15.
7. Артемьева Т.И., Борисович Т.М., Гатилова Ф.Г., Самосова С.М., Шитова Л.И. Методика и предварительные результаты экспериментальных работ по разложению навоза. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 16.
8. Атлавините О.П. Влияние дождевых червей на биологическую продуктивность ячменя. "Тр. АН ЛитССР", 1974, сер. В, № 1(65) 69-79.
9. Атлавините О.П. Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР. Вильнюс, "Мокслас", 1975, 200 с.
10. Атлавините О.П., Ванагас И. Изменения содержания подвижных форм фосфора и калия в почве в результате деятельности дождевых червей. В сб. "Проблемы почвенной зоологии", М., "Наука", 1972, 18-19.
11. Атлавините О.П., Дачюлите Я., Багдавичене З.П. Влияние почвенных беспозвоночных на биохимические свойства почвы и урожайность ячменя. В сб. "Материалы конференции, посвящ. 10-летию Литовского филиала ВОП". Каунас, 1969, 86-87.
12. Багдавичене З.П., Ласкаускайте Д., Шлептене Ю., Эйтминавичюте И., Лазаускаене Л., Страдзене В., Сукачене И., Сярукайте Ж. Исследование роли почвенных беспозвоночных в процессе разложения соломы. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М. "Наука", 1972, 19-20.
13. Багдавичене З.П., Ласкаускайте Д.А., Сярукайте Ж.М. Влияние нафталина на биологическую активность почвы в процессе разложения растительных остатков. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 73-74.

14. Барцевич В.В. Опыты по разложению листового опада дождевыми червями. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 20-21.
15. Бызова Ю.Б. Влияние авиахимической обработки на фауну почвенных беспозвоночных темнохвойных лесов. "Зоол. ж.". 1964, 43, № 4, 488-502.
16. Бызова Ю.Б. Об оценке роли Diplopoda в круговороте кальция. Там же, 1970, 49, № 11, 1638-1642.
17. Валиахмедов Б.В. Влияние органических и минеральных удобрений на фауну беспозвоночных в коричневой карбонатной почве Таджикистана. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1969, 34-35.
18. Ванагас И.Ю. Влияние дождевых червей на химические свойства почвы. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 93-94.
19. Воронова Л.Д. Влияние карбофоса на почвенную фауну южной тайги Пермской области. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 31-32.
20. Воронова Л.Д., Денисова А.В., Эфрон К.М. Севни как причина сокращения численности напочвенных жесткокрылых в степи. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 101-103.
21. Второв П.П. Биоэнергетика и биогеография некоторых ландшафтов Терской Ала-Тоо. Фрунзе, "Илим", 1968, 166 с.
22. Гаврилов К.И. Дождевые черви - продуценты биологически активных веществ. "Ж. общ. биол.", 1963, 23, № 2, 149-154.
23. Гальвялис А.Г. Некоторые данные о влиянии пестицидов на дождевых червей и их регенерацию. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 109-111.
24. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М., "Наука", 1965, 275 с.
25. Гиляров М.С. Беспозвоночные животные и лесные биогеоценозы. "Лесоведение", 1967, № 2, 27-36.
26. Гиляров М.С. Корневые системы и почвенные беспозвоночные. В сб. "Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы". Л., "Наука", 1968, 27-31.
27. Гиляров М.С. Беспозвоночные - разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности. "Экология", 1970а, № 2, 8-21.
28. Гиляров М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М., "Наука", 1970б, 275 с.
29. Гиляров М.С. Условия обитания беспозвоночных животных разных размерных групп в почве. В сб. "Методы почвенно-зоологических исследований". М., "Наука", 1975, 7-11.
30. Гиляров М.С., Перель Т.С. Соотношение численности разных групп беспозвоночных-сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв. "Докл. АН СССР", 1970, 192, 290-299.
31. Гиляров М.С., Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как по-

- казатель типа их почв. В сб. "Экология почвенных беспозвоночных". М., "Наука", 1973, 40-59.
32. Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль беспозвоночных в лесных почвах и пути повышения их полезной деятельности. В сб. "Тезисы Всесоюзного делегатского съезда почвоведов II, 1", 1971, 188-190.
 33. Гиляров М.С., Перель Т.С., Стриганова Б.Р., Чернова Н.М. Роль беспозвоночных в разложении и гумификация растительных остатков. В сб. "Труды 10-го Международного конгресса почвоведов. Т. 3". М., "Наука", 1974, 35-42.
 34. Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса. В сб. "Ресурсы биосферы (Итоги советских исследований по МБА). Т. 1". Л., "Наука", 1975, 218-240.
 35. Голосова Л.Д., Антонова Т.Ш., Сергеева Т.И. Влияние антропогенных факторов на численность панцирных клещей в почвах южного Приморья. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 123-124.
 36. Гончаренко Я.Э. Влияние высоких доз азотных удобрений на энтомофауну луговых почв. "Pedobiologia", 1976, 16, № 1, 58-62.
 37. Гурьева Е.Л. Изменения почвенной фауны шелкувов (Coleoptera, Elateridae), вызванные антропогенным фактором в Средней Азии. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 135-136.
 38. Дмитриенко В.К. Изменение численности крупных беспозвоночных животных в таежных участках, обработанных ММЭ ДДТ. Там же, 146-148.
 39. Дормидонтова Г.Н. Влияние количественных и качественных нарушений в комплексе беспозвоночных на процесс разложения листового опада. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 50.
 40. Злотин Р.И. Участие почвенных беспозвоночных животных в деструкционных процессах. Там же, 58-59.
 41. Злотин Р.И. Участие сапрофильных организмов в разрушении корней. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 158-160.
 42. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Влияние экскрементов растительноядных животных на скорость разрушения опада в лесостепи. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 59-60.
 43. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., "Наука", 1974, 199 с.
 44. Зонн С.В. Почва как компонент лесного биогеоценоза. В кн. "Основы лесной биогеоценологии". М., "Наука", 1964, 372-457.
 45. Ильин А.М. О токсическом влиянии гербицидов на муравьев и дождевых червей. "Зоол. ж.", 1969, 48, № 1, 141-143.
 46. Карасева С.Е. Роль термитов и мокриц в процессах почвооб-

- разования. В сб. "Роль животных в функционировании экосистем". М., "Наука", 1975, 78-79.
47. Кипенварлиц А.Ф. К вопросу о влиянии извести и удобрений на почвенную фауну. "Pedobiologia", 1964, 3, № 4, 274-285.
48. Козловская Л.С. Влияние беспозвоночных животных на активизацию азота, фосфора и калия в торфяных почвах. В сб. "Особенности болотообразования в некоторых степных и предгорных районах Сибири и Дальнего Востока". М., "Наука", 1965, 165-181.
49. Козловская Л.С. Взаимоотношения почвенных беспозвоночных и микрофлоры в лесоболотных биогеоценозах. "Ботан. ж.", 1968, 53, № 2, 234-242.
50. Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в круговороте азота и углерода в лесных биогеоценозах. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 75-76.
51. Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков болотных почв. В сб. "Роль животных в функционировании экосистем". М., "Наука", 1975, 72-73.
52. Козловская Л.С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л., "Наука", 1976, 211 с.
53. Козловская Л.С., Загуральская Л.М. Взаимоотношения личинок комаров и почвенной микрофлоры в заболоченных лесах. В сб. "Взаимоотношения леса и болота". М., "Наука", 1967, 89-97.
54. Козловская Л.С., Загуральская Л.М. Значение беспозвоночных в создании ферментативной активности почв. В сб. "Основные принципы изучения болотных биогеоценозов". Л., "Наука", 1972, 89-94.
55. Козловская Л.С., Фадеева Т.Н., Загуральская Л.М. Влияние беспозвоночных животных на разложение верховой сфагновой почвы. "Изв. Сибирск. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. н.", 1964, № 12, вып. 3, 50-56.
56. Кононова М.М. Органическое вещество почвы. М., Изд-во АН СССР, 1963, 312 с.
57. Кривошукский Д.А. Роль панцирных клещей в биогеоценозах. "Зоол. ж.", 1976, 55, № 2, 226-236.
58. Кривошукский Д.А., Покаржевский А.Д. Роль почвенных животных в биогенной миграции кальция и стронция-90. "Ж. общ. биол.", 1974, 35, № 2, 263-269.
59. Кудряшева И.В. Численность и биомасса (весовая и энергетическая оценки) почвообитающих беспозвоночных в широколиственном лесу. Там же, 1973, 34, № 3, 417-424.
60. Курчева Г.Ф. Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада. "Почвоведение", 1960, № 4, 16-23.
61. Курчева Г.Ф. Степень участия беспозвоночных животных в процессе разложения дубового опада в лесу и зависимость их деятельности от погодных условий. "Тр. Центрально-чернозем. гос. заповедн.", 1965, 8, 167-193.
62. Курчева Г.Ф. Роль почвенных беспозвоночных в разложении травянистой растительности. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1966, 99-100.

63. Курчева Г.Ф. Влияние повышенной численности беспозвоночных и увлажнения на скорость разложения дубовой подстилки. "Pedobiologia", 1967, 7, № 2/3, 228-238.
64. Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков М., "Наука", 1971, 155 с.
65. Курчева Г.Ф. Степень влияния отдельных видов сапрофагов на разрушение опада. В сб. "Проблемы почвенной зоологии", М., "Наука", 1972, 86-87.
66. Курчева Г.Ф. Сравнение методов исследования роли почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 198-199.
67. Мамаев Б.М., Соколов Д.Ф. Участие беспозвоночных животных в естественном разложении древесины дуба. "Почвоведение", 1960, № 4, 24-30.
68. Мордкович В.Г., Волковинцер В.В., Платова Г.Д., Шамолин В.А. Участие сапротрофных организмов в трансформации корневых остатков в черноземно-луговой почве. В сб. "Роль животных в функционировании экосистем". М., "Наука", 1975, 68-71.
69. Мордкович В.Г., Волковинцер В.В., Мордкович Г.Д., Шамолин В.А. Сезонный ход трансформации корневых остатков в черноземно-луговой почве в связи с динамикой активности гетеротрофов-деструкторов. В сб. "Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т.2". Новосибирск, "Наука", 1976, 429-437.
70. Николок В.Ф., Тапильская В.П. Роль простейших в почвенных процессах. "Фан", 1976, 87 с.
71. Новикова С.И. Сукцессионные изменения группировок нематод в ходе разложения лесного опада. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 107.
72. Парамонов А.А. Основы гельминтологии. Т.1. М., Изд-во АН СССР, 1962, 479 с.
73. Парамонов А.А. Основы фитогельминтологии. Т. 3. М., "Наука", 1970, 252 с.
74. Перель Т.С. Зональное и ландшафтное распределение дождевых червей (Lumbricidae) фауны СССР. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975 а, 21-26.
75. Перель Т.С. Жизненные формы Lumbricidae. "Ж. общ. биол.", 1975б, 36, № 2, 189-202.
76. Перель Т.С. Различия организации разных представителей дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) в связи с особенностями их экологии. В сб. "Адаптация почвенных животных к условиям среды". М., "Наука", 1977, 129-144.
77. Перель Т.С. Соколов Д.Ф. Количественная оценка участия дождевых червей Lumbricus terrestris (Lumbricidae, Oligochaeta) в переработке лесного опада. "Зоол.ж.", 1964, 43, № 11, 1618-1625.
78. Перель Т.С., Карпачевский Л.О. Роль беспозвоночных животных в разложении лесного опада. В сб. "Проблемы почвенной зоологии", М., "Наука", 1966, 63-64.

79. Перель Т.С., Карпачевский Л.О. О некоторых особенностях разложения опада в широколиственных лесах. "Pedobiologia", 1968, 8, № 3, 306 - 312.
80. Покаржевский А.Д. Кальций и магний в почвенных сапрофагах. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 255.
81. Покаржевский А.Д. Участие почвенных сапрофагов в миграции зольных элементов в лесостепных биогеоценозах. В сб. "Биота основных геосистем центральной лесостепи". М., Ин-т географии АН СССР, 1976, 96 - 108.
82. Семенова Л.М. Морфо-экологическая специфика пищеварительной системы личинок долгоножек (Tipulidae, Diptera). "Зоол.ж.", 1974, 53, № 3, 394 - 401.
83. Стебаев И.В. Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и на рыхлых продуктах выветривания в лесолуговых ландшафтах южного Урала. "Pedobiologia", 1963, 2, № 4, 265 - 309.
84. Стриганова Б.Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины. "Почвоведение", 1968, № 8, 85 - 90.
85. Стриганова Б.Р. Распределение двупарноногих многоножек (Diplopoda) в смешанных лесах Северного Кавказа и их роль в разрушении лесной подстилки. "Зоол.ж.", 1969, 48, № 11, 1623 - 1628.
86. Стриганова Б.Р. О разложении целлюлозы в кишечнике кивсяков „Pachyiulus foetidissimus (Mur.) (Julidae, Diplopoda)". "Докл. АН СССР", 1970, 190, № 3, 703 - 705.
87. Стриганова Б.Р. Сравнительная характеристика деятельности разных групп почвенных беспозвоночных в процессах разложения лесной подстилки. "Экология", 1971, № 4, 36 - 43.
88. Стриганова Б.Р. Принципы количественной оценки деятельности сапрофагов в почве на примере двупарноногих многоножек (Diplopoda). В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 130 - 131.
89. Стриганова Б.Р. Распределение двупарноногих многоножек в предгорьях Карпат и их роль в разрушении листового опада. "Зоол.ж.", 1974, 53, № 9, 1308 - 1314.
90. Стриганова Б.Р. Методы оценки деятельности беспозвоночных-сапрофагов в почве. В сб. "Методы почвенно-зоологических исследований". М., "Наука", 1975 а, 108 - 127.
91. Стриганова Б.Р. Роль почвенных животных в деструкционных процессах. В сб. "Роль животных в функционировании экосистем". М., "Наука", 1975 б, 58 - 61.
92. Стриганова Б.Р. Пищевая активность мокриц в ксерофитных местообитаниях южного берега Крыма. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975 в, 295 - 297.
93. Стриганова Б.Р. Пищевая активность почвенных личинок долгоножек (Tipulidae, Diptera). "Зоол. ж.", 1975 г. 54, № 3, 377 - 383.
94. Стриганова Б.Р. Исследование характера переработки раститель-

- ных остатков в кишечнике клещей-фтиракарид. В сб. "Тезисы Всесоюзного съезда акарологов". Ташкент, 1975д, 67.
95. Стриганова Б.Р. Специфика пищеварительной активности почвенных сапрофагов как показатель характера разложения растительных остатков. В сб. "Биологическая диагностика почв". М., "Наука", 1976, 268-269.
 96. Стриганова Б.Р. Адаптации двупарноногих многоножек (Diplopoda) к обитанию в почвах с различным гидротермическим режимом. В сб. "Адаптация почвенных животных к условиям среды". М., "Наука", 1977, 151-166.
 97. Стриганова Б.Р., Рахманов Р.Р. Сезонный ритм пищевой активности кивсяков *Amblyiulus continentalis* и *Schizophyllum caspium* (Diplopoda) в Ленкоранском районе Азербайджана. "Зоол. ж.", 1973, 52, № 3, 372-378.
 98. Стриганова Б.Р., Валиахмедов Б.В. Роль пустынных мокриц в разложении растительных остатков. Там же, 1975, 54, № 10, 1560-1562.
 99. Судакова И.М., Шубина А.И. К вопросу об эктоферментативной деятельности некоторых фитонематод. "Ж. общ. биол.", 1965, 26, № 6, 685-689.
 100. Талкадзе Д.А. Количественная оценка участия дождевых червей в переработке опада. "Субтропич. культуры", 1975, № 3, 119-121.
 101. Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М., "Колос", 1971, 455 с.
 102. Царик И.В. Роль почвенных беспозвоночных в разложении мертвых растительных остатков в некоторых высокогорных экосистемах Украинских Карпат. В сб. "Роль животных в функционировании экосистем". М., "Наука", 1975, 73-75.
 103. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., "Мысль", 1975, 221 с.
 104. Чернов Ю.И., Ходашова К.С. Злотин Р.И. Наземная биомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения. "Ж.общ. биол.", 1967, 28, № 2, 188-197.
 105. Чернова Н.М. Зоологическая характеристика компостов. М., "Наука", 1966, 153 с.
 106. Чернова Н.М. Взаимосвязь сезонной и сукцессионной динамики мелких членистоногих при разложении растительных остатков в природе. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 152-153.
 107. Чернова Н.М. Почвообразовательный процесс и сукцессии. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 39-42.
 108. Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М., "Наука", 1977, 200 с.
 109. Эйтминавичюте И.С. Участие ориватид (Oribatei, Acari) в разложении соломы и люпина. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 345-346.
 110. Abrachamsen G. The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta,

- Enchytraeidae) in cultures with homogenous raw humus. "Pedobiologia", 1971, 11, №5, 417-424.
111. Aldag R., Graff O. N-Fractionen in Regenwurmlosung und deren Ursprungsboden. Ibid., 1975, 15, №2, 151-153.
112. Atlavinite O. The activity of Lumbricidae, Acarina and Collembola in the straw humification process. Ibid., 1971, 11, №2, 104-115.
113. Atlavinite O., Lugauskas A. The effect of Lumbricidae on the soil microorganisms. In "Organismes du sol et production primaire", Paris, 1971, 73-80.
114. Ausmus B.S., Edwards N.T., Witkamp M. Microbial immobilization of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium; implications for forest ecosystem processes. In "The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes", Oxford, London, 1976, 397-416.
115. Babel U. Moderprophile in Wäldern. Morphologie und Umsetzungsprozesse. "Schriften. Univ. Hohenheim, Reihe Pflanzliche Produktion", 1972, H.60, 1-120.
116. Banage W.B. The ecological importance of free living soil nematodes with special reference to those of moorland soil. "J. Anim. Ecol.", 1963, 32, 133-140.
117. Bano Kubra, Bagyarai D.J., Krishnamoorthy H.V. Feeding activity of the millipede *Jonespeltis splendidus* Verhoeff and soil humification. "Proc. Indian Acad. Sci.", 1976, B83, №1, 1-11.
118. Berthet P. Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides de la litière des forêts. In "Soil Organisms", Amsterdam, 1963, 18-27.
119. Bock K.L., Heath J. Feeding activity of the millipede *Glomeris marginata* (Villers) in relation to its vertical distribution on the soil. In "Progress in soil biology", Braunschweig, 1967, 233-240.
120. Bodine M.C., Ueckert D.N. Effect of desert termites on herbage and litter in a shortgrass ecosystem in West Texas. "J. Range Manag.", 1975, 28, №5, 353-358.
121. Bornemissa G.F., Williams C.H.W. An effect of dung beetle activity on plant yield. "Pedobiologia", 1970, 10, №1, 1-7.
122. Boyer P. Les différents aspects de l'action des *Bellicositermes* sur les sols tropicaux. "Ann. sci. natur. zool. et biol. anim.", 1975, 17, №4, 447-503.
123. Brauns A. Praktische Bodenbiologie. Stuttgart, 1968, 470S.
124. Carter A., Cragg J.B. Concentrations and standing crops of calcium, magnesium, potassium and sodium in soil and litter arthropods and their food in an aspen woodland ecosystem in the Rocky Mountains (Canada). "Pedobiologia", 1976, 16, №5, 379-388.
125. Černova N.M. Gesetzmässigkeiten der Verteilung von Mikroarthropoden in Kompostenhaufen. Ibid., 1970, 10, №5, 365-372.
126. Chernov Ju.I., Striganova B.R., Ananjeva S.I. Soil fauna of the polar desert at Cape Cheluskin, Taimyr Peninsula, USSR. "Oikos", 1977, 29, №1, 175-179.
127. Christiansen K. Bionomics of Collembola. "Ann. Rev. Entomol.", 1964, 9, 147-178.

128. Coe M. The role of termites in the removal of elephant dung in the Tsavo (East) National Park Kenya. "E. Afr. Wildlife J.", 1977, 15, №1, 49-55.
129. Crossly D., Witkamp M. Effects of pesticide on biota and breakdown of forest litter. In "Trans. 8-th Int. Congr. Soil Sci. V.3", Bucharest, 1964, 90-91.
130. Dash M.C., Cragg J.B. Selection of microfungi by Enchytraeidae (*Oligochaeta*) and other members of the soil fauna. "Pedobiologia", 1972, 12, №4, 282-286.
131. Drift van der J. The soil animals in an oak wood with different types of humus formation. In "Progress in soil zoology", London, 1962, 343-347.
132. Drift van der J. The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditions and the activity of macrofauna. In "Soil organisms", Amsterdam, 1963, 125-133.
133. Drift van der J. The significance of the millipede *Glomeris marginata* (Villers) for oak-litter decomposition and an approach of its part in energy flow. In "Progress in soil zoology", Prague, 1975, 293-298.
134. Drift van der J., Witkamp M. The significance of the breakdown of oak litter by *Encycla pusilla* Burm. "Arch. Neerl. Zool.", 1960, 3, 489-492.
135. Dunger W. Leistungsspezifität bei Streuzersetzung. In "Soil organisms", Amsterdam, 1963, 92-102.
136. Dunger W. Tiere im Boden. Wittenberg-Lutherstadt, 1964, 265S.
137. Dunger W. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. "Abhandl. und Berichte Naturkundemus. Görlitz", 1968, 43, №2, 1-256.
138. Dunger W. Über den Anteil der Arthropoden an der Umsetzung des Bestandesabfalles in Anfangs-Bodenbildungen. "Pedobiologia", 1969, 9, 5/6, 366-371.
139. Edwards C.A., Heath G.W. The role of soil animals in breakdown of material. In "Soil organisms", Amsterdam, 1963, 76-84.
140. Edwards C.A., Heath G.W. Studies in leaf litter breakdown. III. The influence of leaf age. "Pedobiologia", 1975, 15, №5, 348-354.
141. Edwards C.A., Reichle D.E., Crossly D.A. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In "Ecol. stud., analyses and synthesis. I", 1970, 147-172.
142. Eitminaviciute I., Bagdanaviciene K.B., Lazauskiene L., Sukackiene I. Characteristic successions of microorganisms and soil invertebrates in the decomposition process of straw and lupine. "Pedobiologia", 1976, 16, №2, 106-115.
143. Engelmann M. The role of soil Arthropods in the energetics of an old field community. "Ecol. monographs", 1961, 31, 211-238.
144. Faasch H. Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodinen *Uroborella marginata* (C.L. Koch 1839) und *Uropoda orbicularis* (O.F. Müller 1776) und experimentelle Analyse ihres Phoresieverhaltens. "Zool. Jahrb.", 1967, Abt. 3, 94, №4, 521-608.
145. Farahat A.Z. Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari. "Pedobiologia", 1966, 6, №3/4, 285-268.

146. Gere G. Ernährungsbiologische Untersuchungen an Diplopoden. "Acta zool. Acad. sci. hung.", 1962, 8, №1/2, 25–38.
147. Ghilarov M.S. Abundance, biomass and vertical distribution of soil animals in different zones. In "Secondary productivity of terrestrial ecosystems. 2". Warszawa, 1967, 611–629.
148. Ghilarov M.S. Soil biocoenosis. In "Methods of study on soil ecology". Paris, UNESCO, 1970, 67–77.
149. Ghilarov M.S., Mamaev B.M. Die Einsetzen von Regenwürmern (Oligochaeta, Lumbricidae) in die Böden artesisch bewässerter Oasen als Massnahme zur Steigerung der biologischen Aktivität. In "Progress in soil biology". Braunschweig, 1967, 275–281.
150. Graff O. Regenwurm-tätigkeit im Ackerboden unter verschiedenen Bedeckungsmaterial gemessen an der Lösungsablage. "Pedobiologia", 1969, 9, №1/2, 120–127.
151. Graff O. Stickstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlosung auf der Wiesenversuchsfläche des Sollingsprojektes. In "Organismes du sol et production primaire". Paris, 1971, 503–512.
152. Hartenstein R. Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). "Ann. Entomol. Soc. Amer.", 1962, 55, 202–206.
153. Hartenstein R. Feeding, digestion, glycogen and the environmental conditions of the digestive system in *Oniscus asellus*. "J. Insect. Physiol.", 1964, 10, №4, 611–621.
154. Healey I.N. The energy flow through a population of soil Collembola. In "Secondary productivity of terrestrial ecosystem". Warsaw, 1967, 695–708.
155. Heath G.W., Arnold M.K. Studies in leaf litter breakdown. II. Breakdown rate of "sun" and "shade" leaves. "Pedobiologia", 1966, 6, №3/4, 238–243.
156. Heath G.W., Arnold M.K., Edwards C.A. Studies in leaf litter breakdown. I. Breakdown rates of leaves of different species. Ibid, 1966, 6, №1, 1–12.
157. Heath G.W., King L.C. Litter breakdown in deciduous forest soils. In "Trans. 8-th Int. Congr. Soil Sci. V.3". Bucharest, 1964, 979–987.
158. Holter P. An experiment on dung removal by *Aphodius* larvae (Scarabaeidae) and earthworms. "Oikos", 1977, 28, №1, 130–136.
159. Howard P.J.A. The classification of humus types in relation to soil ecosystem. In "The soil ecosystem". London, 1969, 41–54.
160. Karg W. Die edaphischen Acarina in ihren Beziehungen zur Mikroflora und ihre Eignung als Anzeiger für Prozesse der Bodenbildung. In "Soil organisms". Amsterdam, 1963, 305–315.
161. Karkanis M. Rozkład ściółki pochodzącej z rocznych gatunków drzew liściastych i jej wpływ na środowisko glebowe. "Fragm. florist. et geobot.", 1975, 21, №1, 71–97.
162. Karpachevsky L.O., Perel T.S., Bartsevich V.V. The role of Bibionidae larvae in decomposition of forest litter. "Pedobiologia", 1968, 8, №2, 146–149.
163. King H.G.C., Heath G.W. The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. Ibid, 1967, 7, №2/3, 192–197.

164. Kitazawa Y. Biological regionality and its function in forest ecosystem types. In "Proc. Symp." Productivity forest ecosystems in the world". IBP-UNESCO, 1971.
165. Kowal N.E., Crossly D.A. The ingestion rates of microarthropods in pine mor estimated with radioactive calcium. "Ecology", 1971, 52, №3, 444-452.
166. Kozlov K.A. "Über die Rolle der Bodenfauna bei der Anreicherung von Fermenten im Boden." "Pedobiologia", 1965, 5, №1/2, 140-145.
167. Kozlovskaja L.S. Der Einfluss der Experimente von Regenwürmern auf die Aktivierung der mikrobiellen Prozesse in Torfböden. *Ibid.* 1969, 9, №1/2, 158-164.
168. Kozlovskaja L.S., Zaguralskaja L.M. Über Beziehungen zwischen Regenwürmern und Mikroben in Westsibirien. *Ibid.*, 1966, 6, №3/4, 244-257.
169. Krogerus R. Oekologische Studien nordische Moorarthropoden. "Comment. biol. Soc. Sci. fenn.", 1960, 21, №3, 1-239.
170. Kühnelt W. Soil-inhabiting Arthropoda. "Ann. Rev. Entomol.", 1963, 8, 115-136.
171. Lebrun P. Écologie et biocénotique de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. Bruxelles, Inst. Sci. Nat. Belgique, Memoire, 1971, 165 p.
172. Lee K.E. The significance of soil animals in organic matter decomposition and mineral cycling in tropical forest and savanna ecosystems. В сб. "Труды 10-го Международного конгресса почвоведов. Т. 3." М., "Наука", 1974, 43-51.
173. Lee K.E., Wood T.G. Physical and chemical effects on soil of some Australian termites and their pedological significance. "Pedobiologia", 1971, 11, №5, 376-409.
174. Leger R.G., Millette G.J. Properties of four Quebec soils after incubation with five species of earthworms. "Can.J. Soil Sci.", 1977, 57, №2, 165-172.
175. Lofty J.R. Oligochaetes. In "Biology of plant litter decomposition. V.2". London, New York, 1974, 467-488.
176. Luxton M. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil.2. Nutritional biology. "Pedobiologia", 1972, 12, №5, 434-463.
177. Macauley B.J. Biodegradation of litter in Eucalyptus pauciflora communities. I. Techniques for comparing the effects of fungi and insects. "Soil Biol. and Biochem.", 1975, 7, №6, 341-344.
178. MacBrayer J.F. Exploitation of deciduous leaf litter by Apheloria montana (Diplopoda, Eurydesmidae). "Pedobiologia", 1973, 13, №2, 90-98.
179. MacBrayer J.F., Reichle D.E. Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrates populations. "Oikos", 1971, 22, №3, 381-388.
180. MacBrayer J.F., Reichle D.E., Witkamp M. Energy flow and nutrient cycling in a cryptozoan food-web. In "East. Deciduous forest Biome". IBP, 1974, 73-78.
181. Macfadyen A. The contribution of the microfauna to total soil metabolism. In "Soil organisms", Amsterdam, 1963, 3-17.
182. Madge D.S. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. "Pedobiologia", 1965, 5, №4, 273-288.

183. Madge D.S. Litter disappearance in forest and savanna. *Ibid.*, 1969, 9, №4, 288–299.
184. Marcuzzi G. Experimental observations on the role of *Glomeris* spp. (Myriapoda, Diplopoda) in the process of humification of litter. *Ibid.* 1970, 10, №6, 401–406.
185. Mason C.F. Snail populations, beech litter production and the role of snails in litter decomposition. "Oecologia", 1970, 5, №3, 215–239.
186. Mason C.F. Mollusca. In "Biology of plant litter decomposition. V.2". London, New York, 1974, 555–592.
187. Mitchell M.J., Parkinson D. Fungal feeding of Oribatids (Acari Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. "Ecology", 1976, 57, №2, 302–312.
188. Mraz K. Die Ursachen der differenzierten Bildung von Mull- und Morhumusformen aus mikromorphologischer Sicht. В сб. "Труды 10-го Международного конгресса почвоведов. Т.12". М., "Наука", 1975, 319–328.
189. Müller G., Beyer R. Über Wechselbeziehungen zwischen mikroskopischen Bodenpilzen und fungifagen Bodentieren. "Zentralbl. Bakt.; Parasitenk., Infektionskrankh., Hyg.", 1965, Abt. 11, №119, 133–147.
190. Naglitsch F. Methodische Untersuchungen über den Einfluss von Bodenarthropoden auf die Humifizierung organischer Substanzen. "Pedobiologia", 1965, 5, №1/2, 50–64.
191. Naglitsch F. Über Veränderungen der Zusammensetzung der Mesofauna während der Rotte organischer Substanzen im Boden. *Ibid.*, 1966, 6, №2, 178–194.
192. Naglitsch F., Grabert D. Zu Fragen des biogenen Abbaues vom Stroh unter kontrollierten Versuchsbedingungen. *Ibid.*, 1968, 7, №4, 353–361.
193. Naglitsch F., Matschke J. Untersuchungen über den Abbau organischer Substanzen im Boden. *Ibid.*, 1970, 10, №2, 121–134.
194. Nakamura Y. Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 2. Disappearance of cow dung. "Ibid.", 1975a, 15, №2, 129–132.
195. Nakamura Y. Decomposition of organic materials and soil fauna in pastures. 3. Disappearance of cow dung and associated soil macrofaunal succession. *Ibid.*, 1975b, 15, №3, 210–221.
196. Nakamura Y. Decomposition of organic materials and soil fauna in pastures. 4. Disappearance of cow dung and succession of the associated soil microarthropods. *Ibid.*, 1976, 16, №4, 243–257.
197. Nickolson P.B., Bocoek K.L., Heal O.W. Studies on the decomposition of the faecal pellets of a millipede *Glomeris marginata* Villers. "J.Ecol.", 1966, 54, 755–766.
198. O'Connor F.B. The Enchytraeidae. In "Soil biology". London, 1967, 213–257.
199. Olechowicz E. The role of coprophagous dipterans in a mountain pasture ecosystem. "Ekol. Pol.", 1976, 24, №2, 125–165.
200. Perel T.S., Karpachevsky L.O., Jegorova S.V. Experimente zur Untersuchung des Einflusses der Regenwürmer auf die Streuschicht und den Humushorizont von Waldböden. "Pedobiologia", 1966, 6, №3, 269–276.
201. Perel T.S., Karpachevsky L.O., Jegorova S.V. The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest leaf litter. *Ibid.*, 1971a, 11, №1, 66–70.

202. Perel T.S., Karpachevsky L.O. The importance of Lumbricidae in leaf-fall breakdown in coniferous-broadleaved forest on the European plain. In "Organismes du sol et production primaire". Paris, 1971, 213-219.
203. Petersen H. Nutritional biology of Collembola and its ecological significance. "Entomol. Mededels.", 1971, 39, 97-118.
204. Petruszewicz K., Macfadyen A. Productivity of terrestrial animals. In "IBP Handbook № 13." Oxford, 1970, 190 p.
205. Phillipson J. Ecological energetics. New York, 1966, 303 p.
206. Pobożsny M. Veränderungen einiger chemischer Eigenschaften in den Exkrementen von Lumbricus polyphemus Fitz. (Oligochaeta, Lumbricidae). "Opusc. zool (Magy.)", 1974 (1977), 14, №1-2, 99-103.
207. Pobożsny M. Die Bedeutung zweier Regenwurm-Arten für Humifizierungsprozesse. "Pedobiologia", 1975, 15, №6, 439-445.
208. Pobożsny M. Bradysia brunnipes (Meigen 1804) (Diptera, Sciaridae) und ihre Bedeutung für die Streuzersetzung. "Acta zool. Acad. sci. hung.", 1976, 22, №1-2, 139-143.
209. Pomeroy D.E. Studies on a population of large termite mounds Uganda. "Ecol. Entomol.", 1976a, 1, №1, 49-61.
210. Pomeroy D.E. Some effects of mound-building termites on soils in Uganda. "J. Soil Sci.", 1976b, 27, №3, 377-394.
211. Priesner E. Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei der Larve von Tipula maxima. "Pedobiologia", 1961, 1, №1, 25-37.
212. Radu V.G., Tomescu N., Racovita L., Imreh S. Radioisotope researches concerning the feeding and the assimilation of ⁴⁵Ca in terrestrial Isopods. Ibid., 1971, 11, №4, 296-303.
213. Reves V.G., Tiedje J.M. Ecology of the gut microflora of Tracheoniscus rathkei (Crustacea, Isopoda). Ibid., 1976, 16, №1, 67-74.
214. Rodriguez J.G., Wade C.F., Wells C.N. Nematodes as a natural food for Macrocheles muscaedomesticae (Acarina, Macrochelidae) a predator of the house fly egg. "Ann. entomol. Soc. Amer.", 1962, 55, 507-511.
215. Roonwal M.L. Field and other observations on the Harvester termite, Acanthotermes macrocephalus (Desneux) (Hodotermitidae), from the Indian Desert. "Z. angew. Entomol.", 1975, 78, №4, 424-440.
216. Rusek J. Bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. "Pedobiologia", 1975, 15, №4, 299-308.
217. Satchell J.E. Lumbricidae. In "Soil biology". London, 1967, 259-322.
218. Satchell J.E., Lowe D.G. Selection of leaf litter by Lumbricus terrestris. In "Progress in soil biology". Braunschweig, 1967, 102-120.
219. Shachak M., Chapman E.A., Steinberger Y. Feeding, energy flow, and soil turnover in the desert isopod Hemilepistus reamuri. "Oecologia", 1976, 24, №1, 57-69.
220. Schönborn W. Untersuchungen über die Ernährung bodenbewohnenden Testaceen. "Pedobiologia", 1965, 5, №3, 205-210.
221. Sharpley A.N., Syers J.K. Potential role of earthworm casts for the phosphorus enrichment of runoff waters. "Soil Biol. and Biochem.", 1976, 8, №5, 341-346.
222. Spannagel G. Humusbildung auf armen Böden unter dem Einfluss von Kalk—in Verbindung mit der Entwicklung einer reichen Bodenfaunas. "Garten Org.", 1976, №3, 73-75.

