

*На правах рукописи*

**Аничкин Александр Евгеньевич**

**Структура и функциональная роль животного населения почв муссонного  
тропического леса Вьетнама**

03.00.16 – экология

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Москва, 2008

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова

Работа выполнена в Совместном Российско-Вьетнамском Тропическом  
научно-исследовательском и технологическом центре

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
член-корреспондент РАН  
**Белла Рафаиловна Стриганова**

Официальные оппоненты: профессор, доктор биологических наук  
**Лев Оскарович Карпачевский**

кандидат биологических наук  
**Константин Брониславович Гонгальский**

Ведущая организация: **Московский Педагогический Государственный  
Университет**

Защита состоится 16 декабря 2008 г. в 14 часов, на заседании Совета  
Д 002.213.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Институте  
проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071,  
Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел/факс (495) 952-3584, e-mail:  
[admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических  
наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан 16 ноября 2008 года

Ученый секретарь Совета по защите  
докторских и кандидатских диссертаций,  
кандидат биологических наук:



**Т.П. Крапивко**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** Муссонные тропические леса занимают обширные территории в Юго-Восточной Азии. Они отличаются высокой продуктивностью, а по биологическому разнообразию уступают лишь влажным тропическим лесам (Одум, 1986). На большей части Индостана, Южного Китая, Индокитая, Филиппин, Малайского архипелага площадь естественных лесных экосистем быстро сокращается за счет активной хозяйственной деятельности человека (Крыжановский, 2002; Achard et al. 2002; Sodhi et al., 2004; Brook et al. 2006). Во Вьетнаме данная ситуация усугубляется последствиями экоцида во время Второй Индокитайской войны (Кузнецов, 2003). Согласно данным Государственной Комиссии по инвентаризации леса (2001), за период с 1943 по 1995 г. площадь лесных территорий во Вьетнаме сократилась с 14 до 8 млн. га; это сопровождалось пространственной фрагментацией лесных территорий и ухудшением бонитета древостоев. Сокращение площадей и фрагментация тропических лесов является одной из самых больших угроз глобальному биологическому (в том числе генетическому) разнообразию (Whitmore, 1990; Huston, 1994), представляющему актуальную или потенциальную экономическую ценность для человека (Helliwell, 1973,1982). Сохранение коренных тропических лесов является одной из приоритетных задач человечества (Sayer, Wegge, 1992; Myers et al., 2000).

Несмотря на тревожные тенденции сокращения лесных площадей, фауна и флора Вьетнама по-прежнему сохраняют высокие показатели биологического разнообразия с высоким уровнем эндемизма (MacKinnon, MacKinnon, 1986; Sterling et al., 2006). На территории Вьетнама отмечено более 10 000 видов сосудистых растений, десять процентов из которых произрастают только на территории этой страны; из 49 местных видов птиц 10 являются эндемиками. За последние десять лет на территории Вьетнама описано четыре новых вида крупных млекопитающих, что является событием мирового значения в зоологии. Однако, на фоне высокого видового разнообразия, обилие отдельных видов животных и растений невелико, что ставит под угрозу их существование. В Красную Книгу Вьетнама (Anon, 1992; 1996) внесено 336 видов растений и 366 видов животных, единственным путем сохранения которых является спасение их естественных местообитаний.

На многих территориях первичные тропические леса безвозвратно потеряны (Castelletta et al., 2000), поэтому актуальной задачей становится разработка методологии восстановления лесных экосистем и создания лесных плантаций (FAO, 2001). В последнее десятилетие наблюдается увеличение площади искусственных лесных плантаций (Le Trong Cuc, 2003), но для таких насаждений характерен весьма низкий уровень разнообразия и упрощенная структура животного населения (Крыжановский, 2002; Tsukamoto, Sabang, 2005). Разработка методов реконструкции лесных сообществ сдерживается слабой изученностью структурно-функциональной организации первичных тропических лесов.

Для тропических лесных экосистем, наряду с высокой продуктивностью, характерна высокая скорость биологического круговорота, которая обеспечивает переработку огромной массы поступающего на поверхность

почвы растительного опада (500-1500 ц/га, в сравнении с 40-90 ц/га в смешанных лесах умеренной зоны). Динамика деструкционных процессов представляет собой важнейший фактор, регулирующий потоки вещества и энергии в лесных экосистемах (Swift et al., 1979; Wardle, Lavelle, 1997). Процесс деструкции органических остатков в почве осуществляется комплексом разнообразных живых организмов, которые активно участвуют в циркуляции углерода, азота и других элементов и представляют важный пищевой ресурс для многих наземных беспозвоночных и позвоночных животных (Bilde et al., 2000; McNabb et al., 2001).

В почвенной биоте принято выделять четыре размерные группы, различающиеся по характеру участия в процессах деструкции (Гиляров, 1941, 1975; Swift et al., 1979): микроорганизмы (прокариоты и грибы), обеспечивающие биохимическую деградацию органических соединений; нанофауна (простейшие, нематоды); микрофауна (клещи, коллемболы и др.) и мезофауна, включающая наиболее крупных представителей почвенных беспозвоночных. Среди последних важную роль играет комплекс хищников (пауки, хилоподы, хищные жуки и др.), деятельность которых контролирует обилие других почвенных животных, и фитосапрофаги (термиты, двупарноногие многоножки, дождевые черви и др.), осуществляющих механическое разрушение и регулирующих скорость микробной деструкции растительных остатков.

Принято считать, что в тропических лесах, в связи с высокой температурой и достаточным уровнем увлажнения, разложение растительных остатков в почве осуществляется главным образом микроорганизмами (Beck, 1971; Takeda, Abe, 2001; McGroddy et al., 2004). При этом обилие почвенных сапрофагов, за исключением термитов, в среднем меньше, чем в широколиственных лесах умеренных широт, а их участие в процессах деструкции относительно менее важно, чем в умеренных широтах (Petersen, Luxton, 1982; Tsukamoto, 1996). Это представление, однако, далеко не всегда соответствует действительности (Anderson, Swift, 1983; Lavelle et al., 1993; Heneghan et al., 1999; Gonzalez, Seastedt, 2000). Количественная оценка участия различных групп организмов в деструкции растительного опада была проведена в вечнозеленых экваториальных лесах, в то время как структура и функциональная роль почвенного населения в полулистопадных лесах Юго-Восточной Азии практически не изучена.

**Целью настоящей работы** явилось исследование состава, сезонной динамики, особенностей пространственного распределения и функциональной роли животного населения почв в равнинном муссонном полулистопадном тропическом лесу Вьетнама.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести количественные исследования обилия и таксономического состава почвенной мезофауны в модельных лесных экосистемах.
2. Выявить факторы, определяющие особенности состава почвенного населения в разных типах лесных экосистем и пространственное

распределение почвенных животных в пределах одной растительной ассоциации.

3. Исследовать сезонную динамику обилия и феноритмику основных групп почвенных беспозвоночных.

4. Провести сравнительное исследование трофической структуры животного населения почв в различных лесных экосистемах.

5. Исследовать динамику поступления и деструкции растительного опада и ее влияние на животное население почвы.

6. Экспериментально оценить функциональную роль почвенных животных в деструкции растительного и зоогенного опада.

7. Оценить участие почвенных беспозвоночных в трофических цепях на примере насекомоядных млекопитающих.

### **Научная новизна**

Впервые для региона Юго-Восточной Азии проведены комплексные долговременные исследования состава и структуры сообщества почвенных беспозвоночных в равнинных муссонных лесных экосистемах.

Впервые исследована сезонная динамика обилия основных групп почвообитающих беспозвоночных в ненарушенных лесных экосистемах, позволившая выявить два сменяющих друг друга во времени комплекса беспозвоночных – мезофильный и ксерофильный комплексы, имеющих контрастную динамику сезонной активности.

Показано значение многоярусности тропического леса как фактора поддержания стабильного уровня обилия и разнообразия почвенных животных.

Впервые для региона подробно прослежена динамика накопления и разложения растительного опада в разных лесных экосистемах.

Проведена количественная оценка участия почвенных животных разных размерных классов в деструкции растительного и зоогенного опада. Получены данные об участии почвенных беспозвоночных в трофических цепях наземного яруса.

### **Практическое значение.**

Полученные данные могут быть использованы для мониторинга состояния тропических лесных экосистем и оценки степени их нарушенности, а также для разработки систем рационального использования лесных ресурсов и восстановления лесов в тропических регионах.

Проведена оценка эффективности использования стандартной методики отбора почвенных проб в условиях тропического климата и разработаны модификации методов, позволяющие довести точность количественных учетов педобионтов до 80%. Рассчитаны оригинальные уравнения для определения биомассы животных разных таксономических групп по их линейным размерам.

**Апробация работы.** Материалы настоящей работы были представлены на 3-ем Всероссийском совещании по почвенной зоологии в г. Йошкар-Ола. Текущие результаты работы ежегодно представлялись на лабораторных заседаниях Тропического центра в г. Хошимин. Материалы работы были представлены на Экологической школе проходившей с 6 по 12 ноября 2007 года, в рамках сотрудничества между Тропическим центром и заповедником

Нам Кат Тьен при участии сотрудников заповедника, сотрудников РВТЦ и аспирантов биолого-химического факультета МГУ.

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 7 научных работ, из них 3 в журналах. Одна статья опубликована в журнале рекомендованном ВАК.

**Структура работы.** Основной текст диссертации изложен на 196 страницах. Работа включает в себя следующие разделы: введение, 5 глав, заключение, выводы, список литературы, приложение и снабжена 27 таблицами, 58 рисунками. Список литературы содержит 230 наименований цитированных источников, из них 186 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Работа выполнена в Лаборатории наземной и прикладной экологии Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра при ИПЭЭ РАН, полевые исследования проведены в Биосферном заповеднике «Нам Кат Тьен». Автор выражает всем сотрудникам Тропического центра и заповедника свою глубокую признательность за неизменную помощь в работе, особенно д.б.н. В.В. Сунцову и сотрудникам вьетнамской части за организацию экспедиционных работ, к.б.н. А.Н. Кузнецову за подробное описание растительности исследованного района и за огромную поддержку в проведении исследований. Автор признателен сотрудникам Лаборатории почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии ИПЭЭ РАН, в частности д.б.н. А.В. Тиуну за помощь в постановке экспериментов по деструкции растительного опада, а также д.б.н., член-корреспонденту РАН Б.Р. Стригановой за ценные советы и замечания.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Введение.** В разделе дается обоснование работы, ее актуальность, сформулированы цель и задачи исследований.

