

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631:461

ДИНАМИКА ЗООМИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ ПРИ РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ОПАДА В ЕЛЬНИКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ*

© 2011 г. А. А. Рахлеева¹, Т. А. Семенова², Б. Р. Стриганова², В. А. Терехова²

¹Факультет почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова, 119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

119071, Москва, Ленинский пр., 33

e-mail: testacea@mail.ru

Поступила в редакцию 15.05.2009 г.

В условиях полевого опыта проводили сравнительные исследования изменений состава и обилия почвообитающих беспозвоночных (микроартропод, нематод, раковинных амёб) и микромицетов в процессе разложения хвойного и листового опада в двух типах ельников на белоподзолистой и бурой лесной почвах. Анализ деструкционной динамики выявил корреляцию между скоростью потери массы опада и уровнями обилия микроартропод и раковинных амёб в разлагающихся растительных остатках. Наибольшая амплитуда сезонных колебаний численности отмечена у микромицетов и нематод в сравнении с раковинными амёбами и микроартроподами. В комплексах микромицетов и беспозвоночных установлена смена доминантов на разных стадиях деструкции. Показано, что состав опада — основной фактор, оказывающий влияние на состав и обилие зоомикробного комплекса деструкторов. Тип биогеоценоза слабее влияет на показатели обилия педобионтов, но в значительной степени определяет их таксономический состав. Отмечена достоверная обратная корреляция между численностью микромицетов и мелких почвенных беспозвоночных.

ВВЕДЕНИЕ

В таежных лесах длительность полного разложения хвойного и листового опада разных пород деревьев составляет от 3 до 10 лет и более [4, 25, 26]. Деструкция и биохимические преобразования органических остатков сопровождаются сукцессионными изменениями состава почвенных организмов, непосредственно участвующих в этих процессах. Сукцессионные закономерности сапрофильного зоомикробного комплекса детально исследованы на примере активности микроскопических грибов и беспозвоночных животных в ходе разложения органического материала [2, 6, 15, 20, 22, 23, 27, 28]. Отмечено, что деструкция стойких лигноцеллюлозных растительных веществ в природе осуществляется главным образом базидиальными и сумчатыми грибами, особенно на поздних стадиях [21]. На начальных этапах в регуляции процесса разложения растительных остатков активно участвуют микромицеты и беспозвоночные животные. Исследование их взаимодействий, до сих пор мало изученные, представляет интерес для понимания функциональной структуры трофических сетей в почве. Микромицеты, участвующие в трансформации органических остатков, служат источником питания для многих групп почвенных беспозвоноч-

ных-микробофагов [1, 12, 17]. Поэтому выявление закономерностей конвейерной утилизации растительных остатков микромицетами и беспозвоночными животными позволяет выявить характер функционирования почвенного сапроблока в целом.

Исследования деструкции органических остатков в природных условиях, которые проводились в течение ряда лет в южно-таежных ельниках Центрально-лесного заповедника, выявили основные тренды и последовательности биохимических превращений органических остатков [10, 19]. Было проведено также изучение динамики отдельных групп педобионтов в ходе деструкции растительного опада древесных пород [8, 9, 14]. Однако в этих работах не рассматривались функциональные взаимоотношения основных групп организмов, участвующих в детритных пищевых цепях. В частности, не проводился сопряженный анализ динамики микромицетов и беспозвоночных в ходе разложения растительных остатков в разных типах почв, в условиях разных типов лесных биоценозов.

Целью данного исследования является сравнительный анализ динамики ключевых групп биодеструкторов (микромицетов и беспозвоночных животных) в ходе разложения растительного опада в лесных экосистемах, сформированных на разных типах почв. Выявление различий пространственно-временных изменений состава

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 02-04-48470-а, 02-04-48870-а, а также программы "Биоразнообразие".

почвенного сапроблока позволит вскрыть биотические механизмы регуляции активности мико- и зообиоты на разных стадиях разложения растительного опада, а также оценить вес таких модифицирующих факторов, как почвенные условия и вид растительных остатков.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работа проведена в Центральном-лесном государственном природном биосферном заповеднике (ЦЛПБЗ) Тверской обл., на экспериментальных площадках, выбранных для проведения комплексных биогеоценотических исследований структурно-функциональной организации южно-таежных лесов [18]. Для полевого эксперимента по изучению биогенной деструкции были выбраны два модельных участка, кардинально различающихся по растительности и почвенным условиям.

I. Ельник бореального типа (ЕлБ) сфагново-зеленомошно-черничный. В заповеднике такие ельники встречаются преимущественно на белоподзолистых почвах. Эти почвы испытывают длительное переувлажнение в весенне-осенний период. Значительную часть участка занимают торфянисто-белоподзолистые почвы, отличающиеся более сильным увлажнением. Для профиля белоподзолистых почв характерно наличие мощной оторфованной подстилки (до 15 см), оподзоленного горизонта и отсутствие гумусового горизонта. В ельнике выделены две экспериментальные площадки, на которых были заложены пробы опада на разложение: ЕлБ_х (с пробами хвойного опада) и ЕлБ_л (с пробами листового опада).

II. Ельник неморального типа (ЕлН) зеленчуково-кисличный, характерный для буроземных почв в данном районе. В профиле буроземов практически отсутствует оподзоленный горизонт вследствие преобладания бокового внутрипочвенного стока, что приводит к отсутствию застоя влаги. Профиль слабо дифференцирован, с выраженным подстилочным (мощностью до 4 см) и гумусовым (мощностью 5–8 см) горизонтами: осветленный горизонт отсутствует. На этом участке были заложены пробные площадки ЕлН_х и ЕлН_л*, где были размещены пробы хвойного и листового опада соответственно.