223. Stout J.D. The relationship between protozoan populations and biological activity in soils. "Amer. Zool.", 1973, 13, №1, 193–201.
224. Stout J.D. Protozoa. In "Biology of plant litter decomposition. V.2." London–New York, 1974, 385–420.
225. Stout J.D., Heal O.W. Protozoa. In "Soil biology". London, 1967, 149–195.
226. Stout J.D., Tate K.R., Molloy L.F. Decomposition processes in New Zealand soils with particular respect to rates and pathways of plant degradation. In "Role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes." Oxford–London, 1976, 97–144.
227. Striganova B.R. Über die Zersetzung von überwinterter Laubstreu durch Tausendfüßler und Landasseln. "Pedobiologia", 1967, 7, №2/3, 125–134.
228. Striganova B.R. Significance of Diplopod activity in leaf litter decomposition. In "Organismes du sol et production primaire". Paris, 1971, 409–416.
229. Striganova B.R., Valiachmedov B.V. Beteiligung bodenbewohnender Saprophyten an der Zersetzung der Laubstreu in Pistazienwäldern. "Pedobiologia", 1976, 16, №2, 219–227.
230. Tados M.S. The role of soil fauna in the decomposition of organic matter. "Zool. Anz.", 1976, 196, №5–6, 347–356.
231. Törne E. Über den Verlauf der Zelluloserotte unter biotisch verschiedenen Versuchsbedingungen. "Pedobiologia", 1966a, 6, №3/4, 226–237
232. Törne E. Ergänzende Bemerkungen zur Anzucht von kleinen Bodentieren und zur Massenzucht von Collembolen. *ibid.*, 1966b, 6, №3/4, 288–292.
233. Törne E. Beispiele für indirekte Einflüsse von Bodentieren auf die Rotte von Zellulose. *ibid.* 1967, 7, №2/3, 220–227.
234. Trapnell C.G., Friend M.T., Chamberlain G.T., Birch H.F. The effects of fire and termites on a Zambian woodland soil. "J.Ecol.", 1976, 64, №2, 577–588.
235. Twinn D.C. Nematodes. In "Biology of plant litter decomposition. V.2". London–New York, 1974, 421–465.
236. Vimmerstedt J.P., Finney J.H. Impact of earthworms introduction on litter burial and nutrient distribution in Ohio strip–mine spoil banks. "Soil Sci. Soc. Amer. Proc.", 1973, 37, №3, 388–391.
237. Voronova L.D. The effect of some pesticides on the soil invertebrate fauna in the south taiga zone. "Pedobiologia", 1968, 8, 507–515.
238. Wallwork J.A. Acari. In "Soil biology". London, 1967, 363–395.
239. Wallwork J.A. Ecology of soil animals. London, 1970, 282p.
240. Watanabe H. Consumption of leaf litter by Megascoletids *Pheretima sieboldi* in pine stands and a natural mixed forest. "Bull. Kyoto Univ. Forests", 1974, №46, 1–6.
241. Watanabe H. On the amount of cast production by the megascoletid earthworm *Pheretima hupeiensis*. "Pedobiologia", 1975, 15, №1, 20–28.
242. Went J. C. Influence of earthworms on the number of bacteria in the soil. In "Soil organisms". Amsterdam, 1963, 260–265.
243. Wieser W. Copper and the role of isopods in degradation of organic matter. "Science", 1966, 15, №3, 67–69.

244. Witkamp M., Ausmus B.S. Processes in decomposition and nutrient transfer in forest systems. In "Role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes". Oxford-London, 1976, 375-396.
245. Witkamp M., Crossly D.A. The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter. "Pedobiologia", 1966, 6, №3, 293-303.
246. Witkamp M., Frank M.L. Retention and loss of Cesium-137 by components of the groundcover in a pine (*Pinus virginiana* L.) stand. "Health. Phys.", 1967, 13, 985-990.
247. Witkamp M., Olson J.S. Breakdown of confined and nonconfined oak litter. "Oikos", 1963, 14, 138-147.
248. Wittich W. Bedeutung einer leistungsfähigen Regenwurmfauna unter Nadelwald für Streuzersetzung, Humusbildung und allgemeine Bodendynamik. "Schrft. Forstl. Fak. Univ. Göttingen", 1963, 30, 3-60.
249. Wood T.G. The role of termites (Isoptera) in decomposition processes. In "Role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes". London-Oxford, 1976, 145-168.
250. Woodring J.P., Cook E.F. The biology of *Ceratozetes cesalpinus* Berlese, *Schelorbates laevigatus* Koch. and *Oppia neerlandica* Oudemans (*Oribatei*) with a description of all stages. "Acarologia", 1962, 4, 101-137.
251. Yeates G.W. Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes. "Pedobiologia", 1971, 11, №2, 173-179.
252. Zachariae G. Was leisten Collembolen für den Waldhumus? In "Soil organisms". Amsterdam, 1963, 109-124.
253. Zachariae G. Welche Bedeutung haben Enchytraeiden im Waldboden? In "Solid Micromorphology". Amsterdam, 1964, 57-68.
254. Zachariae G. Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. "Forstwiss.-Forsch.", 1965, 20, 1-68.
255. Zachariae G. Die Streuzersetzung im Köhlgartengebiet. In "Progress in soil biology". Braunschweig, 1967, 507-514.
256. Zajonc I. Ueber die Saisondynamik der Humusbildung durch Regenwürmer in einem Buchenwald der Karpathen. *Ibid.*, 397-408.
257. Zajonc I. Participation des *Lumbrics* (*Lumbricidae*) dans la libération des éléments minéraux des feuilles mortes d'une forêt de hêtres et de chênes. In "Organismes du sol et production primaire". Paris, 1971, 387-396.
258. Zicsi A. Zootische Einflüsse auf die Streuzersetzung in Hainbuchen-Eichenwäldern Ungarns. "Pedobiologia", 1975, 15, №6, 432-438.
259. Zicsi A., Hartigai L., Pobožny M. Ueber die Auswirkung der Tätigkeit des Regenwurmes *Lumbricus polyphemus* Fitz. auf die Veränderungen der Humusqualität im Boden. In "Organismes du sol et production primaire". Paris, 1971, 397-408.

ПАНЦИРНЫЕ КЛЕЩИ КАК ИНДИКАТОР ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ

Д.А. Кривошук

(Лаборатория почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР).

Оглавление

Введение	71
Население панцирных клещей в природных зонах СССР	73
Тундра	75
Лесная зона	79
Лесостепь	90
Степная зона	92
Зона полупустынь	93
Зона пустынь	94
Зона влажных субтропиков	95
Общие закономерности распространения панцирных клещей в широтных природных зонах	98
Население панцирных клещей и вертикальная поясность в горах	103
Региональные особенности фауны панцирных клещей СССР	105
Влияние хозяйственной деятельности человека на комплексы панцирных клещей	113
Методика обследования почв на заселенность панцирными клещами	117
Заключение	122
Литература	123

ВВЕДЕНИЕ

Панцирные клещи, или орибатиды – одна из доминирующих по численности и биомассе групп почвенных животных, их плотность населения нередко исчисляется сотнями тысяч особей на 1 м² почвы, а биомасса достигает 5–15% от всего животного населения ландшафта.

Панцирные клещи заселяют все типы почв Земли – от Арктики до Антарктики включительно. Они играют важную роль в природе, поддерживая естественную скважность почв, участвуя в разложении и гумификации растительных остатков, распространяя по почвенному профилю микроорганизмы.

Хозяйственное значение группы велико еще и потому, что ее представители являются промежуточными хозяевами ленточных червей из сем. *Anoplocephalidae*, которые, как паразиты сельскохозяйственных животных, местами наносят заметный ущерб животноводству.

Высокая и устойчивая численность, широкое распространение, большое видовое разнообразие, а также легкость сбора массового материала и количественного учета в полевых условиях, делают орибатид одним из удобнейших объектов экологических, почвенно-зоологических и биогеографических исследований. При этом особое значение имеет использование орибатид как модельного объекта при изучении воздействия на животное население почв различных форм хозяйственной деятельности человека или косвенных результатов антропогенных воздействий на ландшафт (разные способы обработки почвы, внесение органических и минеральных удобрений, действие дефолиантов, ядохимикатов, промышленных и радиоактивных загрязнений и т.п.).

Установлено распространение орибатидами почвенных простейших, а также нематод. Возможно, они играют роль в распространении грибковых заболеваний растений. Чрезвычайно широкое распространение почвенных клещей, среди которых в естественных условиях доминируют орибатиды, обращало на них внимание всех биологов, изучавших почвенную фауну; эту группу, как одну из важнейших, рассматривают во всех руководствах по фауне почв и в обобщающих работах по почвенной или наземной фауне отдельных районов.

На наш взгляд, орибатиды являются удобным объектом при использовании зоологического метода диагностики почв, который позволяет по составу населения определить тип почвы и направление почвообразовательного процесса. Этот метод, пред-

ложенный М.С. Гиляровым (1949, 1965а), позволяет судить об особенностях и сдвигах в почвообразовательном процессе даже в тех случаях, когда в почвах не произошли еще изменения, улавливаемые физическими и химическими методами.

Однако широкое использование анализа населения орибатид для зоологической диагностики почв до сих пор сдерживается отсутствием подробных данных об ареалах и экологии отдельных видов; поэтому сделаны лишь первые шаги в этом направлении. Такое положение не может не вызывать сожаления, т.к. почвенные микроартроподы, в том числе и панцирные клещи, могут явиться хорошим объектом почвенно-зоологических исследований; кроме того, они являются последними "реликтами" уничтоженных естественных биоценозов (Эглитис, 1964; Кривошукский, 1969, 1972б). В последние годы все большее внимание орибатиды начинают привлекать как важный объект для палеогеографии. Прочный панцирь способствует сохранению этих животных в отложениях среди мертвой органики. Обильная фауна орибатид найдена в ископаемых смолах разного возраста (мел и палеоген), в отложениях юры. Найдены они и в торфяниках.

В СССР работы по изучению панцирных клещей были начаты в середине прошлого столетия. Первые исследователи находили отдельных орибатид во время сбора зоологических коллекций; более целенаправленные сборы, особенно в полярных экспедициях, послужили основой для таксономических и фаунистических работ, не потерявших своего значения и до настоящего времени. В послереволюционные годы были выполнены отдельные работы по описанию новых видов орибатид с территории СССР, но только исследования выдающихся советских зоологов В.А. Догеля, В.Н. Беклемишева и их последователей выявили огромную численность орибатид в почвах нашей страны и привлекли внимание зоологов к этой группе животных. К концу 30-х годов в СССР было известно около 100 видов орибатид. После открытия в конце 30-х годов участия орибатид в жизненном цикле некоторых гельминтов интерес к панцирным клещам появился у многих гельминтологов. С начала 40-х годов исследования по орибатидам (фаунистике, морфологии, экологии) стали проводиться в заметных масштабах в Москве под руководством А.А. Захваткина и в Латвии В.К. Эглитисом. Советскими исследователями было описано ~200 новых видов панцирных клещей. Все эти работы сведены сейчас в подготовленном под общей редакцией М.С. Гилярова и Д.А. Кривошукского "Определителе обитающих в почве клещей Sarcoptiformes" (1975), а всего в СССР пока что извест-

но 1015 видов орибатид. В настоящее время в мировой фауне известно не менее 6000 видов орибатид, причем в Европе — свыше 2000 видов. В то же время ощущается острый недостаток в сводных работах, особенно регионального характера, т.к. имеющиеся для Голарктики монографии по фауне отдельных стран весьма неполны, а сводки для определения родов орибатид J. Balogh (1972) и каталог орибатид E. Piffi (1969) касаются мировой фауны в целом. Очень большое и полезное дело начали почвенные зоологи ГДР, организовавшие выпуск ежегодных каталогов библиографии по орибатидам, а также списков новых видов, описанных в течение года.

В СССР плодотворному сотрудничеству акарологов в области изучения орибатид способствовали специальные, начатые по инициативе Лаборатории почвенной зоологии ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова, всесоюзные симпозиумы по почвообразующим клещам, которые состоялись в Москве в 1963 г., в Вильнюсе в 1968 г. и в Самарканде в 1973 г. Многие специалисты по орибатидам участвовали и во всесоюзных почвенно-зоологических (Москва, 1960, 1966; Казань, 1969; Баку, 1972; Вильнюс, 1975) и акарологических (Ленинград, 1967; Киев, 1970; Ташкент, 1976) совещаниях. Поэтому работы по панцирным клещам в нашей стране проводятся в достаточной степени согласованно. Для студентов и начинающих исследователей имеется учебное пособие по изучению орибатид Е.М. Булановой-Захваткиной (1967).

Население панцирных клещей в природных зонах СССР

Закономерности размещения орибатид на поверхности Земли в первую очередь должны быть сопоставлены с факторами природной зональности.

Изучение в широких масштабах зональных особенностей животного населения почв проводилось только СССР, оно было начато М.С. Гиляровым; специальные наблюдения выполнены им также по изучению зональных особенностей размещения дождевых червей и почвенных личинок насекомых, особенно вредителей сельскохозяйственных растений. В отношении микрофауны подобных исследований ни для одной группы проведено не было.

М.С. Гиляров на примере мезофауны показал, что вертикальное распределение почвенных обитателей, выбор предпочитаемых стадий, сезонная активность, состав животного населения, общая численность животных и характер их почвообразующей дея-

тельности неодинаковы в разных природных зонах. Причем свойства почв в разных зонах (количество и глубина гумусового слоя, микрокомплексность почвенного покрова, химизм) во многом определяются животными; зональные различия почв частично зависят от активности и специфики почвенных обитателей.

Изучая закономерности зонального размещения панцирных клещей, приходится использовать следующие характеристики их населения в каждом местообитании: характер вертикального размещения и его изменения в течение года, видовой состав, численность и ее динамика, соотношения жизненных форм и фаунистических комплексов. При современном состоянии знаний о группе получение этих данных сравнительно несложно.

По особенностям строения и экологии орибатид среди них можно выделить 4 жизненные формы, которые далее могут быть подразделены на 11–13 морфо-экологических типов (Кривошукский, 1965, 1968в):

I) Напочвенные обитатели, способные подниматься на растения, но не проникать в почву (типы галломноидный, нотроидный, ориботритоидный, карабодидный, зеторхестоидный, дамеоидный). Все это – орибатиды, передвигающиеся по поверхности субстрата, обитающие на поверхности подстилки, почвы, в толще рыхлой подстилки, проникающие в почву только по скважинам, значительно превосходящим ширину их тела; это крупные формы с длинными ногами, сильно склеротизованные и пигментированные.

II) Обитатели мелких почвенных скважин. Эти клещи обычно не поднимаются на растительность, но в почве совершают интенсивные вертикальные миграции и могут быть обнаружены в любых горизонтах (оппиодный и пункторибатоидный типы). По общей форме тела клещи этой группы сходны с предыдущей, но отличаются мелкими размерами, меньшей пигментацией и склеротизацией покровов.

III) Обитатели подстилки и почвы, самостоятельно прокладывающие или расширяющие существующие ходы. Передвижение у представителей разных морфо-экологических типов, входящих в эту группу (ломаниоидного, нотроидного, ориботритоидного), происходит по-разному.

IV) Неспециализированные формы, обитатели нижних слоев подстилки и верхних горизонтов собственно почвы, предпочитающие рыхлый субстрат разлагающейся органики (гипохтомоидный, палеахароидный, орибатулоидный, тектоцефойдный типы).

Рассмотрены особенности населения орибатид в основных природных зонах СССР.

Тундра

Характеристику зональных особенностей населения орибатид начнем с тундровой зоны, поскольку в арктической зоне количественные сборы ниже не проведены. Известно, что в арктических ландшафтах орибатиды являются постоянным компонентом почвенной фауны, об отдельных находках орибатид в Арктике упомянуто рядом авторов (Koch, 1878; Trägårdh, 1928; Кривошукский, 1966а, 1968а,б,г).

В тундрах СССР к настоящему времени почвенная фауна изучена в некоторых местах довольно полно. Отмечено, что здесь общая численность животных низкая, доминируют среди них сапрофаги, очень малочисленны копрофаги и ризофаги. Почвенные животные заселяют в основном мохово-лишайниковую дернину, а глубже, особенно в области распространения вечной мерзлоты, встречаются единичные особи. Только в песчаных, хорошо дренированных и освоенных человеком почвах животное население может обитать до глубины 30-40 см.

Эти особенности животного населения характерны и для орибатид. Количественные данные имеются лишь для южной тундры на Кольском полуострове (Кривошукский, 1966б), в северной Эвенкии (Пузаченко, Кривошукский, 1968), а в типичной тундре — на западном Таймыре (Ананьева и соавт., 1973). Вне территории СССР население орибатид изучено в тундрах Гренландии (Hammer, 1944 и др.). На о. Шпицберген найдено 38 видов (Thorell, 1871; Karppinen, 1967; Niedbala, 1971) и численность их довольно велика. Имеются наблюдения по фауне орибатид в тундрах Канады (Hammer, 1952), на Аляске (Hammer, 1955), на о. Кадьяк около Аляски (Hammer, 1967) и в горных тундрах Скандинавии (Willmann, 1943; Karppinen, 1958; Dalenius, 1960-1963; Hammer, 1960 и др.).

Подзона арктических тундр

В этой самой северной подзоне Субарктики количественные материалы собраны в СССР только в одном месте: районе бухты Марии Прончищевой на восточном Таймыре в 1973 г. Ю.И. Черновым. Были обследованы все основные растительные ассоциации, выявлено 9 видов орибатид при довольно значи-

тельной, местами, численности. Материалы достаточны по объему и собраны во второй половине лета – наилучшее время для учета в этой подзоне. Общая характеристика населения орибатид здесь следующая. Первое – крайне малое видовое разнообразие (9 видов) – меньше, чем в любой другой подзоне Земли, за исключением “оазисов” Антарктики. Даже в типичных песчаных пустынях разнообразие орибатид в несколько раз выше. Второе – численность орибатид при этом неожиданно высока.

Подробнее следует остановиться на анализе фауны. По числу особей во всех биотопах доминируют арктические виды (факт, больше нигде не отмеченный): *Hermannia gigantea*, *Diapterobates notatus*, *Diapterobates variabilis*, *Melanozetes orientalis*, да и составляют они почти половину фауны, что также нигде ранее на севере не отмечалось. Остальные 5 видов широко распространены в Палеарктике, но интересно, что из них 3 встречены каждый только в одном из 11 обследованных местобитаний (*Liochthonius evansi*, *Fuscozetes fuscipes*, *Trichoribates trimaculatus*), т.е. являются элементами в составе населения арктических тундр довольно случайными. Распространены же широко только остальные 6 видов, а из них в половине и более проб обнаружено только 5 видов: 4 отмеченных выше арктических вида и *Liochthonius sellnicki*.

Среди этих широко распространенных видов к арктическим относится 80% – такое резкое доминирование представителей одного фаунистического комплекса нигде более в СССР не отмечено. В арктических тундрах довольно своеобразен и сам набор видов, соотношение морфо-экологических типов. Здесь мелкие обитатели почвенных скважин представлены только видами *Liochthonius*, причем обычен *L. sellnicki*, а *L. evansi* найден в единственном экземпляре. Все остальные виды – типичные поверхностные формы, крупные, обладающие сильно склеротизованными и пигментированными покровами. Постэмбриональное развитие таких форм относительно очень медленное и их доминирование, по-видимому, возможно только в условиях, где крайне мало хищников. Видимо, этим же можно объяснить и ускорение в арктических тундрах и в Арктике формообразовательных процессов у орибатид, о чем можно судить по относительному обилию эндемиков в составе этой количественно бедной и “молодой” по происхождению фауны.

Подзона типичных тундр

Изучена довольно детально в отношении населения орибатид на западном Таймыре. Здесь взято ~800 количественных проб и обнаружено 33 вида панцирных клещей (Чернов, 1973; Ананьева и соавт., 1973), численность которых в зональных моховых тундрах составляла 20–45 экз/дм². Только на наиболее прогреваемых элементах рельефа численность орибатид достигает 200 экз/дм². В тундровых водораздельных местообитаниях наибольшая численность отмечена на валиках пятнистой тундры – наиболее возвышенном и прогреваемом элементе наннорельефа. Здесь же относительно разнообразен видовой состав. Вероятно, в Субарктике распределение орибатид определяется прогреваемостью местообитаний и длительностью теплового периода в них.

В основном сообществе на западном Таймыре – бугорковой тундре – обнаружено 13 видов, в пятнистой тундре – 12 видов. В водораздельных моховых тундрах преобладают представители низших орибатид – Brachychthoniidae, Trhypochthoniidae, Camisiidae, Hermanniidae. Для большинства видов этих семейств характерен партеногенез, что, возможно, и позволяет им интенсивно размножаться в суровых условиях водораздельных тундр.

Представители более специализированных "высших" орибатид (Tegoribatidae, Ceratozetidae, Oribatulidae) явно тяготеют к местообитаниям с более благоприятным температурным режимом, а наибольшего разнообразия достигают в супесчаных почвах на вершинах высоких береговых бугров с разнотравно-дриадовым покровом и в лишайниках на сухих вершинах.

В целом фауна орибатид типичной тундры очень бедна, хотя в районе исследования выявлена достаточно полно: изучены все основные элементы ландшафтного профиля, повторность проб в каждом биотопе (10–60) достаточна для характеристики фауны. При этом обнаружено только 33 вида – в несколько раз меньше, чем в южных тундрах. Вместе с тем при столь небольшом видовом разнообразии относительно много арктических видов. Типичные арктические виды – *Platynothrus punctatus*, *Ceratoppia sphaerica*, *Trichoribates copperminensis*, *Diapterobates variabilis*, *Pyroppia arctica*, *Lepidozetes chernovi* довольно многочисленны, а вместе с явно бореальными во всех местообитаниях составляют 30–40% фауны. Из 11–13 морфо-экологических типов орибатид найдены представители только 3 групп: 1) обитатели мелких почвенных скважин (*Liochtho-*

nius, Oppia), 2) обитатели поверхности почвы (27 видов, из них типичные — *Ceratoppia sphaerica*, *Trichoribates trimaculatus*), 3) эврибионтные формы (*Tectocephus velatus*, *Oribatula tibialis*). Здесь 81% видов относится к типичным поверхностным формам, так что почти вся фауна — поверхностная.

В типичных тундрах численность орибатид явно уступает численности коллембол.

Подзона южных тундр

Здесь на заселенность орибатидами обследованы почвы только в районе поселка Дальние Зеленцы Мурманской области. Количественные учеты проведены в вороничниковой тундре, где среди растительности господствует *Empetrum nigrum* и развиты торфяно-глеевые почвы. Всего собрано ~ 2 000 половозрелых орибатид, относящихся к 53 видам (Криволицкий, 1966). В почвах под вороничниковой ассоциацией преобладают клещи из родов *Oppia*, *Chamobates*, *Oribatula*, *Trichoribates*. Те же виды, но в совершенно иных соотношениях, встречены и на хорошо прогреваемых участках со скрыто-подзолистыми песчаными почвами, покрытыми луговой растительностью.

Численность панцирных клещей в торфяно-глеевых почвах составляет 100–250 экз/дм². Обнаруженные виды орибатид широко распространены в Палеарктике.

В южной тундре на хребте Умным (близ полярного круга, в северной Эвенкии), представленной лишайниковой и дриадово-моховой растительными ассоциациями, обнаружено всего 4 вида орибатид по численности 5–27 экз/дм² (клещей учитывали методом флотации, который дает для численности сильно заниженные показатели). Обнаружены *Zygoribatula exilis*, *Ceratoppia quadridentata*, *Diapterobates variabilis*, *Parachipteria sibirica*, из них два последних характерны для тундровой зоны, а остальные обитают по всей гумидной области Голарктики.

Характеризуя в общих чертах имеющиеся материалы, можно отметить, что в почвах южных тундр преобладают влаголюбивые орибатиды и мелкие, тонкопанцирные клещи различных морфо-экологических типов, не приуроченные в почвах других природных зон к каким-либо горизонтам почвы. Почти все орибатиды обитают в самых верхних горизонтах почвы (рис. 1).

Видовой состав орибатид в южных тундрах достаточно раз-

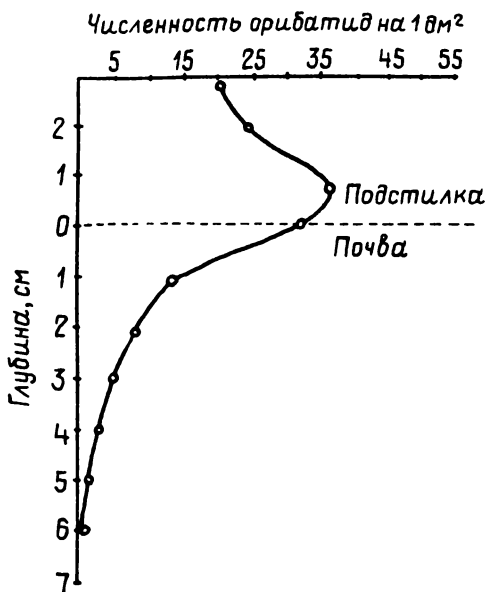


Рис. 1. Вертикальное распределение панцирных клещей в торфяно-глеевой почве южной тундры (Мурманская область)

нообразен, и для одного района указывают от 60 до 100 видов. До сих пор в этой подзоне не встречено ни одного специфического вида и ни одного вида, ареал которого не захватывал бы также лесотундру и лесную зону.

В общем население орбитид тундровой зоны отличается сравнительно малым видовым разнообразием (30–60 видов в отдельных обследованных районах), поверхностным распределением, низкой численностью. В то же время интересно отметить, что в типичных тундрах и в Арктике, видимо, велик процент эндемичных форм, поскольку во всех работах по фауне этой зоны приводится относительно много новоописаний видов, часть из которых южнее явно не встречается. Этот факт особенно важен, если учесть, что тундровая зона весьма молода, а интенсивность формообразования у орбитид как группы в целом — низкая.

Лесная зона

Лесную зону, к которой Л.С. Берг относит типичные ландшафты между тундрой и лесостепью до южной границы распространения ели, другие исследователи разбивают на иные крупные зоны или области, хотя общие принципы деления территории не изменяются. Л.С. Берг, в порядке предположения, пред-

лагал выделять смешанные леса в самостоятельную зону, что иногда и делают географы, выделяя на Русской равнине зону смешанных лесов, с севера ограниченную тайгой, а с юга лесостепью. Составители "Почвенно-географического районирования СССР" (1962) выделяют, кроме таежных районов, в бореальном лесном поясе лиственно-лесную зону с серыми лесными почвами и сбалансированностью осадков и испаряемости, что примерно соответствует подзоне смешанных лесов других исследователей.

Ботаники обычно выделяют таежную зону, образованную хвойными лесами, и широколиственную, с промежуточной полосой хвойно-широколиственных лесов в месте сопряжения этих зон, но при этом иногда лесостепную область не выделяют (Геоботаническое районирование СССР, 1947; Растительный покров СССР, 1956).

Почвоведы различают в пределах "лесной зоны" Л.С.Берга различные зональные типы почв, в том числе подзолы, дерново-подзолистые, лесные буроземы, серые лесные и др.

Таежную область принято подразделять на северную, среднюю и южную тайгу. Северная тайга отличается редким древостоем, под которым развит ярус кустарников, мхов, лишайников и полукустарников, распространенных в лесотундре, а южнее северной тайги встречающихся лишь на болотах. Среднетаежные леса характеризуются более сомкнутым древостоем, отсутствием подлеска, сильным развитием покрова из таежных мхов и кустарников. Южнетаежные леса, иначе "отравяненные" хвойные леса, отличаются сильным развитием травянистого яруса и подлеска, в древостое имеются широколиственные породы, в составе травостоя заметное участие принимают неморальные элементы, характерные для широколиственных лесов.

Южнее располагаются хвойно-широколиственные леса, которые в пределах Русской равнины иногда считают южной частью тайги.

Фауна и размещение орибатид в почвах лесной зоны СССР, по сравнению с другими ландшафтно-географическими зонами, изучены довольно полно; здесь работало большинство квалифицированных специалистов, преимущественно в смешанных лесах.

Тайга

Северная тайга. Данные по фауне и численности орибатид северной тайги приведены в работе Ю.Б.Бызовой (1964а).

Ее материал собран в Архангельской области, в частности и на суглинистых почвах (ельник-зеленомошник чернично-брусничный на оподзоленных суглинках), поэтому вполне может рассматриваться в зональном аспекте. Численность орибатид в ельнике-зеленомошнике определена в 79,3 тыс. экз/м², здесь обнаружено 59 видов.

Были обследованы на заселенность орибатидами почвы в районе станции Пояконда на берегу Кандалакшского залива в Мурманской области. Описание участков, на которых собран материал, и всего видового состава орибатид опубликовано Д.А. Криволицким (1966а). В обследованных типах леса всюду были маломощные почвы и сильно развит мохово-лишайниковый покров. Численность панцирных клещей была выше всего в сосняке-черничнике (40 600 экз/м²), несколько меньше в сосняке-беломошнике (30 700 экз/м²) и в березняке (25 300 экз/м²). Как видим, численность орибатид здесь примерно вдвое ниже, чем в темнохвойных северотаежных лесах на хорошо дренированных почвах. Фауна орибатид была представлена широко распространенными в гумидных районах Голарктики видами, среди которых большого разнообразия достигали относительно влаголюбивые виды из родов *Liochthonius*, *Nothrus*, *Heminothrus*, *Platynothrus*, *Trhypochthonius*, *Malacothrus*, *Suctobelba*, *Oppia*, *Autogneta* и т.п.; ни одного специфического для северной тайги вида орибатид обнаружено не было. Не найдено и типичных арктических видов, которые в центральной Сибири, на вечной мерзлоте, проникают далеко к югу, являясь обычным элементом фауны вплоть до средней тайги.

Здесь можно отметить явления смены стадий и ярусов, которые известны для почвенных насекомых (Гиляров, 1951); некоторые виды орибатид, предпочитающие в лесах южной подзоны тайги и широколиственных лесах влажные, затененные местообитания (*Carabodes femoralis*, *Heminothrus paolianus*, *Platynothrus peltifer*, *Fuscozetes fuscipes*), здесь обитают в сосновых лесах на песчаных почвах, а виды, в более южных областях являющиеся типичными обитателями глубоких почвенных горизонтов, в обследованных лесах северной тайги населяют лесную подстилку и толщу лишайников, причем достигают наибольшей численности в самых сухих и светлых лесах (*Oppia nova*, *O. minus*, *Suctobelba hammeri*).

Говоря в общем об орибатиде почв северной тайги следует отметить их сравнительно высокую численность (20 -

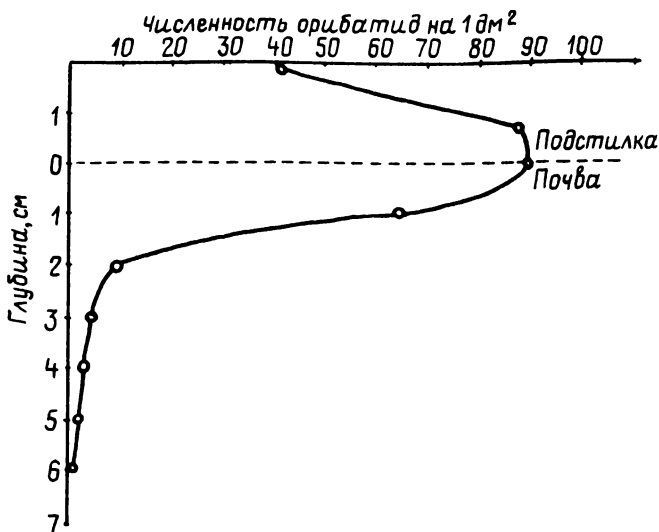


Рис. 2. Вертикальное распределение панцирных клещей в подзолах северной тайги (Мурманская область)

80 тыс. экз/м², в среднем ~ 40 тыс. экз/м²), резкое доминирование подститочных оribатид (эврибионты и обитатели мелких почвенных скважин), заселение клещами лишь подстилки и самого верхнего горизонта почвы (рис. 2), фактически полное отсутствие форм, которые могли бы обитать в глубоких слоях почвы, а также тот факт, что оribатиды здесь в заметных количествах не поднимаются на деревья и кустарники.

Средняя тайга. Специальное изучение оribатид в этой подзоне не проводилось, но имеются разрозненные материалы из Коми АССР, Пермской области, Якутской АССР.

Говоря об оribатидах в средней тайге, несмотря на отрывочность и неполноту сведений, которыми мы располагаем, можно наметить некоторые особенности их комплексов: фауна явно богаче, чем в северной тайге, и численность оribатид выше (30–100 тыс. экз/м²). Фауна в целом поверхностная, в качественном отношении от северной тайги и лесотундры не отличается. В типичных для подзоны подзолах оribатиды очень неглубоко проникают в почву (рис. 3), хотя и глубже, чем в северной тайге. Отдельные виды можно встретить на деревьях и кустарниках.

Южная тайга. В отношении населения оribатид изучена

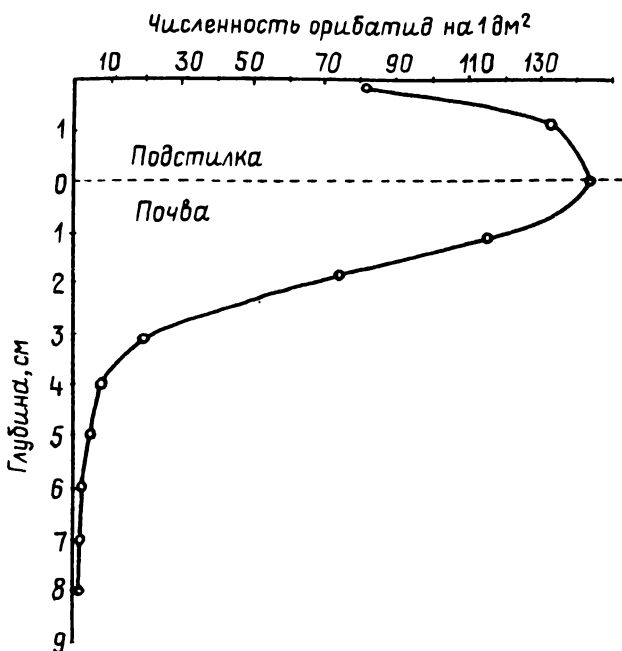


Рис. 3. Вертикальное распределение панцирных клещей в подзолах средней тайги (Ухтинский р-н, Коми АССР)

неплохо. Их численность в разных типах леса южной тайги Ярославской области составляет 56 000 тыс. экз/м² (ельник-черничник) и 52 300 тыс. экз/м² (ельник кислично-папоротниковый). Вертикальное распределение орбитид в почвах ельников изображено на рис. 4, где видно, что в дерново-слабоподзолистых почвах основная масса орбитид населяет подстилку и верхние 2–3 см почвы, единичные экземпляры обнаружены на глубине 12 см, в верхней части оподзоленного горизонта (Кривошупский, 1964). Сходные данные получены Ю.Б. Бызовой (1964б), которая установила, что основная масса орбитид в южно-таежных лесах Кемеровской области не проникает в почву глубже 10 см, их численность в мае-июле среднего по погодным условиям года в почве зонального для обследованного района пихтово-елового леса составляет 42 000 экз/м².

В южной тайге Пермской области из зональных типов леса обследованы ельники-кисличники на слабодерново-среднеподзолистых почвах, очень близкие по травостою и почвенным условиям к таковым Ярославской области. Здесь обнаружены те

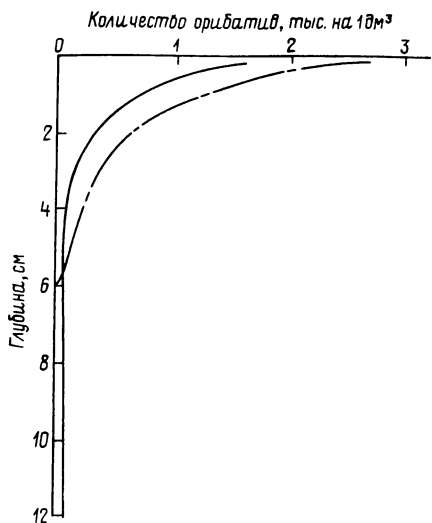


Рис. 4. Вертикальное распределение панцирных клещей в среднеподзолистых почвах южной тайги (Ярославская область): — — — орibatиды в почве ельника-черничника, — — — орibatиды в почве ельника кислично-папоротникового

же виды и такая же численность орibatид ($\sim 50\ 000$ экз/м²).

Во всех южнотаежных лесах, обследованных достаточно внимательно, обнаружены в заметных количествах клещи гипохтонни-оидного (*Hypochthonius*, *Eniochthonius*, *Eobrachychthonius*, *Synchthonius* и т.п.) палеокароидного морфо-экологических типов, практически отсутствующие в более северных районах. Указанные черты можно объяснить особенностями структуры лесов южной тайги (сильное развитие травяного яруса, густой подлесок, часто из широколиственных пород, значительно более мощный гумусовый горизонт почв и быстрее перерабатываемая подстилка, чем в более северных лесах), их генезисом (наличием в их флоре заметного количества неморальных элементов), а также меньшим, чем в более северных подзонах тайги, промерзанием почв (Криволуцкий, 1964).

По данным других исследователей, работавших на самом юге подзоны (Алейникова, 1964; Шалдыбина, 1957), также отмечена сходная численность орibatид: 32–69 тыс. экз/м².

Говоря о видовом составе орibatид в почвах южной тайги, нельзя не отметить возрастание здесь видового разнообразия — всеми исследователями при разовом комплексном обследовании почв обнаружено ~ 100 видов орibatид против ~ 40 – 60 (в таком же количестве почвенных проб) в северной тайге и 50 – 70 — в средней тайге. Здесь появляется некоторое количество тех орibatид, которые в заметном числе отмечаются южнее, в смешанных и широколиственных лесах.

Наибольшее же количество неморальных элементов обнаружено в южной тайге Кемеровской области, где в предгорьях Алтая сохранился один из рефугиумов широколиственной растительности доледникового времени. Здесь в сборах Ю.Б.Бызовой обнаружены (Кривоуцкий, 1968а): *Nanhermannia peetinata*, *Anoribatella ornata*, *Synchthonius elegans*, *S. crenulatus*, *Hafenrefertia gilvipes*, *Heterochthonius gibbus*, *Tectocephus knullei*, а также многие из упомянутых выше видов.

Таким образом, в южной тайге орибатиды разнообразнее, чем в других подзонах, они глубже проникают в почву (обычно до 10–15 см), но их численность не выше, чем в северной и средней тайге.