### Глава 1. Обзор литературы

Раздел содержит краткий обзор имеющихся сведений о животном населении почв тропических регионов. Указываются основные достижения в области исследования деструкции растительного опада почвенными беспозвоночными. Приводятся результаты работ по исследованию утилизации зоогенного опада почвенными беспозвоночными и их роли во вторичном распространении семян. Обращается внимание на то, что исследованность почвенной мезофауны в тропических регионах остается слабой, до сих пор имеются противоречивые сведения о влиянии почвенной мезофауны на разложение растительных остатков в тропических регионах.

### Глава 2. Материал и методы

#### Район исследований

Материал собран на территории заповедника Нам Кат Тьен (южный Вьетнам). Территория заповедника находится в зоне тропического муссонного климата, с четко выраженной сезонностью (биоклиматический тип – муссонный тропический, с летними дождями, Nguyen Khanh Van et al., 2000).

Относительная влажность воздуха, как правило всегда превосходит 70%, при среднегодовой температуре около 26°C. Наиболее прохладный месяц декабрь (23,9°C), наиболее теплый апрель (29,1°C). Годовое поступление осадков около 2450 мм (Blanc, 2000). С декабря по март осадков почти не бывает, пик сухого сезона приходится на февраль. Пик влажного сезона приходится на август-сентябрь, когда выпадает до 400-450 мм осадков в месяц, что приводит к затоплению значительной части территории заповедника. В районе исследований, относящемся к Южно-Китайскому флористическому региону (Тахтаджян, 1978), распространены тропические муссонные полулистопадные леса, с преобладанием *Lagerstroemia* spp. в ассоциации с Dipterocarpaceae и Fabaceae (Blanc et al., 2000). Почвы большей части территории заповедника суглинистые, сформированы на базальтах, вулканических туфах, туфобрекчиях и глинистых сланцах. В поймах рек имеются участки с песчаными аллювиальными почвами.

В заповеднике было заложено пять модельных площадок размером 20×20 м, на территориях, различающихся по лесорастительным и почвенным условиям (рис. 1).

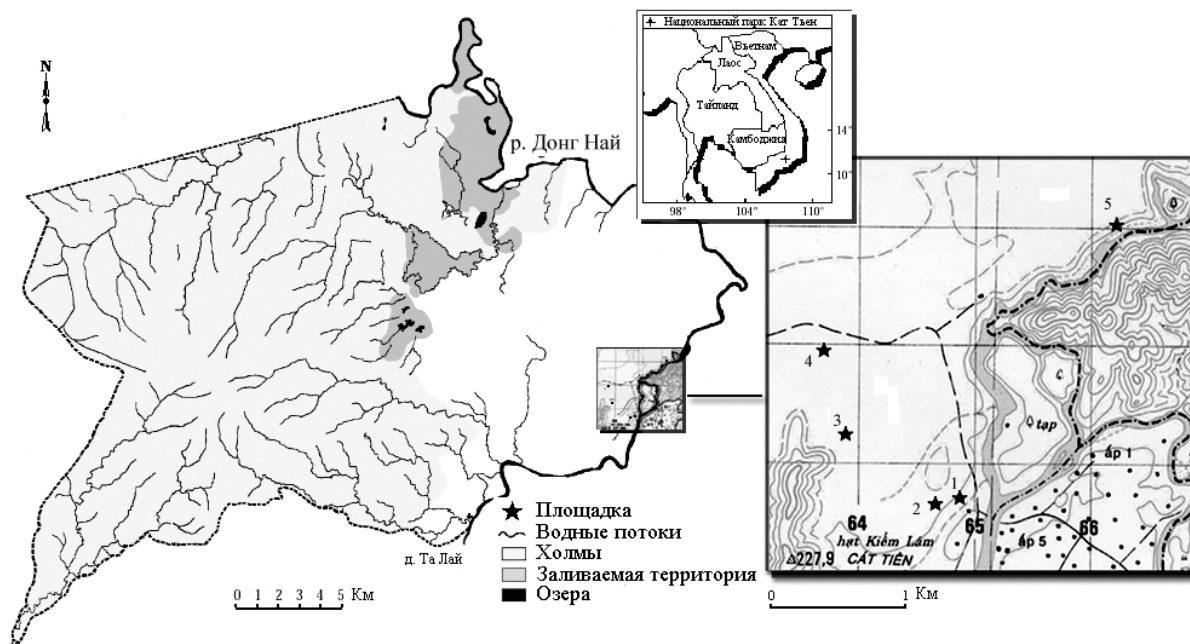


Рисунок 1. Территория заповедника Нам Кат Тьен и расположение модельных площадок.

### Площадки на дренированных глинистых почвах:

1. "Лагерстремия" (далее «L»). Почва суглинистая, коричневого цвета. На участках, переувлажняющихся во время влажного сезона почва черная лессовидная, слабо структурированная. Почва довольно богата органическим веществом ( $15,5 \pm 0,5\%$  от веса сухой почвы в слое 0-10 см). В первом подъярусе доминируют деревья *Lagerstroemia calyculata* Kurz., с примесью *Tetrameles nudiflora* R. Br. Ex. Venn, высота крон деревьев первого подъяруса достигает 35-40 м. Подстилка представлена главным образом листьями *L. calyculata*.

2. "Афзелия" (далее «A»). Почва суглинистая, красного цвета, с большим количеством брекчий. Содержание органического вещества –  $17,2 \pm 0,4\%$ . В первом подъярусе леса, помимо *L. calyculata*, присутствует *Afzelia xylocarpa* (Kurz) Craib (h ≈ 25 м). Во втором и третьем подъярусах преобладают виды *Ficus*. В опаде преобладает листва *A. xylocarpa*.

### Площадки на слабодренированных заливаемых почвах:

3. "Диптерокарпус на базальтах" (далее «DST»). Почвы темноцветные, с небольшим количеством камней. В затопляемых понижениях рельефа почвы черные с включениями гранул красного цвета (соли железа). Содержание органического вещества достигает 19%. В первом древесном подъярусе присутствуют одиночные деревья *Dipterocarpus alatus* Roxb. (h=30-35 м) и *Ficus* sp. Большое количество лиан и ротанговых пальм. Хорошо выражен второй и третий подъярусы. В составе опада преобладают листья *D. alatus* и *Ficus*, а также веточный опад лиан.

4. "Фигус" (далее «F»). Почвы среднесуглинистые, темно-серого цвета. Содержание органических веществ составляет  $18,9 \pm 1,4\%$ . Практически вся площадка находится под пологом одного мощного дерева *Ficus* sp. (h ≈ 30 м.), растущего среди *L. calyculata* и *Dalbergia multiflora* Heine ex Wall. Подстилка представлена мощным слоем листьев фикуса, с примесью листьев лагерстремии и *D. multiflora*.

### Площадка на дренированных песчаных почвах:

5. "Диптерокарпус в пойме" (далее «DFL»). Площадка располагается на прирусловом валу реки Донг Най. Почвы песчаные, глубокие, сформированы мощными (до 3-5 м) речными наносами. Почвенный профиль развит слабо, содержание органического вещества составляет  $3,1 \pm 0,4\%$ . Первый подъярус представлен деревьями *D. alatus*, *D. obtusifolius* Teijsm. Ex Miq., *Hopea odorata* Roxb, *Shorea* sp. и др. Хорошо выражены второй и третий подъярусы. Сомкнутость крон высокая, большое количество лиан. В опаде преобладают листья *Dipterocarpacea*.

### **Методы учетов**

Для количественных учетов на закартированных модельных площадках были выделены участки размером 3 × 3 метра, включающие прикомлеву часть дерева, где проводили отбор почвенно-зоологических проб площадью  $0,0625 \text{ м}^2$  и глубиной 30 см (глубже животные практически не встречались). Учеты почвенной мезофауны (за исключением муравьев и термитов) проводили модифицированным методом ручной разборки почвенных проб (Гиляров, 1975). Верхний горизонт почвы (0-2 см), содержащий мелких подвижных

животных, просеивали через колонку почвенных сит (диаметр отверстий: 10, 7, 5, 3 и 2 мм); нижележащие слои разбирали по слоям 2-10, 10-20 и 20-30 см. В течение цикла исследований проведено 7 полевых учетов: сентябрь-октябрь, декабрь 2004 года, январь-февраль, март-апрель, май-июнь, июль и ноябрь 2005 года. Каждый учет проводился в течение 25-30 суток. В каждый из учетов на площадках проводили измерения температуры почвы и воздуха, а также определяли влажность почвы в каждой из отобранных проб. Всего в ходе исследований отобрано 500 проб и экстрагировано из почвы и подстилки около 35000 экземпляров почвенных беспозвоночных.

В камеральных условиях собранных животных разбирали по систематическим группам, оценивали их линейные размеры. На основе индивидуальных взвешиваний более чем 8000 экземпляров, рассчитаны уравнения для определения биомассы различных групп животных по их линейным размерам. Для характеристики и анализа разнообразия использовали индексы Менхинника, Шеннона, индексы выравненности Пиелу и Бергера-Паркера, а также анализ графиков рангового распределения обилия видов. При анализе пространственного распределения почвенных беспозвоночных использованы индекс агрегации Лексиса, а также визуализация данных с использованием геоинформационных систем. При сравнении комплексов почвенных беспозвоночных разных площадок использовали коэффициенты фаунистического сходства (Жаккара, Брэй-Кертис) и дискриминантный анализ, с предварительным построением матрицы сходства между всеми отобранными пробами и ее непараметрическим шкалированием (Пузаченко, Кузнецов, 1998).

Для учета поступления и динамики растительного опада использовали сетчатые опадомеры (8 стационарных опадомеров площадью 1 м<sup>2</sup> на каждой площадке), и измерения количества опада на поверхности почвы (10 участков по 0,25 м<sup>2</sup> на каждой площадке в каждый учет). Для оценки роли почвенных животных в процессе деструкции растительных остатков использовали модифицированный метод изоляции опада в сетчатых мешках (Edwards, Heath, 1963). Деструкцию свежеепавших листьев исследовали на примере четырех эдификаторных древесных пород, *Dipterocarpus alatus*, *Lagerstroemia calyculata*, *Ficus* sp., *Azelia xylocarpa* (фактор "вид опада"). Опад был помещен в мешки из металлической сетки с размером ячеей 0,4 мм (нет доступа мезофауны) или 8,0 мм (есть доступ мезофауны) (фактор «размер ячеей»). Мешки с опадом были помещены на поверхность почвы на пяти экспериментальных площадках (фактор «площадка»). Всего было заложено около 600 мешков размером 15 × 15 см. Серии мешков извлекали четыре раза в течение года, на 55-60, 139-141, 225-230 и 350-360 день после начала эксперимента.

Для оценки роли почвенной мезофауны в утилизации экскрементов животных использовали модифицированный метод Злотина и Ходашовой (1972), для чего на модельных площадках в почву вкапывали заполненные землей перфорированные пластиковые сосуды с навеской помета мелких хищных млекопитающих. Для исследования участия почвенных беспозвоночных в пищевых цепях проводили вскрытие желудков мелких млекопитающих отрядов насекомоядных и тупай, с последующим таксономическим анализом фрагментов беспозвоночных.