Изучение динамики почвенного населения проводилось методом “изоляции опада” [16]. Для опыта использовали хвою ели (*Picea abies*) и опад липы (*Tilia cordata*). Хвою (по 5 г) и листву (по 1 г сухого веса), помещали в плоские мешочки из нейлоновой сетки с диаметром ячеек 2 мм в верхней части и 0.5 мм в нижней. Диаметр ячеек верх-

ней стенки мешочков позволял беспрепятственно проникать внутрь мелким почвенным животным, включая ювенильных особей дождевых червей; малый диаметр ячеек нижней стенки мешочка обеспечивал сохранение хвои внутри мешочка. Мешочки с субстратами закладывали в ферментативный горизонт подстилки в почвах бореального ельника и на контакт ферментативного и гумусового горизонтов в почвах неморального ельника. Всего на каждом из четырех пробных участков было заложено по 60 стандартных мешочков с опадом. Учеты скорости потери массы опада и состава грибного и животного населения в пробах опада проводили через 1, 8, 9, 13, 20 и 24 месяца. Общая длительность наблюдений – с сентября 2002 г. по сентябрь 2004 г. В каждый срок учета изымали и обрабатывали по 10 мешочков. Во все сроки учетов, одновременно с отбором заложённых проб, на тех же участках отбирали пробы почвы для учетов состава отдельных групп животного населения и сезонной динамики его численности.

Выделение, учет и идентификацию микромицетов проводили стандартными микологическими методами [5]. Образцы почвы и экспериментального опада высевали из серийного разведения водной суспензии (1 : 100; 1 : 1000) на подкисленную (с целью подавления роста бактерий) агаризованную среду Чапека. Учет грибных колоний проводили на 5–7-е сутки, повторность трехкратная. Численность грибов выражали в КОЕ/г (число колониеобразующих единиц на 1 г воздушно-сухой навески образца).

Для учета численности раковинных амёб и нематод 1 г опада из экспериментального мешочка помещался в химический стакан на 150 мл, заливался водой, тщательно перемешивался, отфильтровывался через сито 0.25 мм и отстаивался в течение нескольких часов. Надосадочная жидкость сливалась, оставшееся количество водной суспензии отфильтрованного субстрата доводилось в стакане на 150 мл водой до 10 мл и окрашивалось карболовым эритрозином (5–8 капель) не менее суток. Затем 1 мл окрашенного субстрата помещали в малую чашку Петри, на которой была отмечена маркером площадь – 2 × 2 см. Это количество разбавлялось водой до нужного объема. Суспензия равномерно распределялась по дну чашки. Затем на обозначенной площади просчитывалось количество окрашенных тестаций и нематод. Полученное количество пересчитывали на площадь чашки, а затем на 1 г воздушно-сухой навески. При исследовании комплексов тестаций учитывали только живых особей.

Для учета микроартропод растительные остатки из экспериментальных мешков помещали для экстракции на термоэклекторы на 2 суток, фиксировали в 70° спирте. Их состав и обилие опре-

* Далее в таблицах и на рисунках использованы сокращенные названия площадок: ЕлБ_х; ЕлБ_л; ЕлН_х; ЕлН_л.

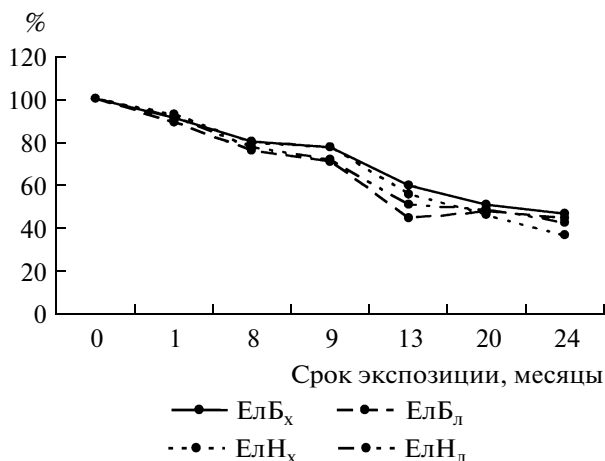


Рис. 1. Динамика потери веса опада в ходе опыта. Обозначения здесь и на рис. 2, 3: ЕлБ_х — ельник бореальный (заложена хвоя); ЕлБ_л — ельник бореальный (заложены листья); ЕлН_х — ельник неморальный (заложена хвоя); ЕлН_л — ельник неморальный (заложены листья).

деляли под биноклем МБС-10. Учеты микроартропод фоновых почв проводили по стандартной методике [3] в пробах подстилки объемом 125 см³, которые обрабатывали на термоэлектродных. Количество обнаруженных животных пересчитывали на 1 г воздушно-сухого материала для сравнения с результатами учета микроартропод в растительных остатках.

При определении потери массы опада, перед взвешиванием его высушивали и тщательно очищали от почвенного мелкозема. Скорость деструкции растительного материала рассчитывали как потерю массы за каждый конкретный период в процентах от массы в предыдущий срок учета [24]. Статистическая обработка полученных результатов проведена с использованием программ Microsoft Excel и Statistica-6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика потери массы опада. За два года эксперимента потеря веса составила более 50% во всех вариантах опыта (рис. 1), что, согласно литературным данным, соответствует слабо заторможенному типу разложения органических остатков, характерному для таежной зоны [4]. Более 40% массы опада теряется в первый год. Темп разложения в течение опыта менялся. Потеря веса обоих видов опада была несколько быстрее в неморальном ельнике, но к концу эксперимента разница в потере веса хвойного и листового опада не превышала 10%.

Скорость деструкции была относительно высока в течение первого осенне-зимнего периода и затем резко снижалась весной, что очевидно, бы-

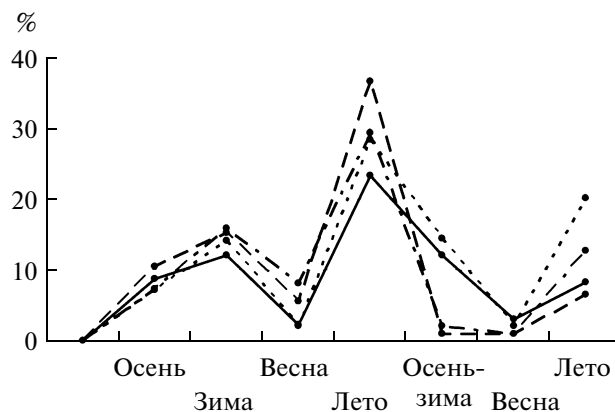


Рис. 2. Интенсивность разложения экспериментального опада на разных этапах опыта.