Смешанные (хвойно-широколиственные) леса

Подзона хвойно-широколиственных лесов с характерными для нее дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами изучена на заселенность почв панцирными клещами довольно подробно. Наиболее обстоятельные, многолетние наблюдения проведены во многих районах Московской области, результаты которых частично опубликованы (Гатилова, Кривоуцкий, 1968; Кривоуцкий, 1970а; Тарба, 1977; Чугунова, 1970; Чернова, Чугунова, 1967). В этой же области Н.М. Черновой проведено изучение динамики комплексов почвенных животных, в том числе орибатид, в разных типах компостов (Чернова и соавт., 1971, 1973б), а И.И. Злобиной (1970) – в подстилках дубрав на крайнем юге области.

Всего в Московской области обнаружено ~200 видов орибатид. Обстоятельные данные по населению орибатид в почвах под смешанными лесами приведены также для других районов этой подзоны в Латвии (Эглитис, 1954; Вискне, 1959), Литве (Эйтминавичюте, 1958а,б, 1960–1976), Белоруссии (Москачева, 1953, 1955, 1959, 1960 а,б, 1962, 1969; Рубцова, 1970, 1973), Горьковской области (Шалдыбина, 1957; Субботина, 1966; Чистяков, 1970), Среднем Поволжье (Алейникова, 1964; Гатилова, 1964, 1969; Гатилова, Кривоуцкий, 1968 и др.), Ленинградской области (Ситникова, 1961, 1962, 1963).

За рубежом исследования в смешанных лесах в широких масштабах проводили довольно подробно, в том числе и в наиболее близких к СССР странах: в Польше (Rajski, 1961, 1967, 1968, 1970; Niedbala, 1972), ГДР (Moritz, 1963, 1965), Финляндии (Karppinen, 1955–1966), Швеции

(Tragardh, 1928 а,б; Tragardh, Forsslund, 1932; Sellnick, 1958) и в горных районах ЧССР (Kunst, 1968).

В типичных для подзоны биогеоценозах смешанных лесов на хорошо дренированных дерново-подзолистых почвах численность половозрелых панцирных клещей разными авторами определена в 20-60 тыс.экз/м², обычно ~40 тыс.экз/м². Колебания численности на одном и том же участке почвенного покрова достигают кратности 2-3 раза, т.к. начиная с середины осени численность орибатид почти постоянно падает вплоть до мая (клещи продолжают погибать от разных причин, но пополнения популяции не происходит), когда начинается быстрое возрастание плотности населения за счет молодых особей, появляющихся из линяющих нимф.

При многолетних стационарных исследованиях для одного района подзоны удается обнаружить ~200 видов орибатид; столько видов найдено в каждом из районов, где издавна изучают фауну панцирных клещей - в Московской, Ленинградской, Пермской областях, Литовской и Белорусской ССР. Как общую тенденцию можно отметить небольшое возрастание видового разнообразия орибатид при движении по подзоне смешанных лесов с востока на запад.

Всем обследованным зональным типам леса подзоны смешанных лесов на Русской равнине свойственны некоторые общие черты в отношении состава населения орибатид: только немногие виды поднимаются на деревья; здесь резко доминируют мелкие обитатели почвенных скважин, везде составляя более половины населения орибатид; относительно многочисленны и разнообразны обитатели подстилки. Глубокопочвенные формы фактически всюду отсутствуют. Орибатиды в этой подзоне заселяют по преимуществу слой почвы до 15 см глубиной и лесную подстилку (Кривошукский, 1968а, 1977); массовые миграции в глубь почвы совершаются только во время засухи, а также при замерзании и разморозании почв. В западных районах Европейской части СССР состав населения орибатид разнообразнее по набору морфо-экологических типов и там панцирные клещи глубже проникают в почву.

С фаунистической точки зрения орибатиды в смешанных лесах разнообразнее по числу видов, как в отношении подзоны в целом, так и в каждом из типичных биогеоценозов, по сравнению с тайгой. Здесь появляются отдельные виды, которые в типичной тайге явно отсутствуют и которые характерны в Европейской части СССР для области распространения широколиственных лесов (*Hypochthonius luteus*, *Tropacarus carinatus*, *Cult-*

roribula bicultrata, Furcoribula furcillata, Micreremus brevipes, Licneremaeus licnophorus, Oribatella reticulata, Ophidiotrichus connexus, Tectoribates latitectus, Eporibatula rauschenensis, Liebstadia humerata и др.). В то же время ядро фауны остается постоянным на всем протяжении от Атлантического до Тихого океана.

Средняя численность орибатид в почвах подзоны несколько ниже, чем в тайге, что можно связать с заметным возрастанием численности их конкурентов — других потребителей растительного опада из числа мезофауны: типично почвенные виды дождевых червей, полидесмиды, мокрицы; становится разнообразнее и многочисленнее комплекс личинок насекомых. В то же время, как отмечено выше, биомасса орибатид в смешанных лесах явно выше, чем в тайге, т.к. многочисленнее становятся крупные виды, а уменьшение численности происходит главным образом за счет очень мелких форм, общий вклад которых в суммарную биомассу орибатид биогеоценоза незначителен.

Широколиственные леса

Отдельно от лесов на дерново-подзолистых почвах и на подзолах рассмотрим население орибатид на серых лесных почвах и лесных буроземах. В отличие от вышеуказанных подзон лесной зоны, здесь выше содержание гумуса (5–20%) и гумусовый горизонт достигает значительной мощности (25–40 см), в почвах отсутствует явно выраженный подзолистый горизонт, хотя развиваются они в условиях избыточного увлажнения под лесной растительностью. Положение области распространения серых и бурых лесных почв под широколиственной растительностью в общих типологических классификациях у географов, почвоведов, ботаников сильно различается. Их выделяют в самостоятельные зоны, объединяют в одну специфическую, относят к единой бореальной лесной зоне и т.д. Фауна области распространения широколиственной растительности составляет постепенный переход от тайги через смешанные леса и на севере не всегда может быть разделена.

Рассмотрим население орибатид в серых лесных (под дубравами) и бурых лесных почвах.

Серые лесные почвы. Эти почвы широко распространены в северной части лесостепной зоны на границе со смешанными лесами, но, как уже сказано, развиты в условиях избыточного увлажнения (в типичной лесостепи количество осадков и испаряемость равны). Здесь развиты как коренные типы

леса-дубравы, так и леса из других широколиственных пород: липы, ясени и др. с примесью многих мелколиственных пород. Панцирные клещи в дубравах этой области изучены многими исследователями (Алейникова, 1964; Гатилова, 1964; Гатилова, Криволицкий, 1968; Кудряшова, 1970; Злобина, 1970; Чернова и соавт. 1973); имеются и обобщающие работы (Гатилова, Криволицкий, 1968; Курчева, 1973).

Характерными особенностями населения орибатид в серых лесных почвах являются проникновение клещей в больших количествах до глубины 25–40 см (основная масса – до 15–20 см), причем нередко их численность в подстилке бывает ниже, чем в верхнем (0–5 см) слое почвы (рис. 5); общая численность орибатид (7–40 тыс. экз/м²) заметно ниже, чем в смешанных лесах и в тайге и составляет обычно 15–30 тыс. экз/м²; в этом типе почв впервые в заметном количестве появляются орибатиды, которые предпочитают обитать не на поверхности, а в более глубоких слоях почвы.

Видовой состав орибатид этой зоны не отличается от фауны смешанных лесов, но соотношение видов меняется, в частности резко сокращается количество обитателей мелких почвенных скважин, особенно родов *Oppia*, *Suctobelbella*, *Liochthonius* и др. В одном биотопе обычно регистрируют 40–60 видов.

Серые лесные почвы распространены и в Азиатской части СССР, но фауна их здесь изучена недостаточно. В темно-серых лесных почвах под березовыми лесами Челябинской области обнаружена фауна, очень близкая к таковой в серых лесных почвах Европейской части; таким же было здесь и вертикальное размещение орибатид (Криволицкий, 1970б).

Наблюдаемые особенности населения орибатид можно объяснить несколькими обстоятельствами. Общее снижение численности – сокращением запасов подстилки на поверхности почвы, ее более быстрой переработкой, в том числе и животными мезофауны, численность, разнообразие и биомасса которых здесь возрастают по сравнению с дерново-подзолистыми почвами (Гиляров, 1942, 1964, 1965).

Бурые лесные почвы в СССР не образуют сплошной зоны, они приурочены к холмистым предгорным и горным районам Закарпатья, Крыма, Кавказа, Тянь-Шаня и Дальнего Востока. Эти почвы образуются на очень разнообразных материнских породах преимущественно под широколиственными (реже под хвойными) породами в условиях умеренно теплого и влажного климата. Здесь под мощной подстилкой располагает-

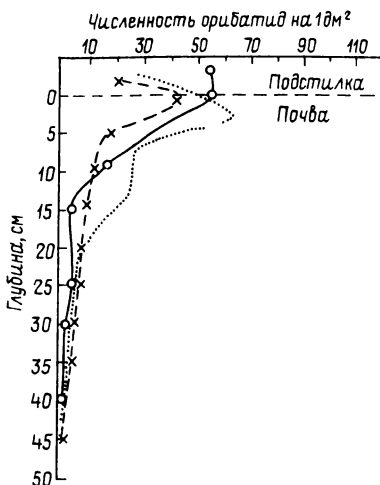


Рис. 5. Вертикальное распределение панцирных клещей в серых лесных почвах: о-о-о — орибатиды в почвах дубрав Татарской АССР (Гатилова, 1964), х-х-х — орибатиды в почвах березовых лесов Челябинской области, орибатиды в почвах дубрав Московской области (Чернова и соавт., 1973)

ся перегнойный горизонт до глубины 10–25 см с характерной зернисто-комковатой структурой, а под ним — бурый горизонт мощностью 10–35 см, переходящий в кору выветривания. Важной для орибатид особенностью буроземов является то обстоятельство, что эти почвы, в отличие от всех рассмотренных выше, зимой не промерзают.

Орибатидам в лесных буроземах посвящены наиболее обстоятельные исследования. Если для Европейской части СССР здесь имеются лишь отдельные разрозненные работы, а обстоятельные наблюдения проведены только в Крыму (Гордеева, 1970, 1973), на Кавказе (Криволюцкий, Тарба, 1971, 1973; Тарба, 1974) и на Дальнем Востоке (Голосова, 1969, 1970 а, б, 1971, 1972; Рябинин, 1975; Голосова, Молодова, 1972), то за рубежом выполнено множество работ, поскольку лесные буроземы развиты в большинстве стран Западной Европы (Бельгии, Франции, ФРГ, Италии, Англии, Швеции, Дании), в США, Канаде, а также в Японии. Не упоминая здесь отдельных публикаций, отмечу только специальные монографии (Hammer, 1952; Strenzke, 1952; Haarløv, 1960; Berthet, 1964; Lebrun, 1971; Wallwork, 1970, 1976 и др.).

В буроземах численность орибатид составляет ~10–60, обычно ~30 тыс. экз./м². Это примерно столько же, сколько и в серых лесных почвах, но явно меньше (в среднем), чем в тайге и смешанных лесах. Однако, биомасса и продукция орибатид здесь больше, чем в сравниваемых подзонах, о чем уже сказано выше. Видовой состав орибатид в буроземах разнообразнее, чем во всех других рассмотренных подзонах лесной зо-

ны: здесь, в хорошо обследованных местообитаниях, обычно находят 60–85 видов, всего же для буроземов Европы указано не менее 500 видов.

В буроземах обстоятельно изучена и фауна крупных почвенных беспозвоночных (Гиляров, 1965; Гиляров, Перель, 1973), деятельность которых здесь превалирует над таковой микрофауны (Перель, 1964). В серых лесных почвах и, тем более, в буроземах, численность орibatид всегда значительно выше численности ногохвосток.

В буроземах орibatиды обитают постоянно до глубины 40–60 см, а поскольку в некоторых типах леса подстилка в течение года полностью перерабатывается мезофауной (особенно кивсяками и дождевыми червями) и ее запасов не образуется, клещи достигают наибольшей численности в самых верхних 0–3 см слоях почвы. В толще почвы глубже 5 см постоянно обитает многочисленное и разнообразное население орibatид; в почвах под широколиственными породами на его долю приходится иногда до 30–40% всего населения панцирных клещей, в буроземах под смешанными или хвойными лесами – 10–20%.

Лесостепь

К настоящему времени опубликовано несколько работ по фауне орibatид лесостепной зоны на черноземных почвах.

Подробные сведения о панцирных клещах собраны на Стрелецком участке Центрально-Черноземного заповедника им. В.В. Алехина (Курская область), где изучены фауна и размещение орibatид в почвах под лесом, некосимой поляной и в степи (Криволуцкий, 1962; Курчева, 1973).

В Курской области, расположенной в южной части лесостепной зоны, на плакорных участках развиты мощные тучные черноземы. Собранные здесь клещи относятся к 112 видам. В основном, это широкораспространенные виды бореальной фауны Палеарктики, но в степи и на поляне встречены отдельные виды, характерные для Средиземноморской подобласти: *Ceratozetes armatus*, *Licneremaeus lichenophorus*, *Licnodamaeus pulcherrimus*, *Epilohmannia cylindrica*.

Наиболее разнообразна фауна орibatид и набор морфоэкологических типов в лесу, где обнаружено 89 видов панцирных клещей; их численность в этом биотопе составляет 20 – 40 тыс.экз/м².

На полянах численность орibatид 15,5 тыс.экз/м², в сте-

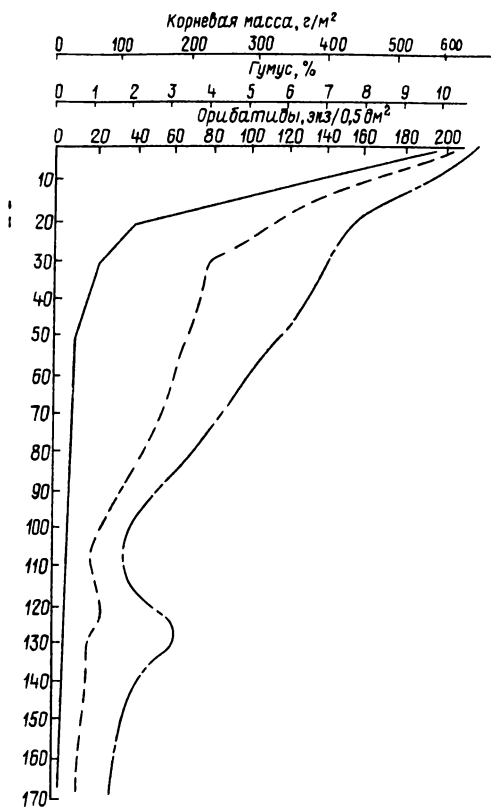


Рис. 6. Вертикальное распределение панцирных клещей, корневой массы и гумуса в почве дубового леса Центрально-Черноземного заповедника: — — — панцирные клещи; - - - - гумус, — — — — корневая масса

ли — 11,5 тыс. экз/м². Существенно различается население орибатид лесов лесостепи и более северных, в частности таежных, лесов. Еще большие отличия наблюдаются в вертикальном распределении орибатид по профилю почвы (рис. 6), здесь клещи встречаются до глубины 180 см, т.е. почти до предела проникновения гумуса и корневой системы растений. В верхнем 5-сантиметровом слое почвы в лесу обитает только 50% клещей, в то время как в таежных лесах — свыше 95%, а в тундре — почти все население орибатид.

В целом почвенная фауна лесостепи на черноземах беднее, чем в лесной зоне, численность орибатид здесь также ниже (~20 тыс. экз/м²). Клещи проникают в почву очень глубоко, почти до 2 м (Криволицкий, 1962, 1972), т.е. глубже, чем в любой другой зоне.

В степях Европейской части СССР проведены немногочисленные исследования, которые позволяют лишь в самых общих чертах представить характер населения орибатид.

В степной зоне Европейской части СССР (Ворошиловградская и Ростовская области) на обыкновенных черноземах под типчакowo-ковыльной естественной растительностью фауна орибатид и их численность изучены Е.Я. Башкировой (1953, 1958). Всего ею на плакорных степных участках обнаружено 33 вида орибатид при средней численности ~ 38 тыс. экз/м².

Подробные материалы по орибатидам Ворошиловградской области были собраны на территории Деркульской опытной станции и в Стрелецком гос. заповеднике, отдельные материалы имеются из Ульяновской области; обработаны также отдельные сборы из каштановых почв юга степной зоны в Крыму и Западно-Казахстанской области.

На Украине в степных районах исследования орибатид выполнены О.К. Фурман (1968, 1970) и Н.Н. Ярошенко (1972).

В Азиатской части СССР материалы по степям собраны в восточной Киргизии (Второв, Кривоуцкий, 1968; Злотин, Кривоуцкий, 1969; Кривоуцкий, 1971а), а также в Горном Алтае (Гришина, 1971, 1972, 1973а,б).

Видовой состав обнаруженных в степях орибатид очень разнообразен и заметно различается в разных районах. Отметим только общие черты: в степях обитает еще очень много обычных для гумидных районов Палеарктики видов клещей, но нередки и виды, которые севернее фактически не встречаются, а южнее, в аридных ландшафтах становятся доминирующими: *Sphaerochthonius splendidus*, *Epilohmannia cylindrica*, виды родов *Perlohmannia*, *Thamnacarus*, *Lohmannia*, *Papillacarus*, *Dorycranosculus*, *Austrocarabodes*, *Microzetes*, *Birsteinus* и др.

Численность орибатид в почвах колеблется в довольно широких пределах; максимальные показатели (22–35 тыс. экз/м²) приведены для луговых степей на черноземах (Гришина, 1970, 1973а,б), в то время как для почв типичных степей указывают 4–7 тыс. экз/м², а для южных сухих степей – 3 – 4 тыс. экз/м². Вертикальное распределение орибатид соответствует таковому гумуса и корневым систем растений, оно изучено только в луговых степях (предгорья Алтая) Л.Г. Гришиной; по ее наблюдениям, орибатиды в степных почвах распространены (в разных типах местообитаний) до глубины

50–135 см, причем численность клещей медленно убывает с глубиной. К таким же выводам приходит и О.К. Фурман (1970), изучавшая вертикальное распределение орibatид на залежах в Одесской области, но только до глубины 40 см.

В общем, население орibatид в степи резко обеднено в качественном и количественном отношении по сравнению с лесостепью. Численность клещей в почвах снижается почти в 10 раз. В отдельных биотопах регистрируют по 40–50 видов. В населении орibatид степной зоны заметное участие принимают типичные обитатели глубоких почвенных горизонтов.

Зона полупустынь

Основой для настоящего раздела послужили анализ сборов пащирных клещей в окрестностях Джаныбекского стационара Лаборатории лесоведения АН СССР (Кривошукский, 1971б). Кроме того, использованы материалы по фауне еще нескольких сравнительно близких мест Нижнего Поволжья, собранные около Астрахани и Енотаевска.

При рассмотрении фауны и населения орibatид всех обследованных местообитаний обращают на себя внимание такие особенности, как полное отсутствие самых обычных широкопространенных в более влажных зонах видов из семейств Nothridae, Phthiracaridae, Achipteridae, Hypochthoniidae, Eremaeidae, Suctobelbidae, которые севернее составляют основное ядро фауны. Отдельные виды этих семейств встречаются только в лесопосадках, но и там их численность ничтожно мала. Вообще основу фауны здесь в открытых биотопах составляют разнообразнейшие бесптероморфные орibatиды. Перечисленные особенности хорошо отличают население орibatид полупустыни от населения степей и пустынь в его типичных вариантах (Кривошукский, 1971б).

Вертикальное распределение орibatид было изучено только в светлокаштановых засоленных почвах под ромашниково-типчакковой ассоциацией в мае 1965 г. Клещи наиболее многочисленны в верхних слоях почвы, но в небольшом количестве проникают на глубину до 43 см (рис. 7). Фауна орibatид в полупустыне довольно разнообразна, хотя и беднее, чем в более увлажненных зонах, в отдельных местообитаниях обнаружено по 15–25 видов, а в одном районе – 59 видов; соотношение фаунистических комплексов орibatид в почвах отдельных местообитаний существенно различается; численность орibatид невысока, она составляет в среднем ~2000 экз/м².

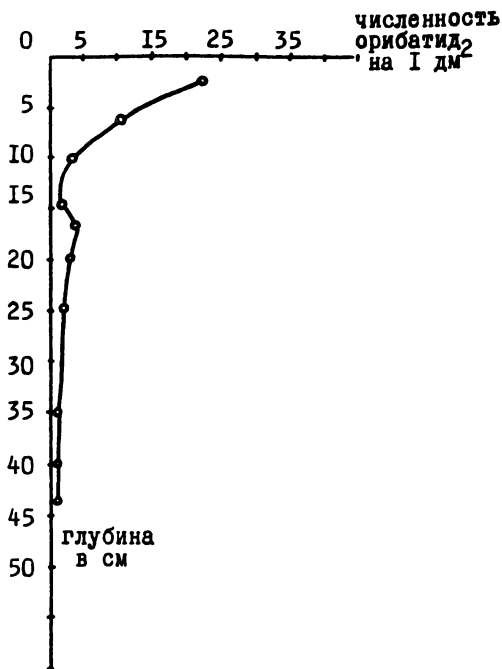


Рис. 7. Вертикальное распределение панцирных клещей в светлокаштановых почвах полупустыни (Западно-Казахстанская обл.)

Зона пустынь

В пустынях орбатида весьма малочисленны.

В СССР работ по панцирным клещам этой зоны немного, к тому же большинство из них выполнено гельминтологами, которые основное внимание уделяли прикормочным участкам, почвам у водоемов и вдоль скотопроегонных трасс (во всех этих местах наиболее велика возможность заражения скота аноплоцефалатами и мониезиями через орбатида). В то же время типичные зональные участки оставались необследованными. Рассмотрим фауну и население орбатида пустынь по наиболее полным фаунистическим и экологическим работам (Ильясов, 1970; Кривоуцкий, 1966в; Кривоуцкий, Христов, 1969; Кривоуцкий, Ягдыев, 1973; Христов, 1973). Все авторы, изучавшие орбатида в пустынях, отмечают их крайне низкую численность в почвах ($\sim 0,5$ тыс. экз/м²), что требует применения ряда специальных методов учета.

На пустынных серо-бурых почвах орибатид изучали в районе поселков Мубарех и Артезианский, которые расположены в типичной эфемерной пустыне, характерной для юга Средней Азии, с гипсированными светлосероземными почвами, первый - в Каршинской степи, второй - в южной части Кызыл-Кумов. Численность орибатид в пустынных лессовидных почвах, в верхнем 20-сантиметровом слое, не менее 2 - 3 экз/дм³, ниже они встречаются единично до глубины 40 см (это в середине весны; в другие сезоны вертикальное распределение должно быть иным). В верхних слоях лёссовидной почвы встречены *Epilohmannia*, *Simkinia turanica*, *S. schachtachtinskoi*, *Microzetes arenarius*, *Oppia elliptica*, в слое 15 - 40 см - *Oppia elliptica*, *O. minus*. На супесчаных почвах около Мубарека при средней численности ~10 экз/дм³ в слое 5-15 см обнаружены *Sphaerochthonius splendidus*, *Simkinia schachtachtinskoi*, *S. turanica*, *Oppia elliptica*.

На пустынных рыхлопесчаных сероземах пробы почвы взяты на территории Репетекского заповедника (пустыня Кара-Кум). Разнообразная фауна орибатид обнаружена только в пробах пустынного мха *Tortula desertorum*, где найдено зимой 13 видов.

В пустынных почвах отмечены очень интенсивные вертикальные перемещения орибатид, причем летом большая часть их может быть сосредоточена в глубоких слоях, не столь подверженных иссушению и перегреву.

Характеризуя население орибатид пустынной зоны, отметим крайне низкую численность (0,1-1 тыс. экз/м²), малое видовое разнообразие (в одном биотопе не более 10-20 видов), а также доминирование форм, которые способны совершать в почве глубокие вертикальные миграции.

Зона влажных субтропиков

Эта зона распространена в СССР на очень ограниченной территории: в Ленкоранской и Колхидской низменностях. Естественная растительность, где она сохранилась, представлена густыми лесами из широколиственных древесных пород, являющихся реликтами мезофильных третичных лесов тургайского типа. Почвообразование в условиях влажного и теплого климата под влиянием мощно развитой растительности происходит очень интенсивно, при этом образуются своеобразные красноземные и желтоземные почвы. Матеркал собран в обоих районах влажнотропической зоны (Кулиев, 1961; Кривошукский,

1966; Кривошукский, Тарба, 1971, 1973; Тарба, 1974).

В Колхидской низменности пробы почв взяты на участке резервата естественной растительности колхидского типа в Батумском ботаническом саду. Как в отношении почв, так и в отношении растительности обследованный участок вполне характерен для рассматриваемой области – красноземные почвы, наиболее типично развитые в СССР именно у черноморского побережья Аджарии. Эти почвы расположены на мощной, до 10–12 м, красноземной коре выветривания. Почва покрыта толстым слоем опавших растительных остатков, верхние горизонты ее рыхлы и структурированы. Для красноземов характерно интенсивное выветривание горных пород до гидратов окислов железа и алюминия, сообщающих почве красный цвет. На этот процесс накладывается процесс быстрого выноса продуктов кислого почвообразования из верхних горизонтов почвы; этот второй процесс дает основание некоторым почвоведом говорить о красноземно-подзолистых почвах и подзолообразовании под пологом колхидского леса, однако эта точка зрения не является общепризнанной.

Численность орибатид в верхнем 10-сантиметровом слое почвы составляет 210–300 экз/м², что значительно меньше, чем в таежных лесах, несмотря на влажный климат и большое количество растительного опада.

Другой район влажных субтропиков в СССР – Гирканская низменность. Леса на самой низменности состоят из разнообразных древесных пород; довольно много лиан и эпифитов, травяной покров редкий. Почвы под лесами на низменности в заболоченных местах желтоземно-подзолисто-глеевые, тяжелосуглинистые с гумусовым горизонтом мощностью 2–7 см; оглеенный горизонт местами начинается с глубины 5 см. Гирканский лес отличается от колхидского отсутствием вечнозеленого подлеска, хотя отдельные экземпляры вечнозеленых кустарников встречаются. Мощность коры выветривания здесь значительно меньше, чем у красноземов, гумуса в верхних горизонтах почвы не более 8%, гумусовый горизонт маломощен. Условия существования животных и растений Ленкоранской низменности во многом отличается от таковых Колхиды, так как здесь у подножья гор осадков выпадает 1200 мм, т.е. вдвое меньше, чем в Колхиде, а летом, с мая по август, имеется засушливый период, когда дождей фактически не бывает.

В почвах лесов гирканского типа обнаружены орибатиды 97 видов, численность этих клещей в маломощных желтоземах нижнего пояса гор достигает 105–110 экз/дм², в желтозем-

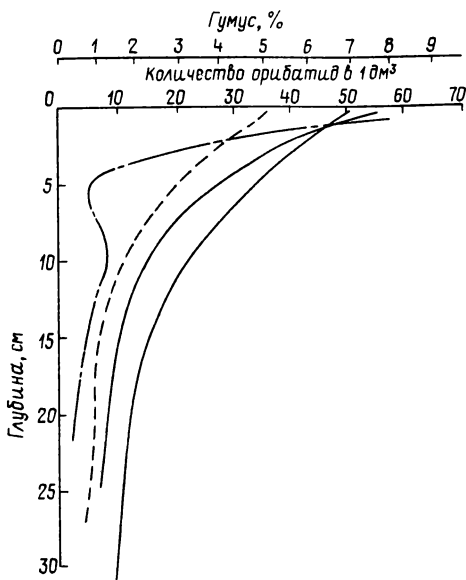


Рис. 8. Вертикальное распределение оробитид и гумуса в желтоземах: —·—·— — оробитиды в маломощном желтоземе, — — — — оробитиды в желтоземно-подзолисто-глеевой почве, — — — — гумус в желтоземных почвах

но-подзолисто-глеевых почвах изменности — 25 экз/дм². Вертикальное распределение оробитид в почвах указанных местобитаний приведено на рис. 8, их численность здесь ~ 8 — 10 тыс. экз/м² (Кривошукский, 1966 г.). По сравнению с бореальными лесами (таежными и хвойно-широколиственными, лесостепными) здесь намного больше, по числу видов и особей, поверхностных обитателей, часто в массе появляющихся на стволах деревьев. В субтропических почвах население оробитид более разнообразно и не наблюдается столь резкого доминирования отдельных видов, как в таежных и смешанных лесах, явно меньше здесь клещей рода *Opria*. Численность оробитид в желтоземах и красноземах в 3-4 раза ниже, чем в бореальных лесах. Вертикальное распределение панцирных клещей в почвах влажных субтропиков под естественной лесной растительностью близко к таковому дерново-подзолистых почв, особенно у южного предела их распространения. Однако биомасса оробитид и особенно их продукция достигают здесь наибольших показателей.

Общие закономерности распространения панцирных клещей в широтных природных зонах

Приведенные в предыдущих главах материалы позволяют выявить некоторые общие черты зонального распределения орибатид.

Численность панцирных клещей в различных зонах неодинакова (рис. 9). В арктических тундрах численность панцирных клещей незначительна, но они здесь постоянно встречаются. В почвах субарктических тундр средняя численность орибатид $\sim 5-20$ тыс. экз/м², в таежных и хвойно-широколиственных лесах она составляет 30-70 тыс. экз/м², хотя в отдельных случаях, на ограниченных участках, может достигать и в 2-3 раза больших величин. В широколиственных лесах на серых лесных почвах, лесных буроземах и в подзоленных черноземах плотность населения орибатид в среднем ниже, чем в тайге, составляя $\sim 20-40$ тыс. экз/м². В аридных областях, при уменьшении количества осадков, численность орибатид постепенно снижается. В почвах степных участков лесостепной зоны плотность населения орибатид достигает 20 тыс. экз/м², в типичных степях - 4-6 тыс. экз/м², в полупустынях - около 0,5 тыс. экз/м², а в пустынях 0,5-0,1 тыс. экз/м², причем в пустынях на многих участках орибатиды совершенно отсутствуют. В сероземных почвах сухих субтропиков численность орибатид под травянистыми формациями растительности составляет $\sim 0,5$ тыс. экз/м², а под зарослями фисташки - 5-6 тыс. экз/м². В почвах влажных субтропиков под лесной растительностью численность орибатид, в среднем, находится на уровне 10-20 тыс. экз/м², что значительно ниже, чем в бореальных лесах.

Вертикальное распределение панцирных клещей по профилю почвы, изученное в почвах субарктической тундры, подзолах, дерново-подзолистых почвах, черноземах, серо-бурых пустынных почвах и желтоземах подтверждает выявленную М.С. Гилларовым (1947) закономерность: четкое соответствие вертикального распределения почвенных животных с распределением гумуса и корней растений. В тундре все население орибатид приурочено лишь к самому верхнему 5-сантиметровому слою почвы, в подзолах и сильноподзолистых почвах орибатиды встречаются до глубины 10-15 см, но основная масса их, до 95%, обитает в самом верхнем слое почвы и в подстилке. В почвах с более мощным гумусовым слоем орибатиды проникают глубже, в дерново-подзолистых - до 50 см, серых лесных - до 1 м, в мощных тучных черноземах - до 2 м. В почвах арид-

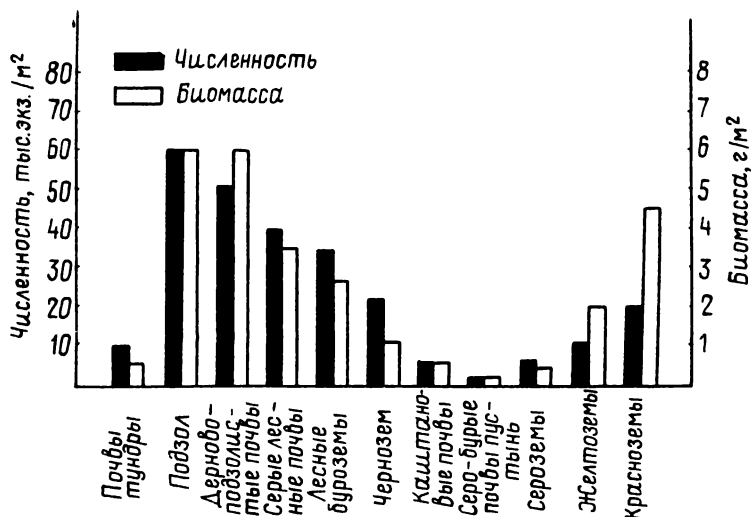


Рис. 9. Численность и биомасса панцирных клещей в зональных типах почв СССР под естественной растительностью

ных областей орибатиды не приурочены к самым верхним горизонтам почвы и при летнем иссушении или зимней стуже мигрируют в глубокие горизонты почвы. Распределение орибатид по профилю почвы в аридных областях детально еще не изучено. В субтропических желтоземах орибатиды проникают в глубь почвы до 20–25 см, основная масса их здесь встречается в верхних горизонтах почвы, как и в почвах бореальных лесов, несмотря на значительно большую мощность субтропических почв по сравнению с дерново-подзолистыми.

Сопоставляя численность панцирных клещей со свойствами среды их обитания, нетрудно заметить, что основными факторами, от которых зависит численность, являются увлажненность местности, количество поступающего в почву растительного материала и скорость его разложения. От этих величин зависит запас находящегося в почве растительных остатков — основной пищи и излюбленной среды обитания орибатид. Наблюдения о влиянии всех этих факторов на плотность населения орибатид стали накапливаться с начала текущего столетия, когда было установлено, что орибатид больше всего во влажных лесах с мощной подстилкой.

Имеющиеся в настоящее время сведения по экологии орибатид позволяют вполне удовлетворительно объяснить эти наблю-

дения, т.к. устойчивая влажность и обилие разлагающихся растительных остатков в лесных почвах создают благоприятную среду для существования и развития клещей. Однако дальше самых общих представлений о закономерностях количественного распределения орибатид исследования до сих пор не продвинулись.

Вместе с тем, разнообразие природных ландшафтов настолько велико, что в них иногда могут складываться весьма своеобразные соотношения отдельных факторов, существенных для жизни орибатид; в таких случаях имеет место кажущееся несоответствие фактов и отмеченных выше общих закономерностей. Так, например, численность орибатид в почвах южных тундр, луговых степей или лугов выше, чем в лесах средиземноморских местообитаний или во влажно-субтропических лесах. При сопоставлении численности орибатид в разных зонах с температурой воздуха в разное время года, количеством осадков, количеством растительного опада или мощностью подстилки можно привести сколько угодно примеров, иллюстрирующих несоответствие численности с любым из перечисленных показателей. Вместе с тем несомненно, что все эти факторы не могут не влиять на численность орибатид.

Предпринята попытка рассмотреть связь численности панцирных клещей со всеми упомянутыми факторами, но взятыми в их совокупности (Криволицкий, 1968б). Для этого предложена формула:

$$A = \frac{F + L}{F} RK,$$

где A - коэффициент благоприятствования среды для орибатид; L - запас подстилки в $г/м^2$; F - годовой спад в $г/м^2$; R - радиационный баланс в $ккал/год/см^2$, K - коэффициент увлажнения $\left(K = \frac{Q}{Y} \right)$, где Q - осадки в мм, Y - испаряемость в мм).

Едва ли могут возникнуть сомнения, что какой-либо из введенных в формулу показателей не является важным для жизни орибатид, но требуется объяснить, почему выбраны именно эти величины, а не другие.

Рассмотрим отдельные члены формулы. Отношение суммы ежегодного растительного опада и запаса подстилки к количеству опада $\left(\frac{F + L}{F} \right)$ может в какой-то степени характеризовать количество и интенсивность разложения отмерших

растительных остатков, от наличия которых существование орибатид зависит в сильнейшей мере, т.к. для большинства панцирных клещей эти вещества служат пищей, а почти все другие орибатиды питаются мицелием грибов, разрушающих отмершие растительные материалы. В то же время трудно предложить для характеристики запаса отмерших растительных остатков какой-либо иной показатель, т.к. только количество подстилки таким показателем служить не может ввиду того, что в аридных районах она слабо заселена орибатидами; к тому же большую часть отмирающей растительной массы составляют здесь корни, а не надземные части растений. В еще меньшей степени для такой характеристики пригодна величина продукции растительного вещества, т.к. в лесах значительная часть вновь образующегося растительного материала идет на прирост древесины, сучьев и корней, и лишь только часть поступает в почву в виде листового опада, отмирающих сучьев и корней. Было бы оправдано ввести в формулу точный показатель скорости разложения растительных остатков в почвах разных зон, а также величину поедаемой панцирными клещами микрофлоры, однако в настоящее время нет достоверных сведений для количественного выражения обеих этих величин. Все данные, послужившие для расчетов этой части формулы, взяты из работы Л.Е. Родина и Н.И. Базилевич (1965), за исключением данных по подстилке в тундре. Дело в том, что в упомянутой работе за подстилку принимается весь слой неразложившихся растительных остатков, местами достигающий огромной мощности и веса почти 900 ц/га. Этот слой, образующийся даже при ничтожной продуктивности растительности, появляется ввиду слабой интенсивности разложения отмерших материалов, но едва ли его можно считать подстилкой, да для наших целей и нельзя принимать его весь в расчет, т.к. орибатиды заселяют здесь только самый верхний слой толщиной 2-5 см, вес которого составляет не более 60 ц/га.

От радиационного баланса R , так же как и от количества влаги, в конечном счете зависит вся жизнь биоценоза, а в интересующей нас части — интенсивность разложения растительных остатков, продуктивность биоценоза, продолжительность активного существования орибатид и многое другое. Радиационный баланс, как известно, измеряется количеством солнечной энергии в килокалориях, поступающей за год на 1 см² поверхности. В какой-то степени, вместо величины радиационного баланса можно использовать такой показатель, как сумму положительных температур выше 10°C. При замене в формуле R .