При статистической обработке материала использовали программы Statistica 6, Biodiversity 4, Past V.1.78. При картировании площадок и анализа пространственного распределения почвенных животных – MapInfo Professional 8.0. Для выявления основных факторов, определяющих скорость разложения растительного опада, использовали дисперсионный анализ.

### **Глава 3. Сезонные изменения климатических показателей и динамика поступления растительного опада в модельных лесных экосистемах**

#### **Температура**

Сезонные и суточные колебания температуры воздуха значительны в разные сезоны: в сухой сезон амплитуда колебаний температуры достигает в отдельные дни 20°C (16 – 39,4°C); во влажный сезон - 6°C (22 - 29°C). Однако в лесу верхние горизонты почвы не подвержены сильным колебаниям температуры за счет экранирующего воздействия многоярусного полога леса, испарения собственной влаги почвы в начале сухого сезона, наличия опада во второй половине сухого сезона, а также высокой теплоемкости воды во время влажного сезона. Перепады температуры в верхних горизонтах почвы (5 – 10 см) в течение года не превышают 6 градусов, и в среднем держатся на уровне 25,6±4,3°C, что в целом соотносится с литературными данными (Ричардс, 1961). Постоянство температуры почвы в течение года можно рассматривать как важный фактор сбалансированного функционирования комплекса почвенных животных и почвенной системы в целом.

#### **Влажность почвы**

Максимальные показатели влажности почвы отмечены в июле, когда наблюдались продолжительные ливни. Но даже в этот период, за счет инфильтрации осадков влажность верхних горизонтов почвы не достигала своей максимальной влагоемкости и для суглинистых почв составляла 42% от сухого веса, а для хорошо дренированных песчаных почв – 20%. Минимальная влажность почвы наблюдалась в конце сухого сезона (апрель) и составляла для глинистых почв 20%, а для песчаных почв – 2%, что соответствует влажности разрыва капиллярной каймы и влажности завядания. При этом на конец апреля приходилось начало первых дождей, но по причине их кратковременности, и испарения с поверхности подстилки, влажность почвы не увеличивалась. Наибольшие амплитуды сезонных колебаний влажности почвы наблюдались в самых верхних горизонтах почвы (0-2 см).

#### **Динамика поступления и разложения растительного опада**

Массовый листопад наблюдается в сухой сезон, с пиком в январе, в течение которого происходит кратковременный обильный листопад деревьев первого подъяруса. При этом смена листьев деревьев нижних подъярусов продолжается в течение всего года, с максимумом в сухой и минимумом во влажный сезоны. Максимальное количество растительного опада на поверхности почвы зафиксировано в апреле 2005 г на площадках «Фигус» и «Лагерстремия» (1070±165 г/м<sup>2</sup> и 732±60 г/м<sup>2</sup> соответственно). На остальных площадках оно составляло 507– 594 г/м<sup>2</sup>.

Максимальное количество опада наблюдалось в конце сухого сезона (в среднем  $712 \pm 51$ ), а минимальное – в конце влажного сезона ( $213 \pm 15$  г/м<sup>2</sup>). При этом уменьшалась доля листового опада (с 80,2% до 27,2% от общей массы), увеличивалась доля коры и веточного опада (с 15,3% до 72,8%). Таким образом, именно процессы поступления и деструкции листового опада определяет сезонные изменения запаса мертвого органического вещества на поверхности почвы. По-всей видимости, листовая опад, будучи самым динамичным компонентом представляет основную ценность для сапротрофного комплекса почвенной биоты.

Деструкция растительного опада наиболее интенсивна в конце сухого сезона, с началом кратковременных дождей; за первые четыре месяца влажного сезона разлагается более 600 г листового опада на м<sup>2</sup> (рис. 2).

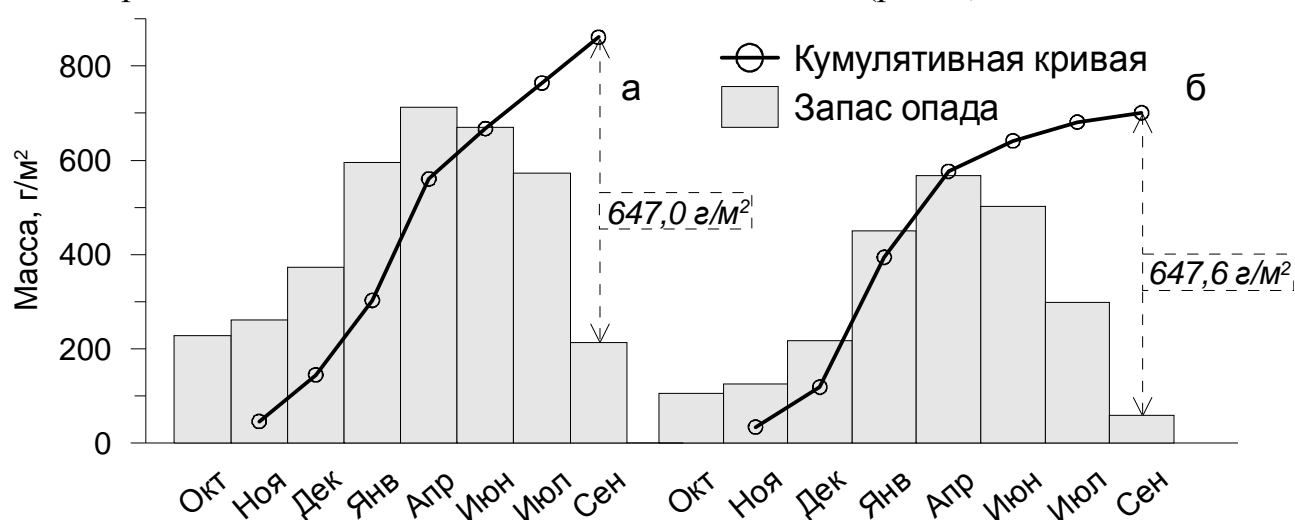


Рисунок 2. Динамика поступления растительного опада (по данным опадометров, кумулятивная кривая) и количество растительного опада на поверхности почвы. а – общее количество опада; б – листового опада.

#### Глава 4. Состав, трофическая структура и сезонная динамика животного населения почв

##### Общая характеристика животного населения

В разделе приведена общая характеристика фауны почвообитающих беспозвоночных исследованных биотопов заповедника, с указанием процентного соотношения таксономических групп (главным образом на уровне семейств) и краткой характеристикой их экологических особенностей, полученных на основе собственных наблюдений.

Максимальное обилие наблюдалось у членистоногих и олигохет (83,0% и 15,8%). Численность моллюсков, непосредственно обнаруженных в почвенных пробах, была низкой (0,3% от средней численности почвенных животных) и даже во влажный сезон не превышала  $7,4 \pm 2,7$  экз./м<sup>2</sup> (главным образом за счет представителей семейства Ariophantidae). Процентное соотношение обилия этих основных групп животных на всех модельных площадках было приблизительно одинаковым, за исключением пойменной площадки, где удельная доля олигохет была значительно выше (38% по сравнению с 18% на других площадках).

В песчаных почвах пойменной площадки максимального обилия достигали эндогеиные черви (сем. Glossoscolecidae), а также норники. Доля

поверхностно-обитающих и подстилочных червей составляла 2%. В глинистых почвах преобладали эпигейные формы дождевых червей (доля эндогейных червей составляла не более 2%). Причинами этих различий, вероятно, являются физические свойства почвы, режим увлажнения и степень дренированности площадок.

Среди членистоногих доминировали насекомые (53,5%). Численность мокриц, представленных в сборах семействами *Armadillidiidae* и *Oniscidae* составляла всего 3,7%. Численность многоножек и паукообразных была примерно в два раза ниже численности насекомых. Данное соотношение численности артропод сохранялось на всех исследованных площадках.

Среди паукообразных в почвенных пробах обнаружены представители 7 отрядов из 11 известных в Юго-Восточной Азии. Наиболее высокими показателями относительного обилия (от общей численности паукообразных) характеризовались отряды *Aranea* (74,8%), *Pseudoscorpiones* (18,4%), *Schizomidae* (2,2%) и паразитиформные клещи подотряда *Ixodida* (сем. *Ixodidae* и *Argasidae*).

Среди пауков выявлены представители 27 семейств из 3 подотрядов. Среди тенетных форм наиболее высокого обилия достигали пауки мелких размерных классов (*Linyphiidae* и *Theridiidae*), обитающие в скрученных листьях и неровностях почвы. Семейства *Araneidae* и *Tetragnathidae* в почвенных пробах были представлены единичными экземплярами, что, по-видимому, является следствием отсутствия травянистого яруса. В целом структура доминирования тенетников сходна с особенностями арахнокомплекса умеренных широт (Аничкин, 2002). В то же время, соотношения обилия семейств бродячих пауков кардинально отличаются от лесных почв Палеарктики. По данным почвенных раскопок, доминирующей группой являются представители семейства *Zodariidae* (25,8%) и *Oonopidae* (17,1%), в то время как в умеренных широтах доминируют представители семейства *Lycosidae*. Последнее семейство широко распространено во Вьетнаме и достигает высокой численности в лесных биотопах горных районов (Аничкин и др., 2007). В равнинных лесах тропиков *Lycosidae* замещаются морфологически и экологически сходными представителями *Stenidae*.

Высокая численность представителей сем. *Zodariidae* видимо связана со специализацией к питанию муравьями. Эта особенность, наряду с другими морфологическими (особенности цефалоторакса) и этологическими адаптациями (способность зарываться, а также вести активный хищный образ жизни), определяет их преимущества по сравнению с другими группами пауков.

На примере двух подотрядов сенокосцев (*Palpatores* и *Laniotores*) рассмотрен комплекс морфологических адаптаций, определяющих их приуроченность к разным слоям почвенного профиля. Представители *Palpatores*, обладающие длинными ходильными конечностями, не приспособлены к передвижению в толще подстилки, в то время как *Laniotores* с короткими конечностями и вооруженными пальпами могут перемещаться и в толще подстилки и в верхних горизонтах почвы.

Среди хилопод доминировали Geophilomorpha (61,1%), Lithobiomorpha (11,9%) и Scolopendromorpha (26,8%), причем последний отряд был представлен в основном мелкими Cryptopidae (21%). На примере губоногих многоножек прослеживается четкое разделение топических ниш хищников при минимальном их перекрывании, что обеспечивается различием морфо-экологических и этологических особенностей животных (линейные размеры тела, длина ходильных конечностей, степень развития глаз, уровень активности).