ло связано с переувлажнением почвы (рис. 2). Летом скорость деструкции достигала максимальных значений. Например, в белоподзолистой почве при разложении листьев она составила 37%. В следующий зимний период интенсивность разложения была низкой, но летом несколько повысилась. В частности, скорость разложения хвои на буроземе составила около 20% (рис. 2). К концу опыта в пробах опада оставалось менее 50% от начальной массы. Отмечено, что после первой зимы скорость разложения листового опада оставалась более высокой, чем скорость разложения хвои. Однако в течение второго весеннего периода разложение листьев прекратилось практически полностью, а в летний период подъем скорости деструкции листового опада оказался ниже по сравнению с таковым в хвойном опаде.

Выявленные различия определяются тем, что в течение первого года разложение тканей листового опада идет интенсивнее, чем хвои, что было отмечено в обоих модельных участках ельников. На второй год наблюдалось замедление темпов потери массы листового опада, от которого в экспериментальных мешках оставались лишь остатки проводящих тканей (жилки) и черешки. Эти компоненты опада с высоким содержанием лигнина разлагаются медленно и, практически, без участия беспозвоночных. В то же время, в хвойном опаде на второй год продолжалось разложение мезофильных тканей. Поэтому в конце 2-летнего опыта различия темпов потери веса в обоих видах опада несколько нивелировалось.

Динамика численности отдельных групп педобионтов. *Микромицеты.* В начале опыта на растительных остатках была отмечена высокая численность грибов (161.3–764.3 тыс. КОЕ/г). В процессе разложения органического материала численность микромицетов резко уменьшилась, более чем на порядок (рис. 3А). Это может быть связано с тем, что на начальном

этапе экспозиции исчезает ряд эпифитных микромицетов, ассоциированных с растительными субстратами до попадания их в почву, а также с трофической активностью почвенных беспозвоночных, заселяющих опад. В разных вариантах опыта общая численность микромицетов не превышала 70 тыс. КОЕ/г, но в листе, заложённой в белоподзолистую почву, она составляла всего 6 тыс. КОЕ/г. Расчет коэффициентов корреляции между численностью микромицетов и беспозвоночных показал отрицательную зависимость обилия грибов от всех групп нано- и микрофауны (табл. 1), что демонстрирует значение животных в регуляции состава биодеструкторов.

Раковинные амебы. Численность живых раковинных амеб на первых этапах эксперимента была низкой, и составляла не более 800 экз./г хвои и 1100 экз./г листьев (рис. 3Б, I). Следует отметить, что в опаде встречается и большое количество пустых раковинок тестаций, доля которых в таежных почвах может достигать 75% и более от общего количества раковинных амеб [13]. Рост численности тестаций в пробах опада был отмечен только через год после начала опыта. В опаде липы численность раковинных амеб в обоих типах ельников достигала в этот период максимальных значений и составляла 5500 экз./г, что существенно превышало их обилие в почве, где в тот же период она составляла около 3000 экз./г (рис. 3Б, II). В хвойном опаде численность раковинных амеб была меньше в несколько раз, чем в листе, и не превышала 2000 экз./г за весь период эксперимента (рис. 3Б, I). Количество тестаций в хвойном опаде, заложённом в неморальном ельнике, было больше, чем в бореальном. В то же время в пробах белоподзолистой почвы численность тестаций была выше, чем в буроземе (рис. 3Б, II).

На заключительных этапах опыта в опаде липы было отмечено снижение численности раковинных амеб, в то время как на остатках хвои продолжался некоторый рост численности тестаций, которая к концу опыта постепенно достигла уровня обилия, характерного для окружающей почвы.

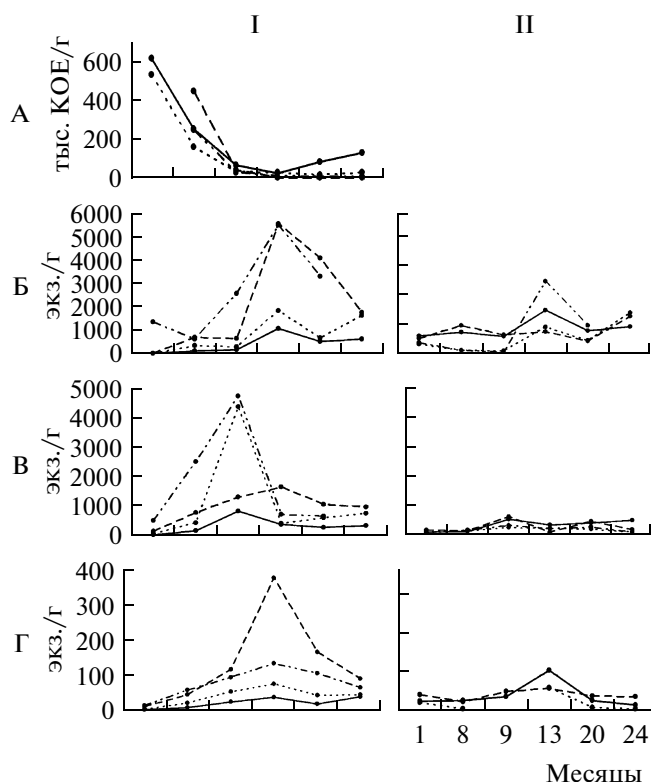


Рис. 3. Динамика численности: А — микромицетов, Б — тестаций, В — нематод, Г — микроартропод за период опыта в пробах: I — опада, II — почвы.

Таким образом, в хвое и на второй год продолжают активные биологические процессы разложения, что подтверждается динамикой потери массы хвойного опада.