на сумму положительных температур результаты расчетов оказываются примерно одинаковыми для всех зон, кроме арктической и субарктической. Для крайнего севера применять величину суммы температур нельзя, т.к. этот показатель характеризует температурные условия для развития высших растений, в то время как на крайнем севере в составе растительности не меньшее значение имеют мхи и лишайники, рост которых может происходить и при температурах ниже 10°C . Кроме того, для Арктики сумма температур выше $+10^{\circ}\text{C}$ часто оказывается равной нулю; к тому же, меньшие абсолютные значения R делают использование его более удобным для расчетов.

И, наконец, коэффициент увлажнения K , выражающий отношение количества осадков к испаряемости, характеризует степень благоприятности для орибатид обстановки в отношении увлажненности, к которой эти клещи весьма чувствительны.

Предлагаемая формула является первой попыткой характеризовать точными данными причины различий в количественном распределении панцирных клещей. Безусловно, она не лишена недостатков, некоторые из которых нетрудно заметить, но, по-видимому, нелегко устранить. Во-первых, это относится к выяснению относительной значимости каждого из рассмотренных факторов. Вероятно, не все они имеют равное значение в определении численности орибатид и, скорее всего, в дальнейшем придется вводить какие-то коэффициенты для отдельных членов формулы, чтобы более точно выразить их значение. Однако сейчас нет никаких данных, которые позволили бы рассчитать эти коэффициенты. Кроме того, все показатели введены в формулу как множители, хотя влияние каждого из факторов на орибатид вряд ли всегда прямо пропорционально его величине; однако учесть более точно все эти обстоятельства в настоящее время не представляется возможным.

Несмотря на отмеченные недостатки, данные, вычисленные по формуле, неплохо совпадают с фактическими (рис. 10) и коэффициент корреляции между ними достаточно велик ($+0,95$).

Весьма удобным признаком для характеристики почвы может служить соотношение морфо-экологических типов, или спектры жизненных форм орибатид (Криволуцкий, 1965, 1968б,г) (рис. 11). Подобные методы широко и с успехом применяются для характеристики среды по комплексам любых животных и останавливаться на них нет необходимости. Однако хотелось бы отметить, что из многих попыток создания удобной "рабочей схемы" жизненных форм панцирных клещей фауны СССР

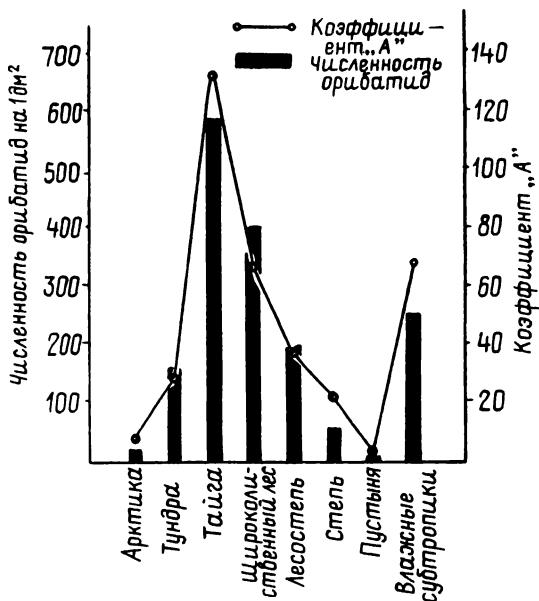


Рис. 10. Соотношение численности ориватид и "коэффициента благоприятствования среды" в разных природных зонах

наиболее рациональным сейчас кажется выделение 4–6 морфо-экологических групп: удлинённых глубокопочвенных обитателей, мелких округлых интенсивно мигрирующих обитателей почвенных скважин, крупных сильно склеротизованных поверхностных форм и, наконец, неспециализированных форм. Две последние группы иногда полезно разделять на 2–3 подгруппы.

В каждом типе почв в пределах одного региона складывается специфический набор фаунистических комплексов ориватид, хотя нередко основу фауны составляют одни и те же виды. В пределах фаун гумидной и аридной полосы СССР можно выделить по 10–12 фаунистических комплексов панцирных клещей.

Население панцирных клещей и вертикальная поясность в горах

Закономерности изменения комплексов почвенных животных в вертикальных поясах гор изучены недостаточно. В многочисленных фаунистических работах по ориватидам гор, в частности Кордильер, приведены только описания видов, преимущественно

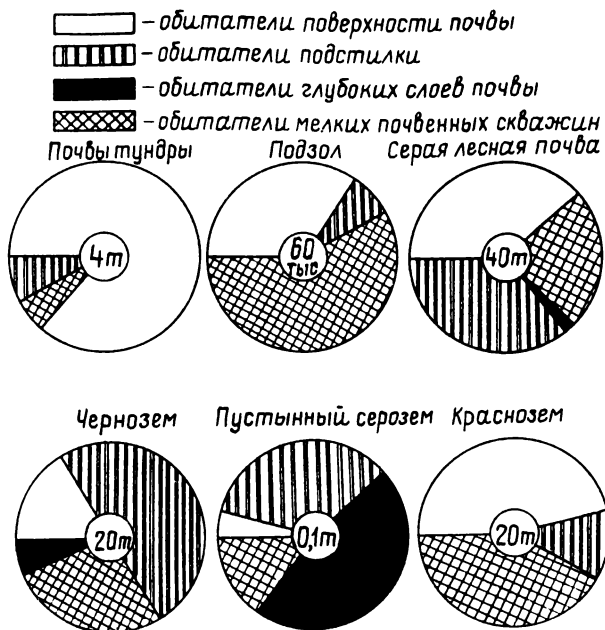


Рис. 11. Численность (диффы в центре кружков) и соотношения жизненных форм орибатид в некоторых зональных типах почв

из лесного пояса; материал всюду собирали без учета того обстоятельства, насколько обследуемые ландшафты типичны для данного вертикального пояса. Зарубежные работы в Европе также посвящены только фауне, если даже материал был собран в разных вертикальных зонах (Willmann, 1939; Kunst, 1968). Строго говоря, лишь две работы в зарубежной литературе касаются вертикально-поясного размещения орибатид в горах: J. Schweizer (1957), исследовавшего панцирных клещей во всех вертикальных природных зонах Швейцарии от виноградников до нивального пояса, и L. Beck (1963), который проследил изменения фауны и численности орибатид, а также их соотношения с другими группами мезофауны в различных вертикальных зонах Анд в Перу от 0 до 4800 м над ур. моря. Приведенные L. Beck (1963) данные, несмотря на явную неполноту сборов, показывают, что орибатиды наиболее многочисленны и разнообразны в лесных почвах, особенно в лесах холмистых предгорий.

В СССР вертикальное размещение орибатид в настоящее



Рис. 12. Распределение панцирных клещей в почвах вертикальных поясов Восточного Тянь-Шаня

время изучают фактически во всех горных системах, но опубликованные данные имеются только по Тянь-Шаню (Второв, Кривошукский, 1968; Злотин, Кривошукский, 1969), а также по Горному Алтаю (Гришина, 1970, 1973) и в меньшей степени по горам Таджикистана (Христов, 1973).

Все опубликованные сведения по оribатидам в горных районах позволяют прийти к одинаковым выводам о характере вертикально-поясного размещения клещей: видовой состав, спектры жизненных форм и общая численность оribатид изменяются вполне закономерно; наибольшего разнообразия и уровня численности панцирные клещи достигают в лесных почвах (рис. 12). В этом можно видеть полную аналогию с распределением клещей в широтных природных зонах. Вместе с тем есть и явные отличия: большинство видов оribатид встречается во многих вертикальных поясах, поскольку в пределах каждого пояса заметные различия в фауне могут наблюдаться между отдельными станциями. Значительно меньше здесь отличия и в численности оribатид. С увеличением высоты над уровнем моря численность и разнообразие фауны оribатид сокращаются; клещи концентрируются в более поверхностных слоях почвы.

Региональные особенности фауны панцирных клещей СССР

Фауны оribатид каждой ландшафтно-географической зоны заметным образом отличаются друг от друга. Даже если основу

фауны составляют одни и те же виды, их соотношения различны; кроме того, всегда есть некоторое количество видов, в других зонах не обнаруженных. Исключение, вероятно, составляет только зона лесостепи, в которой обнаружено взаимное проникновение в состав населения орибатид "лесных" и "степных" видов (поэтому облик фауны достаточно своеобразен), но нет видов, свойственных только этой зоне. Как известно, Н.А. Северцов считал зональную дифференциацию животного населения основой зоогеографического районирования. Этот принцип получил развитие в отечественной зоогеографии, в некоторых схемах зоогеографического районирования и в учебных пособиях по зоогеографии. Что касается населения и фауны орибатид, то изучение дифференциации фауны долгое время шло именно в зональном аспекте. Особенности зонального размещения орибатид уже были рассмотрены выше. Здесь же мы рассмотрим отличия фауны в крупных регионах нашей страны.

Необходимо отметить, что почти во всех публикациях по панцирным клещам СССР определение проведено по сводкам, подготовленным для Средней Европы, поэтому в большинстве старых работ имеются ошибки в определении видов. Только в последние 10-15 лет при определении материалов были использованы более разнообразные источники и именно эти работы могут служить основой для описания региональных особенностей фауны СССР.

Предварительно надо сказать несколько слов об особенностях фауны орибатид в отдельных биогеографических областях. Здесь, кроме отдельных региональных работ, можно использовать и сводки по мировой фауне орибатид, опубликованные в последние годы (Balogh, 1972; Piffli, 1969); важно подчеркнуть, что ранее подобных работ в литературе по орибатидам не было.

По данным J. Balogh (1972), из 134 семейств мировой фауны орибатид 103 распространены в нескольких биогеографических областях. Из 104 семейств фауны Палеарктики эндемичных - 18, но из числа последних только Eulohmannidae, Perlohmanniidae, Licnobelbidae, Damaeidae, Amerobelbidae, Ctenobelbidae, Euzetidae - всего 7 семейств - действительно могут считаться эндемиками, поскольку их статус семейств вполне обоснован и изучены они достаточно хорошо. Представители остальных 11 семейств (Acaronychidae, Adelphacaridae, Parhypochthoniidae, Heterochthoniidae, Pterochthoniidae, Atopochthoniidae, Collohmanniidae, Polypteroczetidae, Caleremaeidae, Spino-

zetidae, Palaeacaridae) всюду настолько редки, что правильно было бы сказать, что их географическое распространение до сих пор точно неизвестно.

В такой своеобразной биогеографической области как Южная Америка обнаружено лишь одно эндемичное семейство Charassobatidae (Schuster, 1969), хотя эндемичных родов — немало.

В настоящее время во всем мире описано ~ 6 тыс. видов панцирных клещей, из них в Европе не менее 2 тыс. видов. В СССР в опубликованных работах упомянуто ~ 950 видов орибатид, из которых нахождение и таксономический статус 902 видов не вызывают сомнений. Данные по остальным видам еще нуждаются в проверке. Кроме того, в коллекциях специалистов по этой группе животных (Е.М. Булановой-Захваткиной, Л.Г. Ситниковой, Е.С. Шалдыбиной, Е.А. Москачевой, Н.И. Джапаридзе, З.М. Тарбы, Н.А. Рябина, Л.Д. Голосовой, Л.Г. Гришиной, Д.А. Криволуцкого, К.А. Кулиева) сохранилось не менее 70 установленных, но не описанных еще видов орибатид СССР. Таким образом, в СССР сейчас обнаружено свыше 1000 видов панцирных клещей; в наиболее полной сводке — "Определителе обитающих в почве клещей Sarcoptiformes" — указано 882 вида; кроме того, 20 несомненно найденных видов, упоминаемых в опубликованных работах в этот "Определитель" не смогли быть включены к моменту его выхода в свет.

В СССР были предприняты попытки на основании анализа ареалов отдельных видов выделить фаунистические комплексы орибатид (Криволуцкий, 1966 г., 1969, 1972 б; Буланова-Захваткина, 1970; Гордеева, 1970 и др.). За основу подобного деления взяты известные работы по зоогеографии наземных членистоногих.

В фауне гумидной полосы СССР было предложено различать следующие фаунистические комплексы (Криволуцкий, 1969, 1972б); транспалеарктические, арктические, бореальные, неморальные, кавказские, приамурские, архепалеарктические виды, а в фауне аридной полосы также степные, средиземноморские, нагорноазиатские, туранские, монгольско-казахстанские виды.

Как уже сказано, для орибатид характерны явления смены стадий и ярусов, "правило предварения" и прочие закономерности, которые выявлены в распространении других почвенных животных (Гиляров, 1951, 1965; Чернов, 1975).

Соотношения фаунистических комплексов орибатид в некото-

рых случаях могут неплохо характеризовать особенности биотопов (Криволицкий, 1970а), а также служить для выяснения истории формирования биогеоценоза, причем все исследователи единодушно приходят к выводу об очень большом сходстве закономерностей формирования фауны орибатид и растительного покрова в каждой местности. Этот вывод интересен, поскольку неоднократно обращали внимание на исключительную легкость пассивного распространения панцирных клещей.

Изучая распространение орибатид в южной Швеции, Р. Dalenius (1950) объяснял встречаемость многих, особенно арктических видов их заносом ветром из других районов, предполагая такой способ расселения особенно эффективным для яиц и покоящихся стадий развития клещей. При этом автор ссылаясь на известную работу Т. Гизлена об "аэропланктоне", где упоминается о постоянной встречаемости мелких почвенных клещей в воздухе до высоты в несколько тысяч метров (учет проводили специальными ловушками, установленными под крыльями самолета). Очевидно, эти клещи были захвачены воздушными потоками с земли вместе с частицами почвы, листьями и т.д.

Такой путь распространения отдельных видов орибатид на небольшие расстояния, особенно во время пыльных бурь в аридных местностях, едва ли может вызывать сомнение. Но длительное пребывание клещей в воздухе маловероятно, да и для клещей губительно (они способны оставаться живыми только в очень влажной атмосфере). Конкретные примеры, приводимые Р. Dalenius (1950), лишь подтверждают, что он не располагал достаточными данными для суждения о факторах распространения орибатид. Так, он указывал, что *Oppia fo-leolata* Paoli кроме Швеции был известен лишь из одного места в Италии и не зарегистрирован в Средней Европе — промежуточной области. В настоящее время известно, что этот вид широко распространен в СССР — Поволжье, Московская обл. и т.д. (Криволицкий, Гатилова, 1974), так что объяснять его распространение действием ветра нет оснований.

Трудность изучения распространения орибатид заключается в том, что региональные фауны и ареалы видов изучены недостаточно. Ареалы большинства видов остаются фактически невыясненными, а ареалы большинства родов — огромны. Разумеется, есть и роды с ограниченными ареалами, но о распространении этих родов, найденных преимущественно в тропиках и Средиземноморье, мало что можно сказать, если учесть, что в Европе найдено 2000 видов, во всей Южной

Америке — только 450, в Индии — немногим более 100 видов и т.д. Вполне вероятно, что и эти виды в тропиках широко распространены.

Однако пассивное расселение орибатид в настоящее время происходит весьма интенсивно, но с помощью человека, с различными продуктами и материалами. Так, по данным М. Hammer (1969) за период с 1925 по 1967 г. в Северную Америку было завезено на фруктах, посадочном материале для садов и парков и т.д. 164 вида орибатид из самых разных районов Земли. Если учесть, что это больше, чем обнаружено сейчас видов панцирных клещей в Канаде (Hammer, 1952; Marshall, 1968), а число интродуцированных видов явно неполно, можно представить себе масштабы расселения орибатид человеком.

В СССР, как это можно заметить по упоминавшимся выше работам, лучше всего изучена фауна Европейской части, здесь известно не менее 400 видов, примерно столько же, сколько в хорошо изученных странах Центральной Европы (350 видов — в Австрии, примерно по 400 в ЧССР, ГДР, ФРГ и Польше); в Швейцарии найдено свыше 500 видов (Schweizer, 1956), но среди них множество видов описаны ошибочно (тритонимфы других видов или aberrantные формы), Работы по фауне Европейской части СССР рассмотрены в главе о зональном распределении орибатид. Фауну орибатид Европейской части надо признать изученной на 80–85%. Обратимся теперь к другим регионам.

На Кавказе работами К.А. Кулиева, Н.И. Джапаридзе, Д.А. Кривошукского, Ш.Д. Дареджанашвили, З.М. Тарбы, Е.М. Булановой-Захваткиной, а также в материалах по орибатидам Кавказа (Краснодарский край, Дагестанская АССР, Абхазская и Аджарская АССР, Азербайджанская ССР), собранным сотрудниками Лаборатории почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР в 1957–1974 гг., обнаружено не менее 400 видов панцирных клещей. Их полный список нигде не опубликован. Здесь много и эндемичных видов (~70) и есть 2 эндемичных рода (*Epimerella* и *Hypocerpheus*). На Кавказе немало родов, характерных для южной Европы и северной Африки, в других районах СССР не встреченных или там весьма малочисленных (*Papillacarus*, *Cryptacarus*, *Hafenrefferiella*, *Spinozetes*, *Amerobelba*, *Stenobelba*). Учитывая, что в фауне орибатид Кавказа эндемизм проявляется в основном на видовом уровне, а многие видовые определения нуждаются в проверке, можно признать, что список родов орибатид Кавказа уже сейчас довольно полон;

что же касается видов, то они выявлены не более чем на 50%.

Фауна орибатид Средней Азии весьма своеобразна. Здесь в каждой из Союзных республик (Казахстане, Киргизии, Узбекистане, Таджикистане, Туркмении) зарегистрировано по ~100 видов орибатид. Данные по Киргизии исчерпываются работами, приведенными в главе по вертикальному размещению клещей (Второв, Криволицкий, 1968; Злотин, Криволицкий, 1969; Криволицкий, 1971а). В Узбекистане обнаружено 80 видов, в Таджикистане собрано свыше 100 видов; обзор исследований по фауне республики приведен в статье В.В. Христова (1973). В Казахстане выполнены отдельные разрозненные наблюдения. Подробнее стоит рассмотреть фауну орибатид Туркмении, по которой сводных публикаций до сих пор нет, если не считать работ Д.А. Криволицкого и А. Ягдыева (1973) и Д.А. Криволицкого (1975), включающих 84 вида орибатид.

Численность орибатид в обследованных почвах под древесной растительностью нигде не достигала более 100 - 200 экз/дм², что в десятки раз меньше, чем в лесных почвах Сибири и Европы. Фаунистический список, хотя он и не мал, является результатом очень длительных сборов, которые особенно обстоятельно были проведены в Репетекском и Бадхызском заповедниках - в саксаульниках и под зарослями фисташки. Учеты поздней весной, летом и в начале осени (с мая по сентябрь) позволяли собрать лишь единичных особей и только в период с ноября по апрель клещи постоянно обнаруживались в пробах. Материалы по почвам арчевников и ореховых лесов еще немногочисленны и их можно рассматривать лишь как сугубо предварительные.

Интересно отметить, что за исключением 10 видов все орибатиды - обычные обитатели лесных почв Европейской части СССР, особенно почв под смешанными и широколиственными лесами. Также интересно, что количественно богатая и разнообразная фауна орибатид в растительном опаде под кустами эфедры и деревьями белого и черного саксаула в центре пустыни Кара-Кум почти полностью представлена самыми обычными, широкораспространенными видами, среди которых нет ни одного эндемика. Здесь, в центре пустынь, обнаружены такие влаголюбивые формы, не имеющие склеротизованного и пигментированного панширя, как *Sphaerochthoius splendidus*, *Eniochthonius pallidulus*, *Cosmochthonius plumosus*, *Camisia biurus*, *Nanhermannia pana*. По-видимому, эти виды летом способны уходить в

глубь почвы сквозь толщу рыхлопесчаных сероземов. Все подобные виды в более мелкоземистых лесовых и глинистых почвах в пустынях полностью отсутствуют.

Обращает на себя внимание малое видовое разнообразие в пределах всех обнаруженных семейств орибатид; в большинстве из 38 семейств отмечено по 1 виду, а максимум — 9 видов в семействе. Все это говорит о сравнительно не очень благоприятных условиях для жизни орибатид: по-видимому, длительное пересыхание подстилки и верхних слоев почвы ограничивает заселение этих слоев панцирными клещами. Нельзя не сказать, что и видовое разнообразие все-таки невелико: в европейских лесах, при равном количестве проб почвы (около 1000 по 1 дм³ каждая), было бы обнаружено в 3–4 раза больше видов.

Интересен и сам набор обнаруженных видов: эндемиков, приуроченных к определенной древесной породе, нет совсем; широкораспространенных в Средней Азии видов, не проникающих в степи Казахстана и Европейской части СССР, всего 10. Поэтому можно предположить, что фауна орибатид в подстилке под древесной растительностью в разреженных лесах Туркмении (саксаул, арча, фисташка, орех) складывается из относительно немногих видов и не является специфической для этого типа растительности. Причину этого можно искать в сухости климата, сильной инсоляции, краткости периода увлажнения верхних слоев почвы. Все эти условия ограничивают численность и видовое разнообразие населения орибатид, которое формируется из широкораспространенных видов. Не исключено также, что бедность видового состава связана с интенсивным использованием леса человеком, т.к. сведение лесной растительности даже на непродолжительное (годы или десятки лет) время должно привести к полному уничтожению почти всей фауны орибатид, поскольку подавляющее большинство обнаруженных видов не было встречено в почвах окружающих безлесных участков.

Всего в Средней Азии обнаружено ~300 видов орибатид. Эндемичных видов здесь немного (18), но значителен процент эндемичных родов: *Gilarovella*, *Simkinia*, *Ghilarovus*, *Asiacarus*, *Christovizetes*, *Arenozetes*, *Pallidacarus*. В пустынях и полупустынях, где встречены все эндемичные и редкие виды и где численность орибатид в почвах незначительна, мы, по-видимому, имеем дело с элементами древней фауны пустынно-степного пояса Палеарктики, в целом фактически еще неизученной.

Фауна Зауралья и Сибири исследована в немногих ме-

стах и довольно поверхностно. Наиболее полные сборы проведены в Челябинской области (Кривошукский, 1968а), где найдено 62 вида орибатид, В.Б. Пивенем (1973) в Новосибирской области, где найдено 57 видов, а также Ю.Б. Бызовой в Кемеровской области (Бызова, 1964б,в), где обнаружено 97 видов. Имеются отдельные сборы и в других районах Западной и Восточной Сибири (Альхов, 1971; Дмитриенко и соавт., 1974), но они значительно уступают упомянутым выше по полноте. В Сибири до сих пор известно ~200 видов орибатид. Среди них есть несколько форм, проникающих из степей Казахстана вплоть до средней тайги (эти виды в лесной полосе Европы не обнаружены): *Allogalumna boevi*, *Birsteinus perlongus*; есть отдельные виды (*Oppia maculata*, *O. manifera*, *Eremaeus translamellatus*), которые встречены в Сибири и Северной Америке, наконец, есть ряд арктических форм, проникающих в Сибири далеко к югу (*Parachipteria sibirica*, *Ceratopropia sphaerica*). Но все эти виды весьма немногочисленны и не они определяют облик фауны. Основу сибирской фауны орибатид составляют обычные, широко распространенные в гумидной полосе Палеарктики виды, причем не образующие здесь даже самостоятельных подвигов. Наибольшее разнообразие фауны отмечено в предгорьях Алтая и на Салаирском кряже; здесь сохранился ряд форм, свойственных зоне широколиственных лесов.

Говоря о фауне орибатид лесной и лесостепной зоны Сибири, нельзя не отметить, что эндемичные формы здесь встречаются крайне редко (Кривошукский, Рябинин, 1974).

В заключение коснемся фауны орибатид советского Дальнего Востока. По южным районам этого региона имеется несколько обстоятельных работ (Голосова, 1969, 1970, 1971; Рябинин, 1975; Кривошукский, Рябинин, 1974; Голосова, Молодова, 1972; Крамной, 1973; Курчева, 1977 и др.). Найдено 360 видов орибатид, из них 9 родов (в том числе 5 эндемичных) и около 50 видов (среди них 24 эндемичных) в других районах СССР не обнаружены. Здесь отмечено наибольшее разнообразие фауны (при стандартном обследовании почв — до 120–140 видов) и очень высокий процент новых для науки видов. Леса южной части Дальнего Востока и леса Закавказья — районы двух максимумов разнообразия фауны орибатид СССР. Анализировать дальневосточную фауну пока преждевременно, т.к. она известна лишь из нескольких районов на юге Дальнего Востока. Огромные пространства к северу от г. Хабаровска, а также Камчатка, Курильские остро-

ва и почти весь Сахалин фактически не обследованы, хотя по разрозненным качественным сборам можно судить, что фауна здесь разнообразна и сильно отличается от известной нам европейско-сибирской фауны орибатид.

Таким образом, региональные особенности фауны панцирных клещей весьма значительны и заслуживают специального изучения.

Влияние хозяйственной деятельности человека на комплексы панцирных клещей

Почвенные животные, заселяя все типы почв Земли, при хозяйственном освоении местности остаются нередко последним элементом исходной естественной фауны, сохраняя при этом достаточно высокую численность и видовое разнообразие, а поэтому в антропогенных ландшафтах являются ценным объектом для биогеографических и экологических исследований.

Комплексы почвенных обитателей тонко реагируют на любые изменения природной среды: механических и химических свойств почвы, растительного покрова, климата, что дает возможность использовать их для зоологической диагностики почв (Гиляров, 1965а), а также на любые изменения среды человеком.

Прежде всего речь должна идти о механической обработке, действии химических удобрений, ядохимикатов и радиоактивных изотопов. Многие аспекты этой проблемы неоднократно освещались в печати и вошли в сводные работы, поэтому коснусь только относительно недавних исследований.

Минеральные удобрения

Действию минеральных удобрений на орибатид посвящено немало работ. В Хорватии в черноземах под лоперной микроартроподы были значительно обильнее в тех почвах, в которые не вносили минеральных удобрений и ядохимикатов (Kovacevic, 1967). В Поволжье внесение в пахотные почвы полного минерального удобрения (NPK) и этого же удобрения в смеси с навозом вызывало общее двукратное возрастание численности панцирных клещей, но отдельные виды реагировали неодинаково (Гатилова, 1969). При раздельном внесении удобрений в Поволжье было установлено, что азот оказывает стимулирующее действие на все группы мелких сапрофагов, тогда как фосфор подавляет их численность; лучше всего стимулировало разветвление микроорганизмов и микроартропод внесение на-

возно-минеральных удобрений (Алейникова, 1972). В то же время сильные различия отмечены и в зависимости от характера полей: в паре минеральные удобрения подавляют численность клещей, а под кукурузой вызывают возрастание их численности (Артемьева, 1969). Кроме того, на действие удобрений на орибатид влияют погодные условия. По-видимому, влияние минеральных удобрений на панцирных клещей будет заметно отличаться в разных природных зонах, если говорить об азоте, калии, фосфоре. Фактически везде известкование почв приводило к положительным результатам, повышая биологическую активность почв и урожаи. В большинстве случаев это относится и к навозу. В целом же орибатиды не являются хорошим индикатором для изучения влияния удобрений на биологическую активность почв.

Ядохимикаты

В области сельскохозяйственной энтомологии применение пестицидов имеет давнюю историю и этому вопросу посвящено множество работ, в ряде которых проведены наблюдения и над влиянием ядохимикатов на почвенную фауну. Было установлено заметное и обычно неблагоприятное действие пестицидов не только на вредителей сельскохозяйственных растений, но и на многих полезных почвенных животных.

Действие ядохимикатов на орибатид испытывалось неоднократно. Если применение инсектицидов на полях приводит к противоречивым результатам, т.к. реакция отдельных видов неодинакова и к тому же сильно зависит от способов внесения удобрений (Халидов, Гатилова, Самосова, 1968), то в лесах применение ядохимикатов чаще приводит к явно отрицательному эффекту (Воронова, 1968, 1970). Но и здесь данные нередко противоречивы: по нашим наблюдениям в Пермской области ручная обработка местности акарицидом трихлорметафос-3 вызывала снижение численности орибатид (Бударин и др., 1966), а авиаопыливание ДДТ не привело к отрицательным для орибатид последствиям. В то же время в Кемеровской области (Бызова, 1964 в) при таких же обработках с применением ДДТ численность орибатид не восстанавливается даже через 3 года (особенно при многократных обработках), резко сокращается видовое разнообразие и численность доминирующих видов.

Численность орибатид быстрее восстанавливается при применении ГХЦГ (Бызова, 1964 в), но и этот ядохимикат весь-

ма токсичен для орибатид (Vaněk, 1959).

Неблагоприятный эффект действия ядохимикатов на почвенных сапрофагов, в том числе и на орибатид, зависит от многих особенностей среды: он выше на почвах тяжелого механического состава и бедных гумусом.

Слабое действие ядохимикатов на орибатид в некоторых случаях может быть объяснено резким сокращением на обработанных участках численности их врагов—разнообразных хищников (Воронова, 1970).

Заканчивая рассмотрение влияния химических средств на население орибатид в почвах, отметим, что гербициды (Davis, 1965) и фунгициды (Rapoport, Sánchez, 1968) не оказывают угнетающего действия на панцирных клещей при дозах, используемых в сельском хозяйстве.

Радионуклиды

Известно, что на микрофауну губительно действуют высокие дозы гамма-облучения и радиоактивное загрязнение почвы. Для изучения действия радиоактивного загрязнения на микроартропод участок луга был обработан растворами радионуклидов Cr^{90} , Cs^{137} , Ce^{144} , Ru^{106} , Zr^{95} . Для учетов микроартропод брали пробы почв с поверхности до глубины 5 см объемом по 500 см^3 (Криволицкий, Кожовникова, 1972).

В комплексах орибатид опытных делянок произошли заметные изменения. Почти вдвое уменьшилась средняя численность населения, сократилось видовое разнообразие, уменьшилась и равномерность заселения почвы панцирными клещами.

Интересно рассмотреть, за счет каких видов произошли отмеченные изменения в населении орибатид. По особенностям экологии все обнаруженные виды панцирных клещей в исследованных биотопах можно разделить (в какой-то степени условно) на две группы: обитателей всего почвенного профиля и обитателей подстилки и поверхности почвы.

Угнетение испытывают от действия радиоактивного загрязнения малоподвижные виды первой группы, в то же время различия в количестве поверхностно обитающих видов носят случайный характер. Объяснить эти различия можно исходя из экологии представителей обеих групп. Орибатиды первой группы, которые заселяют весь почвенный профиль, не совершают существенных горизонтальных перемещений, так как в толще почвы такие передвижения затруднены. Орибатиды второй группы, поверхностные обитатели, почти не проникают в глубокие гори-

зонты, но совершают миграции по растениям и в подстилке (в горизонтальном направлении до нескольких метров в сутки). Очевидно, для клещей второй группы действие радиоактивного загрязнения не может быть обнаружено на небольших делянках, которые не изолированы от окружающей среды. Население поверхностных обитателей здесь довольно лабильно, а если какие-то особи погибнут, их место быстро занимают другие с окружающих "чистых" территорий.

В меньшей степени испытывают угнетение панцирные клещи от воздействия излучения при повышенном содержании в почвах естественных радионуклидов урана и радия (Криволуцкий) и соавт., 1975).

Подобные же результаты получены нами и при исследовании загрязнения почвы плутонием-239 (Криволуцкий, Федорова, 1973). Здесь отрицательное влияние сильного радиоактивного загрязнения сказалось очень резко.

Таким образом, орибатиды чутко реагируют на радиоактивное загрязнение среды и могут служить весьма удобным биомонитором (Криволуцкий, 1970а).

Пахота и другие механические воздействия на почву

В этой области наибольшее количество наблюдений выполнено в нашей стране (Эглитис, 1954; Алейникова, 1964; Фурман, 1968, 1970; Чугунова, 1972; Пивень, 1973; Крамной, 1973 и др.), а из сопредельных стран можно упомянуть только работы в Болгарии (Желева, 1968, 1973).

Все проведенные наблюдения позволяют следующим образом определить влияние пахоты почвы на население орибатид: численность орибатид (по сравнению с дугами) сокращается в несколько раз; в несколько раз уменьшается видовое разнообразие панцирных клещей; изменяется характер вертикального размещения клещей, которые довольно равномерно заселяют весь пахотный горизонт; резкие изменения претерпевают и соотношения жизненных форм, т.к. почти исчезают специализированные обитатели подстилки и поверхности почвы; изменяется соотношение фаунистических комплексов орибатид; по пахотным почвам далеко к северу проникают многие южные виды орибатид (в частности, средиземноморские); характер населения орибатид в почвах сильно зависит от особенностей обработки полей и возделываемых культур.

Оставление и запахивание стерни, а также поливы лишь

иногда вызывают увеличение численности орибатид (Крутоголова, 1972), но выращивание многолетних трав (в т.ч. люцерны), когда почва 2-3 года не перепахивается, всегда способствовало значительному возрастанию численности орибатид.

Несколько слов следует сказать о видовом составе орибатид обрабатываемых полей. Он складывается из фауны окружающих угодий, но интересно, что по полевым землям далеко к северу проникают южные виды (*Haplochthonius simplex*, *Zygoribatula exarata*, *Epilohmannia cylindrica*, *Oppia foveolata* и др.), что, видимо связано с лучшим прогреванием полевых почв по сравнению с лесными и луговыми, а также с их более ранним оттаиванием весной (Криволицкий, Казадаев, 1976).

Комплексы орибатид чутко реагируют и на другие формы хозяйственной деятельности человека: уничтожение поверхностных горизонтов почвы при добыче железной руды или торфа, когда на выработках складывается новый комплекс орибатид за счет фауны окружающих биотопов (Davis, Morphy, 1961; Чистяков, 1971); здесь отмечена сукцессия населения орибатид по мере зарастания выработок растительностью.

Резко сокращается численность орибатид в почвах после лесных и торфяных пожаров (Vanék, 1974), сжигания подстилки и порубочных остатков (Huhta et al., 1967).

Панцирные клещи являются прекрасным (по удобству использования) биоиндикатором промышленных загрязнений окружающей человека среды (Vanek, 1967, 1968, 1975), причем более показательным, чем другие почвенные животные.

Как видно, фактически все формы хозяйственной деятельности человека оказывают четко регистрируемое влияние на население панцирных клещей. В ряде случаев, особенно при загрязнении среды промышленными отходами или радионуклидами, орибатиды могут служить удобным биоиндикатором для наблюдений за санитарным состоянием окружающей среды.

Методика обследования почв на заселенность панцирными клещами

Изучение микроатропод, в частности почвенных клещей, в последние полтора века шло в полной зависимости от прогресса методов сбора, а затем и количественного учета. До конца прошлого века проводилось лишь визуальное изучение в визуальный сбор. Изобретение А. Берлезе в 1905 г. первого термоэлектратора не только позволило примерно в 200 раз повысить эффективность сбора мелких почвенных животных из проб

субстрата, но и впервые увидеть все разнообразие этих организмов. В последующие годы изучение эффективности методов учета постоянно находилось в поле зрения почвенных зоологов и были предложены многочисленные аппараты или же улучшены известные ранее.

Первой задачей, встающей перед исследователем, является правильный отбор образцов почвы. В тундре и тайге, где микроартроподы заселяют преимущественно лишь верхние 5–10 см. почвы, эта задача не столь сложна, но в аридных районах в поверхностных горизонтах обитает менее половины микроартропод (в степи и полупустыне), а в пустынях летом фактически все животные уходят в нижние горизонты почвы. Поэтому реальны данные о заселенности почвы животными можно получить только после изучения распределения их по всему почвенному профилю, причем желательно не один раз в сезон. В равномерно увлажненной и достаточно прогретой почве вертикальное распределение микроартропод соответствует распределению гумуса и корневых систем растений (Гиляров, 1947; Кривоуцкий, 1968а).

Образцы почвы необходимо брать так, чтобы не нарушать ее структуры, не сдавливать почву при взятии образца или во время транспортировки в лабораторию. Для этого существует немало специальных почвенных буров. Основным недостатком большинства их является невозможность отбора проб из глубоких почвенных горизонтов. В СССР широкое применение на практике нашел другой путь сбора материала. Пробы почвы стандартного объема берут из стенки почвенного разреза ножом (начиная с нижних горизонтов вверх) или же из разных слоев почвенной ямы по мере ее углубления. При этом необходимо следить за тщательной зачисткой образца, чтобы избежать попадания животных из вышележащих горизонтов вместе с почвой. По этой причине нельзя пользоваться подавляющим большинством образцов буровой техники, используемой почвоведом, т.к. пробы в бурах не только сильно сдавливаются (и при этом раздавливаются животные), но и при вытаскивании бура из скважины не исключается возможность попадания почвы, а следовательно, и микроартропод из вышележащих горизонтов. Обычно, из одной почвенной ямы длиной 1 м и шириной 40–50 см с разных ее стенок можно брать одновременно по 5 проб в каждом горизонте, что дает возможность получать достаточный материал для статистической обработки (при высокой численности 5–10 проб нередко достаточно для получения достоверных данных). Кроме то-

го, для характеристики каждого биотопа отдельно берется еще 10 количественных проб из поверхностного горизонта.