Среди диплопод доминировали представители Chilognatha (92%, при численности  $59,6 \pm 4,5$  экз./м<sup>2</sup>). Всего отмечено 33 вида, большая часть из которых является новыми для науки.

Класс Entognatha в сборах был представлен отрядом Diplura (сем. Campodeidae и Jarigidae), обитающими в минеральной почве на глубине до 20 см. Насекомые в сборах представлены 19 отрядами, из которых по обилию доминировали жесткокрылые (53,1%), полужесткокрылые (12,1%) и тараканы (11,3%).

Жужелицы Carabidae составляли всего 6% от общей численности жесткокрылых. Максимальное относительное обилие (26,4%) отмечено для представителей Staphylinoidea (Staphylinidae, Pselaphidae, Scydminidae, Scaphidiidae и Ptiliidae). Staphylinidae были представлены всеми известными жизненными формами: эпигеобионтами, стратобионтами и геобионтами. Вторым по степени доминирования было семейство чернотелок Tenebrionidae (20,4%), которое было представлено и личинками и взрослыми жуками на протяжении всего периода исследований, при максимальной численности в конце сухого сезона ( $35,9$  экз./м<sup>2</sup>). Третье место по относительному обилию (15,3%) занимали представители надсемейства Scarabaeoidea (Scarabaeidae, Lucanidae). Scarabaeidae были представлены в основном личинками, которые встречались в почве на глубине от 0,5 до 20 см. Эти корнегрызущие животные вместе с личинками листоедов и шелконов составляли основную биомассу почвенных фитофагов.

Среди двукрылых наиболее многочисленными были личинки инфраотряда Orthomorpha (29,7%). Представители надотряда Nematocera (Tipulidae и Bibionidae) достигали максимального обилия и разнообразия в верхних горизонтах почвы во влажный сезон, в то время как прямошовные двукрылые отмечены во всех горизонтах почвы на протяжении всего года.

### **Биологическое разнообразие почвенных беспозвоночных**

Оценка "моментального" видового богатства почвенного населения по данным 67 почвенных проб, отобранных в июле 2005 года, показала, что число видов на площадках колебалось от 203 до 211 видов, при общем видовом богатстве в 500 видов. Расчеты потенциального видового богатства почвенной мезофауны на основе распределения обилия видов (Burnham, Overton, 1979) показали, что возможный максимум может составить  $595 \pm 14$  видов. При этом анализе использовались не все группы животных, а кумулятивные кривые разнообразия сообществ почвенных беспозвоночных ни одной из исследованных площадок не выходили на "плато". Поэтому общее

таксономическое разнообразие крупных почвенных беспозвоночных (на всех площадках) можно оценить в 700 видов при однократном учете в один срок.

Индексы биологического разнообразия Менхинника и Шеннона мало отличались на разных площадках. Значения индекса Шеннона колебались от 3,98 до 4,34, что в целом превышает средние показатели для умеренных широт, как правило укладывающиеся в интервал от 1,5 до 3,5 (Margalef, 1972). Максимальные показатели индекса Шеннона обнаружены на площадках «Лагерстремия» и «Фикус» - с наиболее выраженной монодоминантной структурой деревьев первого подъяруса. Показатели выравненности во всех изученных сообществах также характеризовались высокими значениями (индекс Пиелу – от 0,7 до 0,8), что указывает на высокое разнообразие и сравнительно низкую степень доминирования (индекс Бергера-Паркера – 0,09-0,14).

Анализ графиков рангового распределения относительного обилия видов (морфологических форм) (рис. 3а) указывает на доминирование сравнительно небольшого числа видов, при этом доля редких видов составляет около половины от общего числа (45-51%). Полученные графики в целом соответствуют логнормальному распределению относительного доминирования видов (рис. 3б), «характерного для сообществ с высокой видовой насыщенностью, в условиях, когда «успех» того или иного вида определяется числом относительно независимых и однородных по силе влияния факторов» (Федоров, Гильманов, 1980).

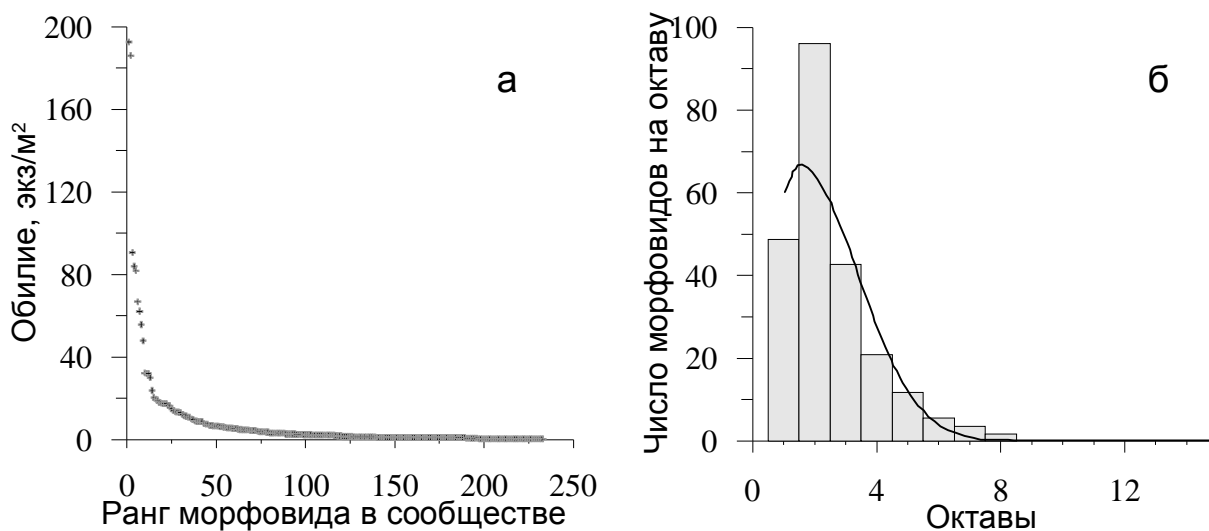


Рисунок 3. Ранговое распределение относительного обилия видов, выделенных в сообществе почвенных беспозвоночных на площадке «Фикус» (а), соответствующее логнормальному распределению, при  $p < 0.05$  (б). Примечание: Октавы – логарифмические классы обилия. В первой октаве – виды представленные одной особью, во второй – двумя особями, в третьей – 3-4, в четвертой – 5-8 и так далее. Наличие «хвоста» редких видов слева указывает на достаточную репрезентативность выборки.

Высокое пространственное разнообразие эдафических условий, а также высокое видовое богатство мезофауны, определяет необходимость отбора большого количества проб для адекватной характеристики почвенной биоты. Анализ наших данных показал, что для оценки численности почвенной мезофауны с точностью до 80% необходим отбор от 23 до 33 почвенных проб на одной площадке, вместо принятых стандартной методикой 8-10 проб.

Выявленное таксономическое разнообразие беспозвоночных в почвенном и напочвенном ярусах (до 500 форм предположительно видового ранга при однократном учете), примерно в 5-10 раз превышает видовое богатство почвенной биоты бореальных лесных экосистем Палеарктики.

### Сезонная динамика обилия представителей почвенной мезофауны

Наибольшие показатели обилия почвенных беспозвоночных отмечены во влажный сезон. В июле обилие педобионтов достигало в среднем  $1301,4 \pm 53,9$  экз./м<sup>2</sup>, за счет высокой численности дождевых червей и личинок двукрылых. В конце влажного сезона (сентябрь) наблюдался резкий спад обилия беспозвоночных до  $431,2 \pm 42,9$  экз./м<sup>2</sup>, а затем последующее его возрастание во время сухого сезона. Наиболее заметный рост численности животных имел место в конце сухого сезона – в апреле, когда влажность почвы была минимальна, а значения температуры максимальны. Отмечено, что именно в сухой сезон развиваются ювенильные стадии развития многих паукообразных, которые питаются многочисленными в это время сапрофагами мелких размерных классов (Psocoptera, Thysanoptera).

Общее обилие почвенных беспозвоночных не выявило прямой зависимости от и влажности почвы. Обилие животных определяется в большей степени количеством растительного опада на поверхности почвы ( $r=0.96$ ,  $p<0.005$ , рис. 4). Процесс аккумуляции растительных остатков на поверхности почвы интенсифицируется с середины сухого сезона, что сопровождается и ростом численности почвенной мезофауны. Однако поступление растительного опада на поверхность почвы происходит в течение всего года, за счет сбрасывания листьев деревьями 2 и 3 подъярусов. Таким образом, многоярусная структура древостоя является фактором, обеспечивающим устойчивое существование комплекса почвенных животных.

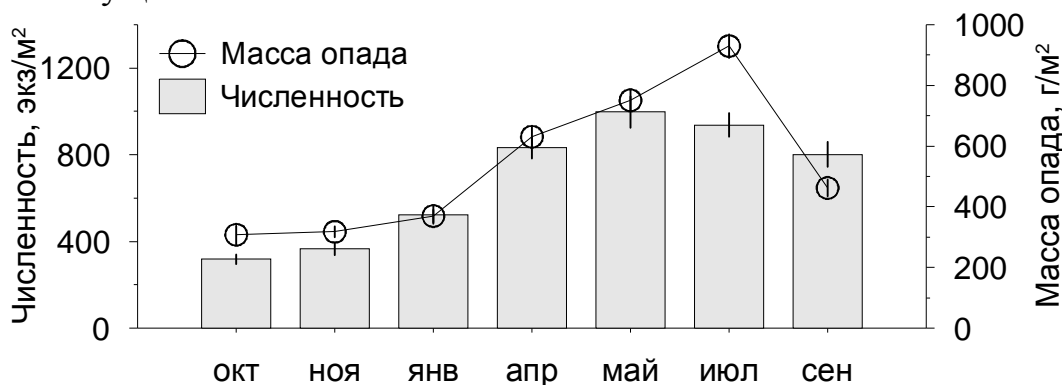


Рисунок 4. Сезонная динамика количества опада на поверхности почвы и численности почвенных беспозвоночных. Среднее для пяти площадок ± стандартная ошибка средней, n=67.

Анализ фенологии различных групп почвенных беспозвоночных выявил наличие двух больших группировок животных, активность которых была приурочена либо к влажному, либо к сухому сезонам, которые были разделены на «мезофильный» и «ксерофильный» комплексы (рис. 5, табл. 1).