Нематоды. Численность нематод в пробах опада большей частью превышала численность нематод в почве (рис. 3В, II). Обилие нематод резко возросло на первых этапах эксперимента. Особенно четко этот рост был выражен в пробах листового опада в неморальном ельнике. Здесь численность нематод в мае 2003 г. достигала 4700 экз./г (рис. 3В, I).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции между численностью групп исследованной биоты

Микромицеты, местообитание тип опада		Тестацы	Нематоды	Коллемболы	Клещи	
					орибатиды	мезостигматические
Ельник бореальный	хвоя	−0.69	−0.49	−0.3	−0.77	−0.62
	листва	−0.70	−0.63	−0.77	−0.73	−0.86
Ельник неморальный	хвоя	−0.57	−0.43	−0.71	−0.77	−0.83
	листва	−0.67	0.08	−0.44	−0.88	−0.76

Обилие нематод различалось в листовом опаде и хвое, где было существенно меньше. Эта разница четко проявилась и в пробах, заложенных в бореальном ельнике: численность нематод в пробах хвои была там более чем вдвое меньше, чем в опаде липы. К моменту завершения эксперимента показатели численности нематод в большинстве вариантов опыта уменьшались, но еще превышали обилие нематод в почве соответствующих участков. Исключением были пробы хвои в бореальном ельнике, где численность нематод была сопоставима с фоновыми значениями в почве (350 экз./г) (рис. 3В, II).

Микроартроподы. Пробы хвойного и листового опада заселялись клещами, коллемболами и другими группами мелких членистоногих, численность которых, независимо от вида опада, постепенно возрастала в первой половине опыта, и достигла максимальных значений через год (рис. 3Г, I). Наибольшая численность микроартропод была отмечена в опаде липы: в бореальном ельнике она составила более 350 экз./г, в то время как в неморальном ельнике — всего 130 экз./г. К концу второго года в пробах опада липы численность микроартропод постепенно уменьшалась, оставаясь выше фоновых значений (рис. 3Г, II). В пробах хвои численность микроартропод не превышала 70 экз./г. В хвое во все сроки учета микроартропод было больше в неморальном ельнике, чем в бореальном. На второй год показатели численности микроартропод были сходны с таковыми в фоновых почвах.

Для оценки влияния различных факторов на численность основных исследованных групп педобионтов был проведен 3-факторный дисперсионный анализ (табл. 2). Рассматривалось влияние таких факторов, как вид опада, тип леса, сезон отбора проб. Результаты выявили достоверное (при уровне значимости 0.9) влияние вида опада на плотность популяций всех исследованных групп. Следует отметить, что вид опада (хвоя или листва) оказался основным детерминантом численности клещей и нематод. Далее в порядке убывания силы воздействия данного фактора следует ряд: раковинные амебы — коллемболы — прочие микроартроподы.

Тип ельника имел значение, как фактор, определяющий численность, лишь для коллембол и нематод. Остальные группы беспозвоночных незначительно различались по численности в условиях бореального и неморального ельников (табл. 2).

Слабое значение имел фактор сезона отбора проб, так как сезонная динамика численности основных групп биодеструкторов нивелировалась сукцессионными изменениями их обилия, которые широко варьировали в разных вариантах опытов (рис. 3).

Таблица 2. Оценка влияния силы факторов на численность исследованных групп биоты (результаты 3-факторного дисперсионного анализа)

Фактор	Дисперсия	Критерий Фишера	Уровень значимости
Грибы			
Тип леса	0.064	0.273	0.6046
Тип субстрата	1.653	7.048	0.0122
Сезон	2.579	10.994	0.0022
Клещи			
Тип леса	0.280	0.971	0.3267
Тип субстрата	9.574	33.212	0.0000
Сезон	1.463	5.076	0.0263
Коллемболы			
Тип леса	1.577	7.454	0.0074
Тип субстрата	1.364	6.451	0.0125
Сезон	0.017	0.081	0.7762
Прочие артроподы			
Тип леса	0.037	0.346	0.5575
Тип субстрата	0.919	8.650	0.0040
Сезон	0.083	0.784	0.3777
Нематоды			
Тип леса	0.797	4.761	0.0361
Тип субстрата	3.845	22.969	0.0000
Сезон	1.039	6.209	0.0177
Тестацеи			
Тип леса	0.045	0.271	0.6077
Тип субстрата	2.049	12.363	0.0020
Сезон	1.881	11.352	0.0029

Примечание. Курсивом выделены значимые показатели.

Таким образом, ведущим фактором, определяющим численность исследованных в эксперименте компонентов почвенной биоты, является вид опада, далее в порядке убывания силы влияния следуют сезонность и тип ельника.

Динамика показателей разнообразия сапрофильного блока. **Микромицеты.** За время опыта выделено и идентифицировано 66 видов микромицетов из 27 родов. До закладки проб опада численность и видовое разнообразие микромицетов в хвое и листве значительно различались. При помещении проб опада в подстилку в пределах одного типа ельника показатели видового разнообразия и общего обилия микромицетов уже через 8 месяцев достовер-

Таблица 3. Видовой состав и численность (тыс. КОЕ/г) микромицетов в пробах опада в разные сроки экспозиции

Видовой состав микромицетов	Ельник бореальный						Ельник неморальный														
	хвоя			листва			хвоя			листва											
	экспозиция, месяцы																				
	8	9	13	20	24	8	9	13	20	24	8	9	13	20	24						
<i>Penicillium spinulosum</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>Penicillium aurantiogriseum</i> <i>Penicillium miczynskii</i> <i>Penicillium corylophilum</i> <i>Penicillium janczewskii</i> <i>Trichoderma polysporum</i> <i>Penicillium citrinum</i> <i>Oidiodendron griseum</i> <i>Phialophora</i> sp. <i>Cladosporium cladosporioides</i> <i>Mycelia sterilia</i> <i>Penicillium brevicompactum</i> <i>Penicillium canescens</i> <i>Oidiodendron rhodogenum</i> <i>Mucor circinelloides</i> <i>Oidiodendron tenuissimum</i> <i>Umbelopsis ramanniana</i> <i>Thysanophora penicillioides</i> <i>Geomyces pannorum</i> <i>Penicillium raistrickii</i> <i>Penicillium verruculosum</i> <i>Trichoderma harzianum</i> <i>Paecilomyces carneus</i> <i>Trichoderma koningii</i> <i>Penicillium</i> sp.	191	20.2	10.6	6.33	7.64	55.3	1	2.3	0.33	4.04		1.06	0.16	1	3.11						
	37.2	1.73		2.66	0.33						12.6	1.06		1.11	0.11						
		0.76		0.22	1.13						2.2	4.63	1.33	0.88	3.11	25.5	3.4	1	6.16		
		8.5		0.11																	
		1.43		0.88					0.5	0.39											
			3.33	0.22	1.5	4	8.4			0.36	5.1	4.3	1.16	2.11	5.77	172	4.2	1.5			
			9.22	7.67	2.97				0.7	0.33	0.17	5.9	3.66	15.33	1.22	5.22	2.9	5.5	1.33	3.62	
			0.22	0.22																	
			23.1		95.8	12.4			0.5					3.33	2.22						
			38.9		22.2																
							2.1	8.4	0.2		0.42										
							5.3	3.4		0.5	0.11										
							354.5			0.16		14.9	1.53				9.1	1	0.7	0.16	1.67
							7.1			0.16											
									0.3	0.83	0.08										
								0.3	0.22												
									1.83	0.23											
											0.3	11.8								0.41	
											5.6		5.33				0.2				
														6.66	5.22						
														0.33	0.11						
														0.55	0.66						
																13.1	0.4	1.6	0.71		
																	0.2	0.2	0.66		
																	0.4				
												0.33	3.67	0.22	2.77						