Собранные пробы, чтобы избежать гибели животных, должны возможно быстрее поступать в лабораторию для исследования. При этом их необходимо помещать в полиэтиленовые пакеты или же в банки, где почва не подсыхает, и хранить при невысокой температуре, не подвергая сдавливанию при транспортировке (помещать в специальные ящики с ячейками для каждой пробы, перекладывать толстым слоем мха или травы и т.п.).

Что касается методов учета микроартропод из уже отобранных образцов почвы, то им посвящена специальная литература. Так, методы учета почвенных животных подробно рассмотрены в руководстве "Методы почвенно-зоологических исследований" (1975) под редакцией М.С. Гилярова.

Для характеристики населения панширных клещей в почвах и получения сравнимых данных в Лаборатории почвенной зоологии ИЭМЭЖ была разработана методика проведения количественного учета орибатид (Криволицкий, 1975б). Сопоставление материалов, полученных из разных природных зон и в разные периоды вегетации растительности, а также опыта других исследователей позволили прийти к следующим заключениям.

В тундровой зоне, в тайге и смешанных лесах на дерново-подзолистых почвах для характеристики населения орибатид в конкретном биогеоценозе достаточно взять 10 проб площадью 100 см² или соответствующее количество проб меньшей площади до глубины 10 см, где сосредоточено ~95-98% орибатид.

В широколиственных лесах на серых лесных, бурьх лесных почвах, желтоземах, красноземах, чернобурьх почвах и сероземах, а также в почвах степей и северных полупустынь достаточно брать указанное выше количество проб в поверхностном горизонте, а также изучить вертикальное распределение клещей до нижней границы гумусового горизонта, т.к. 40-60% населения орибатид обитает в почве глубже 10 см.

В почвах южных полупустынь, пустынь и в сероземах, кроме обследования в объеме, необходимом для почв предыдущей группы, всегда необходимо проводить и качественные сборы из отсеянного растительного детрита или корней растений (примерно из 5-6 дм³ детрита).

Сбор материала во всех почвах должен быть проведен в сходный период года (по состоянию растительности). Для почв первой группы - в июне, второй - в мае, третьей - в апреле. В это время отмечен первый пик численности орибатид в тече-

ние года. Для получения сопоставимых данных пробы брали только в зональных типах почв на плакорах под естественной типичной зональной растительностью. Другие обследованные местообитания учитывались для характеристики населения клещей в каждой зоне, но сопоставления между различными зонами делались главным образом по типичным зональным биогеоценозам. Поскольку не всегда возможно использование эклекторов с электрическим подогревом, сбор количественных данных проводили во всех опорных пунктах с помощью разборного термоэлектора с подогревом от керосинки. В таком эклекторе было 8 воронок, поэтому, исходя из этих возможностей, во всех зонах была применена следующая методика обследования:

1. Сбор количественных данных по заселенности орибатидами верхнего слоя почвы. 24 пробы объемом по $0,25 \text{ дм}^3$ ($7,1 \times 7,3 \times 5 \text{ см}$).
2. Сбор количественных данных по вертикальному распределению орибатид в почве (обычно до глубины 1 м) в 3-кратной повторности. 60 проб объемом по $0,25 \text{ дм}^3$.
3. Сбор качественных данных по изучению фауны орибатид в полупустынях, пустынях и сероземах. Не менее 20 проб, отсеянных или отмытых с корней и растительного опада, объемом $0,25 \text{ дм}^3$.
4. Вертикальное распределение клещей изучали путем отбора проб почвы из разных сторон четырехугольной почвенной ямы по мере ее углубления.

Рассмотрим, насколько полученные по такой методике данные позволяют характеризовать население панцирных клещей. Это касается численности орибатид, вертикального размещения, соотношения жизненных форм и фаунистических комплексов, а также видового состава.

Численность орибатид в почвах в разные сезоны изменяется иногда в 2–3 раза, но для учета уровня численности в данный момент предложенный объем сборов достаточен. Также обстоит дело и со сбором данных по вертикальному распределению, т.к. даже при 3-кратной повторности (пробы объемом $10 \times 10 \times 5 \text{ см}$) полученные кривые распределения правильно отражают реальное вертикальное размещение клещей.

Анализ соотношения жизненных форм и фаунистических комплексов возможен, если правильно установлен видовой состав и соотношение численности для доминирующих и характерных видов (т.е. видов, численность которых составляет не менее 1% общей численности орибатид). Насколько собирае-

мые по описанной методике данные пригодны для этих целей можно видеть из рис. 13, где показано, какие результаты давало ежемесячное обследование одного и того же типа леса в Московской области. Как видим, только редкие и мало-численные виды могут не попасть в пробы, основы же населения орибатид учитывается всегда.

Полнота учета фауны зависит от уровня общей численности орибатид и от характера их вертикального размещения в биогеоценозе. В таежных и хвойно-широколиственных лесах, в степях и северной части полупустыни проведение в полном объеме обследования населения орибатид позволяет выявить фактически все виды или, во всяком случае, достаточную для характеристики биогеоценоза часть. Так, например, в ельниках Московской области дополнительные сборы в течение 3 лет очень слабо дополнили фаунистический список для однократного полного обследования. В дубраве лесостепи Курской области при однократном обследовании было выявлено 79 видов орибатид, а обработка регулярных сборов в разные сезоны в том же биотопе в течение еще 3 лет позволила расширить этот список лишь до 89 видов. Аналогичные результаты получены и в других районах. Например, при однократном обследовании почв под широколиственными породами в Колхидской и Ленкоранской низменности было обнаружено соответственно 84 и 97 видов, а многолетние наблюдения в буковых лесах

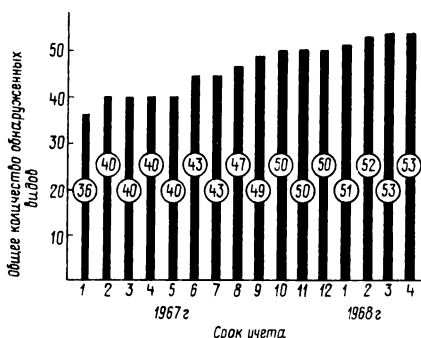


Рис. 13. Количество видов орибатид, обнаруженных при повторных учетах на одном и том же участке (дерново-палево-подзолистые почвы Подмосковья, 10 проб по 0,5 дм³ ежемесячно)

под Прагой позволили выявить около 80 видов; в буковых лесах Крыма по результатам учетов в течение 3 сезонов обнаружено 89 видов орибатид (Гордеева, 1970). Подобные примеры могут быть приведены и по другим зонам.

Таким образом, предложенная методика обследования почв позволяет довольно полно выявить и видовой состав клещей. Оговорка должна быть сделана лишь для пустынь и лесов влажных субтропиков и тропических лесов. В первых из них обязательно следует проводить и качественные сборы из отсеянного детрита почвы и корней, а во вторых – специально учитывать и собирать орибатид, которые после дождя ползают на стволах деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Панцирные клещи – одна из важнейших групп микрофауны, они заселяют все типы почв СССР. К настоящему времени в СССР обнаружено свыше 1015 видов из 92 семейств. Региональные отличия фауны орибатид значительны, но большая группа видов, не менее 200, обитает по всей территории страны.

Комплексы панцирных клещей являются чутким показателем свойств почвы; все зональные типы почв СССР явственно различаются по численности, биомассе, продуктивности, характеру вертикального размещения, спектрам жизненных форм и по фаунистическому составу населения орибатид.

Численность, биомасса и продуктивность комплексов орибатид зависят от обилия растительных остатков в почве, увлажнения местности, величины радиационного баланса; наибольших величин численность достигает в тайге и смешанных лесах (в среднем – 60 000 экз/м² при биомассе ~ 4–6 г/м²), но наибольшей продуктивностью сообщества орибатид отличаются в почвах влажных субтропиков (до 13 г/м² в год), где эти животные могут иметь несколько генераций в году.

Закономерности размещения орибатид в почвах вертикальных поясов горных стран аналогичны таковым в почвах широтных зон. Наибольшей численности орибатиды достигают в лесном поясе, особенно в почвах под двойными лесами.

Панцирные клещи остаются весьма многочисленными и их видовое разнообразие велико в антропогенных ландшафтах, в том числе и в пахотных, сильно измененных мелиорацией почвах, где орибатиды оказываются одним из последних "реликтов" исходного естественного животного населения.

Орибатиды могут служить удобным биоиндикатором воздействия хозяйственной деятельности человека на окружающую среду, т.к. внесение в почвы органических и минеральных удобрений, мелиорация почв, обработка территорий ядохимикатами, дефолиантами, радионуклидами и т.п., загрязнение промышленными отходами приводит к резким изменениям численности и структуры сообществ орибатид.

Высокая устойчивая численность орибатид в почвах, эффективность методов их сбора и количественного учета, богатое видовое разнообразие группы делают панцирных клещей исключительно удобной группой при проведении экологических и биогеографических исследований в природе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алейникова М.М. Почвенная фауна различных ландшафтов/среднего Поволжья. В сб. "Почвенная фауна среднего Поволжья". М., "Наука", 1964, 5-51.
2. Алейникова М.М. О путях поддержания высокой биологической активности почв в агробиоценозах. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 9-10.
3. Альков М.В. Орибатидные клещи Среднего Прииртышья и их распространение по станциям. "Научн. тр. Омского вет. ин-та", 1971, 28(2), 116-124.
4. Анањева С.И., Кривоуцкий Д.А., Чернов Ю.И. Панцирные клещи подзоны типичных тундр Западного Таймыра. В сб. "Биогеоценозы таймырской тундры. Вып. 2". М., "Наука", 1973, 148-151.
5. Артемьева Т.И. Влияние удобрений на почвенную фауну паровых полей. В сб. "Животное население почв и агробиоценозсы и его изменение под влиянием сельскохозяйственного производства". Казань, Изд-во Казанского ун-та, 1969, 106-125.
6. Башкирова Е.Я. Фауна клещей-орибатид в районе полезащитных лесонасаждений северной части степной зоны. "Зоол. ж.", 1953, 32, № 6, 1114-1125.
7. Башкирова Е.Я. Фауна клещей-орибатид целинной степи юго-востока Европейской части СССР. Там же, 1958, 37, № 2, 193-209.
8. Бударин А.М., Воронова Л.Д., Кривоуцкий Д.А., Шилова С.А. Влияние обработок местности акарицидом трихлорметафос-3 на почвенную микрофауну. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1966, 24.
9. Буланова-Захваткина Е.М. Панцирные клещи-орибатиды. М., "Высшая школа", 1967, 254 с.
10. Буланова-Захваткина Е.М. Фауна орибатидных клещей СССР и их распространение. В сб. "Орибатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 55-71.

11. Бызова Ю.Б. Фауна почвенных ногохвосток и клещей севера среднеевропейской тайги. "Pedobiologia", 1964а, № 4, 286-303.
12. Бызова Ю.Б. Оribатиды юго-восточных предгорий Салаирского кряжа (Кемеровская обл.). Там же, 1964б, № 4, 181-191.
13. Бызова Ю.Б. Влияние авиахимической обработки на фауну почвенных беспозвоночных темнохвойной тайги. "Зоол.ж.", 1964в, 43, № 4, 488-502.
14. Виксне В.А. Фауна, распространение и сезонная динамика оribатидных клещей в Латвийской ССР. "Тр. Ин-та биол. АН ЛатвССР", 1959, 12, 59-86.
15. Воронова Л.Д. (Voronova L.D.) The effect of some pesticides on the soil invertebrate fauna in the south tajga zone in the Perm region (USSR). "Pedobiologia", 1968, № 8, 507-525.
16. Воронова В.Д. Панцирные клещи на вырубке Пермской области и влияние на них пестицида севина. В сб. "Оribатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 209-214.
17. Второв П.П., Криволуцкий Д.А. Панцирные клещи восточной Киргизии. "Pedobiologia", 1968, № 8, 123-133.
18. Гатилова Ф.Г. К фауне панцирных клещей (Oribatei) лесостепи Приволжской возвышенности. В сб. "Почвенная фауна Поволжья". М., "Наука", 1964, 120-132.
19. Гатилова Ф.Г. Изменение численности и видового состава панцирных клещей под воздействием удобрений. В сб. "Животное население почв и агробиоценозов". Казань, Изд-во Казанского ун-та, 1969, 134-143.
20. Гатилова Ф.Г., Криволуцкий Д.А. Фауна панцирных клещей (Oribatei) дубрав Европейской части СССР. В сб. "Материалы по фауне и экологии почвообитающих беспозвоночных". Казань, Изд-во Казанского ун-та, 1968, 98-115.
21. Геоботаническое районирование СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1947, 152с.
22. Гиляров М.С. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв. "Почвоведение", 1942, № 9-10, 3-15.
23. Гиляров М.С. Распределение гумуса, корневых систем и почвенных беспозвоночных в почвах орехово-плодовых лесов Ферганского хребта. "Докл. АН СССР", 1947, 55, № 1, 53-56.
24. Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М., Изд-во АН СССР, 1949а, 277 с.
25. Гиляров М.С. Диагностика и география почв в свете почвенно-зоологических исследований. "Усп. совр. биол.", 1949, 28, № 3, 339-353.
26. Гиляров М.С. Использование насекомых почвенного яруса в сухих частях ареалов. Там же, 1951, 32, № 3, 346-351.

27. Гиляров М.С. Особенности распределения почвенных беспозвоночных в различных зональных типах почв. В сб. "Доклады 8-го Международного конгресса почвоведов. Физика, химия, биология и минералогия почв СССР. М., "Наука", 1964, 240-249.
28. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М., "Наука", 1965а, 278с.
29. Гиляров М.С. Почвенные животные как компоненты биоценоза. "Ж. общ. биол.", 1965б. 26, 276-288.
30. Гиляров М.С., Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв. В сб. "Экология почвенных беспозвоночных". М., "Наука", 1973, 40-59.
31. Гиляров М.С. (ред.) Методы почвенно-зоологических исследований. М., "Наука", 1975, 280 с.
32. Гиляров М.С., Криволицкий Д.А. (ред.). Определитель обитающих в почве клещей Sarcoptiformes. М., "Наука", 1975, 491 с.
33. Голосова Л.Д. Фауна оribатид (Acariformes, Oribatei) пойменных лесов южной части Приморского края. "Зоол. ж.", 1969, 48, № 9, 1337-1341.
34. Голосова Л.Д. Новые виды панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) из южной части Приморского края и Курильских островов. Там же, 1970а, 49, № 5, 694-700.
35. Голосова Л.Д. Панцирные клещи в почвах пойменных лесов юга Приморского края. В сб. "Орибатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970б, 85-89.
36. Голосова Л.Д. Панцирные клещи (Acariformes, Oribatei) хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья. "Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина", 1971, 465, 111-123.
37. Голосова Л.Д. Панцирные клещи (Acariformes, Oribatei) луговых и степных участков Приморского края. В сб. "Зоологические проблемы Севера". Новосибирск, "Наука", 1972, 62-63.
38. Голосова Л.Д., Молодова Л.П. Панцирные клещи (Oribatei) вертикальных зон Южного Сахалина. "Pedobiologia", 1972, № 12, 424-429.
39. Гордеева Е.В. Панцирные клещи в почвах Крыма. В сб. "Орибатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 119-130.
40. Гордеева Е.В. Фауна панцирных клещей горного Крыма. В сб. "Экология почвенных беспозвоночных". М., "Наука", 1973, 195-202.
41. Гришина Л.Г. Панцирные клещи лесостепных ландшафтов Алтая. В сб. "Природа и природные ресурсы Горного Алтая". Горно-Алтайск, 1971, 245-250.
42. Гришина Л.Г. Панцирные клещи лесостепи и высокогорной тундры Алтая. В сб. "Фауна и экология членистоногих Сибири". Новосибирск, "Наука", 1972, 206-220.
43. Гришина Л.Г. Население орибатид вертикальных поясов Центрального Алтая. "Pedobiologia", 1973а, 13, № 2, 81-89.

44. Гришина Л.Г. К экологии панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) Горного Алтая. В сб. "Экология и структура населения почвенных животных Алтая. Вып. 2". Новосибирск, 1973б, 139-181.
45. Дмитриенко В.К., Дрянных Н.М., Петренко Е.С., Сухинина Л.В. Характеристика комплексов почвенных беспозвоночных животных в сосняке-черничнике нижнего течения Ангары. В сб. "Экология популяций лесных животных Сибири". Новосибирск, "Наука", 1974, 166-188.
46. Желева М. Прочувания върху влиянието на типа на почвата, нейната обработка и вида на растителната култура върху орибатидната фауна. "Годишн. Софийск. ун-та", 1968, 60, № 1, 183-199.
47. Желева М. Влияние на различни методи на обработка на почвата с едновременно горене с повъзшени дози органични и минерални торове върху почвените акари-орибатеи. Там же, 1973, 65, № 1, 23-36.
48. Злобина И.И. О сезонной динамике клещей-орибатид в лесной подстилке дубравы. "Научн. докл. высш. школы. "Биол.", 1970, вып. 7, 20-25.
49. Злотин Р.И., Кривошукский Д.А. Фауна и ландшафтное распределение панцирных клещей (Oribatei) в высокогорьях Внутреннего Тянь-Шаня, "Pedobiologia", 1969, № 9, 254-270.
50. Ильясов И.Н. Динамика орибатид-промежуточных хозяев аноплоцефалат сельскохозяйственных животных в Таджикистане. В сб. "Орибатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 235-238.
51. Крамной В.Я. Промежуточные хозяева мониезий в естественных условиях Амурской области. В сб. "Главнейшие гельминты сельскохозяйственных животных Дальнего Востока и борьба с ними". Изд-во Благовещенского с.-х. ин-та, 1973, 17-19.
52. Кривошукский Д.А. Панцирные клещи (Oribatei) в почвах Стрелечкого участка Центрально-Черноземного заповедника им. В.В.Алехина (Курская обл.) "Pedobiologia", 1962, 2, № 1, 55-65.
53. Кривошукский Д.А. Панцирные клещи некоторых типов леса южной тайги. В сб. "Защита леса от вредных насекомых". М., "Наука", 1964, 124-131.
54. Кривошукский Д.А. Морфо-экологические типы панцирных клещей. "Зоол. ж.", 1965, 46, № 8, 1168-1181.
55. Кривошукский Д.А. Панцирные клещи из окрестностей Беломорской станции Московского университета. "Вестн. МГУ", 1966а, сер.6. № 1, 42-45.
56. Кривошукский Д.А. Панцирные клещи (Oribatei) в почвах тундры. "Pedobiologia", 1966б, 6, 277-280.
57. Кривошукский Д.А. О панцирных клещах почв Средней Азии. "Зоол. ж.", 1966в, 45, № 11, 1628-1639.
58. Кривошукский Д.А. Панцирные клещи в почвах влажносубтропических лесов Закавказья. В сб. "Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов". М., "Наука", 1966 г, 181-191.

59. Криволуцкий Д.А. Зональное распределение панцирных клещей (Oribatei) в почвах СССР. "Бюл. МОИП. Отд. биол.", 1968а, 73, № 6, 29-34.
60. Криволуцкий Д.А. Некоторые закономерности зонального распределения панцирных клещей. "Oikos", 1968б, 19(2), 339-344.
61. Криволуцкий Д.А. Экологическая специализация и формообразование у панцирных клещей. "Зоол. ж.", 1968в, 47, № 6, 820-827.
62. Криволуцкий Д.А. Комплексы панцирных клещей как индикатор почвенно-растительных условий. В сб. "Тезисы докладов. 2-й Всесоюзный симпозиум по почвенным клещам-орибатидам". Вильнюс, 1968г., 6-9.
63. Криволуцкий Д.А. Микрофауна как индикатор свойств почвы и воздействия ядохимикатов на почвенную фауну. В сб. "Тезисы докладов. Конференция "Микроорганизмы в сельском хозяйстве". М., Изд-во МГУ, 1968д, 178-179.
64. Криволуцкий Д.А. Животный мир почвы. М., "Знание", 1969а, 43 с.
65. Криволуцкий Д.А. Распространение панцирных клещей в почвах СССР. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1969б, 94-96.
66. Криволуцкий Д.А. Индикационное значение панцирных клещей. В сб. "Орибатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970а, 21-31.
67. Криволуцкий Д.А. Панцирные клещи как индикатор действия радиоактивного загрязнения на биогеоценоз. В сб. "Тезисы докладов. 2-е Акарологическое совещание. Ч. 1". Киев. "Наукова думка", 1970б, 263-264.
68. Криволуцкий Д.А. Новые виды Oribatei из восточной Киргизии. "Зоол. ж.", 1971а, 50, № 6, 939-942.
69. Криволуцкий Д.А. Население панцирных клещей в почвах полупустыни северного Прикаспия и его изменение под влиянием искусственного лесоразведения. В сб. "Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне". М., "Наука", 1971б, 13-23.
70. Криволуцкий Д.А. Einfluss von Mineraldüngern, Pesticiden und Radionukliden auf die Bodenfauna. "Bioindicatori Deteriorizace krajiny. V. 5". Praha, 1971в, 78-81.
71. Криволуцкий Д.А. Вертикальные миграции панцирных клещей в лесных почвах Подмосковья. "Тр. 13 МЭК", 1972а, 3, 386-387.
72. Криволуцкий Д.А. Панцирные клещи как объект биогеографических исследований. В сб. "Проблемы почвенной зоологии" М., "Наука", 1972б, 80-81.
73. Криволуцкий Д.А. Панцирные клещи в почвах под лесными насаждениями Туркмении. В сб. "Насекомые как компонент биогеоценоза саксаулового леса". М., "Наука", 1975а, 215-220.
74. Криволуцкий Д.А. Методика комплексного обследования почв на заселенность микроартроподами. В сб. "Методы почвенно-зооло-

- гических исследований". М., "Наука", 19756, 44-48.
- ✓ 75. Кривошущий Д.А. Пути приспособительной эволюции панцирных клещей в почве. В сб. "Адаптация почвенных животных к условиям среды". М., "Наука", 1977, 102-128.
 76. Кривошущий Д.А., Гатилова Ф.Г. Панцирные клещи надсемейства Oripioidea Поволжья. "Зоол. ж.", 1974, 53, № 1.
 77. Кривошущий Д.А., Казадаев А.А. Haplochthoniidae - новое для фауны СССР семейство панцирных клещей. Там же, 1976, 55, № 8, 1257-1258.
 78. Кривошущий Д.А., Кожевникова Т.Л. Действие радиоактивного загрязнения на комплексы почвенной микрофауны луговых почв. "Экология", 1972, № 2, 69-74.
 79. Кривошущий Д.А., Рябинин Н.А. Новые виды панцирных клещей Сибири и Дальнего Востока. "Зоол. ж.", 1974, 53, № 3, 1169-1177.
 80. Кривошущий Д.А., Тарба З.М. О фауне панцирных клещей Абхазии. Там же, 1971, 50, № 9, 1408-1411.
 81. Кривошущий Д.А., Тарба З.М. Фауна панцирных клещей Абхазии. В сб. "Экология почвенных беспозвоночных". М., "Наука", 1973, 203-207.
 82. Кривошущий Д.А., Овчаренко В.И., Турчанинова В.А. Влияние повышенного содержания в почве естественных радиоактивных элементов урана и радия на почвенную фауну. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". Вильнюс, 1975, 189-190.
 83. Кривошущий Д.А., Федорова М.Н. Действие загрязнения почвы плутонием-239 на фауну полей. "Зоол. ж.", 1973, 52, № 4, 601-603.
 84. Кривошущий Д.А., Христов В.В. Фауна и эпизоотологическое значение панцирных клещей пустынь и полупустынь. В сб. "Тезисы докладов. 7-я Всесоюзная конференция по природной очаговости болезней". Ташкент-Самарканд, 1969, 57-59.
 85. Кривошущий Д.А., Ягдыев А. Материалы по фауне панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) Туркмении. "Изв. АН ТуркмССР", 1973, вып. 5, 83-85.
 86. Крутошолова Т.Ф. Влияние полива на численность микроартропод в паровых полях и под покровом культуры. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1972, 83-84.
 87. Кудришова И.В. К фауне панцирных клещей лесостепных дубрав. В сб. "Орибатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 97-102.
 88. Кулиев К.А. Панцирные клещи (Acariformes, Oribatei) Ленкоранской области (Тальш) АзербССР и их распределение по станциям. "Тр. Азерб. пед. ин-та", 1961, 15, 23-41.
 89. Курчева Г.Ф. Фауна панцирных клещей (Oribatei) разных типов почв под дубовыми лесами Европейской части СССР. В сб. "Экология почвенных беспозвоночных". М., "Наука", 208-222.
 90. Курчева Г.Ф. Почвенные беспозвоночные советского Дальнего Востока. М., "Наука", 1977, 131 с.
 91. Москачова Е.А. Панцирные клещи (Oribatei) пастбищ Горещкого

- района Белорусской ССР – переносчики глистных инвазий травоядных животных. "Тр. БСХА", 1953, 19, 84–107.
92. Москачева Е.А. Влияние влажности на миграцию панцирных клещей по траве пастбищ. "Тр. БСХА", 1955, 21, 98–106.
93. Москачева Е.А. Микрофлора панцирных клещей (Oribatei) поймы реки Копылки. Там же, 1959, 32, № 1, 163–164.
94. Москачева Е.А. Выживаемость панцирных клещей (Oribatei) на ежегодно заливаемых пойменных пастбищах Белоруссии. "Зоол. ж.", 1960а, 39, № 3, 365–374.
95. Москачева Е.А. О микрофауне панцирных клещей (Oribatei), Там же, 1960, 39, № 7, 1025–1031.
96. Москачева Е.А. Изменение численности микроскопических грибов почвы на поверхности и в кишечнике панцирных клещей (Oribatei) в течение года. Там же, 1962, 41, № 12, 1891–1892.
97. Москачева Е.А. Фауна орибатид Белоруссии. В сб. "Проблемы почвенной зоологии". М., "Наука", 1969, 114–115.
98. Перель Т.С. Почвообитающие беспозвоночные – сапрофаги в лесном биогеоценозе. В кн. "Основы лесной биогеоценологии". М., "Наука", 1964, 257–277.
99. Пивень В.Б. Панцирные клещи среднемошных выщелоченных черноземов, занятых картофелем, в районе Новосибирского Приобья. "Изв. СО АН СССР", 1973, № 15, в. 3, 128–130.
100. Почвенно-географическое районирование СССР. М., Изд-во АН СССР, 1962, 422с.
101. Пузаченко Ю.Г., Кривошукский Д.А. Зоогеографические заметки о панцирных клещах севера Эвонкии. "Вести. МГУ. Сер. геогр.", 1968, № 2, 99–102.
102. Растительный покров СССР. Пояснительный текст к "Геоботанической карте СССР". 1. М.–Л., Изд-во АН СССР, 1956, 460с.
103. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.–Л., "Наука", 1965, 253с.
104. Рубцова З.И. Влияние влажности на размещение орибатид по почвенному профилю сосняков различных типов. В сб. "Орибатиды (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 181–186.
105. Рубцова З.И. Über die Abhängigkeit der Oribatidenkomplexe von den Feuchtigkeits- und Bodenverhältnissen in Kiefern- und Birkenwaldem des westlichen Teiles der Belorussischen Republik. "Pedobiologia", 1973, 13, 384–398.
106. Рябинин Н.А. Новые и малоизвестные виды панцирных клещей из Хабаровского края и Амурской области. "Зоол. ж.", 1975, 54, в. 4, 533–542.
107. Ситникова Л.Г. Вертикальное распределение и колебания численности панцирных клещей в дерново-подзолистых почвах окрестностей Ленинграда. Сообщение 1. Луговые ассоциации. "Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР", 1961, 20, 283–298.

108. Ситникова Л.Г. Краткий обзор фауны панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) Ленинградской области. "Тр. Зоол. ин-та АН СССР", 1962, 31, 429-452.
109. Ситникова Л.Г. Вертикальное распределение и колебания численности панцирных клещей в дерново-подзолистых почвах окрестностей Ленинграда. Сообщение 2. Лесные ассоциации. "Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР", 1963, 21, 83-95.
110. Субботина И.А. О вертикальном распределении панцирных клещей в почвенных слоях. "Научн. докл. высш. школы. Биол. н.", 1966, № 4, 23-24.
111. Тарба З.М. Адаптации почвенных панцирных клещей к температуре и другим факторам среды. В сб. "Адаптация почвенных животных к условиям среды". М., "Наука", 1977, 167-178.
112. Фурман О.К. Фауна панцирных клещей (Oribatei) почв юга Украины. "Вестн. зоол.", 1968а, № 5, 41-45.
113. Фурман О.К. Фауна почвообитающих клещей черноземов Одесской области. В сб. "Орибатиды (Oribatei) их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 137-142.
114. Халидов А.Б., Гатилова Ф.Г., Самосова С.М. Влияние насекомых на почвенный ярус биоценоза свекловичного поля. В сб. "Материалы по фауне и экологии почвообитающих беспозвоночных". Казань, Изд-во Казанского ун-та, 1968, 141-161.
115. Христов В.В. Ландшафтное распределение панцирных клещей Таджикистана. "Зоол. ж.", 1973, 52, № 4, 606-608.
116. Чернов Ю.И. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра. В сб. "Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Вып. 2", Л., "Наука", 1973, 166-179.
117. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., "Мысль", 1975, 222с.
118. Чернова Н.М., Злобина И.И., Карпачевский Л.О., Прохорова З.А. Сукцессионные изменения физико-химических свойств и животного населения разлагающегося в почве навоза. "Зоол. ж.", 1971, 50, № 8, 1169-1181.
119. Чернова Н.М., Злобина И.И., Солнцева Е.Л. Вертикальное распределение панцирных клещей и коллембол в темно-серой почве под дубравой. "Экология", 1973а, № 2, 66-73.
120. Чернова Н.М., Прохорова З.А., Злобина И.И., Корнеева С.Ф. Сукцессионные изменения свойств и животного населения разлагающихся в почве растительных остатков. В сб. "Экология почвенных беспозвоночных". М., "Наука", 1973б, 181-194.
121. Чернова Н.М., Чугунова М.Н. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации. "Pedobiologia", 1967, 7, 67-87.
122. Чистяков М.П. Биология и постэмбриональное развитие *Orpia nova* (Oudemans, 1902) (Oribatei) - доминирующего вида разроптанных торфяников Горьковской области. "Уч. зап. Горьковского гос. пед. ин-та. Сер. биол.", 1970, 51-64.

123. Чугунова М.Н. Некоторые данные о фауне орбатида лесных и открытых местообитаний и динамика их численности в условиях Московской области. В сб. "Орбатида (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах". Вильнюс, 1970, 169-174.
124. Шалдыбина Е.С. Вертикальные миграции орбатида клещей. "Зоол. ж.", 1956, 35, № 4, 535-545.
125. Шалдыбина Е.С. Влияние затопления на численность орбатида клещей. "Уч. зап. Горьковского гос. пед. ин-та", 1957а, 19, 101-105.
126. Шалдыбина Е.С. Панцирные клещи Горьковской области и их распределение по станциям. Там же, 1957б, 19, 107-121.
127. Шалдыбина Е.С. Динамика численности панцирных клещей открытых пастбищных участков Горьковской области. Там же, 1957в, 19, 123-133.
128. Эглитис В.К. Фауна почв Латвийской ССР. Рига, Изд-во АН ЛатвССР, 1954, 262с.
129. Эглитис В.К. Динамика численности популяций многоклеточных беспозвоночных на сельскохозяйственных угодьях. В сб. "Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. Материалы совещания", М., 1964, 118-119.
130. Эйтминавичюте И. Фауна орбатида клещей в Литовской ССР. "Acta Parasitologica Lithuanica", 1958а, 1, 71-83.
131. Эйтминавичюте И. Динамика орбатида клещей в смешанном лесу и на культурном пастбище. "Тр. АН ЛитССР. Сер. Б", 1958б, 4(16), 225-231.
132. Эйтминавичюте И. Распространение орбатида клещей в смешанном лесу. "Тр. АН ЛитССР. Сер. В", 1960а, 2(22), 43-53.
133. Эйтминавичюте И. Распространение орбатида клещей в хвойном лесу. Там же, 1960б, 3(23), 79-88.
134. Эйтминавичюте И. Oribatei. В сб. "Педобиологическая характеристика типичных болот Литовской ССР". Вильнюс, "Минтис", 1972, 107-140.
135. Эйтминавичюте И. Комплексы почвенных беспозвоночных в биотопах побережья Балтийского моря. В сб. "Фауна почвенных беспозвоночных морского побережья Прибалтики". Вильнюс, "Мокслас", 1976, 109-134.
136. Ярошенко Н.Н. К фауне орбатида (Oribatei) побережья Азовского моря. "Вестн. зоол.", 1972, № 1, 81-85.
137. Balogh J. The Oribatid genera of the "World. Budapest. Acad. Kiado, 1972, 188 p.
138. Beck Li Zru Okologie und Taxonomie der neotropischen Bodentiere. I. Zur Oribatiden-Fauna Perus. "Zool. Jb.", 1963, 90, 299-392.
139. Berthet P. L'activite des oribatides (Acari, Oribatei) d'un chenaie. "Mem. Inst. Roy. Sci. nat. Belg.", 1964, 152, 1-152.
140. Dalenius P. The oribatid fauna of South Sweden with remarks concerning its ecology and zoogeography. "Kungl. Fys. Säll. Lund Förh.", 1950, 20, № 3, 1-19.
141. Dalenius P. Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lappland. I. "Oikos", 1960, 11, № 1, 80-124.

142. Dalenius P. Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lappland. II. "Arkiv f. Zool.", 1962a, 15, № 20, 317–346.
143. Dalenius P. Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lappland. III. "Kungl. Fys. Säll. Lund Förh.", 1962b, 32, № 10, 105–129.
144. Dalenius P. Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lappland. IV. Aspects on the distribution of the moss mites and the seasonal fluctuations of their populations. "Lunds Univ. Årssk. Avd. 2", 1963, 59, № 2, 1–33.
145. Davis B.N.K. The immediate and long-term effects of the herbicide MCPA on soil arthropods. "Bull. Entomol. Res.", 1965, 56, part 2, 357–366.
146. Davis B.N.K., Murphy P.W. An analysis of the Acarina and Collembola fauna of land reclaimed from opencast ironstone mining. "Univ. Nottingham School Agricult. Report", 1961, 3–7.
147. Haarlov N. A morphologic–systematic ecological investigation of Acarina in Northeast Greenland. "Medd. Gronland.", 1942, 128, №1, 1–71.
148. Haarlov N. Microarthropods from Danish soils (Ecology, Phenology). "Oikos", 1960, Suppl. 3, 3–176.
149. Hammer M. Studies on the Oribatids and Collemboles of Greenland. "Medd. Gronland", 1944, 141, 1–210.
150. Hammer M. Investigations on the microfauna of Northern Canada. Part I. Oribatidae. "Acta Arctica", 1952, 4, 1–108.
151. Hammer M. Alaskan Oribatids. Ibid. 1955, 7, 1–36.
152. Hammer M. A few more Oribatids from Greenland and Lapland. "S. Entomol. Medd.", 1960, 29, 360–363.
153. Hammer M. Some Oribatids from Kodiak island near Alaska. "Acta Arctica", 1967, 14, 1–25.
154. Hammer M. Oribatids found at plant quarantine stations in the U.S.A. "Vidensk. Medd. nat. Foren.", 1969, 132, 63–78.
155. Huhta V., Karppinen E., Nurminen M., Valpas A. Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. "Ann. Zool. Fenn.", 1967, 1, 87–143.
156. Karppinen E. Ecological and transect survey studies on finnish Camisiids (Acar., Oribatei). "Ann. Zool. Soc. Vanamo", 1955, 17, 1–80.
157. Karppinen E. Über die Oribatidenfauna (Acar.) in den Uferzonen von einem Teiche im Kirchspiel Lammi in Sudfinnland. "Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo", 1958a, 12, № 2, 128–134.
158. Karppinen E., Untersuchungen über die Oribatiden (Acar.) der Waldboden von Hylocomium–Myrtillus–Typ in Nordfinnland. "Ann. Entomol. Fenn", 1958b, 24, № 4, 149–168.
159. Karppinen E. Über die Oribatiden (Acar.) der Finnischen Waldboden. "Ann. Zool. Soc. Vanamo", 1958c, 19, № 1, 1–43.
160. Karppinen E. Zur Kenntnis der Oribatidenfauna Nordfinnlands. "Arch. Soc. Vanamo", 1962, 16, № 1, 36–48.
161. Karppinen E. Investigations on the oribatid fauna (Acar.) of the seashore and archipelago of Finland. "Ann. Entomol. Fenn.", 1966, 32, №1, 22–43.