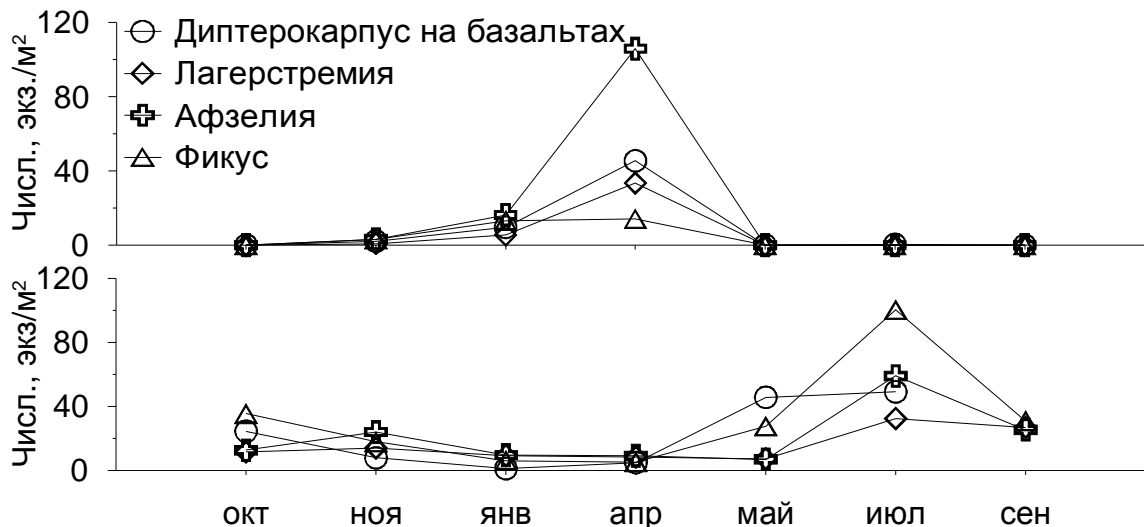


Рисунок 5. Различия в сезонной динамике численности представителей «ксерофильного» комплекса – отряда сеноедов (а) и «мезофильного» комплекса – отряда двукрылых (б) на разных площадках.

Таблица 1. Представители ксерофильного и мезофильного комплексов почвенного населения национального парка Кат Тьен (группы расположены в порядке убывания относительного обилия представителей)

Ксерофильный комплекс	Мезофильный комплекс
Heteroptera	Oligochaeta
Blattodea	Isopoda
Psocoptera	Cryptopidae
Tenebrionidae	Geophilidae
Homoptera	Lithobiidae
Lepidoptera (larvae)	Diplopoda
Gryllidae	Diptera (larvae)
Thysanoptera	Staphylinioidea

Как показали прямые эксперименты, искусственное увлажнение растительного опада на поверхности почвы в сухой сезон, не вызывает увеличения численности подстилочной мезофауны.

На основе количественных учетов выявлены факторы, определяющие феноритмику отдельных групп почвенных беспозвоночных. Для эндогейных и эпигейных червей, диплопод, личинок и имаго пластинчатоусых основное значение имеет прямое влияние гидротермического режима почвы (начало первых дождей, либо достаточное увлажнение почвы), для клопов, особенно *Lygaeidae* – плодоношение деревьев *L. calyculata*.

Таким образом, наличие цикличности климата (четко выраженная сезонность) создает возможность сосуществования на одной территории двух разных по экологическим требованиям комплексов педобионтов, что, наряду с пространственной гетерогенностью и высокой продуктивностью (см. ниже) приводит к увеличению общего видового разнообразия.

### Биомасса почвенных животных

Биомасса беспозвоночных составляла в среднем  $20,8 \pm 1,2$  г/м<sup>2</sup>, преимущественно за счет кольчатых червей – 66,2% и артропод – 32,6%. Биомасса членистоногих определялась главным образом массой многоножек ( $1,1 \pm 0,1$  г/м<sup>2</sup>) и насекомых ( $5,1 \pm 0,4$  г/м<sup>2</sup>), из которых наибольшую биомассу имели жуки (73,3%) и тараканы (10,2%). Масса паукообразных, представленных в большинстве случаев особями мелких размеров, несмотря на большую численность составляла в среднем всего  $0,5 \pm 0,1$  г/м<sup>2</sup>.

Наиболее высокая биомасса была отмечена в бедной органическим веществом песчаной почве пойменной площадки, где она составляла в среднем за год  $40,5 \pm 3,0$  г/м<sup>2</sup>, основу биомассы формировали эндогейные черви сем. Glossoscolecidae (82,3%). Более низкие значения отмечены на площадке «Фикус» –  $20,0 \pm 2,4$  г/м<sup>2</sup>, где преобладали насекомые (43%) и черви (54%). На остальных площадках биомасса почвенных беспозвоночных составляла в среднем около 13 г/м<sup>2</sup>.

Динамика сезонных изменений биомассы беспозвоночных в целом соответствовала динамике численности (рис. 6). Максимальные показатели биомассы наблюдались во влажный сезон, в период вспышки численности личинок двукрылых и эпигейных аннелид. Низкие значения биомассы в сухой сезон (апрель) обусловлены преобладанием в этот период представителей «ксерофильного» комплекса, включающим преимущественно мелких животных (Thysanoptera, Psocoptera), а также обилием ювенильных паукообразных.

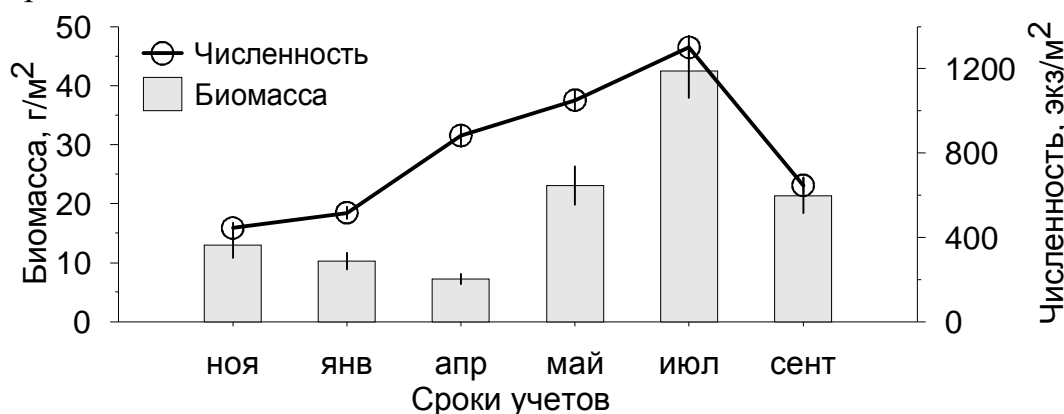


Рисунок 6. Сезонная динамика биомассы и численности почвенных беспозвоночных (усредненные данные по пяти площадкам, n=67).

Таким образом, биомасса почвенных беспозвоночных не связана напрямую с богатством почвы органическим веществом. Выявленные высокие показатели биомассы беспозвоночных превышают средние показатели для других лесных экосистем региона (Tsukamoto, 1996), а также уровни биомассы педобионтов в лесах бореальной и умеренной зоны (Гиляров и Чернов, 1975; Petersen and Luxton, 1982; Стриганова, 2005).

### Пространственное распределение почвенных беспозвоночных

Максимальное обилие беспозвоночных на всех исследованных участках отмечено в верхнем (0–2 см) слое почвы (рис. 7). Приуроченность животных к поверхностным горизонтам почвы, по всей видимости, обусловлена высокой

порозностью среды, высоким содержанием органических веществ, обилием тонких корней и, возможно, более благоприятным газовым режимом.

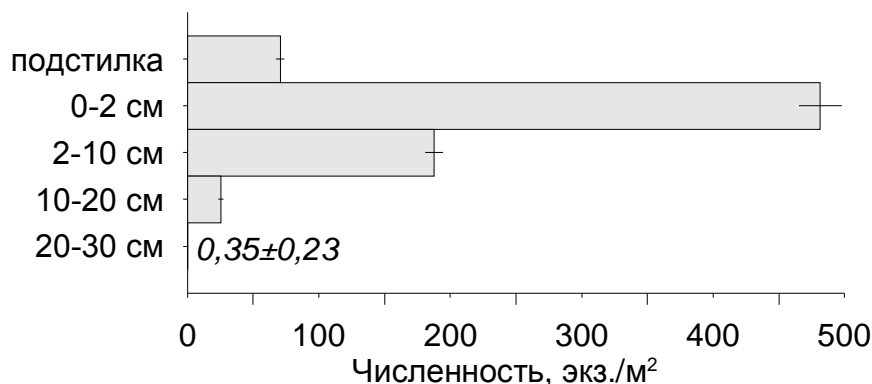


Рисунок 7. Вертикальное распределение обилия почвенных беспозвоночных по почвенному профилю (усредненные данные).

Высокая структурированность верхнего слоя почвы обеспечивает возможность сосуществования разных жизненных форм (Шарова, 1981) почвенных животных, различающихся по приуроченности к разным почвенным и напочвенным ярусам (герпето-, страто-, геобионты), в то время как в подстилке и в более глубоких слоях почвы разнообразие жизненных форм беспозвоночных снижается (табл. 2).

Таблица 2. Вертикальное распределение представителей почвенных беспозвоночных разных жизненных форм по почвенному профилю.

Горизонт	Представители почвенной мезофауны	Жизненные формы
Подстилка	Aranea, Psocodea, Heteroptera, Blattodea	<u>Герпетобионты</u>
0-2 см	Staphylinioidea, Aranea, Coleoptera, Diplopoda, Cryptopidae, Pseudoscorpiones, Geophilidae, Schizomidae, Lepidoptera (II), Blattodea, Heteroptera, Tenebrionidae (im, II), Oligochaeta	<u>Герпетобионты</u> <u>Стратобионты</u> <u>Геобионты</u>
2-10 см	Geophilidae, Scarabaeidae (II), Oligochaeta Japigidae, Campodea, Elateridae (II), Chrysomelidae	Стратобионты <u>Геобионты</u>
10-20 см	Scarabaeidae (II), Chrysomelidae, Cicadinea (II), Oligochaeta	<u>Геобионты</u>
20-30 см	Mermitidae	<u>Геобионты</u>

Обилие геобионтов на глубине 10-20 см резко снижается в середине влажного сезона. Это связано с переувлажненностью почвы – одним из наиболее неблагоприятных факторов для почвенного населения. На многих славодренированных площадках была отмечена активная вертикальная миграция педобионтов (личинки Scarabaeidae, Geophilomorpha и др.) к поверхности почвы при увеличении ее влажности.

Вертикальное распределение биомассы почвенных беспозвоночных сходно с распределением численности, однако наибольшие значения биомассы обнаружены в горизонте 2-10 см, за счет преобладания более крупных геобионтов (личинки пластинчатоусых, шелкоунов, листоедов).