но не различались. Анализ динамики видового состава показал, что сближение состава комплексов микромицетов в листве и хвое обусловлено постепенной колонизацией субстратов аборигенными почвенными видами и элиминацией эпифитных видов, ассоциированных с листвой и хвоей до попадания в почву. В табл. 3 показано изменение состава наиболее многочисленных видов микромицетов в течение опыта.

На каждом из модельных участков выявлены сукцессионные изменения структуры комплекса микромицетов в ходе деструкции. Например, в ходе разложения хвои в бореальном ельнике в первую весну отмечены *Penicillium miczynskii*, *P. corylophilum*, *P. canescens*, *Umbelopsis ramanniana* и *Mycelia sterilia*. В середине опыта появляются *P. janczewskii*, *Trichoderma polysporum*, *P. citrinum*, а на второй год — *Oidiodendron griseum*, *O. rhodogenum* и *Phialophora* sp. На всех этапах исследования отмечалось высокое обилие *P. spinulosum* и *P. glabrum*.

В пробах листвы в том же ельнике также на всех этапах деструкции отмечена высокая численность *P. spinulosum*, однако состав остальных видов в пробах менялся. Весной первого года опыта отмечена высокая численность *P. janczewskii* и *Cladosporium cladosporioides*, которая позднее резко уменьшилась. На ранних этапах деструкции высокой численности достигали *Mycelia sterilia*, *Oidiodendron griseum*, *P. brevicompactum*, *P. canescens*. На второй год опыта обилие практически всех видов микромицетов уменьшилось. Были отмечены *P. corylophilum*, *Trichoderma polysporum*, *Oidiodendron rhodogenum*, *O. tenuissimum*, *Mucor circinelloides*.

Видовое разнообразие микромицетов в пробах опада в ельнике неморальном было выше, чем в ельнике бореальном. Различия таксономического состава определяются большим количеством видов темноокрашенных микромицетов (*Botrytis cinerea*, *Oidiodendron griseum*, *Thysanophora penicillioidea*, *Cladophialophora* sp., *Mycelia sterilia* (Dematiaceae) и др.), отмеченных в пробах опада в неморальном ельнике. Доля быстрорастущих микромицетов там также была выше: наряду с представителями рода *Trichoderma* отмечались виды родов *Botrytis*, *Cylindrocarpon*, *Mucor*. В ходе деструкции растительного опада по мере истощения субстрата таксономический состав микобиоты в остатках опада сближился с таковым в окружающей почве, и в конце опыта основу доминирующих комплексов микромицетов во всех вариантах составили виды, типичные для соответствующих типов почв на модельных участках.

Раковинные амёбы. В опаде на разных этапах разложения обнаружено 24 вида раковинных амёб из 14 родов и 8 семейств (табл. 4). В проведенных ранее исследованиях в ферментативных горизонтах этих же почв заповедника [13] было

найдено 43 вида раковинных амёб из 20 родов 11 семейств, при учете не только живых особей, но и пустых раковин. В наших исследованиях только 50% всех найденных в пробах опада раковинных амёб тестацией находилось в активном состоянии. Так как большинство видов раковинных амёб развивается в верхних горизонтах подстилки, их пустые раковинки могли попадать в мешки с опадом либо с дождевыми потоками, либо путем зоохории.

Во всех вариантах опыта наибольшее видовое разнообразие тестацией было отмечено на второй год после начала опыта. В хвойном опаде общее разнообразие тестацией, обнаруженных на всех этапах эксперимента, было выше (18 видов в ельнике бореальном и 16 видов в ельнике неморальном), чем в опаде липы (12 видов в ельнике бореальном и 13 видов в ельнике неморальном). Незначительные различия фаунистического состава населения в разных видах опада в пределах одного местообитания определялись лишь малочисленными редкими видами, в то время как комплекс доминантов был достаточно сходным.

Вместе с тем, при сравнении разных типов леса отмечены существенные различия в составе комплексов тестацией в пробах опада. В бореальном ельнике в ходе разложения ядро группировки тестацией составляют такие виды, как *Trinema lineare*, *Euglypha laevis*, *Nebela militaris*, *N. bohémica*, *Trigonopyxis arcuata*, *Trinema complanatum*. В неморальном ельнике большой численности достигали *Euglypha rotunda*, *Trinema lineare*, *Centropyxis sylvatica*, *Plagiopyxis declivis*, *Tracheleuglypha acolla*, *Trinema complanatum*, *Valkanovia* sp. Ранее было показано, что тип ельника существенно влияет на видовой состав раковинных амёб [13].

В течение эксперимента наблюдалось постепенное изменение экологического состава населения раковинных амёб. Если на начальных этапах отмечалось наличие поверхностно обитающих и эвритопных видов, попадавших в субстраты с токами влаги из верхних горизонтов подстилки, то к концу эксперимента соотношение изменилось: в пробах опада возросла доля видов, характерных для нижних слоев органогенных горизонтов. Особенно наглядно это проявилось в пробах опада, заложенных в почву неморального ельника. Здесь в конце эксперимента доминировали *Centropyxis sylvatica* и *Plagiopyxis declivis*, типичные обитатели нижних слоев лесной подстилки, что свидетельствует о смене экологического состава населения в ходе деструкции.