162. Karppinen E. Data on the oribatids (Acari) of Spitsbergen. *Ibid.*, 1967, 33, № 1, 18–26.
163. Koch C.L. Arachniden aus Sibirien und Novaja Semlja, eingesammelt von der Schwedischen Expedition im Jahre 1875. "Kongl. Sven. Vet. Acad. Handl. St.", 1878, 16, № 5, 1–136.
164. Kovacevic Z. Znacaj zemljisne faune n luce istima stepskog rajona u Hrvatskoj. "Zeml. i bil.", 1967, 16, № 1–3, 237–245.
165. Kunst M. Roztoci nadradu Oribatei Ceskoslovenska. I–VI. Habilitacne prace. "Zool. Ustav Prirodov. Fak. Univ. Karlovy.", Praha, 1968, 1548 p.
166. Lebrun P. Ecologie et Biocenotique de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. "Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.", 1971, 165, 1–203.
167. Marshall V.G. Microarthropods from two Quebec woodland humus forms. III. The Sarcoptiformes (Acarina). "Ann. Soc. Entomol. Quebec", 1968, 13, № 2, 65–88.
168. Moritz M. Über Oribatidengemeinschaften (Acari: Oribatei) norddeutscher Laubwaldboden, unter besonderer Berücksichtigung der die Verteilung regelnden Milieubedingungen. "Pedobiologia", 1963, 3, 142–243.
169. Moritz M. Untersuchungen über den Einfluss von Kahlschlagmassnahmen auf die Zusammensetzung von Hornmilbengemeinschaften (Acari: Oribatei) norddeutscher Laub- und Kiefern-mischwälder. *Ibid.*, 1965, 5, 65–101.
170. Niedbala W. Oribatei (Acarina) of Spitsbergen. "Bull. Acad. Polonaise Sci. Cl. III.", 1971, 19, № 11, 737–742.
171. Niedbala W. Sukcesja ekologiczna zgrupowan mechowcow (Acari, Oribatei) zadrzewien uroczyska marcelin w Poznaniu. "Poznan. Tow. Pr. N.", 1972, 35, № 3, 3–94.
172. Piffel E. Katalogs der Oribatiden der Welt. "S.I. Zool. Inst. Univ. Wien.", 1969, 760S.
173. Rajska A. Studium ekologiczno-faunistyczne nad mechowcami (Acari, Oribatei) w kilku zespolach roslinnych. I. Ekologia. "Pr. Kom. biol. Pozn. TPN. Poznan", 1961, 25, 123–283.
174. Rajska A. Autecological–zoogeographical analysis of moss mites (Acari, Oribatei) on the basis of fauna in the Poznan environs. Part I. "Pol. pismo entomol. Wroclaw", 1967, 37, 68–165.
175. Rajska A. Autecological–zoogeographical analysis of moss mites (Acari, Oribatei) on the basis of fauna in the Poznan environs. Part II. "Fragm. faun.", 1968, 14, 277–405.
176. Rajska A. Autecological–zoogeographical analysis of moss mites (Acari, Oribatei) on the basis of fauna in the Poznan environs. Part III. "Acta zool. Cracoviensia", 1970, 15, № 3, 161–250.
177. Rapoport E.H., Sancher. Effect of organic fungicides on the soil microfauna. "Pedobiologia", 1968, 7, № 4, 317–322.
178. Schuster R. Die terrestrische milbenfauna Sud–Amerikas in zoogeographischer sicht. In "Biogeography and Ecology in South America". The Hague, Junk. Publ., 1969, 741–763.
179. Schweizer J. Die Landmilben des Schweizerischen Nationalparkes. 4 Teil: Ihre Lebensraum, ihre Vergesellschaftung unter sich und ihre

- Lebensweise. "Ergebn. wissen. Untersuch. Schweiz. Nationalparks., 1957, 6 (Neue Folge), 37, 9–107.
180. Sellnick M. Milben aus landwirtschaftlichen Bietrieben Nordschwedens. "Swedish State Plant Prot. Inst.", 1958, 71, 9–59.
 181. Strenzke K. Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatiden und Ihre Synusien in den Boden Norddeutschlands. "Zoologica", 1952, 37, L. 5, H. 104, 1–193.
 182. Thorell T. Om Arachnider fran Spitsbergen och Beeren–Finland–Ofvers. "Vet. Acad. For. (Stockholm)", 1871, 27, 1–156.
 183. Trägårdh J. Undersökningar över det lägre djurlivet i Marken. "Skogs–högskolans festskrift", 1928a, 795–813.
 184. Trägårdh J. Acari. In "Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921, № 30". Oslo, 1928b, 1–11.
 185. Trägårdh J., Forsslund K.–H. Studier över insamlingstekniken vid Undersökningar över markens djurliv. "Middel. f. Stat. skogsf.", 1932, H. 27, № 2, 21–68.
 186. Vaněk J. Zněmy v mezoedafonu lesnich skolek po pouziti HCH proti poravam chroustu. "Sbornik Česk. Akad. Zem. Ved.", 1959, R 5 (32) c. 3, 337–346.
 187. Vaněk J. Industrieexhalate und Moosmilbengemeinschaften in Nordbohem. In "Progress in soil Biology". Braunschweig, 1967, 331–339.
 188. Vaněk J. Exhalaty a spolecenstva pancirniku v severoceske oblasti kourovych skod. In "Imise a lesni cenozy. Sbornik UTOK CSAV", 1968, 69–94.
 189. Vaněk J. Mezoedafon nadlozi pozariste sloje barбора. "Quaestiones Geobiologicae", 1974, № 13, 83–129.
 190. Vaněk J. Zněny vyvolane prumyslovymi imisemi ve spolecenstvech pancirniku (Acarina–Oribatoidea) pud smrkovych lesu. Ibid., 1975, № 14, 35–116.
 191. Wallwork J. Ecology of soil animals. London, McGraw–Hill, 1970, 283 p.
 192. Wallwork J. The distribution and diversity of soil fauna. London, Acad. Press, 1976, 350 p.
 193. Willmann C. Die Moorfauna des Glatzer Schneeberges. 3. Die Milben der Schneebergmoore. "Beitr. Biol. Glatzer Schnee.", 1939, 5, 427–458.
 194. Willmann C. Terrestrische Milben aus Swedish–Lappland. "Arch. Hydrobiol. Stuttgart", 1943, 40, 208–232.

ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНХИТРЕИД
В БИОДИАГНОСТИКЕ ПОЧВ

М. С. Гиляров, Н. Т. Залесская

(Лаборатория почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР).

Энхитреиды (Enchytraeidae) – мелкие кольчатые черви (Oligochaeta) – изобилуют в местообитаниях, содержащих большое количество разлагающегося органического вещества; они встречаются как в почвах, так и грунте водоемов. Численность энхитреид особенно велика в кислых органических почвах (O'Connor, 1971), общая плотность может достигать 85–250 тыс. экз/м² (Nielsen, 1955 a, b; O'Connor, 1957; Nurminen, 1967; Möller, 1967, 1969; Abrahamson, 1972; Dózsa-Farkas, 1973). Биомасса энхитреид часто составляет 0,3–30 г/м², хотя известны и более низкие и более высокие показатели (Persson, Lohm, 1977). Энхитреиды играют важную роль в переработке органического вещества и в накоплении в почве гумуса, в очистке стоковых вод. Они бывают очень многочисленны в торфянистых почвах (Cragg, 1961; Dash et al., 1974). Доля энхитреид в животном населении почв в гумидных районах от тундр до лесостепи особенно велика в хорошо увлажненных лесных районах и в тундровой зоне, где они могут составлять до 50% суммарной биомассы (Гиляров, Чернов, 1975). По данным этих авторов, численность энхитреид (экз/м²) в разных климатических зонах такова:

Тундры – 1200

Тайга – 10 000

Широколиств. леса – 3700

Луговые степи – 2000

Типичные степи – нет данных

Полупустыни – нет данных.

Подобно дождевым червям, энхитреиды, совершая миграции в почве и прокладывая ходы, повышают ее скважность, улучшают водный и воздушный обмен, а также в некоторой мере способствуют перемешиванию поверхностных слоев почвы (Гиляров, 1960a), хотя и не в такой большой степени, как дождевые черви (Зражевский, 1954). Изучение животного мира

компостов выявило существенное значение энхитреид для создания прочной структуры и депонирования элементов питания растений. С другой стороны, внесение энхитреид с компостом в почву иногда косвенно повышает урожай, так как они не только потребляют разлагающиеся растительные остатки, но и уничтожают вредных нематод (Гиляров, 1963). Минерализация азота в зрелом гумусе происходит интенсивнее на 15% при участии энхитреид, чем без них (Abrahamsen, 1972).

Энхитреиды обычно многочисленны в почвах большинства типов, в которых их роль в разложении органики весьма значительна (Dash, Cragg, 1972a; Dash et al., 1974). В кишечнике энхитреид (как и у диплопод, мокриц и моллюсков) происходит расщепление клетчатки и интенсивная минерализация содержимого растительных клеток (Стриганова, 1971). Отмечено, что гумификация растительных остатков в кишечнике энхитреид менее значительна, чем в пищеварительном тракте дождевых червей, что, вероятно, связано с меньшим обилием и разнообразием микрофлоры их кишечника (Козловская, Загуральская, 1966). Но во многих случаях роль энхитреид в разложении органического вещества опад часто превосходит таковую дождевых червей (Зражевский, 1954).

Энхитреид обычно относят к так называемым "вторичным разрушителям", так как они пытаются лишь растительными тканями, предварительно подвергшимся воздействию других организмов, в частности грибов и бактерий, и осуществляют не столько механические, сколько химические изменения растительного материала (Курт, 1961; Dunger, 1958, 1963; Dash, Cragg, 1972).

Энхитреиды могут заглатывать остатки растений, аккременты коллембол, водоросли, грибы и бактерии (O'Connor, 1967; Huhta et al., 1967), а также, как отмечено выше, заглатывают и переваривают нематод. Отмечено предпочтение энхитреидами растительных остатков, пронизанных мицелием; из грибов они предпочитают молодые культуры Spheropsidales, Cladosporium и Centrospora (Dash, Cragg, 1972 a, b). Однако по мнению некоторых исследователей, встречаемость энхитреид не зависит от обилия гифов грибов, у них не наблюдается избирательности в питании мицелием и не существует четко выраженной положительной корреляции между численностью энхитреид и количеством активных микроорганизмов в конкретных местах их обитания (Standen, Latter, 1977), а отмеченное выше предпочтение определенных видов грибов не сопоставлено авторами (Dash, Cragg, 1972 a, b) с численностью энхитре-

ид в контроле (в окружающих естественных микростациях).

Предполагается также, что почвенные энхитреиды большей частью предпочитают культуру микроорганизмов на наиболее сильно разложившихся листьях в подстилке (O'Connor, 1967; Springett et al., 1970); иногда их даже расценивают как сапрофагов-микробофагов (Persson, Lohm, 1977). Однако в опытах энхитреиды на бактериальных приманках были неподвижны и не были способны поддерживать рост популяции. Поэтому надо полагать, что связь энхитреид с активной микрофлорой в основном косвенная: микроорганизмы (грибы и бактерии) как первичные разрушители подготавливают пищу для энхитреид (Standen, Latter, 1977). Энхитреиды способны утилизировать растительный материал на стадии первичного разложения микроорганизмами, под воздействием которых разрушаются токсические соединения, разлагая и усваивая комплекс полисахаридов (Nielsen, 1962; Whittaker, 1974).

Из листовенного опада наиболее предпочитаемые породы - ясень, ольха, липа, вяз, бук. Листья дуба и осины относятся к числу плохо усваиваемых (Курт, 1961; Dunger, 1958; Dózsa-Farkas, 1976).

От деятельности энхитреид в большой степени зависит характер разложения и вовлечения в почву опада, отчего, в свою очередь, зависят такие диагностически важные свойства почвы как сложение, скважность, структура, характер накопления гумуса, развитие отдельных горизонтов (Гиляров, Перель, 1970).

В некоторых лесах экскременты энхитреид, в которых практически отсутствует клетчатка, образуют целый слой между поверхностью почвы и опадом (Стриганова, 1971). Экскременты энхитреид играют важную роль в формировании почвенного гумуса, и поэтому деятельность энхитреид может способствовать образованию почв некоторых типов (Dash, Cragg, 1972). Особенно большое значение имеет деятельность энхитреид в хвойных лесах, где общая численность и активность беспозвоночных невелика и клетчатка составляет основную часть модера (O'Connor, 1967).*

Поскольку энхитреиды существенно влияют на ход почвообразовательного процесса, довольно хорошие результаты при определении типов почв дают данные количественного и качественного учета этих олигохет. Соотношение численности разных

* Модер, по терминологии западноевропейских почвоведов, - мелкозернистый гумус копрогенной природы, не образующий органо-минеральных структурных отдельностей.

групп сапрофагов, различающихся по своей экологии, может указывать на характер формирования генетических горизонтов почвы (Гиляров, Перель, 1970; Ghilarov, Perel, 1971). Так, для горно-лесных буроземов хвойно-широколиственных лесов северо-западного Кавказа и Сихотэ-Алиня, буковых лесов северо-восточных Альп и равнинных буроземов Дании и Бельгии численность энхитреид, обитающих главным образом в подстилке и в верхнем почвенном горизонте, и других подстилочных сапрофагов большей частью гораздо выше численности обитающих в минеральных слоях почвы дождевых червей (Гиляров, Перель, 1970). Там же, где под пологом широколиственных лесов формируются серые лесные почвы (Молдавия, Тульские Засеки, Башкирия), наблюдается преобладание дождевых червей над остальными сапрофагами. Этот показатель можно применять для диагностики типа почвы только под ненарушенным древостоем, так как при обработке почвы изменяется соотношение групп различных сапрофагов (Гиляров, Перель, 1970). Некоторые различия выявлены в биомассе энхитреид в почвах разного типа лиственных лесов. В дубраве на серых лесных почвах Московской области она составляет $0,90 \text{ г/м}^2$, в широколиственных лесах на серых суглинистых почвах Среднего Поволжья — $0,80 \text{ г/м}^2$, в дубравах на мощном черноземе Курской области — $1,70 \text{ г/м}^2$ (Гиляров, Чернов, 1975).

В суглинистых почвах дерново-лугового ряда южных районов полярной тундры (Таймыр) энхитреиды встречаются до глубины 70 см (Чернов и соавт., 1973). В супесчаных почвах этого ряда высока степень концентрации энхитреид в верхнем гумусированном горизонте, резко отличающемся по структуре и концентрации корней от нижележащих светлых слоев. Так, на одном из участков зарослей *Astragalus* с примесью злаков и разнотравья на верхний 2-сантиметровый слой почвы приходилось 75% всех энхитреид, а ниже их численность резко убывала. Если в глубоких слоях супесчаной почвы встречаются торфянистые прослойки или суглинок, в них численность энхитреид также выше. В суглинистых черноземовидных почвах максимум численности у поверхности иногда совсем не выражен. Обилие энхитреид более или менее одинаково в разных слоях до значительной глубины с перепадами, которые приурочены к влажным оглеженным слоям.

Хотя отдельные виды почвенных беспозвоночных довольно редко могут служить надежным показателем комплексных условий в почве, можно заметить четкую корреляцию между типами почв и видовым составом комплекса почвенных животных

(Гиляров, 1964). Выявлена приуроченность некоторых видов энхитреид к определенным почвенным профилям (Abrahamsen, 1972). Так, *Achaeta* spp., *Enchytronia parva* и *Enchytraeus norvegicus* в бурых почвах хвойных лесов Норвегии были, в противоположность другим видам энхитреид, наиболее многочисленны в 2–8-сантиметровом слое почвы, что указывает на их определенную связь с минеральными слоями почвы. Причем *E. parva* была более обильна в песчаной почве, где преобладают фракции 0,02–0,6 мм, а *E. norvegicus* – в почвах с доминированием фракций 0,6 – 2,0 мм, характерных для седиментов. *Achaeta* spp. также предпочитают песчаные почвы. *Cognettia sphagnetorum*, *Mesenchytraeus pelicensis* и особенно *Mesenchytraeus glandulosus* и *Mesenchytraeus flavus* могут быть охарактеризованы как связанные с гумусовым веществом, и их численность в минеральных почвах незначительна (Abrahamsen, 1972).

Отмечается также возрастание числа видов энхитреид от бедных органическим веществом к богатым почвам (Abrahamsen, 1972).

Виды энхитреид хорошо распределяются по предпочитаемым местообитаниям и образуют в них соответствующие характерные сообщества (Nurminen, 1967 b, 1973; Tynen, 1972). Пока еще малочисленные сведения о предпочитаемых местообитаниях разных видов однозначно подтверждают постоянство таких установленных группировок во всей Голарктике. Специфические их различия незначительны в разных частях этого обширного региона, но более существенны в литоральных сообществах (Nurminen, 1973).

Данных по количественной и качественной характеристикам популяций энхитреид в почвах разного типа еще недостаточно. Изучение экологии этой важной группы почвенных сапрофагов находится, можно сказать, только в начальной стадии. Это связано с некоторыми трудностями экстракции и определения энхитреид. В настоящее время общеприняты две методики экстракции энхитреид: метод Нильсена (Nielsen, 1952–1953) – нагревание снизу и охлаждение сверху почвенного монолита, и метод воронок с водой (O'Connor, 1955) – нагревание почвы, залитой водой, сверху. Новейшие данные показывают, что разница между обоими методами незначительна при изучении минеральных почв, а применительно к богатым гумусом и торфянистым почвам метод воронок с водой эффективнее (O'Connor, 1962; Abrahamsen, 1972). Потери при экстракции методом Нильсена в последнем случае могут достигать 31% всей численности энхитреид (Huhta, Koskenniemi, 1975). Раньше

для учета энхитреид применялись и другие методики: ручная выборка (Dunger, 1958, большинство советских исследователей), промывка в воде с добавлением 5%-ного раствора этилового спирта, промывка в воронках Бермана; выгонка в воронках Тульгрена и другие (Курт, 1961).

Сравнение данных по средней численности энхитреид, учтенных методом ручной выборки в почвах некоторых биотопов Центрально-Черноземного заповедника (Гиляров, 1960б), с результатами экстракции энхитреид методом водяных воронок из этих же местообитаний (Курт, 1961) показало, что последний метод дает гораздо более высокие показатели. Однако соотношение численности энхитреид для рассмотренных биотопов в обоих случаях осталось одинаковым.

В распределении численности энхитреид существуют определенные сезонные колебания. Так, в финских хвойных лесах кривая их годовой численности имеет два пика: весенний (апрель-май) и осенний (август-октябрь) максимумы и зимний (декабрь-март) и летний (июнь - первая половина июля) минимумы, причем, осенний максимум выше весеннего, а зимний минимум ниже летнего (Huhta et al., 1967). Подобные же сезонные изменения плотности популяции энхитреид наблюдаются в осиновых лесах Канады, где максимум составляет 21 000 экз/м² (Dash, Cragg, 1972 b). В хвойных же лесах более умеренного климата Дании (Nielsen, 1955 a, b) и Англии (O'Connor, 1957) имеется только один пик поздним летом и один период низкой плотности поздней зимой. В постоянно влажных болотистых почвах Канады (Dash, Cragg, 1972 b) и Англии (Springett, 1970), в альпийских лугах южной Норвегии (Solhøy, 1975), в почвах лугопастбищных сообществ Швеции (Persson, Lohm, 1977) энхитреиды также имеют только по одному периоду высокой (максимум 1 000 экз/м²; Канада) и низкой (минимум 500 экз/м²; Канада) плотности. Но, конечно, периоды максимальной и минимальной численности энхитреид календарно не везде совпадают: в Англии они приходятся на те же сроки, что и в хвойных лесах Дании; в Норвегии минимум численности наблюдается в начале июня, а максимум - зимой; в Швеции - максимум в мае и минимум в сентябре.

Большинство сезонных колебаний вызвано смертностью от низких температур зимой или от высыхания летом (Курт, 1961; Nielsen, 1955 b; Nurminen, 1967 a; Huhta et al., 1967; Solhøy, 1975) при пониженной подвижности (Persson, Lohm, 1977), разницей между смертностью и воспроизведением в сухой период (O'Connor, 1955, 1963; Nurminen, 1967 a, Spring-

gett et al., 1970). Последнее особенно справедливо в отношении влаголюбивой *Cognettia sphagnetorum*, которая размножается главным образом фрагментацией с последующей регенерацией и в половозрелом состоянии встречается редко.

Вообще энхитреиды довольно хорошо приспособлены к перенесению неблагоприятных условий и быстро восстанавливают численность популяции при улучшении условий (Зражевский, 1954; Курт, 1961; Huhta et al., 1967). В опытах с дождевыми червями почву высушивали, растирали в фарфоровой ступке и просеивали через миллиметровое сито. Однако и при такой подготовке почвы коконы энхитреид полностью не уничтожались, и в отдельных сосудах с дождевыми червями отмечалось интенсивное размножение энхитреид (Зражевский, 1954).

В водопроницаемых минеральных почвах, на режиме которых сухой период сказывается сильнее, энхитреиды совершают вертикальные миграции. Как приспособление к неблагоприятным условиям все виды (кроме *C. sphagnetorum*) имеют стадию кокона (Springett et al., 1970).

На изменение численности популяции энхитреид определенное влияние могут оказывать естественные враги или недостаток пищи. Так, летнее снижение численности *Enchytraeus albidus* Henle, 1837 на орошаемых полях с относительно постоянной температурой было вызвано уменьшением количества пищи; Рейнольдсон объясняет это тем, что главный пищевой материал, гриб *Oospora* sp., в это время был уничтожен личинкой двукрылого *Psychoda alternata* (Курт, 1961).

Обычно 75% всех энхитреид обитает в верхнем 6-сантиметровом слое почвы (Nielsen, 1955 a; O'Connor, 1957; Cragg, 1961; Nurminen, 1967 a; Springett et al., 1970; Solhøy, 1972), но это зависит также и от местообитания. Например, в альпийских лугах гор Гардангервидда в Норвегии 70-95% популяции встречается в верхних 3 см почвы (Solhøy, 1975); в песчаной почве хвойных лесов Дании 70-90% энхитреид были найдены в верхнем 5-сантиметровом слое почвы; в песчаной почве соснового леса с ассоциацией *Calluna* энхитреиды изредка встречались в 25-30-сантиметровом слое, а основная часть их была в верхнем 10-сантиметровом слое почвы (Nielsen, 1955 a). Но вертикальное распределение энхитреид также подвержено сезонным изменениям. В лугопастбищных сообществах Швеции в период с мая по ноябрь в верхних 12 см почвы находится 64-87% всех энхитреид; зимой - 49% в 12 см, 41% - в 12-20 см и 10% - в 20-28 см, а один экземпляр *Friderizia ratzeli* был найден при ручной разборке

в ходе дождевого червя на глубине 50 см (Persson, Lohm, 1977). В сухие периоды энхитреиды могут скапливаться ниже слоя 0–4 см (Solhøy et al., 1975; Persson, Lohm, 1977).

Максимальная глубина встречаемости энхитреид (90–100 см) отмечена в почвах Центрально-Черноземного заповедника (Курт, 1961). Здесь нижняя граница гумусового горизонта, определяющая глубину активной деятельности почвенных животных (Гиляров, 1942, 1947), не поднимается выше 80 см, а иногда опускается и глубже 1 м.

Амплитуда вертикального распространения большинства видов энхитреид значительно варьирует в зависимости от типа растительной ассоциации. Эти изменения можно частично объяснить различиями в видовом составе энхитреид (Abrahamsen, 1972). Такие крупные формы как виды родов *Mesenchytraeus* и *Fridericia* концентрируются главным образом в 4–6-сантиметровых слоях почвы (Cragg, 1961). Широко распространенная в Палеарктике *S. sphagnetorum* в очень влажных условиях, особенно во время дождя, находится на надземных частях растений, и ее можно встретить в ассоциации *Calluna* на высоте 30 см над подстилкой. При уменьшении влажности они мигрируют с надземной растительности в почву на глубину до 3 см. Расстояние в несколько сантиметров энхитреиды проходят за несколько часов. И.В. Ивлева (1953) указывает для *E. albidus* скорость передвижения 5–6 см/мин. *Cernosvitoviella briganta* может передвигаться в пределах верхних 6 сантиметров торфа. *S. briganta* двигается быстрее и глубже, чем *S. sphagnetorum*, может быть потому, что она намного меньше и тоньше и, возможно, более чувствительна к снижению влажности (Springett et al., 1970).

Значительные сезонные изменения плотности популяции энхитреид и их вертикальное распределение во многом зависят от изменений влажности почвы (Abrahamsen, 1972).

Энхитреиды мигрируют вниз при повышении температуры почвы и при снижении влажности, но их передвижение ограничивается глубиной 5–10 см (Nurminen, 1967 c; Dash, Cragg, 1972 b), хотя отмечалась и глубина миграции 20–40 см (Курт, 1961).

В определенной степени энхитреиды могут служить показателем влажности местообитания. Так, по данным М.С. Гилярова (1963), зависимость численности энхитреид (экз/м²) от микрорельефа (ручная выборка; грабовый лес, Молдавские Кодры) такова:

плато - 72; склон - 58; лощина - 138.

Довольно высокая численность энхитреид свидетельствует о влажности подстилки, обеспечивающей ее разрушение беспозвоночными (Гиляров, 1963).

Установлена корреляция динамики численности и вертикального распределения энхитреид с влажностью в полевых почвах; на землях под пшеницей корреляция выражена более четко, чем под кукурузой и чистым паром (Борисович, 1969б). Значительна положительная корреляция между влажностью почвы осинового леса (Канада) и численностью энхитреид (Dash, Cragg, 1972 b).

Результаты большинства исследований говорят о том, что энхитреиды относятся к группе животных с четкой корреляцией их численности с влажностью и температурой почвы (Hun-ta et al., 1967; O'Connor, 1971). Так, средняя численность энхитреид на сухом и влажном альпийских лугах южной Норвегии составляет соответственно 18 000 и 38 000 экз/м² (Solhøy, 1975).

Предпочитаемая влажность почвы в среднем для всех энхитреид - 40% от полной влажности; в почве с влажностью ниже 25% значительно снижается численность энхитреид, а влажность 13% для них губительна (Abrahamsen, 1972). Замечены различия между отдельными видами энхитреид по предпочтению определенной влажности почвы. Численность *Marionina argentea* резко снижается уже на участках почвы с влажностью меньше 60% (Abrahamsen, 1972). Этот вид отмечен для влажных местообитаний (Nielsen, Christensen, 1959; Abrahamsen, 1972), для прибрежных и сырых арктических районов (Nurminen, 1967 b), встречается и в пресных водоемах (Чекаювская, 1962).

Для роста популяции *C. sphagnetorum* отмечен оптимум влажности 50-95%; при насыщенной влажности популяция этих червей несколько уменьшалась (Abrahamsen, 1971).

Есть небольшое число данных об отсутствии осязаемой связи между числом энхитреид и влажностью почвы (O'Connor, 1957, Abrahamsen, 1972). Причиной этого могут быть методические трудности в связи с тем, что влажность и химические свойства почвы очень сильно варьируют в пределах даже небольших участков. Поэтому условия в нескольких соседних стандартных почвенных пробах почти всегда не тождественны (Abrahamsen, 1972).

Для низинных болот Канады обнаружена значительная положительная корреляция между численностью энхитреид и температурой почвы, но не влажностью (Dash, Cragg, 1972 b). В

супесчаной почве таймырской тундры иногда отмечались нижние максимумы численности энхитреид на глубине 30–40 см при уровне мерзлоты 50 см; следовательно, температура почвы здесь была не выше 1–2°C. Иногда на эти глубинные надмерзлотные слои почвы приходился и абсолютный максимум численности (Чернов и соавт., 1973).

Найдены оптимальные температурные пределы для некоторых видов энхитреид. Максимальный рост *E. albidus* наблюдается при 18–20°C (Ивлева, 1953) и *S. sphagnetorum* при 18°C (Abrahamsen, 1971). Оптимум плодовитости *Lumbricillus lineatus* находится между 15 и 20°C, а оптимум развития *Enchytraeus buchholzi* – 25–28°C (Abrahamsen, 1971).

Наблюдается некоторая зависимость количественного распределения энхитреид от типа растительных ассоциаций. Отмечены резкие различия в плотности энхитреид в лесах и на полевых землях: численность энхитреид в лесах поймы среднего течения Днестра в 15–25 раз выше, чем на пойменных лугах и пашнях (Стриганова, 1968). Состояние сельскохозяйственных возделываемых земель, вид выращиваемых на них культур также вызывают определенные изменения численности энхитреид. Отмечена большая плотность энхитреид на землях под ранним паром по сравнению с поздним паром: соответственно 170 000 и 32 000 экз/м² (Сент-Илер, 1938). Изучение плотности беспозвоночных на серых почвах при бессменном возделывании озимой ржи, яровой пшеницы и кукурузы в четырехпольных севооборотах показало, что численность энхитреид падает по мере увеличения возраста монокультуры (Утробина, Алейникова, 1969). Их плотность на полях под пшеницей на 5–6-м году возделывания уменьшается в 3–6 раз по сравнению с численностью первого года. Кроме того, на полях под пшеницей численность энхитреид больше, чем на полях под кукурузой (соответственно 3800 и 1900 экз/м²). В черневой тайге (пихтовая темная тайга с незначительным подлеском и моховым покровом и редким травянистым ярусом) энхитреиды почти полностью отсутствуют, встречаются лишь единичные экземпляры; в осиново-пихтовой тайге (светлый лес с развитым подлеском и травянисто-папоротниковым покровом, "широкотравная влажная тайга") энхитреиды населяют верхний 3–5-сантиметровый слой почвы и достигают плотности 5500 экз/м² (ручная выборка; Бызова, Чадаева, 1965).

Энхитреиды чутко реагируют и на способы обработки почвы как на сельскохозяйственных обрабатываемых землях, так и в лесах. Отмечается повышение численности энхитреид при внесении в почву навозно-минеральных удобрений: на бессменном

пару в 3,5 раза по сравнению с контролем, в пропашных культурах и под бессменной культурой кукурузы – в 1,5–1,8 раз. Причем, численность червей увеличивается непосредственно в зоне внесения удобрений. В то же время внесение минеральных удобрений, как правило, уменьшает плотность энхитреид (Артемьева, 1969; Борисович, 1969а).

Вырубка леса обычно вызывает повышение численности энхитреид вследствие увеличения содержания органических веществ на этих участках и последующего образования мощного слоя гумуса; выжигание леса и лесной подстилки уменьшает их плотность (Huhta et al., 1967; Nurminen, Valpas, 1969). Действие минеральных удобрений и инсектицидов, используемых в лесном хозяйстве, в конечном итоге не губительно для энхитреид, хотя в первый год их применения численность этих червей уменьшается на 30–70% (Бызова, 1964; Шагов, 1967; Дормидонтова, 1973; Huhta et al., 1967; Voronova, 1968).

Число видов энхитреид возрастает от сосновых к лиственным лесам и, следовательно, зависит также от содержания питательных веществ в почве (Abrahamsen, 1968), количество которых возрастает от почв сосновых лесов через почвы еловых к лиственным (Huhta et al., 1967). Средняя численность энхитреид в еловых лесах Финляндии и Норвегии выше (колебания порядка 4700 – 68 550 экз/м²), чем в сосновых (800 – 45 550 экз/м²; Solhøy, 1975). Объясняется это тем, что в почвах сосновых лесов энхитреиды более подвержены гибели от высыхания, чем в еловых лесах. Поэтому короткие сухие периоды могут в некоторой мере уменьшать популяцию энхитреид в сосновых лесах (Abrahamsen, 1972).

Различия в количестве видов энхитреид заметны даже в одном и том же типе леса между растительными ассоциациями, отличающимися по содержанию питательных веществ. В ассоциациях *Myrtillus*- и *Vaccinium*-типа шведских лесов встречается в среднем 2,8 вида энхитреид, а в более богатом органическим веществом типе *Oxalis*-*Myrtillus* – 4,7 вида (Abrahamsen, 1968). Сходное соотношение количества видов энхитреид отмечено и для финских лесов, соответственно 4 и 7 видов (Nurminen, 1967). Однако распределение численности в финских еловых лесах было несколько другим: в ассоциации типа *Myrtillus* – 13 400 экз/м², а в ассоциации типа *Oxalis*-*Myrtillus* – 8200 экз/м² (Huhta, Koskenniemi, 1975).

Значительное влияние на сезонные колебания численности энхитреид и их среднюю биомассу может оказывать степень развитости травяного покрова (Huhta et al., 1967). В поляр-

ных пустынях максимум биомассы энхитреид (46 г/дм^2) приходится на участки с 20% растительного покрытия, а на участки с 5% и 60%-ным покрытием соответственно 22 и 11 г/дм^2 (Chernov et al., 1977).

Распределение энхитреид в разных растительных ассоциациях указывает на некоторую приуроченность различных их видов к определенным видам растений или их сообществам. *C. sphagnetorum* — самый характерный и многочисленный вид в хвойных лесах Финляндии, Новергии, Англии ((Nurminen, 1967 b; Abrahamsen, 1968, 1971, 1972); численность его порой может достигать $120\ 000 \text{ экз/м}^2$ (Чекановская, 1962). *C. sphagnetorum* в хвойных лесах Норвегии определенно сопутствует видам *Vaccinium*, *Deshampsia*, *Luzula*, *Pleurozium*, *Dicranum* и *Hylocomium*, а *M. glandulosus*, *M. flavus*, *Achaeta* spp. и *Bryodrilus ehlersi* встречаются, как правило, вместе с *Carex*, *Melampyrum*, *Melica*, *Viola* (Abrahamsen, 1972).

Численность *C. sphagnetorum* в верховых болотах Англии выше в ассоциациях *Eriophorum*- и *Calluna*-типа, чем *Sphagnum*-типа (Standen, Latter, 1977). Правда, варьирование в пределах их микростаций связано с различным содержанием влаги.

В ассоциации *Sphagnum*-типа не наблюдается сезонной изменчивости численности энхитреид, в противоположность популяциям из ассоциаций *Eriophorum*- и *Calluna*-типа. Плотность популяции энхитреид в сфагновой ассоциации держится на низком "зимнем" уровне плотности популяций двух других типов. Опыты по изучению питания *C. sphagnetorum* показали, что энхитреиды предпочитают *Calluna* и *Eriophorum* сфагновым мхам.

Более характерными для разных биотопов могут быть не отдельные виды энхитреид, а их комплексы и соотношение разных видов энхитреид в этих комплексах (Nurminen, 1967 b). Например, видовой состав популяции энхитреид в хвойных и березовых лесах Норвегии, Финляндии и Швеции одинаков *C. sphagnetorum*, *M. flavus*, *B. ehlersi*, *Cognettia glandulosa*, *Cognettia lapponica*). Однако процентное соотношение встречаемости видов в этих двух типах леса несколько различается. В хвойных лесах выше встречаемость *C. sphagnetorum*, *M. flavus* и *B. ehlersi*, а в березовых — *C. glandulosa* и *C. lapponica*. В луговых сообществах появляются виды рода *Fridericia* (*bulbosa*, *ratzeli*, *paroniana*), рода *Enchytraeus* (*minutus buchholzi*), *Henlea perpusilla* и *Buchholzia appendiculata* и почти исчезают *M. flavus* и виды рода *Cognettia*. Последние сохраняются только по берегам рек и на влажных лугах.

Арктические комплексы энхитреид характеризуются домини-

рованием видов рода *Henlea* (*perpusilla*, *similis*) и присутствием (кроме *M. flavus* и *V. ehlersi*) *Cernosvitoviella immota* и *M. argentea*. Последние два вида указывают на довольно высокую влажность почвы, типичную для зоны тундр.

В выбросах морских водорослей обитают, как правило, виды рода *Lumbricillus* (*lineatus*, *rivalis*) и рода *Enchytraeus* (*albidus*, *minutus*). *Lumbricillus* здесь — доминантный род, но *E. albidus* — доминантный вид. Для торфяных болот характерно доминирование видов рода *Cognettia* (*sphagnetorum*, *glandulosa* или заменяющий последний на севере Финляндии *lapponica*) и немногочисленная популяция *Mesenchytraeus armatus*. В солончаках обитают *E. minutus*, *H. perpusilla*, *M. argentea*, *E. albidus*, *Lumbricillus fennicus*, *L. lineatus*, *C. immota*. Для этого биотопа характерны, но не доминантны, роды *Marionina* и *Cernosvitoviella* (Nurminen, 1967 b).

Для почв сухих лугов южной Норвегии отмечен комплекс энхитреид: *V. ehlersi*, *C. glandulosa*, *C. sphagnetorum*, *Fridericia bulboides*, *Henlea nasuta*, а для влажных — *Cernosvitoviella* sp., *C. glandulosa*, *C. sphagnetorum*, *H. nasuta*. *V. ehlersi* и *F. bulboides* являются показателем более сухих условий, а *Cernosvitoviella* — более влажных (Solhøy et al., 1975).

В луговых сообществах Швеции *H. perpusilla* — наиболее многочисленный вид, составляющий 50% численности всех энхитреид. *F. ratzeli* — более редкий вид, но благодаря своим крупным размерам он составляет ~ 70% всей биомассы энхитреид (Persson, Lohm, 1977).

В хвойных и осиновых лесах Канады доминируют виды родов *Marionina* и *Henlea*, а в низинных болотах — роды *Marionina* и *Cernosvitoviella* (Dash, Cragg, 1972 b).

Наблюдаются некоторые различия в комплексах энхитреид для разных географических районов. Типичные виды в почвах хвойных лесов южной Норвегии — *C. sphagnetorum*, *M. flavus*, *M. pelicensis* и в меньшей степени *E. parva* и *V. ehlersi*, причем в еловых лесах *E. parva* довольно многочисленна, а *M. flavus*, *M. pelicensis* и особенно *V. ehlersi* очень редки (Abrahamsen, 1968). В почвах хвойных лесов Финляндии *M. flavus* и *V. ehlersi* более обычны (Nurminen, 1964, 1967 b), а *E. parva* не отмечена для финских лесов (Abrahamsen, 1968). В почвах хвойных лесов Сев. Уэльса *M. flavus* редок, а в сев. Англии более обычен (Abrahamsen, 1968).