На горизонтальное распределение почвенных животных оказывает влияние целый ряд факторов, в том числе «прикомлевой эффект» (Scheu, Poser, 1996), заключающийся в повышении обилия животных у стволов крупных деревьев. Данный эффект проявляется не только в увеличении (на 15%)

численности герпетобионтов и стратобионтов в верхних горизонтах почвы, что очевидно связано с накоплением опада в прикомлевой зоне (главным образом за счет коры), но и в увеличении численности геобионтов (на 22%), обитающих в минеральных горизонтах почвы на глубине 10-20 см.

Картографическая визуализация данных позволила выявить закономерную неравномерность распределения животного населения в пределах модельных площадок. В пониженных элементах микрорельефа, затапливаемых во влажный сезон, численность почвенных беспозвоночных очень низка даже в сухой сезон. Скорее всего, это вызвано неблагоприятными физическими и химическими свойствами почв в этих локусах (слабая структурированность оглеенных почв, низкая порозность, повышенная кислотность).

Высокая гетерогенность среды на исследованных площадках, связанная с особенностями микрорельефа, в том числе и с деятельностью термитов (перепады высот более 1.5 м на участке 400 м<sup>2</sup>) и как следствие высокая анизотропность почвы (Карпачевский, 1981), выражающаяся, в частности, в пестроте значений кислотности почв (рН – 3,7-6,4), определяют высокую степень агрегированности многих групп почвенных беспозвоночных (табл. 3). В частности, отмечена строгая локализация (в некоторых случаях на участках площадью всего 2 × 2 метра) жуужелиц рода *Tachyura*, некоторых диплопод, эндогейных червей.

Таблица 3. Коэффициенты агрегации ( $\lambda$ ) для некоторых доминирующих групп и для общего обилия почвенного населения.

Группы	Площадки				
	A	L	DST	F	DFL
Megadrili (эпигейные)	<b>2,1</b>	1,7	1,9	1,7	<b>4,0</b>
Megadrili (эндогейные)	<b>4,0</b>	<b>10,1</b>	<b>4,8</b>	<b>6,4</b>	0,6
Lithobiomorpha	<b>4,6</b>	<b>3,2</b>	<b>3,0</b>	<b>2,8</b>	1,6
Scolopendromorpha	1,4	<b>2,6</b>	1,5	1,4	2,5
Polyxenidae	<b>2,2</b>	1,7	<b>2,8</b>	<b>2,1</b>	-
Heteroptera	1,8	<b>2,2</b>	1,3	1,1	1,1
Tenebrionoidea	<b>1,9</b>	<b>2,4</b>	<b>2,0</b>	1,5	1,2
Carabidae	<b>1,7</b>	<b>1,7</b>	<b>1,7</b>	<b>1,6</b>	<b>1,9</b>
Chrysomeloidea	1,8	1,6	2,0	1,9	<b>2,0</b>
Psocoptera	<b>2,3</b>	<b>3,2</b>	<b>2,5</b>	<b>2,0</b>	<b>2,2</b>
Общее обилие	0,6	0,6	0,7	0,6	0,5

$\lambda < 1$  - регулярное распределение,  $\lambda = 1$  - равномерное распределение,  $\lambda > 1$  - агрегированное распределение.

### Трофическая структура сообщества

На всех исследованных площадках по численности доминировали сапрофаги (48,6%) и зоофаги (36,9%); доля фитофагов была значительно меньше и составляла в среднем 13,5%; паразитические группы составляли всего 1% от общего обилия. На плакорных площадках биомасса сапрофагов составляла от 58,3% (DST) до 72,6% (L) общей биомассы беспозвоночных. Максимальная биомасса сапрофагов была обнаружена на пойменной площадке (85,9%), за счет высокой численности эндогейных Glossoscolecidae.

Структура трофических группировок изменялась по сезонам: в сухой сезон лидирующее положение по численности занимали хищники (34,0%), а по биомассе – сапрофаги и фитофаги (47,7% и 41,3% от общей биомассы). Во влажный сезон по численности и биомассе доминировали сапрофаги (52,5% и 75,8% от общей численности и биомассы).

Максимальная численность хищников наблюдалась в подстилке и в верхних горизонтах почвы до 10 см. Максимальная биомасса фитофагов, представленных корнегрызущими личинками пластинчатоусых, шелкоунов и листоедов, наблюдалась на глубинах 2-10 см. Подобная стратификация трофических групп прослеживалась в течение всего года, в том числе и в сухой сезон. Количественное преобладание сапрофагов (даже без учета термитов) в составе почвенного населения предполагает активное участие почвенных животных в деструкционных процессах.

### **Структура доминирования локальных комплексов почвенных животных**

Таксономический состав почвенных животных на исследованных модельных площадках был в целом довольно сходен, но локальные комплексы педобионтов четко отличались по структуре доминирования. Так, максимальное обилие чернотелок выявлено на площадках «Авзелия» и пойменной площадке (30%), в то время как на других площадках оно составляло от 8 до 15% от общего обилия. Листоеды имели высокий процент обилия на площадках L и A (11,1% и 9,5%), в то время как на других площадках этот показатель не достигал 4%. Среди двукрылых только на площадке L наблюдалось доминирование представителей семейства Tipulidae (35%), на площадке A - семейства Asilidae. Высокий процент обилия Stratiomyidae отмечен на площадках F и DST (20,2% и 23,0% соответственно). На приречной площадке DFL доминировали личинки двукрылых сем. Therevidae (34,0%) и Dolichopodidae (25,3%).

Так же сильно различалась и структура доминирования пауков. При общем господстве на всех площадках представителей семейства Zodariidae, на пойменной площадке их доля составляла 58,3%. На площадках F и DST представители данного семейства выступали в качестве субдоминантов (16,7 и 16,3%), а доминировали пауки семейства Oonopidae (23,6% и 32,2% соответственно).

Статистический анализ различий в структуре сообществ почвенных беспозвоночных на разных площадках с применением многомерного шкалирования и дискриминантного анализа подтвердил относительно близкое сходство между комплексами педобионтов "лесных" площадок и их резкое отличие от комплекса приречной площадки (рис. 8).

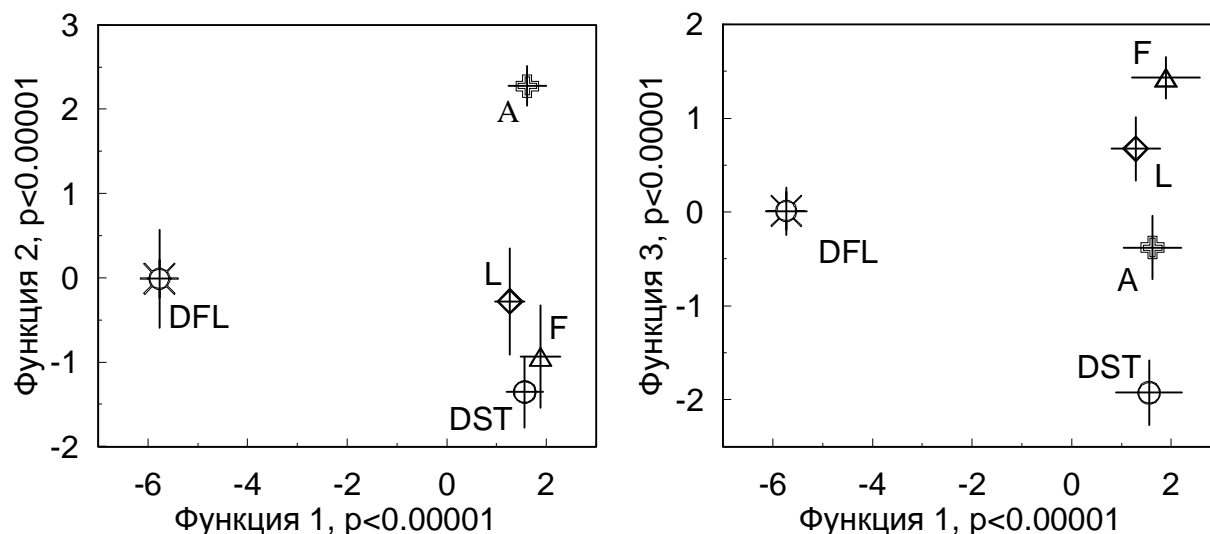


Рисунок 8. Результаты дискриминантного анализа структуры локальных комплексов почвенных беспозвоночных разных площадок по данным учетов во влажный сезон (июль 2005 г.). Получены три достоверные дискриминантные функции. Анализ выполнен на уровне семейств. Каждая точка показывает центроид группы  $\pm$  стандартную ошибку средней ( $n=12$ ).

Сходство и различие между комплексами почвенных беспозвоночных разных площадок определяется главным образом относительным обилием доминантных и субдоминантных групп беспозвоночных (табл. 4).

Таблица 4. Коэффициенты непараметрической корреляции между относительным обилием доминантных таксонов и дискриминантными функциями.

Таксоны	Дискриминантные функции		
	Функция 1	Функция 2	Функция 3
Эндогейные черви	-0,549***	-0,006	-0,031
Эпигейные черви	0,233*	-0,181	0,371***
Oonopidae	-0,361***	0,355***	0,047***
Tetrablemmidae	0,257**	-0,097	-0,334***
Zodariidae	-0,499***	-0,004	-0,060
Diplopoda	0,273***	0,049	0,064
Isopoda C	-0,031	-0,220**	0,331***
Campodea	0,264**	-0,224**	0,196*
Ascalaphidae (II)	0,072	-0,094	0,296***
Tenebrionidae A	0,333***	0,125	0,221**
Tenebrionidae B	-0,015	0,019	0,394***
Scarabaeidae (II)	0,274***	-0,056	0,075
Stratiomiidae (II)	0,355***	-0,299***	0,237**

Примечание: \*  $p<0.05$ ; \*\*  $p<0.01$ ; \*\*\*  $p<0.001$

С первой дискриминантной осью положительно коррелировало относительное обилие двупарноногих многоножек, пауков семейства Tetrablemmidae, личинок пластинчатоусых и личинок двукрылых Stratiomiidae ( $p<0.001$ ); отрицательно – обилие эндогейных червей, пауков семейств Oonopidae и Zodariidae ( $P<0.001$ ). Вторая дискриминантная ось отделяла площадку «Авзелия» от остальных площадок. С этой осью положительно коррелировало обилие пауков семейства Oonopidae ( $P<0.001$ ) и отрицательно – обилие личинок Stratiomiidae ( $P<0.001$ ), мокриц и представителей Campodea ( $P<0.01$ ). Третья ось отражает существенно большее обилие эпигейных червей,

одного из видов чернотелок и меньшее обилие личинок аскалафид на площадке «Фигус», чем на площадке «Диптерокарпус на базальтах».

Таким образом, анализ таксономического состава на уровне семейств выявил существенные различия в составе населения между исследованными площадками. Причинами формирования структурных различий сообществ между исследованными площадками, по-видимому, являются почвенные и лесорастительные условия, однако механизм формирования их остается невыясненным.