В составе микроартропод на всех этапах доминировали клещи (рис. 4). Их численность составляла 50–95% от общей численности микроартропод, коллемболы составляли всего 5–30%, доля прочих мелких членистоногих не превышала 5%.

Пробы опада активно заселялись панцирными клещами, а также хищными мезостигматически-

Таблица 4. Видовой состав и доминантный комплекс (%) раковинных амёб в разные сроки экспозиции

Видовой состав тестаций	Ельник бореальный										Ельник неморальный												
	хвоя					листва					хвоя					листва							
	экспозиция, месяцы																						
	1	8	9	13	20	24	1	8	9	13	20	24	1	8	9	13	20	24	1	8	9	13	20
<i>Trinema lineare</i>		67	50	17	+	12		75	10	+	+	12			18	38	10	+	67	39		+	20
<i>Euglypha laevis</i>		33		12	11	+		25				+											+
<i>Nebela militaris</i>			25	+	31	43			42	22	39	32			+	+		+					
<i>Plagiopyxis</i> sp.			25			+									+	21	13	10			17		12
<i>Trinema penardi</i>				12	+												+						
<i>Centropyxis sylvatica</i>				10	15						+					14	16	39	+		28	13	12
<i>Nebela bohemia</i>				17	+	+			19	21	31	+			+			+					
<i>Trinema complanatum</i>				19	+	+			10			+			30		+	+				17	16
<i>Trigonopyxis arcula</i>				+	+	+															+	+	
<i>Valkanovia</i> sp.					+	14				50	+	+					15	+				10	+
<i>Corythion dubium</i>				+																			
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>				+												21		+					
<i>Assulina muscorum</i>					+				19						+	+		+					+
<i>Tracheleuglyph a acolla</i>					+							+			+		26	+			+		+
<i>Euglyph a ciliata</i>					+					+	14	28											
<i>Arcella</i> sp.					+										+								
<i>Trinema enchelys</i>						12												+					
<i>Assulina seminulum</i>						+																	
<i>Heleopera sylvatica</i>												+											
<i>Placocista spinosa</i>											+	+											
<i>Euglyph a rotunda</i>																							
<i>Nebela lageniformis</i>																							
<i>Heleopera petricola</i>																							
<i>Phryganella acropodia</i>																							

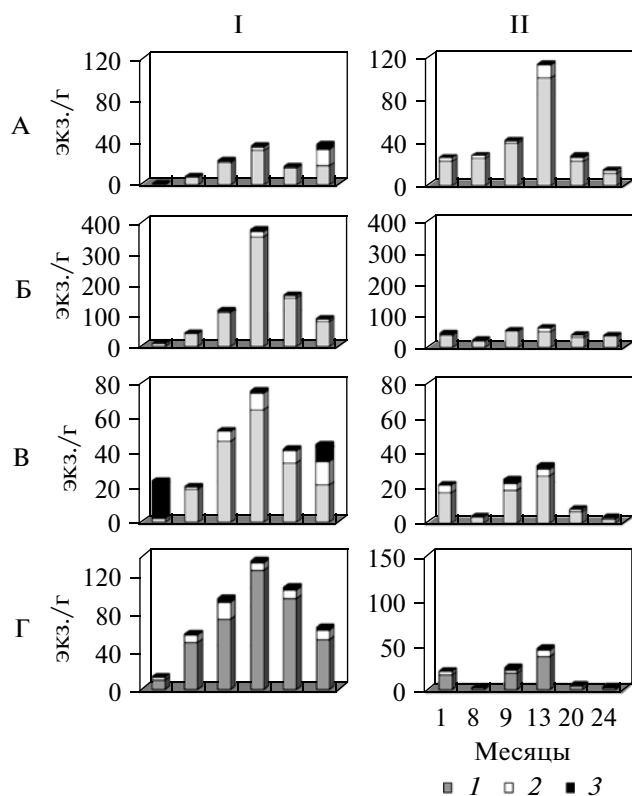


Рис. 4. Соотношение клещей — 1, коллембол — 2 и прочих мелких артропод — 3 в пробах опада — I и почвах — II в ходе опыта. А, Б — участок бореального ельника. В, Г — участок неморального ельника. На площадках А и В заложены экспериментальные мешки с хвоей, на площадках Б, Г — с листвой.

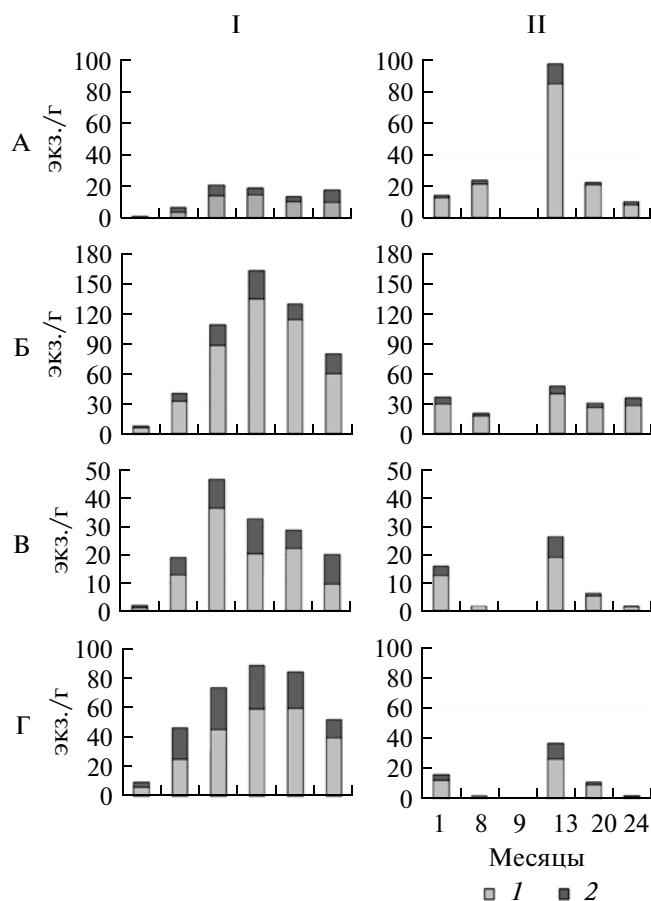


Рис. 5. Соотношение орибатид — 1 и мезостигматических клещей — 2 в пробах опада и почвах в ходе опыта. Обозначения пробных участков аналогично рис. 4.