Таким образом, изучение фауны энхитреид в различного типа почвах всевозможных биотопов и под разными растительными сообществами, их биологии, экологии и количественного

распределения, влияния на них антропогенных факторов показало, что видовой состав и численность энхитреид могут служить показателем свойств почвы, индикатором изменения условий окружающей среды и степени различных воздействий человека на почву.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артемьева Т.И. Влияние удобрений на почвенную фауну паровых полей. В сб. "Животное население почвенных агробиоценозов и его изменение под влиянием сельскохозяйственного производства". Казань, Изд-во Казанского ун-та, 1969, 106-125.
2. Борисович Т.М. Реакция энхитреид на внесение в почву удобрений. В сб. "Проблемы почвенной зоологии. Материалы III Всесоюзного совещания". Казань, 1969а, 26-27.
3. Борисович Т.М. Влияние различных систем удобрений на численность и размещение энхитреид в севооборотах. В сб. "Животное население почв агробиоценозов и его изменение под влиянием сельскохозяйственного производства". Казань, Изд-во Казанского ун-та, 1969б, 126-133.
4. Бызова Ю.Б. Влияние авиационной обработки на фауну почвенных беспозвоночных темнохвойных лесов". "Зоол. ж.", 1964, 43, № 4, 488-502.
5. Бызова Ю.Б., Чадаева З.В. Сравнительная характеристика почвенной фауны различных ассоциаций пихтового леса (Кемеровская область). Там же, 1965, 44, № 3, 331-339.
6. Гиляров М.С. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв. "Почвоведение", 1942, № 9-10, 3-15.
7. Гиляров М.С. Распределение гумуса, корневых систем и почвенных беспозвоночных в почве ореховых лесов Ферганского хребта. "Докл. АН СССР", 1947, 55, № 1, 53-56.
8. Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как показатель плодородия почвы. "Ж. общ. биол.", 1960а, 21, № 2, 81-88.
9. Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи. "Тр. Центрально-Черноземн. заповедн.", 1960б, вып. 6, 283-320.
10. Гиляров М.С. Почвенная фауна как показатель распространения буруземов в Молдавских Кодрах. "Зоол. ж.", 1963, 42, № 8, 1135-1146.
11. Гиляров М.С. Особенности распределения почвенных беспозвоночных в различных зональных типах почв. В сб. "Физика, химия, биология и минералогия почв СССР. Доклады к VIII Международному конгрессу почвоведов." М., "Наука", 1964, 240-249.

12. Гиляров М.С., Перель Т.С. Соотношение численности разных групп беспозвоночных-сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв. "Докл. АН СССР", 1970, 192, № 2, 438-441.
13. Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса. В сб. "Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по МБП, Вып. 1". Л., "Наука", 1975, 218-240.
14. Дормидонтова Г.Н. Действие инсектицида на фауну почвообразователей (Arthropoda, Oligochaeta). "Pedobiologia", 1973, 13(2), 123-139.
15. Зражевский А.И. О значении фауны беспозвоночных в повышении плодородия лесных почв. "Тр. Ин-та леса АН СССР", 1954, 23, 235-265.
16. Ивлева И.В. Рост и размножение горшечного червя *Enchytraeus albidus* Henle. Зоол. ж.", 1953, 32, № 3, 394-404.
17. Козловская Л.С., Загуральская Л.М. Энхитреиды и почвенная микрофлора. В сб. "Микроорганизмы в борьбе с вредителями лесного хозяйства". М., 1966, 29-41.
18. Курт Л.А. Некоторые вопросы экологии почвенных малощетинковых червей семейства *Enchytraeidae*. "Зоол.ж.", 1961, 40, № 11, 1625-1632.
19. Курчева Г.Ф. Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада. "Почвоведение", 1960, 16-23.
20. Сент-Илер К.К. Наблюдения над фауной почвы окрестностей гор. Воронеж. "Тр. Воронеж, гос. ун-та", 1938, 10(3), 37-61.
21. Стриганова Б.Р. Комплексы почвообитающих беспозвоночных в пойме среднего течения Днестра. "Зоол.ж.", 1968, 47, № 3, 360-368.
22. Стриганова Б.Р. Сравнительная характеристика деятельности разных групп беспозвоночных в процессе разложения лесной подстилки. "Экология", 1971, № 4, 36-43.
23. Утробина Н.М., Алейникова М.М. К вопросу о влиянии бессменных культур на численность и групповой состав мелких почвообитающих беспозвоночных. В сб. "Проблемы почвенной зоологии. Материалы III Всесоюзного совещания, Казань". М., "Наука", 1969, 175-177.
24. Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. "Определители по фауне СССР, Т. 78". М.-Л., Изд-во АН СССР, 1962, 410 с.
25. Чернов Ю.И., Ананьева С.И., Кузьмин Л.Л., Хаюрова Е.П. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны. В сб. "Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Вып. 2. "Л., "Наука", 1973, 180-186.
26. Шагов Е.М. Побочное влияние пестицидов на почвенную фауну. "Сельское хоз-во за рубежом. Растениеводство", 1967, 18, 18-22.

27. Abrahamsen G. Records of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norway. "Meddr. Norske Skogf.", 1968, 25, № 89; 209–230.
28. Abrahamsen G. The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta, Enchytraeidae) in cultures of homogenized raw humus. "Pedobiologia", 1971, 11, № 5, 417–424.
29. Abrahamsen G. Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. Ibid., 1972, 12, № 1, 26–82.
30. Chernov Yu. I., Striganova B.R., Ananjeva S.I. Soil fauna of the Polar desert at Cape Cheluskin, Taimyr Peninsula, USSR. "Oikos", 1977, 29, 175–179.
31. Cragg J.B. Some aspects of the ecology of moorland animals. "J.Ecol.", 1961, 49, 477–506.
32. Dash M.C., Cragg J.B. Selection of Microfungi by Enchytraeidae (Oligochaeta) and other members of the soil fauna. "Pedobiologia", 1972 a, 12, 282–286.
33. Dash M.C., Cragg J.B. Ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Canadian Rocky Mountain Soils. Ibid., 1972b, 12, № 5, 323–335.
34. Dash M.C., Patra U.C., Thambi A.V. Comparison of primary production of plant material and secondary production of oligochaetes in a tropical grassland of southern Orissa, India. "Trop. Ecol.", 1974, 15, № 1–2, 16–21.
35. Dózsá-Farkas K. Saisondynamische Untersuchungen des Enchytraeiden-Besatzes im Boden eines ungarischen *Quercetum petraeae cerris*. "Pedobiologia", 1973, 13(5), 361–367.
36. Dózsá-Farkas K. Über die Nahrungswahl zweier Enchytraeiden-Arten (Oligochaeta: Enchytraeidae). "Acta zool. Acad. sci. hung.", 1976, 22, (1–2), 5–27.
37. Dunger W. Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald. "Zool. Jb.", 1958, 86, 1–2.
38. Dunger W. Leistungsspezifität bei Streuzersetzern. In "Soil Organisms", Amsterdam, 1963, 92–102.
39. Chilarov M.S., Perel T.S. Soil fauna in mixed coniferous-deciduous broadleaved forests of Southern Primorie (Soviet Far East). "Pedobiologia", 1971, 11(3), 240–261.
40. Huhta V., Karppinen E., Nurminen M., Valpas A. Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode population in coniferous forest soil. "Ann. Zool. Fenn.", 1967, 4, № 2, 87–143.
41. Huhta V., Koskenniemi A. Numbers, biomass and community respiration in spruce forest at two latitudes in Finland. Ibid., 1975, 12, 164–182.
42. Huhta V., Nurminen M., Valpas A. Further notes on the effect of silvicultural practices upon the fauna of coniferous forest soil. Ibid., 1969, 6, 327–334.
43. Möller F. Populationschichte und Biomasse einer Enchytraeiden-Population während zweier Vermehrungsphasen. In "Progress in Soil Biology". Braunschweig–Amsterdam, 1967, 601–610.
44. Möller F. Ökologische Untersuchungen an terricolen Enchytraeiden-Populationen. "Pedobiologia", 1969, 9, № 1–2, 114–119.

45. Nielsen C.O. A technique for extracting Enchytraeidae from soil samples. (Studies on Enchytraeidae. 1). "Oikos", 1952-1953, 4, №1, 187-196.
46. Nielsen C.O. Studies on Enchytraeidae. 2. Field studies. "Natura Jutlandica", 1955a, 4-5, 1-58.
47. Nielsen C.O. Studies on Enchytraeidae. 5. Factors causing seasonal fluctuation in members. "Oikos", 1955b, 6, № 2, 153-169.
48. Nielsen C.O. Carbohydrases in soil and litter invertebrates. Ibid, 1962, 13, 200-215.
49. Nielsen C.O., Christensen B. The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of European species. (Studies on Enchytraeidae. 7). "Natura Jutlandica", 1959, 8-9, 1-160.
50. Nurminen M. Lumbricillus fennicus sp.n. and some other enchytraeids (Oligochaeta) from Finland. "Ann. Zool. Fenn.", 1964, 1, 48-51.
51. Nurminen M. Ecology of enchytraeids (Oligochaeta) in Finnish coniferous forest soil. Ibid, 1967a, 4, № 2, 147-157.
52. Nurminen M. Faunistic notes on North European enchytraeids (Oligochaeta). Ibid., 1967b, 4, 567-587.
53. Nurminen M. Distribution of northern enchytraeids (Oligochaeta). Ibid., 1973, 10, 483-486.
54. O'Connor F.B. Extraction of enchytraeid worms from a coniferous forest soil. "Nature", 1955, 175, № 4462, 815-816.
55. O'Connor F.B. An ecological study of the enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. "Oikos", 1957, 8, № 2, 161-199.
56. O'Connor F.B. The extraction of Enchytraeidae from soil. In "Progress in Soil Zoology". London, 1962, 279-285.
57. O'Connor F.B. Oxygen consumption and population metabolism of some populations of Enchytraeidae from North Wales. In "Soil Organisms". Amsterdam, 1963, 32-48.
58. O'Connor F.B. The Enchytraeidae. In "Soil Biology". London-New York, 1967, 213-257.
59. O'Connor F.B. The enchytraeids. In "Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow, IBP Handbook, 18". Oxford-Edinburg, 1971, 83-106.
60. Persson T., Lohm U. Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. "Ecol. Bull. (Stockholm)", 1977, 23, 1-211.
61. Solhøy T. Quantitative invertebrate studies in mountain communities at Hardangervidda, South Norway. I. "Norsk. Entomol. Tidsskr.", 1972, 19, 99-108.
62. Solhøy T. Dynamics of Enchytraeidae populations on Hardangervidda. "Fennoschandian Tundra Ecosystem", 1975, 2, 55-59.
63. Solhøy T., Østbye E., Kauri H., Hagen A., Lien L., Skar H.-J. Faunal structure of Hardangervidda, Norway. Ecological studies, analysis and synthesis, 17. Ibid., 85-98.
64. Springett J.A. The distribution and life histories of some moorland Enchytraeidae (Oligochaeta). "J. Anim. Ecol.", 1970, 39, 725-737.

65. Springett J.A., Britten J.E., Springett B.P. Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils. "Oikos", 1970, 21, № 1, 16-21.
66. Standen V., Latter P.M. Distribution of a population of Cognettia sphagnetorum (Enchytraeidae) in relation to microhabitats in a blanket bog. "J. Anim. Ecol.", 1977, 46, № 1, 213-229.
67. Tynen M.J. The littoral Enchytraeidae (Oligochaeta) of Anglesey and the Menai Strait with notes on habitats. "J. Nat. Hist.", 1972, 6, 21-29.
68. Voronova L.D. The effect of some pesticides on the soil invertebrate fauna in the South Taiga zone in the Perm Region (USSR). "Pedobiologia", 1968, 8(4), 507-525.
69. Whittaker J.B. Interaction between fauna and microflora at tundra sites. In "Soil organisms and decomposition in Tundra". Stockholm, IBP, Tundra Steering Committee, 1974, 183-196.

РАКОВИННЫЕ КОРНЕНОЖКИ (PROTOZOA, TESTACIDA)
КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ*Г.А. Корганова*

(Лаборатория почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР).

Почвенно-зоологические исследования, проводимые в последние десятилетия в нашей стране, предполагают использование особенностей распределения почвенных животных в зависимости от экологических или зоогеографических факторов для решения спорных вопросов классификации почв, для характеристики почвенных условий, их изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека (Гиляров, 1965).

Непременные компоненты почвенных биоценозов – простейшие – исходно водные формы. Условия существования в почве носят промежуточный характер между водной средой и обитанием на суше. Система мелких полостей обеспечивает проникновение в почву воздуха и воды. Гравитационная, капиллярная, а также пленочная влага создает своего рода микроводоемы, являющиеся собственно средой обитания для простейших даже в период засухи. Условия существования в этих ограниченных жизненных пространствах – передвижение в узких промежутках между частицами почвы, существенное отличие почвенной влаги от наземной (пониженная точка замерзания, иной химический и газовый состав, наличие почвенных коллоидов) – характеризуют своеобразие почвы как среды обитания простейших, определяют особенности их морфологии и структуры ценозов. Так, мелкие полости в почве вызвали значительное уменьшение размеров простейших по сравнению с водной фауной и упрощение их формы. А.Л. Бродский (1935), исходя из различий в величине клеток и эколого-физиологических данных, считает возможным даже систематическое обособление почвенных организмов.

Среди простейших особый интерес для целей биологической диагностики почв представляет группа раковинных амёб – Testacida, одноклеточных амёбoidных организмов, цитоплазма которых покрыта защитной раковинкой. D. Chardez (1965) приводит 1129 видов корненожек-обитателей водоёмов, мхов и почв; в почве встречается 10,7%, из них 7% – облигатные педобионты. Экологически наиболее пластичные формы тестаид, заселяя прибрежную растительность пресно-

водных водоемов и лесные мхи, проникали также и в почву. Поэтому комплекс почвенных тестацид представляет собой обедненную фауну торфяников и в значительной степени соответствует фауне лесных мхов (Корганова, 1977). К настоящему времени сообщества тестацид в почвах полностью не изучены, и к списку педобионтов постоянно добавляются не только новые виды, но и более крупные таксоны. Так, L. Bonnet (1970, 1974) недавно описал два новых семейства — *Lamtopryxidae* и *Distomatopryxidae* из почв Африки.

Для исследования фауны тестацид применяют прямое микроскопирование почвенной суспензии при сравнительно малых увеличениях, метод флотации в различных модификациях, а также изготовление препаратов на мелкопористых фильтрах (Корганова, 1975б). Плазменные красители позволяют дифференцированно учитывать живые организмы и пустые раковинки. Однако, указанные приемы либо не учитывают мелкие объекты, составляющие значительную часть населения почвенных тестацид, либо требуют специальной аппаратуры. Метод окрашенных почвенных мазков (Korganova, Geltser, 1977) дает возможность более полно (60 тыс. раковинок в 1 г свежей подстилки ельника по сравнению с 5 тыс. при прямом микроскопировании) подсчитать количество живых тестацид и пустых раковинок. В последние годы все более широкое применение для изучения морфологии и биологии тестацид получает растровая электронная микроскопия (Корганова, 1977; Hausmann, 1973; Hedley et al., 1974). Химический анализ раковинок, проведенный с помощью зонда, связанного с растровым микроскопом, и электронного микрозонда (Jeanson, Coûteaux, 1977), показал преобладание Al и Si — элементов, широко распространенных в почвах различных типов в виде силикоалюминатов. Это подтверждает двойственное (биологическое и педологическое) происхождение раковинки.

Большая часть почвенных тестацид — убиквисты и встречаются фактически повсеместно. Однако, некоторые виды или комплексы видов обнаруживают довольно четкие требования к показателям внешней среды и могут существовать лишь при определенных физико-химических условиях. Раковинка является своего рода посредником между организмом и средой и аккумулирует экологические воздействия на популяцию тестацид (Schönborn, 1966). Они длительное время сохраняются в почвах, в особенности в оторфованных и болотных с кислой реакцией. Слабая двигательная активность группы и ограниченные возможности распространения также способствуют образованию

"оседлых" ценозов. Хорошая сохранность раковин в торфе, существование видов-сфагнофилов, неодинаковые требования разных видов к увлажнению позволяют использовать их при изучении болот. Исследуя послойное распределение субфоссильных остатков раковин, можно восстановить условия существования в болоте на всем протяжении его развития, определить границы сухих и влажных участков, отдельные этапы заболачивания. Для условий Карпат приводятся следующие виды тестащид, присутствующие в постоянно увлажненном мху: *Arcella arenaria sphagnicola*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Cyphoderia margaritacea*, *Diffugia pyriformis typica*, *Heleopera petricola* и др. В часто пересыхающих мхах состав фауны иной: *Arcella arenaria typica*, *Centropyxis aerophila typica*, *Corycia flava*, *Trigonopyxis arcuata* и др.

Сравнение верховых (рН 3,2-4,6) и низинных (рН > 5) болот Англии также выявило различия в фауне раковинных амёб. *Quadrulella symmetrica*, *Cyphoderia ampulla*, *C. trochus amphoralis*, *Lesquereusia spiralis*, *Nebela collaris* (s. str.) и др. — наиболее обычные виды для низинных болот. Для затопленных участков верховых болот характерны *Amphitrema stenostoma*, *A. wrightianum*, *Diffugia bacillifera*, *Nebela carinata* и др.; на кочках доминировали *Amphitrema flavum*, *Hyalosphenia papilio* (Гиляров, 1965).

Несмотря на то, что тестащиды обнаруживались в почвах еще в середине XIX в., из-за методических трудностей специальное изучение почвенной фауны началось значительно позже — в 50-х годах нашего столетия, когда L. Bonnet (1959, 1961a, 1961b, 1964), L. Bonnet et R. Thomas (1960) описали морфологические особенности обитающих в почве раковинных амёб и привели интересные наблюдения по их распространению. До настоящего времени нет обобщающих монографий по систематике и экологии, что весьма затрудняет работу с этой группой. Кроме того, зависимость морфологии раковин от природы субстрата (Chardez et Leclercq, 1963; Neal, 1963) делает многие виды тестащид исключительно полиморфными.

В многочисленных статьях приводятся разрозненные сведения по фауне тестащид, биодиагностическая ценность которых часто бывает невысокой из-за отсутствия точных данных по исследуемым почвам, несогласованности почвенной номенклатуры.

Эволюция почвенных тестащид тесно связана с генезисом почв. В соответствии с этим морфология, физиология, характер жизненного цикла и взаимоотношений с другими компонентами почвенной микрофауны несут отпечаток условий обитания в тех

или иных почвах. Фауна подстилки и гумусового горизонта существенно различается по набору экоморфотипов раковинкообитающих здесь корненожек. Подстилка представляет собой богатый органикой субстрат с узкими полостями между слежавшимися листьями и благоприятными для развития раковинных амёб условиями аэрации и влажности. Преобладающие здесь формы – либо мелкие (25–40 мкм), сжатые латерально (*Corythion*, *Trinema*), либо сплюснутые дорсо-вентрально (*Arcella*). Гумусовый горизонт представляет собой систему полостей между частицами различной конфигурации с более “жесткими” условиями влажности по сравнению с подстилкой. А чем более жесткие требования предъявляет среда, тем отчетливее становятся адаптации к ней и тем меньшее количество форм соответствует этим требованиям (Шенборн, 1971). Таким образом, заселение раковинными амёбами минеральных горизонтов почв приводит к уменьшению числа таксономических групп, что видно из следующих данных (Schönborn, 1968):

<u>Фауна пресных вод</u>	<u>Обитатели лесной подстилки (A₀)</u>	<u>Фауна гумусового горизонта (A₁)</u>
1. Cochliopodiidae	Microcoriciidae	Centropyxidae
2. Arcellidae	Arcellidae	Plagiopyxidae
3. Diffugiidae	Diffugiidae	Phryganellidae
4. Centropyxidae	Centropyxidae	
5. Nebelidae	Nebelidae	
6. Phryganellidae	Phryganellidae	
7. Cryptodiffugiidae	Cryptodiffugiidae	
8. Gromiidae	Gromiidae	
9. Euglyphidae	Euglyphidae	
10. Paulinellidae		
11. Microgromiidae		
12. Polystomidae		

Характерные для гумусового горизонта сообщества корненожек состоят из сравнительно крупных (40–80 мкм) организмов, обладающих рядом адаптаций к дефициту доступной влаги, и представлены одной–двумя жизненными формами. Раковинки здесь сферические или полусферические с уплощенной вентральной поверхностью, что позволяет им лучше “вписываться” в неправильные промежутки между почвенными частицами. Наибольшие адаптивные изменения, направленные на предотвращение высыхания организма и возможность использования пленочной влаги, происходят в расположении и строении псевдостома. Большинство пресноводных форм обладает терминально

расположенным псевдостомом – акростомом (*Diffflugia*). В минеральных слоях почвы раковинки, имеющие подобное расположение псевдостома, довольно редки и встречаются у видов с малыми размерами (*Euglypha*, *Schwabia*). Для тестацид-педобионтов характерно приобретение плагиостомии и криптостомии – смещение псевдостома на вентральную сторону, уменьшение его размеров до шелевидного и образование буккальной камеры-преддверия, играющей роль буфера между внешней средой и организмом. Наиболее четко эти адаптивные особенности морфологии раковинки выражены у представителей семейств *Centropoxyidae* и *Plagiopoxyidae* – основных обитателей гумусового горизонта (рис.1). Типы строения раковинок с точки зрения их адаптации к условиям обитания в почве рассматривают L. Bonnet (1975) и M.-M. Coûteaux (1975). Морфологические адаптации дополняются физиологическими – способностью инстицироваться при неблагоприятных условиях влажности (Корганова, 1977; Coûteaux, 1976a).

Количество видов тестацид, обладающих плагиостомией и криптостомией (виды родов *Centropoxis* и *Plagiopoxis*), из ряда почв с уменьшающейся степенью увлажнения (Тамбовская обл.) составляло: для перегнойно-глеевой, заболоченной почвы 53%, солоди – 54%, черноземно-луговой – 75%, коркового солонца – 100%. В почве последнего типа встречены лишь единичные экземпляры *Plagiopoxis intermedia* (Корганова, 1974). В подстилке подзолистой почвы под ельником (Московская обл.) представители сем. *Centropoxyidae* и *Plagiopoxyidae* составляли 32% по отношению ко всем найденным видам (рис.2), в гумусовом горизонте количество этих видов повышается до 75% (Гельцер, Корганова, 1976).

Различия в фауне подстилки и гумусового горизонта двух лесных почв Франции прослеживает M.-M. Coûteaux (1972).

Встречаясь повсеместно, раковинные амёбы имеют, однако, свою экологическую специализацию и наибольшей численности и развитости популяций (до десятков и даже сотен миллионов раковинок на 1 м² при биомассе в несколько килограммов на 1 га) достигают в болотных почвах и почвах под хвойными лесами, где разложение опада, богатого сложными полимерами (целлюлоза, лигнин), происходит медленно (Volz, 1951; Schönborn, 1966; Bamforth, 1971). Такие почвы с низким уровнем минерализации органики и низкой биогенностью приурочены к районам с холодным и прохладным климатом. В этих условиях медленно растущие тестациды могут преодолевать конкуренцию со стороны прочих групп простейших, быстро образующих бога-

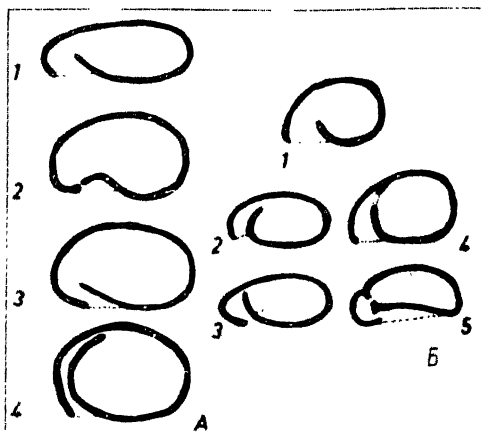


Рис.1. Постепенное образование криптостомии в рядах:
 А - *Plagiopyxis*. 1 - *P. labiata* (сфагнумы и мхи); 2 - *P. penardi* (подстилка); 3 - *P. declivis* (гумус); 4 - *P. callida* (гумус). Б - *Centropyxis*. 1 - *C. aerophila*; 2 - *C. cryptostoma*; 3 - *C. vandeli*; 4 - *C. sylvatica*; 5 - *Paracentropyxis mimetica*. А - по R.Thomas (1958); Б - по L.Bonnet (1961a)

тые популяции за счет бактериальной флоры на активно разлагающемся листовном опаде. Лабораторные и полевые данные (Neal, 1964) показывают, что раковинные амёбы в сфагновых мхах образуют до 10 поколений в год, в то время как темпы репродукции даже крупных инфузорий достигают нескольких поколений в день.

L.Bonnet (1964) считает тип гумуса, характеризующийся главным образом соотношением углерода и азота, важнейшим фактором в распространении популяций тестацид. S.Vamforth (1971) отмечает, что в грубом гумусе под хвойными лесами ("мор") численность раковинных корненожек в 10-20 раз выше, чем в мягком, зернистом гумусе ("муль") под листовными породами с более интенсивной минерализацией органических веществ и большей величиной рН. Для фауны инфузорий отмечается противоположная тенденция. W.Schönborn (1973) нашел 10 млн. особей раковинных амёб на 1 м² в мулле и 45 млн. - в кислом, медленно распадающемся гумусе ("мо-

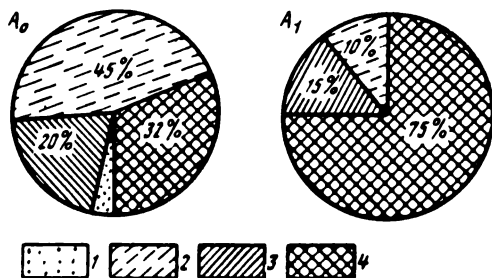


Рис.2. Соотношение морфотипов Testacida в подстилке (A₀) и гумусовом горизонте (A₁) дерново-слабоподзолистой почвы. Морфотипы по L. Bonnet (1959): 1 - аксиальная симметрия (Arcella), 2 - акростомия (Nebela, Euglypha), 3 - аксиальная симметрия с уплощенной "подшивкой" (Trigonopyxis, Cyclopyxis), 4 - плагиостомия простая, плагиостомия с козырьком; криптостомия простая, криптостомия с козырьком (Centropyxidae-Plagiopyxidae, Trinema)

дер", "сырой гумус"). Для мулля наиболее характерными были следующие виды: *Geopyxella sylvicola*, *Paraquadrula discoides*, *Centropyxis elongata*, *C. plagiostoma*, *Plagiopyxis minuta phanero-stoma*, причем: *Geopyxella* и *Paraquadrula* проявили приуроченность к муллю с высоким содержанием кальция, а также к рендзинам. *Centropyxis serrahni*, *Trigonopyxis arcula*, *Plagiopyxis declivis*, *P. callida*, *Nebela collaris*, *Difflogiella vulgaris*, *Assulina*, *Corythion*, *Plagiopyxis labiata* типичны для модера и сырого гумуса. Большое число видов оказалось нейтральным к форме гумуса.

При исследовании ряда дерново-подзолистых почв Ленинградской, Калининской и Московской областей под ельниками различных типов методом прямого микроскопирования почвенной суспензии было обнаружено 23, 17, 35, 30, 22 и 43 вида корнеженок (рис.3). В солоди под осинником в более южной Тамбовской обл. найдено 11 видов; в почвах под луговым разнотравьем (черноземно-луговая почва и корковый солонец) - лишь 8 и 3 вида соответственно (Корганова, 1975а).

Процветанию популяций тестаид в грубом гумусе способствует также и то, что наряду с питанием водорослями, бактериями, более мелкими тестаидами, они активно поедают грибы, богато развивающиеся в таких условиях, а также способны заглатывать частицы лигнина. Некоторые корнежочки выжили в стерильных лесных почвах (*Nebela collaris*, *Trinema complanatum*), в определенных условиях раковинные корнежочки,

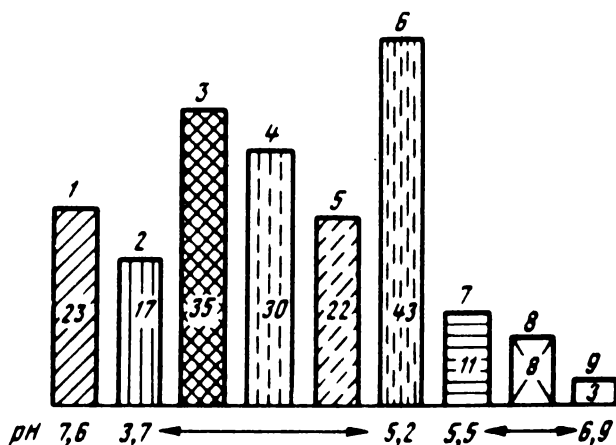


Рис.3. Типы почв и количество видов и вариантов Testacida в Ленинградской, Калининской, Московской и Тамбовской областях. Ленинградская: 1 – дерново-карбонатная, 2 – дерново-слабоподзолистая; Калининская: 3 – сильноподзолистая оторфованная, 4 – дерново-среднеподзолистая, 5 – среднеподзолистая; Московская: 6 – дерново-слабоподзолистая; Тамбовская: 7 – солодь луговая, 8 – черноземно-луговая, 9 – корковый солонец. 1–6 – почвы под ельниками различных типов, 7–9 – почвы под разнотравной растительностью и лиственным лесом

следовательно, могут быть первичными деструкторами растительного опада (Schönborn, 1965; Stout, 1974). Значительная численность раковин в сыром гумусе и уменьшение отношения числа живых животных к числу пустых раковин (от 1:1,7 в мулле до 1:6,5 в модере и 1:17,2 в сыром гумусе) объясняется также лучшей консервирующей способностью кислых форм гумуса по сравнению с мягкими (Schönborn, 1973). К. Rosa (1968; цит. по Schönborn, 1973), исследовавший почвы хвойных лесов, нашел, что раковинки в этих условиях разлагаются в течение года.

Влиянию экологических факторов на население тестацид в почвах дается весьма противоречивая оценка – в основном из-за отсутствия экспериментальных данных, подтверждающих полевые наблюдения. Некоторым факторам – таким как влажность, растительный покров, характер образующегося гумуса и его содержание – придается определяющее значение (Vamforth, 1971; Lousier, 1974). Так, опыты D. Lousier с ис-

искусственным увлажнением опытных участков показали увеличение биомассы тестацид в 2–2,5 раза. Важную роль влажности для развития тестацид отмечает также L. Varga (1960). L. Bonnet (1961в) считает, что гидрологический режим является безусловно первостепенным по значению фактором для жизни раковинных амёб.

M.-M. Coiteaux (1975), изучая фауну тестацид в трех лесных почвах с грубым гумусом, отмечает тесную зависимость структуры населения и динамики популяций от значений pH, C/N, рF и показывает взаимосвязь между тестацидами и влажностью, температурой почвы, уровнем осадков, испарением. Факторный анализ почвенных тестацид (Coiteaux, 1976) показал, что видовой состав меняется не только в зависимости от количества влаги, но и от ее происхождения и характера, зависящего, в свою очередь, от природы самой почвы, растительности, климатических условий и положения над уровнем моря.

Прямая зависимость населения тестацид от величины pH экспериментально не выявлена. Отмечают виды эврионные (такие как *Plagiopyxis declivis*), стеноионные ацидофильные (*Corythion dubium*, *Centropyxis vandeli*, *C. deflandriana*) и стеноионные базофильные – *Geopyxella sylvicola*, *Centropyxis halophila* (Гельцер, Корганова, 1976). L. Bonnet (1961a) предполагает существование двух экологических форм корненожки *Tracheleuglypha acolla*: одна из них предпочитает почвы с pH 6, другая – с pH 8 (рис.4). Морфологических различий между ними пока не обнаружено.

Сравнение фауны тестацид (Корганова, 1975а) в более кислых (pH 3,7–5,2) дерново-подзолистых почвах под ельниками на Севере и Северо-Западе Европейской части СССР с фауной почв лугового комплекса в более южном районе с pH 5,5–6,9 выявило значительное обеднение видового состава тестацид в этих последних почвах (см. рис.3). Однако существенные различия в прочих почвенных показателях (механический состав, степень увлажненности, уровень засоленности) не позволяют делать вывод о непосредственном влиянии реакции среды.

Из других факторов, влияющих на состав населения тестацид, следует назвать содержание кальция. Например, представители рода *Paragadrula* с идиосомами из кристаллического CaCO_3 встречаются в почвах, богатых кальцием (Bonnet et Thomas, 1960). Отмечают также роль механического состава почвы (Schönborn, 1966), ризосферы растений (Гельцер, 1964). Свет и тепло, по-видимому, безразличны для раковинных амёб, хотя O. Neal (1964) отмечал корреляцию между численностью

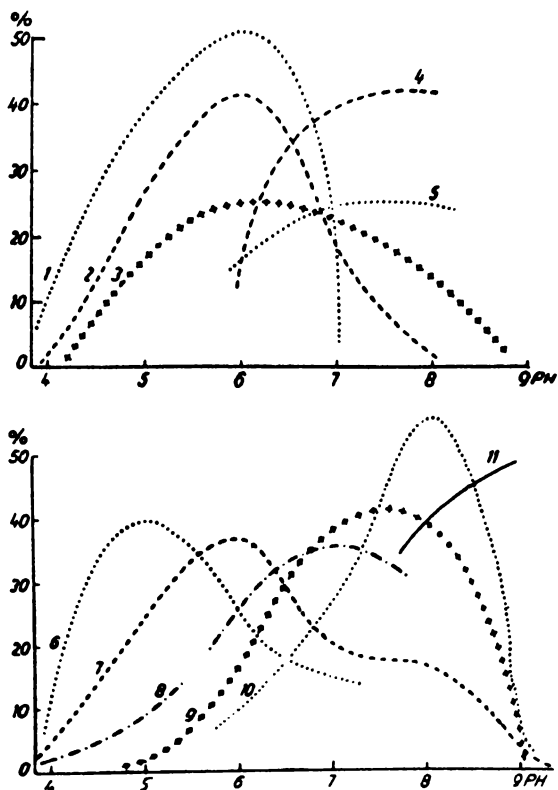


Рис.4. Распределение видов тестаид при определенных значениях pH: 1 – *Centropyxis deflandriana*; 2 – *Corythion dubium*; 3 – *Plagiopyxis declivis*; 4 – *Heleopera petricola humicola*; 5 – *Bullinularia gracilis*; 6 – *Centropyxis vandeli*; 7 – *Tracheleuglypha acolla*; 8 – *Arcela arenaria*; 9 – *Centropyxis plagiostoma*; 10 – *Geopyxella sylvicola*; 11 – *Centropyxis halophila* (no L. Bonnet, 1961a)

рода *Nebela* из моховых болот и температурой, а для представителей рода *Hyalosphenia*, содержащих зоохлореллы, – корреляцию между численностью и освещенностью. Условия засоленных почв переносят лишь немногие виды раковинных амёб – *Centropyxis halophila*, *Plagiopyxis minuta* (Bonnet, 1969). Отмечаются факторы, отрицательно влияющие на население раковинных амёб. Так, инсектициды действуют губительно (Chardez, 1968). Дерновый процесс, способствующий усилению бактериальной активности, тормозит развитие тестаид (Rosa, 1962).

Начало систематическому исследованию почвенной фауны тестаид и ее использованию для характеристики условий обитания, как уже говорилось, положили работы L. Bonnet (1959, 1961a, 1961b, 1964), L. Bonnet et R. Thomas (1960). Эти авторы детально изучили фауну тестаид Пиренеев на высоте 2 000 м над ур. моря, а также отчасти некоторых других почв Франции, выделили 101 вид тестаид и провели сравнение населения раковинных корненожек в гумусовом горизонте этих почв. Они выявили ряд закономерностей, отражающих связь особенностей почвы и ее развитости с определенными фаунистическими комплексами раковинных амеб. Широко преобладают эвритопные виды; стенотопные, с заметным экологическим оптимумом, сравнительно редки. Несомненно характерными являются *Georhella sylvicola*, *Pseudawerintzewia calcicola* и *Centropyxis halophila*, регулярно встречающиеся соответственно в белых рендзинах на мягком известняке, декарльцинированных глинах на твердом известняке и в засоленных почвах Средиземноморского побережья. Наличие указанных видов позволяет различать эти почвы с первого взгляда на препарат. Промежуточные типы почв населены одновременно и *Georhella*, и *Pseudawerintzewia*. Узкую приуроченность к щелочным почвам обнаруживают *Arcella arenaria*, *Bullinularia indica*, *Heleopera petricola humicola*. Виды *Trigonopyxis arcula* и *Hyalosphenia subflava* предпочитают кислые лесные почвы, *Centropyxis loevigata* связан с гумусными почвами, *S. minuta* — со скелетными. Однако для отличия характерных, сопутствующих и случайных групп видов, связанных переходами, необходим статистический анализ, который для раковинных амеб разработан слабо. Кроме того, выделение характерных видов основывается на количественном учете раковинок, который отражает не столько условия обитания, сколько степень их сохранности в почве.

Названные авторы обособляют фауну минеральных почв и верховых болот, где выделяют фаунистические комплексы торфяников. В минеральных почвах различают три группы видов: виды-убиквисты (*Corythion dubium*, *Trinema lineare*), виды, характерные для скелетных и азональных почв (*Assulina muscorum*, *Centropyxis vandeli*, *S. aerophila*), и виды, характерные для "зрелых" зональных почв (*Plagiopyxis declivis*, *P. renardi*, *Phryganella acropodia*, *Trinema complanatum*).