Анализ структуры доминирования сообществ почвенных беспозвоночных выявил группы педобионтов, пригодные для использования в биоиндикационных целях. В умеренных широтах в качестве биоиндикаторов широко используются жесткокрылые, в частности жужелицы, что послужило причиной их выбора в качестве эталонной группы для мониторинга глобальных изменений окружающей среды в рамках программы GLOBENET (Niemela et al., 2000). По нашим данным, представители Carabidae в условиях равнинных тропических лесов имеют низкую численность, и не являются удобной биоиндикаторной группой. Более удобной группой представляются пауки, отвечающие всем критериям вида-индикатора (Stork, Samways, 1995): высокое локальное таксономическое разнообразие, явная реакция на условия среды, высокая численность.

## Глава 5. Функциональная роль почвенных беспозвоночных Деструкция растительного опада

В полевом опыте по изоляции сетчатыми мешками опада четырех модельных видов растений показано, что в первые 55 дней потеря массы шла быстро особенно в мешках из крупной сетки (средняя суточная потеря веса 0,48% и 0,12% для мешков 8 мм и 0,4 мм соответственно). В течение следующих двух-трех месяцев (февраль-апрель, пик сухого сезона), деструкция существенно замедлилась (среднесуточная потеря веса составляла 0,2 и 0,03% для мешков 8 мм и 0,4 мм). При наступлении влажного сезона скорость деструкции растительного опада снова резко увеличилась, до 0,34 и 0,43% массы в сутки в мешках из крупной и мелкой сетки, соответственно (рис. 9).

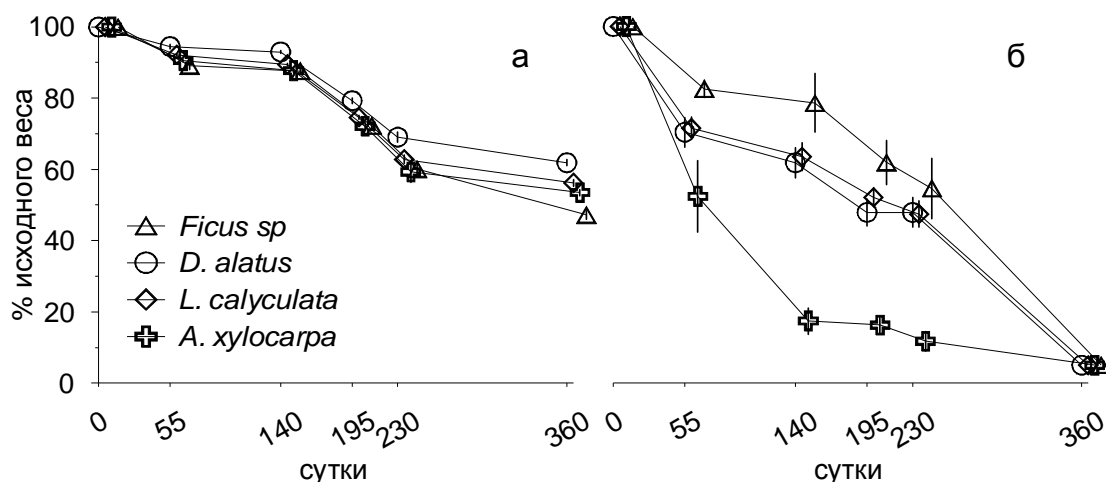


Рисунок 9. Динамика деструкции четырех модельных вида опада на экспериментальных площадках (усредненные данные по всем 5 площадкам, n=60) в мешках с ячейей 0,4 мм (а) и ячейей 8 мм (б).

Максимальные различия в скорости деструкции разных видов опада наблюдались в сетках с ячейкой диаметром 8 мм. Наиболее быстро разлагался опад *A. xylocarpa* (сем. Fabaceae) и медленнее всего – опад *Ficus* sp. Данные различия, по-видимому, связаны с разным химическим составом и физическими свойствами листьев. Скорость деструкции опада двух других видов деревьев была в целом сходной.

Детальный анализ динамики деструкции двух модельных видов опада (*D. alatus* и *L. calyculata*) на разных площадках с применением многофакторного дисперсионного анализа показал, что среди трех исследованных факторов наиболее значимыми были факторы «Площадка» и особенно «Размер ячеек» (табл. 4). Вид опада не оказывал существенного влияния. Скорость разложения опада существенно замедлялась при исключении крупных почвенных животных, при этом наибольшее влияние размера ячеек наблюдалось на площадке "Афзелия" и наименьшее – на площадке "Фигус". Исключение макрофауны больше отразилось на динамике деструкции опада *Dipterocarpus* sp., чем опада *Lagerstroemia* sp., особенно на площадке "Лагерстремия", при этом скорость деструкции была максимальной на площадке Афзелия и минимальна на площадке Фигус.

Таблица 4. Результаты 3-факторного дисперсионного анализа влияния на потерю веса опада факторов: «площадка» (L; A; DST; F и DFL), «вид опада» (*D. alatus* и *L. calyculata*) и «размер ячеек» (0,4 и 8 мм).

Фактор	SS	Df	MS	F	p
Площадка	12889	4	3222	12.025	<b>0.000000</b>
Вид опада	114	1	114	0.424	0.515181
Размер ячеек	76662	1	76662	286.093	<b>0.000000</b>
Площадка × Вид опада	1849	4	462	1.725	0.143329
Площадка × Размер ячеек	10194	4	2548	9.510	<b>0.000000</b>
Вид опада × Размер ячеек	777	1	777	2.899	0.089342
Площадка × Вид опада × Размер ячеек	2500	4	625	2.333	0.055077
Ошибка	115223	430	268		

В случае деструкции опада без доступа мезофауны, скорость потери веса определяется как свойствами самого опада, так и биотическим окружением (табл. 5). Опад *Lagerstroemia* разлагался в среднем несколько быстрее, чем опад *Dipterocarpus*, но деструкция обоих видов имела существенно разную динамику на разных площадках (взаимодействие «площадка» × «вид опада»).

Таблица 5. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа влияния на потерю веса опада в мешках без доступа мезофауны факторов «Площадка», вид опада (*D. alatus* и *L. calyculata*) и срока экспозиции опада («Время»)

Фактор	SS	Df.	MS	F	p
Площадка	362.5162	4	90.62906	11.5	<b>0.000000</b>
Вид опада	1051.25	1	1051.25	133.8	<b>0.000000</b>
Время	39392.2	4	9848.051	1253.4	<b>0.000000</b>
Площадка × Вид опада	130.2615	4	32.56537	4.1	<b>0.003036</b>
Площадка × Время	513.5822	16	32.09889	4.1	<b>0.000001</b>
Вид опада × Время	98.98685	4	24.74671	3.1	<b>0.015469</b>
Площадка × Вид опада × Время	140.3269	16	8.770431	1.1	0.342228
Ошибка	1516.362	193	7.856796		

Таким образом, деструкция опада без доступа почвенной мезофауны происходит медленно. Потеря веса за год составляет не более 45% от первоначальной массы, что указывает на неспособность микроартроподного и микробного комплексов эффективно утилизировать опад. Несмотря на общее сходство абиотических условий (температура, влажность, pH), скорость деструкции опада в значительной степени контролируется локальными условиями конкретной лесной формации.

Скорость деструкции опада была максимальной на площадке Афзелия и минимальной – на площадке Фикус. На этих же площадках зарегистрирована наиболее высокая численность представителей почвенной мезофауны, с максимумом на площадке Фикус ( $1798 \pm 1120$  экз./м<sup>2</sup>), где наблюдается также максимальное количество опада на поверхности почвы. Жесткие листья фикуса содержат много полифенолов, и, вероятно, имеют низкую пищевую ценность для сапротрофного комплекса, особенно до начала влажного сезона (рис. 9). Напротив, мягкие листья *A. xylocarpa* (сем. Fabaceae) обогащены азотом (~1,7%), что делает их привлекательными для сапрофагов. Таким образом, поддержание высокой численности мезофауны на площадке Фикус достигается, вероятно, за счет большого количества опада, формирующего среду с большой емкостью (топический ресурс). Поддержание высокой численности беспозвоночных на площадке Афзелия происходит за счет высокой пищевой ценности опада *A. xylocarpa* (пищевой ресурс) (рис. 10).

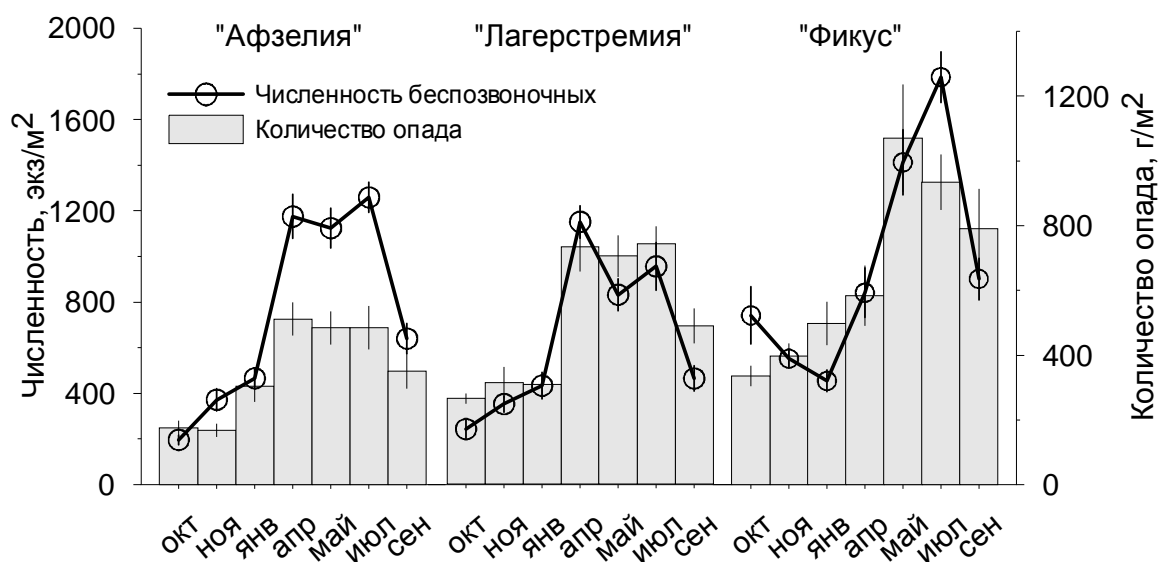


Рисунок 10. Численность почвенных беспозвоночных (n=12) и показатели массы растительного опада на поверхности почвы (n=10) на трех модельных площадках.