ми клещами, среди которых преобладали гамазовые и уроподовые, а также представители сем. *Trachytidae*. На рис. 5 показано соотношение орибатид и хищных мезостигматических клещей на разных этапах деструкции. Отмечено существенное доминирование орибатид. Вместе с тем, по сравнению с фоновыми почвами, в пробах опада заметно увеличение доли хищных мезостигматических клещей на всех этапах опыта. Особенно хорошо это заметно в пробах, заложённых в неморальном ельнике, где доля мезостигматических клещей в отдельные сроки учетов составляла более 40% от общей численности клещей.

В состав панцирных клещей входили представители 10 семейств (табл. 5), среди которых доминировали представители *Oppiidae*, *Nothridae*, *Hypochthoniidae* и *Malaconothridae*. Кроме того, в состав доминантного комплекса в пробах на участке неморального ельника, на одном из этапов включались виды *Ceratozetoidea* и *Phthiracaridae*. Эти группы по морфо-экологическим особенностям относятся к обитателям пограничной зоны между подстилкой и минеральным почвенным горизон-

том. Очевидно, что из этой зоны шло заселение опытных субстратов.

В ходе деструкционной динамики отмечена смена доминирующих групп панцирных клещей. На ранних этапах разложения в пробах преобладали представители *Hypochthoniidae* и *Nothridae*, а в неморальном ельнике, кроме того, *Ceratozetoidea* и *Phthiracaridae*. В середине эксперимента увеличилась численность представителей *Malaconothridae*, а на заключительных этапах — *Nothridae*. Кроме того, на всех этапах и во всех пробах доминировали представители *Oppiidae*, типичные обитатели нижних слоев подстилок. В составе комплекса орибатид встречались представители *Nanhermanniidae*, *Camisiidae* и *Brachychthoniidae*, которые не входили в группировку доминантов. В ельнике неморальном отмечено присутствие единичных особей *Damaeidae*. Среди хищных мезостигматических клещей преобладали представители двух семейств — *Veigaiidae* и *Zerconidae*, причем, последние были особенно многочисленны в неморальном ельнике. Там же

Таблица 5. Состав доминантного комплекса клещей (%) в разные сроки экспозиции

Состав клещей	Ельник бореальный										Ельник неморальный									
	хвоя					листва					хвоя					листва				
	экспозиция, месяцы																			
	1	8	13	20	24	1	2	3	4	5	1	8	13	20	24	1	8	13	20	24
<i>Oribatei</i>																				
<i>Oppiidae</i>	38	41	33	33	21	41	67	15	13	19	15	53	20	35	20	14	19	9	16	21
<i>Nothridae</i>	6	6	+	25	24	11	7	+	53	50	7	+	+	26	9	26	17	7	39	42
<i>Hypochthoniidae</i>	12	+	+	—	+	8	+	+	+	+	+	+	+	—	+	7	+	9	+	—
<i>Ceratozetoidea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	19	+	+	—	+	+	9	+	+	+
<i>Phthiracaridae</i>	+	—	+	—	+	—	+	+	—	+	+	+	+	+	5	5	+	+	+	+
<i>Malaconothridae</i>	+	—	5	—	—	—	—	19	—	—	+	+	+	+	+	—	—	20	—	—
<i>Nanhermanniidae</i>	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	—	—
<i>Camisiidae</i>	+	—	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+	+	+
<i>Brachychthoniidae</i>	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	+	—	+
<i>Eulohmanniidae</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—
<i>Damaeidae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	+
<i>Mesostigmata</i>																				
<i>Veigaiaidae</i>	+	14	7	8	19	14	+	+	+	5	10	11	8	10	—	16	8	+	+	6
<i>Zerconidae</i>	+	20	+	9	10	+	9	+	+	9	5	12	7	5	32	7	30	8	19	9
<i>Trachytidae</i>	—	+	+	+	+	+	+	+	+	10	8	8	+	+	16	5	+	9	+	8
<i>Uropodidae</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	+	+	+	—	+	—	+	+	+	—

отмечено высокое обилие представителей семейства *Trachytidae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты полевого опыта выявили высокую активность ключевых групп почвенного сапрофильного блока на границе подстильного и минерального горизонтов. В опаде липы в сравнении с еловой хвоей сукцессии беспозвоночных животных и микромицетов протекали намного интенсивнее. При достоверно значимой разнице количественных показателей обилия педобионтов, заселяющих опад в ходе сукцессии, следует отметить и существенные различия скоростей потери массы опада хвои и листвы. В листовом опаде разложение листовых пластинок завершается практически к концу первого года опыта. Это согласуется с высоким обилием беспозвоночных в листве, которое в несколько раз превышает таковое в хвое. В хвойном опаде активная деструкция продолжается и на второй год, и в нем сохраняется повышенный уровень обилия беспозвоночных.

Интересно отметить высокую потенциальную активность почвенной биоты в двух исследованных типах ельников. Это особенно ярко проявляется на примере переувлажненного варианта белоподзолистой почвы (площадка ЕлБ_л), где численность и разнообразие биодеструкторов в опаде липы были не меньше, чем в буроземе, а на некоторых этапах сукцессии даже превышали значения для площадок неморального ельника (рис. 3). При очевидном различии почвенно-растительных условий медленные темпы биологического круговорота в бореальных ельниках нельзя однозначно отнести за счет более низкой активности сапрофильного зоомикробного комплекса, что было отмечено и другими авторами [7, 8, 19]. Это подтверждают результаты проведенного нами трехфакторного анализа, показавшего ведущую роль вида опада как детерминанта обилия биодеструкторов.

Отмечено, что смена видового состава и обилия доминантных групп на границе подстилки и минерального горизонта выражена не столь резко, как в верхнем подстильном горизонте, что было показано на примере сукцессий микроарт-

ропад при разложении листового и травяного опада [20, 22, 23].