Различия в фауне наиболее значительны в слабо развитых (скелетных, скальных) почвах, подверженных химическому влия-

янию почвообразующей породы. Так, в почвах на кислых породах авторы, используя ботаническую терминологию, характеризуют население тестацид ассоциацией *Centropyxedetum vandeli*. Почвы, формирующиеся на мягких известняках, являются местообитанием ассоциации *Georuxelletum sylvicola*. Напротив, почвы развитые, достигшие "климакса", имеют фауну сходную, независимо от различий в свойствах материнской породы. Таковы популяции бурых лесных почв (*Plagioryxidion callidae*) или перегнойных альпийских почв (*Tracheleuglyphetum acollae*), образованных как на известняках, так и на неизвестковых породах. Фауна молодых, или "незрелых" почв состоит, таким образом, преимущественно из представителей сем. *Centropxyidae*. Для зональных, или "зрелых" почв наиболее характерно сем. *Plagioryxidae*.

На основании этих и других работ L. Bonnet (1961a) делает попытку классификации сообществ раковинных амёб в минеральных почвах (табл.1). Широкое распространение *Phryganella acropodia* послужило основанием тому, что L. Bonnet все сообщество почвенных тестацид обозначил как *Phryganellatae*.

Зависимость между свойствами различных типов почв Франции и населением раковинных амёб отмечает также M.-M. Colletaux (1975). В лесных морях фауна более обильна, но не отличается специфическими видами, что свойственно почвам известковым (*Bullinularia gracilis*, *Pseudawerintzewia calcicola* и др.).

Фауна тестацид известковых почв юга Франции, на которых культивируют трюфели (*Tuber melanosporum*), существенно отличается от фауны других известковых почв. Вероятность встречаемости *Tracheleuglypha acolla*, *Schwabia terricola*, *Plagioryxis declivis*, *P. callida pusilla*, *P. minuta*, *P. oblonga*, *Georuxella sylvicola* в почвах под трюфелями очень велика, поэтому эти виды можно считать характерными. Эти почвы отличает также соотношение морфотипов раковинок (малое значение индекса "аэрофилии" и индекса разнообразия). Изучение фауны тестацид, таким образом, может способствовать оценке почвы с точки зрения ее пригодности для разведения трюфелей (Bonnet, 1974).

Изучая фауну тестацид ряда почв Африки, L. Bonnet (1976) различает виды, значительно чаще встречающиеся в лесных почвах, саваннах, тропических красноземах и других биотопах.

При статистическом исследовании группировок не следует забывать, однако, что почвенные биоценозы могут развиваться

Таблица 1

Классификация сообществ тесгаид (по L. Bonnet, 1961a)

Класс	Порядок	Сообщество	Ассоциация	
Все поч- вы в це- лом. Phry- ganel- latea	Азональные почвы с низ- ким содер- жанием ор- ганического вещества. Centropxyi- detalia	Кислые поч- вы. Corythion dubii	Почвы с нас- кальной расти- тельностью Скелетные почвы Centropxyde- tum deflandri- anae Centropxyde- tum vandeli	
		Кальциниро- ванные почвы. Bullinari- on gracillis	Почвы с очень низким содер- жанием орга- нического ве- щества Paraquadrule- to-Hyalo- sphenietum insectae	
			Гумусирован- ные почвы Centropxyde- tum plagiosto- mae	
			Декальциниро- ванные глины Pseudawerin- zewietum callicolae	
		Развитые почвы, бо- гатые орга- ническим веществом. Plagiорxyi- detalia cal- lidae	Коричневые лесные почвы. Plagiорxyidi- on callidae	Белые рендзи- ны Георxyelletum sylvicolae Arcelletum arenariae
				Скелетные поч- вы Мор Plagiорxyide- tum callidae
				Муль Plagiорxyide- tum penardi
		Засоленные почвы	Луговые почвы. Tracheleug- lyphon acol- lae	Альпийские гумусирован- ные почвы Tracheleugly- phetum acol- lae
				Кальциниро- ванные луго- вые почвы T.a. Centropxy- xidetosum elongatae
			Засоленные почвы	Засоленные серые почвы Centropxyde- tum halophi- lae

и что популяции зависят не только от эдафических факторов, но и от "обсеменения" (споры, цисты и т.д.), являющегося одним из основных факторов распределения (Thomas, 1959).

Сравнительные исследования фауны тестацид в ряде местообитаний проведены также D. Chardez (1959, 1960a, 1960b, 1962, 1965). Он обособил фауну целого ряда почв и сравнил пресноводных обитателей, население сфагнома, мхов и почвы. Автор заключил, что среди водных форм широко представлены Diffugiidae, Nebelidae, в развитых почвах практически отсутствующие, преобладают в сфагнуме, Plagioryxidae - в почвах. *Trinema* и *Phryganella* распространены повсеместно.

Сравнение фауны тестацид в верхних горизонтах 8 биотопов в Канаде (Lousier, 1972) показало, что они могут быть отнесены к трем различным группам. Первую составляют сфагнумы и другие мхи, характеризующиеся тремя видами тестацид, встреченными исключительно здесь - *Hyalosphenia elegans*, *Arcella discoides*, *Euglypha strigosa* - видами, предпочитающими очень влажные условия. Ко второй группе относятся два хвойных леса (ельник и сосняк), характеризующиеся обнаруженным только в этих биотопах *Corythion dubium* - обычным почвенным видом, достигающим максимума в лесных почвах. Остальные четыре местообитания - три луговые почвы и лесная под осиновым лесом - составили третью группу, причем только в последней почве был найден типичный почвенный вид *Plagioryxis callida* и довольно редкий в почвах *Euglypha polylepis*.

На основании индексов фаунистического сходства (Mountford, 1962), вычисленных для пар местообитаний, этот автор классифицирует почвы следующим образом: существенные различия обнаружены между двумя влажными глеевыми болотными почвами и остальными шестью; из этих шести выделяются почвы черноземного характера (луговые и почва под осиновым лесом), с одной стороны, и почвы подзолистого типа (еловый и сосновый лес) - с другой.

Интересным с точки зрения биодиагностики является вертикальное распределение тестацид по профилю почвы. В глинистых, затопляемых или засоленных почвах они встречаются в нижележащих горизонтах, где воздействие неблагоприятных условий слабее. Закономерности вертикального распространения, по мнению D. Chardez (1962), тесно связаны с типом почвы и могут служить даже более чутким индикатором типа почв, чем видовое разнообразие.

С глубиной усиливается качественное и количественное

обеднение фауны. Если в подстилке комплексы тестаид носят смешанный характер и состоят из представителей водной, моховой и почвенной фауны, то на глубине 20–50 см преобладает популяция одного из типичных педобионтов – *Plagiopyxis*. Увеличение количества *Plagiopyxis* в горизонте A_1 (рис.5) отмечает также L.Bonnet (1961a). Нижним уровнем распространения раковинных корненожек D.Chardez считает нижнюю границу горизонта A_2 лесных почв, что соответствует 30–35 см. W.Schönborn (1962) не обнаружил раковинных амёб глубже 15 см в буковом лесу и 10 см – в бору. J.Stout (1963) отметил 21 вид тестаид в органических горизонтах и только 9 – в минеральном слое почвы.

В подзолистых почвах Московской и Калининской областей численность раковинных амёб в опаде (A_0L) была невелика – 1–2 тыс./г свежего субстрата. В полуразложившейся подстилке (A_0F) она увеличивалась до 6–7 тыс., а в гумусовом горизонте (A_1) достигала лишь 2–3 тыс. В промежуточном слое A_1A_2 встречались единичные экземпляры тестаид, в горизонте A_2 они отсутствовали. Распространение их в условиях дерново-подзолистых почв, следовательно, ограничено верхними горизонтами (0–15 см) и коррелирует с содержанием гумуса (рис.6), падающим от 3–4,5% в горизонте A_1 до долей процента в горизонте A_1A_2 (Гельцер, Корганова, 1976; Корганова, 1976). Подобный же характер распространения раковинных корненожек в дерново-подзолистых почвах Московской обл. приводят Н.В. Кордэ и О.И. Чибисова (1973).

До последнего времени специальных работ по фауне почвенных тестаид в СССР не проводилось. Списки раковинных корненожек страны в работах 20–30-х годов насчитывали лишь 3–4 десятка видов (Гельцер, Корганова, 1975). В последние годы в лаборатории почвенной зоологии ИЭМЭЖ АН СССР, на факультете почвоведения и биологическом факультете МГУ проводятся исследования эколога-фаунистического направления с применением специальных методик. В результате фауна тестаид почв СССР в настоящее время насчитывает 173 вида и подвида (табл.2) и обнаруживает сходство с фауной других стран Европы, где насчитывается ~ 200 видов.

В заключение отметим, что приуроченность некоторых *Tes-tacida* к определенным типам почв, их чуткая реакция на колебания окружающих условий, выражающаяся в изменении численности и видового состава населения, а также морфологии раковинки, выделяют их из прочих групп простейших как удобный объект для биологической характеристики и диагностики почв. Длительная сохранность в почвах и прочность раковинки

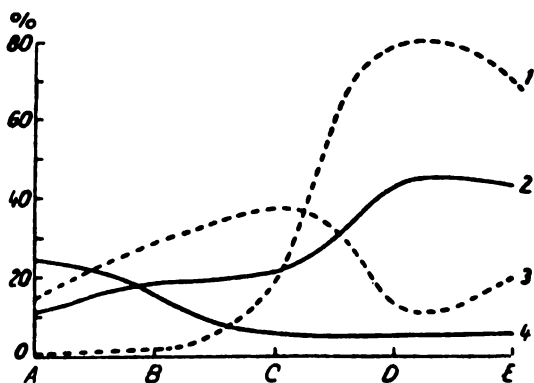


Рис.5. Изменение соотношения численности *Plagioryxis* и *Centropyxis* (в % от общего числа особей) в почвенных горизонтах. Ордината: % *Plagioryxis* (кривые 1,2) и *Centropyxis* (кривые 3,4); абсцисса: А, В - горизонт A_0 , С - начало горизонта A_1 , D, E - продолжение горизонта A_1 . Кривые 1 и 3 - прикорневая зона *Pinus uncinata* около Фон-Рамё; кривые 2 и 4 - почва под *Ulex aquifilium* в резервате Ля-Массан

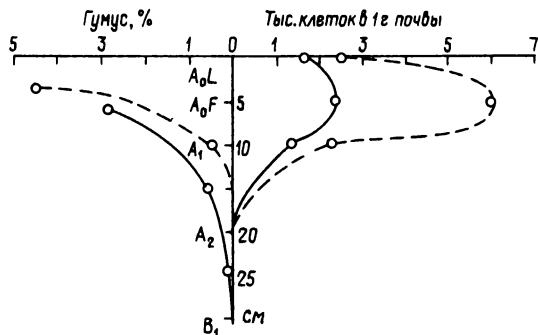


Рис.6. Количественное распределение гумуса и тестацид по профилю дерново-подзолистой почвы. Сплошная линия - Калининская обл., пунктирная линия - Московская обл.

позволяет применять такие приемы исследования, при которых "голые" формы неразличимы.

Несмотря на то, что мы располагаем пока еще весьма ограниченными и отрывочными сведениями о населении тестацид

в почвах нашей страны, выявляющаяся взаимосвязь между особенностями этих почв и составом населения тестацид позволяет рассматривать эту группу как весьма перспективную для широкого круга почвенно-биологических исследований.

Таблица 2

Раковинные корненожки в почвах СССР
(по Ю.Г. Гельцеру и Г.А. Коргановой, 1976)

Виды	Регионы*	Виды	Регионы*
<i>Cochliopodium minutum</i> West	2	<i>C. halophila</i> Bonnet	1,3
<i>C. opalinum</i> Pen.	4	<i>C. laevigata</i> Pen.	2
<i>Cochliopodium</i> sp.	4	<i>C. marsupiformis</i> (Wall.) Defl.	5
<i>Arcella arenaria</i> Greeff	1, 5	<i>C. minuta</i> Defl.	5
<i>A. arenaria sphagnicola</i> Defl.	1	<i>C. orbicularis</i> Defl.	2,3
<i>A. artocrea aplanata</i> Grosz.	2	<i>C. plagiostoma</i> Bonnet et Thomas	1,2,3,5
<i>A. catinus</i> Pen.	2	<i>C. plagiostoma terri-</i> <i>cola</i> Bonnet et Thomas	1,5
<i>A. discoides</i> Ehrbg.	2	<i>C. platystoma</i> (Pen.) Defl.	1,3,5
<i>A. discoides foveosa</i> Playf.	1,5	<i>C. sylvatica</i> (Defl.) Thomas	1,2,3,5
<i>A. excavata</i> Cunning.	1	<i>C. sylvatica globu-</i> <i>losa</i> Bonnet	1,2,3
<i>A. vulgaris</i> Ehrbg.	2	<i>C. sylvatica minor</i> Bonnet et Thomas	1,2,3,5
<i>Arcella</i> sp.	2	<i>C. vandeli sinuata</i> Bonnet	1,5
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrbg.) Stein	1,3,5	<i>Centropyxis</i> sp.	1,3
<i>C. aerophila</i> Defl.	1,2,3,5	<i>Cyclopyxis ambigua</i> Bonnet et Thomas	1,2,3,5
<i>C. aerophila sphagnicola</i> Defl.	1,2,3,5	<i>C. arcelloides</i> (Pen.) Defl.	2
<i>C. cassis</i> Wallich	1,3,5	<i>C. eurystoma</i> Defl.	1,2,3,5
<i>C. cryptostoma</i> Bonnet	2		
<i>C. deflandriana</i> Bonnet	1,3,5		
<i>C. discoides</i> Pen.	3		
<i>C. ecornis</i> Leidy	1,3,5		
<i>C. elongata</i> (Pen.) Thomas	2,3		
<i>C. gibbosa</i> Rampi	1		

Виды	Регионы	Виды	Регионы
<i>C. eurystoma gauthieriana</i> Bonnet et Thomas	5	<i>P. oblonga</i> Bonnet et Thomas	1,2,5
<i>C. eurystoma parvula</i> Bonnet et Thomas	1,2,5	<i>P. oblonga cryptostoma</i> Bonnet et Thomas	2
<i>C. kahli</i> Defl.	1,2,3,5	<i>P. penardi</i> Thomas	1,2,3
<i>C. kahli cyclostoma</i> Bonnet et Thomas	2,3,5	<i>P. penardi oblonga</i> Bonnet	1,2,3,5
<i>Cyclopyxis</i> sp.	1	<i>Plagiopyxis</i> sp.	1
<i>Trigonopyxis arcula</i> (Leidy) Pen.	1,2,5	<i>Diffugia arcula</i> Leidy	4
<i>T. arcula major</i> Chardez	1,5	<i>D. bryophila</i> (Pen.) Jung	2,3,5
<i>Trigonopyxis</i> sp.	2	<i>D. constricta</i> (Ehrbg.) Leidy	4
<i>Bullinularia gracilis</i> Thomas	1	<i>D. globulus</i> (Ehrbg.) Hopk.	4
<i>B. indica</i> Pen.	1	<i>D. globulosa</i> Duj.	2,3,5
<i>B. pulchella</i> Schönborn	1	<i>D. fallax</i> Pen.	5
<i>Geopyxella sylvicola</i> Bonnet et Thomas	1	<i>D. lucida</i> Pen.	3
<i>G. sylvicola parva</i> Bonnet	2	<i>D. oblonga</i> Ehrbg.	2,3,4,5
<i>Oopyxis cophostoma</i> Jung	5	<i>D. oblonga cylindrus</i> Thomas	5
<i>Schwabia terricola</i> Bonnet et Thomas	1,2,3	<i>D. oblonga lacustris</i> Pen.	5
<i>Proplagiopyxis</i> sp.	1	<i>D. oblonga lata</i> Jung	5
<i>Plagiopyxis angularis</i> Bonnet	1	<i>D. oblonga longicollis</i> Gassovskij	2
<i>P. bathistoma</i> Bonnet	5	<i>D. sarissa</i> Li sun Tai	5
<i>P. callida</i> Pen.	1,2,5	<i>Pontigulasia bigibbosa</i> Pen.	5
<i>P. callida grandis</i> Thomas	1,2,5	<i>P. incisa</i> Rhumbler	5
<i>P. declivis</i> Thomas	1,2,3,5	<i>Nebela bohémica</i> Taranek	1,2
<i>P. glyphostoma</i> Bonnet	3	<i>N. collaris</i> (Ehrbg.) Leidy	1,2
<i>P. intermedia</i> Bonnet	1,2,3,5	<i>N. dentistoma</i> Pen.	2,5
<i>P. labiata</i> Pen.	3	<i>N. lageniformis</i> Pen.	1,2
<i>P. minuta</i> Bonnet	1,2,3	<i>N. lageniformis minor</i> Wailes	1
<i>P. minuta oblonga</i> Bonnet	2	<i>N. marginata</i> Pen.	5

Виды	Регионы	Виды	Регионы
<i>N. penardiana</i> Defl.	2	<i>E. compressa</i> Carter	2
<i>N. retorta</i> (Leidy) Stepanek	2	<i>E. compressa glabra</i> Wailes	2
<i>N. scotica</i> Brown	1	<i>E. cristata</i> Leidy	2,5
<i>N. tinctoria</i> Leidy	2	<i>E. cristata decora</i> Jung	5
<i>N. tinctoria stenostoma</i> Jung	2	<i>E. curvata oyei</i> (Oye) Decl.	1
<i>N. wailesi</i> Defl.	2	<i>E. cuspidata</i> Bonnet	1,2,5
<i>Nebela</i> sp.	2	<i>E. denticulata</i> Brown	2
<i>Quadrullella symmet-</i> <i>rica</i> Wallich (Schulz)	2	<i>E. dolioliformis</i> Bonnet	1,2
<i>Hyalosphenia minuta</i> Cash	2	<i>E. loevis</i> (Ehrbg.) Perty	1,2,4,5
<i>H. subflava</i> Cash	2	<i>E. loevis lanceolata</i> Playf.	1
<i>Heleopera petricola</i> Leidy	2	<i>E. polylepis</i> Bonnet et Thomas	1,2,5
<i>H. petricola humicola</i> Bonnet et Thomas	2	<i>E. pseudociliata</i> Chardez	1,2,5
<i>H. petricola amethy-</i> <i>stea</i> Pen.	2	<i>E. pseudociliata</i> <i>glabra</i> Chardez	1,2
<i>H. picta</i> Leidy	1,5	<i>E. recurvispina</i> Jung	1,5
<i>H. sylvatica</i> Pen.	2,3	<i>E. rotunda</i> Wailes	1,2,5
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertw. et Less.) Hopk.	1,2,3,5	<i>E. strigosa</i> (Ehrbg.) Leidy	1,2
<i>Ph. paradoxa alta</i> Bonnet et Thomas	2	<i>E. strigosa glabra</i> Wailes	1,2,5
<i>Diffugiella oviformis</i> (Pen.) Bonnet et Thomas	2	<i>E. strigosa muscorum</i> Wailes	2
<i>Wailesella eboracen-</i> <i>sis</i> (Wailes) Defl.	2	<i>E. tuberculata</i> Duj. <i>(Taran.) Hopk.</i>	2,4
<i>Euglypha acanthophora</i> (Ehrbg.) Perty	2	<i>E. tuberculata minor</i> <i>umbilicata</i> Bonnet	2
<i>E. alveolata</i> Duj.	4	<i>Euglyphella elegans</i> Schönborn	2
<i>E. bryophila</i> Brown	4	<i>Tracheleuglypha acolla</i> Bonnet et Thomas	1,2,5
<i>E. ciliata</i> (Ehrbg.) Leidy	1,2,5	<i>T. acolla aspera</i> Bonnet et Thomas	1,2,5
<i>E. ciliata glabra</i> Wailes	1,2,5	<i>T. acolla f. stenostoma</i> Chardez	2

Виды	Регионы	Виды	Регионы
<i>T. dentata</i> (Vjedov.) Defl.	1,2,5	<i>C. dubium orbicularis</i>	
<i>Placocista lens</i> Pen.	1,2	Pen.	2
<i>Assulina muscorum</i>		<i>C. dubium terricola</i>	
Greeff	1,2,5	Schönborn	1,5
<i>A. muscorum penardi</i>		<i>C. pulchellum</i> Pen.	1,2,5
Chardez	1	<i>Sphenoderia fissirost-</i>	
<i>A. seminulum</i> (Ehrbg.)		ris Pen.	2
Leidy	1,2	<i>S. minuta</i> Defl.	5
<i>Trinema complanatum</i>		<i>Sphenoderia</i> sp.	1
Pen.	1,2,4,5	<i>Euglyphellopsis deli-</i>	
		catula Valk.	1,5
<i>T. complanatum aereo-</i>		<i>Matsakision cassagnai</i>	
<i>phila</i> Decl.	1,5	Bonnet	1
<i>T. complanatum</i>		<i>Amphitrema stenostoma</i>	
<i>globulosa</i> Chardez	2	Nuss.	2
<i>T. enchelys</i> (Ehrbg.)		<i>Lecythium hyalinum</i>	
Leidy	1,2,4,5	(Ehrbg.) Hertw. et	
<i>T. lineare</i> Pen.	1,2,3,4,5	Less.	3,4
<i>T. lineare truncatum</i>		<i>Chlamydophris sterco-</i>	
Chardez	1	rea Cienk.	2,4
<i>T. lineare terricola</i>		<i>Chlamydophris</i> sp.	1,2
Decl.	2	<i>Pseudodiffugia graci-</i>	
<i>T. penardi</i> Thomas et		lis Schlumb.	2,5
Chardez	2	<i>P. gracilis terricola</i>	
<i>T. verrucosa</i> Francé	3	Bonnet et Thomas	2,3
<i>Trinema</i> sp.	1,2	<i>Microgromia socialis</i>	
<i>Corythion delamarei</i>		Cash.	1,3
Bonnet et Thomas	1,2,5	<i>Microgromia</i> sp.	4
<i>C. dubium</i> Taranek	1,2,5	<i>Microcometes</i> sp.	4

* 1 - Север и Северо-Запад Европейской части СССР: торфяная почва верховых болот, подзолистая, торфянисто-слабоподзолистая, перегнойная, дерново-карбонатная, дерново-подзолистые, поддубица (Yakimoff, Zeren, 1924, 1926; Ратькова, 1971-цит. по Корда, Чибисова, 1973; Корганова, 1975).

2 - Центр Европейской части СССР: подзолистые, дерново-подзолистые почвы (Гельцер, 1967; Корда, Чибисова, 1973; Корганова, 1975а, 1976; Алексеев, 1976).

3 - Центрально-черноземная область: почвы перегнойно-глеевая, солоды луговая, черноземно-луговая, черноземы, солонец (Божко, 1937, 1940; Корганова, 1975а; Гельцер, Корганова, 1976).

4 - Средняя Азия: сероземы (Беляева, 1927, 1930; Бродский, 1935).

5 - Западная Сибирь: почвы дерново-подзолистые, дерново-луговая, болотная (Ратькова, 1971; цит. по Корда, Чибисова, 1973)

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Д.А. Раковинные амебы (*Testacida, Protozoa*) в почвах еловых лесов подзоны южной тайги. В сб. "Биологическая диагностика почв (Тезисы докладов Всесоюзного совещания "Проблемы и методы биологической диагностики почв)". М., "Наука", 1976, 13.
2. Беляева К.В. К вопросу о протистофауне почв. "Вестн. ирригации", 1927, № 1, 71-80.
3. Беляева К.В. Протистофауна почв некоторых районов Средней Азии. "Тр. Ак-Кавакской опытно-оросит. ст." 1930, вып. 7, 68-88.
4. Божко М.П. Протистофауна каштановых грунтов в посушливого степу Асканія-нова. "Харків. в. держ. унів., праці Н.-Д. зоол.-биол. ин-ту", 1937, 4, 248-265.
5. Божко М.П. Матеріали до характеристики протистофауны солонцюватих ґрунтів в на цілині; та в умовах меліорації. "Харків. держ. унів., праці Н.-Д. зоол.-биол. ин-ту", 1940, 8-9, 295-340.
6. Бродский А.Л. *Protozoa* почвы и их роль в почвенных процессах. "Бюл. Среднеаз. гос. ун-та", 1935, № 3, вып. 20, 99-181.
7. Гельцер Ю.Г. Сравнительная характеристика протозойной фауны ризосферы некоторых сельскохозяйственных растений на дерново-подзолистой почве. В сб. "Повышение плодородия почв нечерноземной полосы, в. 3". Изд-во МГУ, 1967, 135-143.
8. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А. Раковинные корненожки (*Testacida*) в почвах СССР. В сб. "Проблемы сельскохозяйственной науки в Московском университете". Изд-во МГУ, 1975, 335-343.
9. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А. Почвообитающие раковинные корненожки (*Protozoa, Testacida*) и их индикационное значение. В сб. "Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв". М., "Наука", 1976, 116-140.
10. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М., "Наука", 1965, 275 с.
11. Корганова Г.А. О видовом составе раковинных корненожек (*Protozoa, Testacida*) в некоторых почвах Тамбовской обл. В сб. "Материалы симп. "Динамика микробиологических процессов в почве." Ч. II. Таллин, 1974, 171-175.
12. Корганова Г.А. Раковинные корненожки (*Testacida*) некоторых почв Европейской части СССР. "Pedobiologia", 1975a, 15, №6, 425-431.
13. Корганова Г.А. Исследование почвенных простейших. В сб. "Методы почвенно-зоологических исследований". М., "Наука", 1975b, 54-72.
14. Корганова Г.А. Фауна тестацид почвы ельника. В сб. "Материалы II Всесоюзного съезда протозоологов". Киев, "Наукова думка", 1976, 70.
15. Корганова Г.А. Адаптационные особенности почвообитающих раковинных амеб (*Protozoa, Testacida*). В сб. "Адаптация почвенных животных к условиям среды". М., "Наука", 1977, 82-101.

16. Кордэ Н.В., Чибисова О.И. Микронаселение почвы основных типов леса Подмосковья – Раковинные амебы – Testacida. В сб. "Лесоводственные исследования в Серебряноборском опытном лесничестве". М., "Наука", 1973, 167–174.
17. Шенборн В. Изучение эволюции на примере раковинных амеб (Testacea). "Ж. общ. биол.", 1971, 32, № 5, 530–540.
18. Bamforth S.S. The numbers and proportions of Testacea and Ciliates in litter and soil. "J. Protozool.", 1971, 18, № 1, 24–28.
19. Bonnet L. Quelques aspects des populations thécamoebiennes endogées. "Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse", 1959, 94, 413–428.
20. Bonnet L. Caractères généraux des population thécamoebienns endogées. "Pedobiologia", 1961a, 1, № 1, 6–24.
21. Bonnet L. Les Thécamoebiens, indicateurs pedologiques et la notion de climax. "Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse", 1961b, 96, 80–86.
22. Bonnet L. Le peuplement Thécamoebiens du sols. "Rev. Ecol. Biol. Sol.", 1964, 1, 123–408.
23. Bonnet L. Aspect généraux du peuplement thécamoebiens édaphique de l'Afrique intertropicale. "Publ. cult. Co. Diam. Ang. Lisbon.", 1969, 81, 137–178.
24. Bonnet L. Les Distomatopyxidae fam. nov. et la structure diplostome chez les Thécamoebiens (Rhizopoda, Testacea). "C.r. Acad. sci. Paris", 1970, 217, 1189–1191.
25. Bonnet L. Les Lamtopyxidae fam. nov. et la structure propilostome chez les Thécamoebiens (Rhizipoda, Testacea). "C.r. Acad. sci. Paris, sér. D.", 1974a, 278, 2935–2937.
26. Bonnet L. Quelques aspects du peuplement thécamoebien des sols de truffières. "Protistologica", 1974b, 10, № 3, 281–291.
27. Bonnet L. Types morphologiques, écologie et évolution de la théque chez les Thécamoebiens. Ibid, 1975, 11, № 3, 363–378.
28. Bonnet L. Le peuplement thécamoebien édaphique de la Cote-d'Ivoire. Sols de la région de Lamto. Ibid., 1976, 12, № 4, 539–554.
29. Bonnet L., Thomas R. Faune terresrte et d'eau douce des Pyrénées-Orientales: V. Thécamoebiens du sol. "Vie et Milieu", 1960, 5, 1–103.
30. Chardez D. Thécamoebiens des terres de Belgique (I). "Hydrobiologia", 1959, 14, № 1, 72–78.
31. Chardez D. Etude compare des Thécamoebiens de trois millieux differents. "Bull. Inst. agron. et stat. rech. Gembloux", 1960a, 28, 132–138.
32. Chardez D. Introduction à l'étude des Thécamoebiens du sol. Ibid., 1960b, 28, 118–131.
33. Chardez D. Sur les Thecamoebiens des sols forrestiers du Sart-Tilman (Liège). Ibid., 1962, 30, 263–272.
34. Chardez D. Écologie générale des Thécamoebiens (Rhizopoda Testacea). Ibid., 1965, 33, 307–341.
35. Charlez D. Observations sur le repeuplement par les Thécamoebiens d'un étang fortement pollue des insecticides. Ibid. 1968, 111, № 3, 389–391.

36. Chardez D., Leclercq J. Variabilité des populations d'Euglypha strigosa (Ehrbg.) Leidy et fonction de l'habitat. Ibid. 1963, 31, № 1, 21-27.
37. Coûteaux M.-M. Distribution des Thécamoebiens de la litière et de l'humus de deux sols forestier d'humus brut. "Pedobiologia", 1972, 12, № 4, 237-243.
38. Coûteaux M.-M. Quelques aspects des relations entre les Thécamoebiens et les sols. "Rev. Ecol. Biol. Sol.", 1975, 12(1), 45-55.
39. Coûteaux M.-M. Dynamisme de l'équilibre des Thécamoebiens dans quelques sols climaciques. "Mém. Mus. nat. hist. natur.", 1976a, Série A, Zoologie, XCVI, 1-183.
40. Coûteaux M.-M. Le peuplement thécamoebien du sol et la nature de l'eau disponible. "Bull. Ecol.", 1976b, 7, № 2, 197-206.
41. Hausmann K. Schalenamöben im Raster-Elektronenmikroskop. "Mikrokosmos", 1973, 62, № 8, 234-238.
42. Heal O.W. Morphological variation in certain Testacea (Rhizopoda, Protozoa). "Arch. protistenk.", 1963, 106, 351-368.
43. Heal O.W. Observations on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa; Rhizopoda) in Sphagnum. "J. Anim. Ecol.", 1964, 33, 395-412.
44. Hedley R.H., Ogden C.C., Kraft J.I. Observations on clonal cultures of Euglypha acanthophora and Euglypha strigosa (Testacea: Protozoa). "Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Zool.", 1974, 27, № 2, 103-111.
45. Jeanson C., Coûteaux M.-M. Microanalyse élémentaire de la teque de thécamoebiens du genre Euglypha. "C.r. Acad. sci.", 1977, D284, № 19, 1895-1898.
46. Korganova G.A., Geltser Ju.G. Stained smears for the study of soil Testacids. "Pedobiologia", 1977, 17, 222-225.
47. Lousier D. Taxonomy and Ecology of Testacea (Rhizopoda) in Rocky Mountain soils. M. Sci. Thesis, Univ. Calgary, Canada, 1972, 159 p.
48. Lousier D. Response of soil Testacea to soil moisture fluctuations. "Soil Biol. Biochem.", 1974, 6, 235-239.
49. Mountford M.D. An index of similarity and its application to classificatory problems. In "Progress in Soil Zool.", London, Butterworth's, 1962, 43-50.
50. Rosa K. Mikroedafon im degradierten Kieferbestand und in Töpfen auf tertiärem Sand in Nova Ves bei České Budejovice. "Acta Univ. Carol., Biol. Suppl.", 1962, 7-30.
51. Rosa K. Der Beitrag zur Forschung des Mikroedafons der Waldboden im Brdy-Gebirge. "Sborn. Vys. Skol. zem. v. Praze, Fakulta agronom., Ročník", 1968, 41-58.
52. Schönborn W. Zur Ökologie der shagnikolen, bryokolen und terrikolen Testaceen. "Limnologica", 1962, 1, 231-254.
53. Schönborn W. Untersuchungen über die Ernährung bodenbewohnender Testaceen. "Pedobiologia", 1965, 5, № 3, 205-210.
54. Schönborn W. Beschaltene Amöben (Testacea). Wittenberg Lutherstadt, A. Ziemsen Verlag., 1966, 112 s.

55. Schönborn W. Taxonomisch-Faunistische Probleme bei der Besiedlung des Bodens an Hand der beschalteten Amöben (Testacea). "Pedobiologia", 1968, 8, 23-29.
56. Schönborn W. Humusform und Testaceen-Besatz. Ibid., 1973, 13, 353-360.
57. Stout J.D. Some observations on the Protozoa of some Beechwood soils on the Chiltern Hills. "J. Anim. Ecol.", 1963, 32, 281-287.
58. Stout J.D. Protozoa. In "Biol. of plant litter decomposition", 1, 2. London, New York, 1974, 775p.
59. Thomas R. Le genre Plagiopyxis Penard. "Hydrobiologia", 1958, 10, 198-214.
60. Thomas R. Thécamoebiens musicoles et terricoles: notions d'écologie générale et comparative. "Soc. Linn. Bordeaux", 1959, 97, 1-27.
61. Varga L. Über die Mikrofauna dieses degradierten (solodierten) Solonetzbodens der "Hortobagy"-Steppe. "Agrokem. es talaj.", 1960, 9, № 2, 237-244.
62. Volz P. Untersuchungen über die Microfauna des Waldbodens. "Zool. Jahrb.", 1951, 79, 514-566.
63. Yakimoff M.L., Zeren S. Contribution a l'étude des protozoaires des sols de Russia, I commun., Les protozoaires du sol de Petrograde. "Zentralbl. Bact.", 1924, Abt. 11, 63, 33-57.
64. Yakimoff M.L., Zeren S. Contribution a l'étude des protozoaires des sols de Russia, 2-me commun. Ibid., 1926, Abt. 11, 67, 16-24.

СОДЕРЖАНИЕ

От редактора	5
М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ	8
Д.А. Криволицкий. Панцирные клещи как индикатор почвенных условий	70
М.С. Гиляров, Н.Т. Залесская. Возможность использования энхитреид в биодиагностике почв	135
Г.А. Корганова. Раковинные корненожки (Protozoa, Testacida) как показатель почвенных условий	153

Технический редактор Э.Е. Пападопулос

В набор 23/V -1978 г.	В печать 3/III-1978 г.
Формат 60×90 1/16	Печ.л. 11,25 Уч.-изд.л. 10,90
Тираж 750 экз.	Цена 1р.70к. Заказ 3943

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ
Люберцы, Октябрьский проспект, 403

УДК 577.4+591.13+591.542.2+592

Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ. "Зоология беспозвоночных. Том 5 (Почвенная зоология)" (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М., 1978, библи. 259.

Обзор литературы по основным аспектам изучения деятельности беспозвоночных в почве и их участия в процессах разложения растительных остатков, гумификации и минерализации органического вещества. Дано краткое описание основных методов количественной оценки роли животных в этих процессах. Приводится характеристика пищевых связей основных групп почвенных беспозвоночных и их взаимоотношений с сапротрофной микрофлорой растительных остатков. Отмечены различия состава и численности животного населения в почвах разных природных зон на примере Европейской части СССР. Обсуждаются функциональные особенности деятельности отдельных форм животных и количественные показатели их активности при разложении растительных остатков в почве.

УДК 577.4+591.524.2+591.9+595.423

Криволицкий Д.А. Панцирные клещи как индикатор почвенных условий. "Зоология беспозвоночных. Том 5 (Почвенная зоология)" (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М., 1978, библи. 194.

Обзор литературы по фауне и структуре населения панцирных клещей в зональных типах почв СССР на плакорах под естественной растительностью. Показано, что во всех подзонах тундры и тайги, в смешанных и широколиственных лесах, лесостепи, степи, полупустынях, пустынях, сухих и влажных субтропиках явственно различается население оribатид по общему уровню численности, глубине и характеру вертикального размещения в почве, биомассе и продукции в течение года, спектру жизненных форм и соотношению фаунистических комплексов. Высокая устойчивая численность, широкое распространение, большое видовое разнообразие и легкость сбора массового материала, а также проведения количественных учетов в полевых условиях делают оribатид одним из удобнейших объектов для экологических и биогеографических исследований.

УДК 577.4+591.524.2+595.142.35

Гиляров М.С., Залесская Н.Т. Возможность использования энхитреид в биодиагностике почв. "Зоология беспозвоночных. Том 5 (Почвенная зоология)" (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М., 1978, библи. 69

Обзор литературных данных о сравнительной численности и биомассе энхитреид в разных зонах, особенностях экологии, роли в разложении органических остатков в сравнении с другими группами почвенной мезофауны, методах учета. Выделяются виды и их комплексы, характерные для разных районов и типов почв, пригодные для диагностики почвенных условий.

УДК 577.4+591.524.2+593.11

Корганова Г.А. Раковинные корненожки (Protozoa, Testacida) как показатель почвенных условий. "Зоология беспозвоночных. Том 5 (Почвенная зоология)" (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М., 1978, библи. 64.

Приводится обзор литературы по экологии почвенных тестацид и связи фауны с условиями обитания—влажностью, растительным покровом, химическими свойствами и строением почвенных горизонтов. Дается список видов и подвидов раковинных амёб почв СССР.