#### Утилизация экскрементов мелких хищных млекопитающих.

Максимальная скорость утилизации происходит в первые сутки, в связи с активным заселением субстрата животными-копрофагами и быстрым погребением данного зоогенного опада в почву за первые двое суток. Различий в скорости захоронения экскрементов на площадках с тяжелыми и легкими почвами не было, однако обилие животных в опытных сосудах с песчаной почвой было в два раза меньше, чем в опытах с глинистой почвой ( $47,9 \pm 7,2$  и  $117,0 \pm 2,7$  экз./сосуд соответственно) (рис. 11). Численность беспозвоночных

была примерно в два раза меньше в случае преобладания в составе экскрементов остатков растительного происхождения.

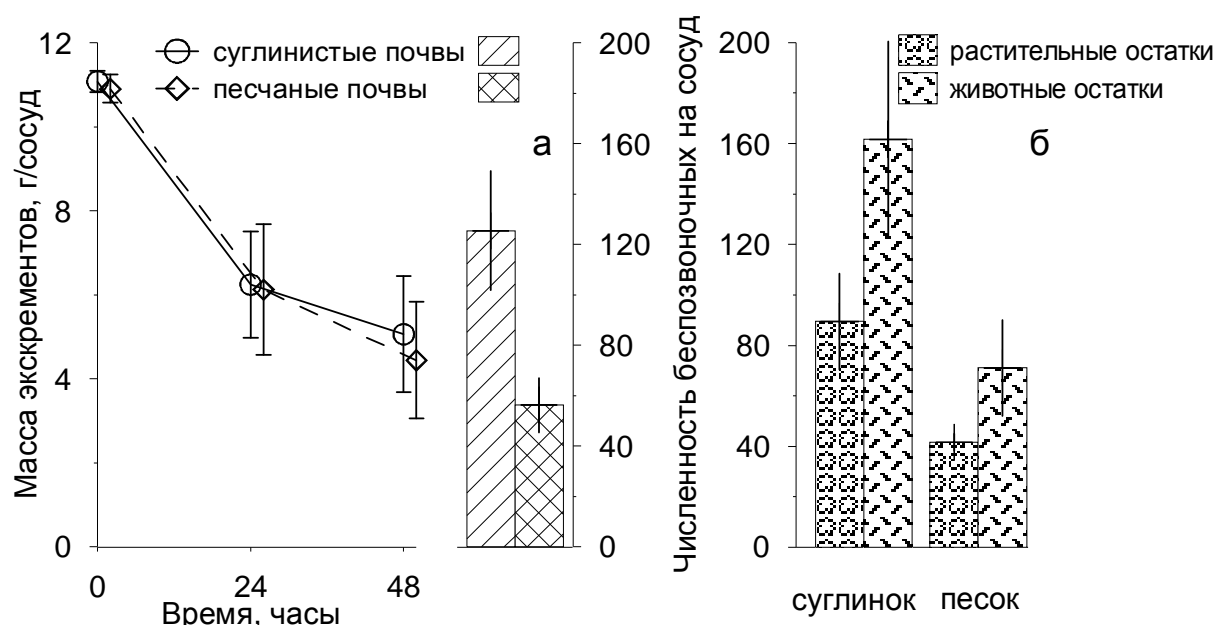


Рис. 11. а - Численность беспозвоночных и определяемая ими динамика утилизации экскрементов хищных млекопитающих на площадках с суглинистой и песчаной почвой (n=10); б - влияние состава экскрементов в зависимости от преобладания в них остатков животного или растительного происхождения на численность беспозвоночных (n=5). На графиках приведены средние и ошибки средних.

Основная роль в утилизации экскрементов хищных млекопитающих принадлежала жукам из семейств Staphylinidae (Aleocharinae) и Scarabaeidae (Scarabaeinae, Aphodiinae). На долю стафилинид приходилось 95% от численности всех беспозвоночных. Высокая дисперсия показателей убыли массы экскрементов в первые сутки постановки опыта обусловлена участием разных видов животных. Крупные представители пластинчатоусых размером более 1.5 см (*Copris* sp.) моментально зарывали экскременты в почву на глубину до 12 см (глубина опытных сосудов). Жуки мелких размеров (*Onthophagus* spp., *Caccobius* sp., *Aphodius* sp.) потребляли субстрат на поверхности почвы, либо слегка заглубляя его. Привлекательность экскрементов для крупных жуков сем. Scarabaeidae терялась уже через сутки, и далее утилизация происходила главным образом представителями сем. Staphylinidae.

#### **Почвенные животные как объекты питания наземных позвоночных**

Анализ содержимого желудков гимнур *Hylomys sinensis* (Trouessart, 1909) (Insectivora: Erinaceidae) показал, что их основным кормовым объектом являлись паукообразные, гусеницы, а также эпигейные Megadrili. В содержимом желудков землероек (*Crocidura* spp.) по количеству фрагментов также преобладали напочвенные пауки, преимущественно семейства Stenidae, а также многоножки Lithobiomorpha, что согласуется с трофологией этих млекопитающих. Обследование содержимого желудков северных тупай *Tupaia belangeri* (Wagner, 1841) отловленных исключительно в древесном ярусе, показало, что их основным кормовым объектом были пауки (Lycosidae,

Heteropodidae), тараканы, сколопендровые многоножки, длинноусые прямокрылые (Gryllidae и Tettigoniidae), черви, гусеницы бабочек и моллюски. Высокий процент фрагментов был представлен крупными муравьями (*Polyrhachis* sp.) и термитами (*Macrotermes* sp.). Все эти беспозвоночные были представлены почвенными формами. Таким образом, представители почвенной мезофауны являются важным, а в ряде случаев, вероятно, единственным кормовым ресурсом для всех исследованных групп насекомоядных млекопитающих.

## ВЫВОДЫ

1. В исследованных равнинных муссонных лесах, обнаружено высокое разнообразие почвенных животных, представленных 35 отрядами беспозвоночных. Локальное таксономическое разнообразие почвенной мезофауны в пределах экспериментальных площадок превышает 200 видов.
2. Высокое таксономическое разнообразие почвенных беспозвоночных объясняется пространственной гетерогенностью почвенного и напочвенного горизонтов, высокой мортмассой опада, а также сезонными различиями гидротермического режима.
3. Сообщество почвенных беспозвоночных в исследованных биотопах характеризуется высоким обилием (до 1798 экз./м<sup>2</sup> при биомассе до 65,7 г/м<sup>2</sup>), превышающим средние показатели для других исследованных лесных экосистем региона, а также для лесов умеренной зоны. По численности и биомассе в исследованных экосистемах доминируют сапрофаги.
4. Выявленные четкие различия между локальными сообществами беспозвоночных в почвах разных площадок, проявляющиеся в особенностях их трофической структуры, таксономического состава и структуры доминирования, обусловлены в первую очередь свойствами почвы. Структурные различия между комплексами беспозвоночных однотипных почв обусловлены влиянием состава растительности.
5. В условиях достаточного увлажнения наибольшее количество почвенных животных сконцентрировано в поверхностных горизонтах почвы, на границе подстилки и минерального слоя, что обусловлено максимальной доступностью органического вещества, высокой порозностью, обилием сосущих корней, благоприятным газовым режимом.
6. Выявлены закономерности сезонной динамики численности основных групп почвенных беспозвоночных. Основным фактором, определяющим сезонную смену структуры сообщества, является изменение влажности почвы. Выявлены сменяющие друг друга во времени мезофильный и ксерофильный комплексы почвенных животных (приуроченных соответственно к влажному и сухому сезону), имеющие контрастную динамику сезонной активности.
7. Основным трофическим ресурсом комплекса почвенных животных является опад листопадных деревьев первого подъяруса, поступающий в почву в течение короткого периода в зимние месяцы. Однако многоярусная структура леса (наличие "вечнолистопадных" деревьев 2 и 3 подъярусов) обеспечивает постоянное поступление растительного опада в течение всего

года, что, вероятно, способствует поддержанию стабильного уровня обилия и разнообразия почвенной мезофауны.

8. Обилие почвенных животных не связано с содержанием органического вещества в минеральной почве, а определяется количеством и качеством растительного опада. Высокое обилие педобионтов может достигаться как за счет большой мощности лесной подстилки (топический ресурс), так и за счет высокой пищевой ценности растительных остатков (трофический ресурс).
9. Несмотря на общее сходство абиотических условий (температура, влажность, pH), скорость деструкции опада существенно отличается в разных лесных формациях. Скорость утилизации опада контролируется главным образом деятельностью крупных почвенных животных, при исключении которых скорость деструкции опада резко падает. Утилизация экскрементов хищных млекопитающих происходит в течение 2-3 суток, исключительно представителями отряда Coleoptera (сем. Scarabaeidae и Staphylinidae).
10. Почвенные беспозвоночные являются важным компонентом наземных трофических сетей. Они являются основным, а возможно и единственным кормовым ресурсом даже для насекомоядных млекопитающих – обитателей древесного яруса.

## Список основных работ, опубликованных по теме диссертации:

### Статьи

1. **Аничкин А.Е.**, Беляева Н.В., Довгоброд И.Г., Швеёнкова Ю.Б., Тиунов А.В. 2007. Почвенное население муссонных тропических лесов заповедников Кат Тьен и Би Дуп - Нуй Ба (Южный Вьетнам) // Известия РАН. Сер. Биол. Т.5. С. 598-607.
2. **Аничкин А.Е.** 2002. Особенности пространственного распределения пауков на водораздельной катене // Russian Entomol. J. V.11. No 1. P. 111-116.
3. Nguyen D. A., Golovach S.I., **Anichkin A.E.** 2005. The dragon millipedes in Vietnam (Polydesmida: Paradoxosomatidae, genus Desmoxytes Chamberlin, 1923) // Arthropoda Selecta. V. 14. № 3. P. 251-257.

### Тезисы

1. **Аничкин А.Е.** 2002. Seasonal population dynamics of terrestrial spiders in Southern Taiga ecosystems / Problems of soil zoology Materials of the 3rd (13th) all-Russian conference of soil zoology, dedicated to the 90th birthday of academician M.S. Ghilarov Yoshkar-Ola, 1-5 october 2002. 8-9pp.
2. **Anichkin A.**, Tiunov. A. 2008. Soil macrofauna in a monsoon tropical forest (South Vietnam): taxonomic structure, seasonal dynamics and impact on litter decomposition // The XV International Colloquium on Soil Zoology (Curitiba, PR, August 25-29), Book of abstracts. s3t2p4.
3. **Аничкин А.Е.** 2008. Структура сообщества почвенной мезофауны горных лесных экосистем Северного Вьетнама // Проблемы почвенной зоологии. М.: КМК. С. 5-7.
4. **Аничкин А.Е.** 2008. Скорость погребения насекомыми – копрофагами экскрементов хищных млекопитающих в муссонном тропическом лесу Южного Вьетнама // Проблемы почвенной зоологии. М.: КМК. С. 223-224.