Скорости сукцессионных изменений комплексов микромицетов и беспозвоночных в опаде оказались очень близкими, что может быть связано с относительно стабильными условиями их обитания на контакте органического и минерального горизонтов. Стадия активного заселения проб опада микромицетами на самых ранних этапах сменяется активным развитием нематод, а к концу первого года разложения достигается максимальная активность микроартропод и простейших. Мелкие беспозвоночные, заселяющие опад, относятся, большей частью к микрофитофагам [11, 12, 17], что может объяснять уменьшение численности микроскопических грибов в пробах опада в середине опыта. Очевидно, что в разлагающихся растительных остатках идет активное потребление биомассы микромицетов беспозвоночными. К концу эксперимента обилие и разнообразие зоомикробного населения во всех вариантах опытов уменьшалось, и приближалось к показателям, характерным для почвенного населения, что свидетельствует об окончании активной фазы разложения.

Авторы выражают *благодарность* сотрудникам ЦЛГПБЗ за возможность проведения полевого эксперимента, зав. кафедрой химии почв факультета почвоведения МГУ, д.б.н. С.Я. Трофимову за помощь в выборе пробных площадей, доценту кафедры энтомологии, к.б.н. А.Д. Петровой-Никитиной и аспирантке кафедры биогеографии географического факультета МГУ Е.А. Сидорчук за видовую идентификацию микроартропод, сотруднику лаборатории почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, А.Ж. Барне за помощь в отборе проб на всех этапах эксперимента, а также студентам кафедры географии почв факультета почвоведения МГУ И.С. Добряковой и О.Ю. Петруниной, за обработку и определение сборов микроартропод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бызов Б.А. Трофо-динамические взаимодействия микроорганизмов и животных в почве // Перспективы развития почвенной биологии. М.: Макс Пресс, 2001. С. 108–133.
2. Великанов Л.Л., Сидорова И.И. Регуляция высшими базидиомицетами структуры мико- и микробиоты почв и подстилки лесных экосистем. II. Влияние базидиомицетов на видовое разнообразие почвенных микромицетов // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. Вып. 1. С. 33–36.
3. Гиляров М.С. Учет мелких членистоногих (микрофауны) и нематод // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 30–43.
4. Гришина Л.А., Копчик Г.Н., Макаров М.И. Трансформация органического вещества почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 88 с.
5. Дудка И.А., Вассер С.П., Элланская И.А. и др. Методы экспериментальной микологии: справочник. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
6. Евдокимова Г.А., Зенкова И.В., Мозгова Н.П., Переверзев В.Н. Взаимодействия почвенных микроорганизмов и беспозвоночных животных при трансформации растительных остатков в почвах Северной Фенноскандии // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1199–1210.
7. Евдокимова Г.А., Зенкова И.В., Переверзев В.Н. Биодинамика процессов трансформации органического вещества в почвах Северной Фенноскандии. Апатиты, 2002. 153 с.
8. Коробов Е.Д. Разложение опада лиственных пород в ельниках южной тайги // Лесоведение. 1989. № 3. С. 66–70.
9. Коробов Е.Д. Скорость разложения опада в южно-таежных ельниках в связи с деятельностью беспозвоночных сапрофагов // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 1984. № 1. С. 36–42.
10. Кошелева Ю.П. Изменение некоторых химических свойств опада в ходе его разложения (в условиях южной тайги). Авт. дис. ... канд. биол. наук. М. 2007, 23 с.
11. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Прометей, 2005. 244 с.
12. Кураков А.В., Давыдова М.А., Бызов Б.А. Микроартроподы как регуляторы сообществ микроскопических грибов и биологической активности опада смешанного леса // Почвоведение. 2006. № 8. С. 935–943.
13. Рахлеева А.А., Корганова Г.А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоол. журнал. 2005. № 12. С. 1427–1436.
14. Семенова Т.А. Сукцессия микромицетов на различных естественных субстратах в ходе многолетнего модельного эксперимента // Роль почв в биосфере. Тр. Ин-та почвоведения МГУ и РАН. 2002. Вып. 1. С. 185–201.
15. Сидорова И.И., Великанов Л.Л. Регуляция высшими базидиомицетами структуры мико- и микробиоты почв и подстилки лесных экосистем. I. Влияние базидиомицетов на численность микромицетов и бактерий // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. Вып. 3. С. 11–17.
16. Стриганова Б.Р. Методы оценки деятельности беспозвоночных-сапрофагов в почве // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 108–128.
17. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
18. Трофимов С.Я., Гончарук Н.Ю. Краткая характеристика объектов исследования // Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. М.: Наука, 2002. С. 51–60.
19. Трофимов С.Я., Дорофеева Е.И., Тарко А.М., Фокин А.Д. и др. Органическое вещество почв как характеристика функциональной организации почвенной системы // Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. М.: Наука, 2002. С. 140–227.

20. *Уваров А.В.* Сукцессионная динамика населения и оценка функциональной активности почвенных клещей при разложении клеверного сена // Особенности животного населения почв Московской области. М.: Наука, 1994. С. 100–116.
21. *Частухин В.Я., Николаевская М.А.* Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 325 с.
22. *Чернова Н.М.* Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.
23. *Чернова Н.М., Новикова С.И.* Изменения комплексов мелких членистоногих и нематод при разложении лесного опада // Зоол. журнал. 1975. Т. LIV. Вып. 5. С. 645–656.
24. *Чернова Н.М., Прохорова З.А., Злобина И.И., Корнева С.Ф.* Сукцессионные изменения свойств и животного населения разлагающихся в почве растительных остатков // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 181–194.
25. *Berg B., Agren G.* Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest. III // Can. J. Bot. 1984. V. 60.
26. *Dyer M.L., Meentemeyer V., Berg B.* Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale // Scand. J. For. Res. 1990. V. 5.
27. *Terekhova V.A., Semenova T.A.* The structure of micro-mycete communities and their synecologic interaction with basidiomycetes during plant debris decomposition // Mikrobiologia. 2005. V. 74. № 1. P. 91–97.
28. *Uvarov A.V.* Decomposition of clover grass in arable soil in the Moscow region // Pedobiologia. 1982. Bd. 24. H. 1. S. 9–21.