

ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА ДОЛИНЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. БОЛЬШАЯ КОКШАГА (РЕСПУБЛИКА МАРИЙ ЭЛ)

А. И. Бастраков¹, Л. Б. Рыбалов¹, И. Г. Воробьева²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: aibastrakov@gmail.com*

² *Марийский государственный университет
Россия, 424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Почвенная мезофауна долины среднего течения р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл). – Бастраков А. И., Рыбалов Л. Б., Воробьева И. Г. – Изучение состава и распределения почвенной мезофауны в биоценозах долины реки проведено в Республике Марий Эл в среднем течении р. Большая Кокшага. В наибольшей степени значения численности и биомассы мезофауны зависели от типа поймы и режима затопления, а также от расположения сообщества в катенном ряду ландшафта. Наибольшая численность и биомасса беспозвоночных отмечена в лесных пойменных участках, затопляемых во время весеннего половодья. Для участков поймы характерно доминирование в составе населения сапрофильного комплекса беспозвоночных. В биоценозе, расположенном вне поймы, на хорошо дренированной террасе, наблюдались более низкие, по сравнению с пойменными сообществами, значения как численности, так и биомассы. В трофической структуре населения преобладали хищные и растительноядные группы почвенных беспозвоночных. Экологический спектр видовых группировок мезофауны в значительной степени зависел от гидротермических условий конкретного биоценоза: на прирусловом валу преобладают виды-мезофилы; на центральной пойме – связанные с подстилкой гигрофильные; в притеррасной части поймы – многочисленны как гигрофильные, так и мезофильные виды, а на террасе представлены в основном лесные и таежные мезофильные виды.

Ключевые слова: пойма, терраса, почвенная мезофауна, почвенные сапрофаги.

Soil macrofauna of floodplain biocenoses of the middle stream of the Bolshaya Kokshaga River (Republic of Mari El). – Bastrakov A. I., Rybalov L. B., and Vorobyova I. G. – The composition and distribution of soil-dwelling macrofauna were studied in the middle stream of the Bolshaya Kokshaga River (a left tributary of the Volga River). The abundance and biomass of macrofauna were dependent on the type of floodplain, flooding regime, and the location of the community in the landscape. The greatest variety and abundance of the soil macrofauna were recorded in all parts of the deciduous biocenoses floodplain, on well-formed soils with plenty of humus and favorable hydrothermal conditions along the whole river stream. The lowest abundance and diversity of soil macrofauna were marked in the communities on the terrace. The causes of these regularities are dry hydrothermal conditions and the poorness of sandy podzolic soils. On floodplains plots was dominated soil saprophagous and on the terrace in the trophic structure of soil was dominated by predatory and herbivorous groups of macrofauna. Ecological spectrum of species largely depended on hydrothermal conditions by specific plots.

Key words: floodplain, terrace, soil macrofauna, saprophagous.

ВВЕДЕНИЕ

Речные долины являются интразональными биогеоценозами и представляют собой динамичные участки суши, находящиеся в состоянии постоянного развития и преобразования. Наиболее важный экологический фактор в долинах рек – поло-

вodyя и паводки. В зависимости от своей интенсивности и длительности они обуславливают значительные межгодовые колебания структуры и функционирования пойменных биоценозов (Максимов, 1974). Пойменные сообщества, благодаря высокому уровню пространственно-временной неоднородности, являются одними из наиболее богатых по числу видов (Ward et al., 1999).

Особый интерес при изучении населения пойм вызывают механизмы приспособления к переживанию временного затопления и действие эффекта режима затопления на распределение и миграцию различных групп беспозвоночных (Передельский, 1949; Шафигуллина, 2000; Колесников, 2010; Adis, Junk, 2002).

В результате климатических изменений и как следствие увеличению числа природных аномалий (наводнения, засухи и пр.) особый интерес представляет изучение влияния данных воздействий на реакцию различных групп живых организмов (Ward et al., 1999). В речных долинах во время наводнений и паводков животные либо мигрируют на возвышенные участки суши, либо приспособляются переживать затопление (Передельский, 1949). А во время засушливых периодов речные поймы, благодаря особому микроклимату, могут выступать в качестве станции переживания для животных (Максимов, 1974).

Животное население пойменных почв Русской равнины изучено не достаточно. Большинство проведенных исследований принадлежит середине XX в. (Крышталь, 1955; Гельцер, 1963). На территории республики Марий Эл изучение состава населения мезофауны почв проводили в основном во внепойменных сообществах (Артемова, 1964; Алейникова, 1968; Арнольди, Матвеев, 1973; Матвеев, 2011; Рыбалов, 1990). Изучение мезофауны долинных биоценозов не носило направленного характера и только в последние годы проведено для отдельных групп беспозвоночных (Бастраков, Рыбалов, 2011; Семенов и др., 2013).

В связи со слабой изученностью долинных ценозов проведение подобных исследований представляется целесообразным. Особенно актуальным является выявление ведущих факторов, влияющих на формирование населения почвенной мезофауны, а также выявление видов индикаторов типов пойм и основных процессов, формирующих поймы средних рек.

Данная работа направлена на изучение закономерностей распределения почвенной мезофауны пойменных сообществ вдоль поперечного профиля, пересекающего долину среднего течения р. Большая Кокшага (левый приток р. Волга).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в мае – июле 2010 – 2012 гг. в долине р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл). В среднем течении реки была заложена транsekта из четырех пробных площадей. Выбранные пробные площади располагались во втором прирусловом валу, в центральной пойме, тыловой пойме и надпойменной террасе. Краткая характеристика участков приводится ниже.

Вязовый лес с липой и дубом (Уч 1). Расположен на 2-м прирусловом валу р. Б. Кокшага, на расстоянии 10 м от уреза воды. Формула древостоя: 9ВЛ+Д. Присутствует подлесок: шиповник майский. Общее проективное покрытие растительности (ОПП) – 70%. Травостой папоротниково-хвощевый: доминируют – страусник обыкновенный и хвощ луговой; обычны – крапива, будра плющевидная, мятлик

дубравный. Почва дерново-аллювиальная слоистая супесчаная с наличием погребенных горизонтов. В подстилке выражен лишь слой A_0L (1.5 см). Гумусовый горизонт относительно мощный (10 см).

Липняк с дубом (Уч 2). Расположен на центральной части поймы, в 30 м от уреза воды. Формула древостоя: 8Л2Д+К+В с подлеском из липы, клёна и черемухи. ОПП травостоя – 40%. Травостой чиново-папоротниковый: доминаты – страусник обыкновенный, чина весенняя, обычны – ландыш, крапива, зеленчук. Почва дерново-скрытоподзолистая, средне суглинистая. Подстилка маломощная, 1 см (только A_0L), местами отсутствует. Гумусовый горизонт мощностью 5 – 7 см, хорошо структурирован (зоогенно-капролитная структура), богат органикой.

Смешанный елово-липовый лес (Уч 3). Расположен в тыловой части поймы, в 80 м от уреза воды. Формула древостоя: 7Л3Е. Второй ярус из подроста липы, вяза и дуба. Подлесок из рябины, черемухи. ОПП – 40%. Травостой хвощево-чиново-ландышевый, сердечник недотроговый. Почва дерново-слабоподзолистая, легко суглинистая. Подстилка хорошо выражена: A_0L – 1.5 см, A_0F+H – 1.5 см. Гумусовый горизонт пронизан корнями, хорошо структурирован, богат органикой.

Сложный сосняк с березой и елью (Уч 4). Расположен на коренной террасе р. Б. Кокшага, в 110 м от уреза воды. Формула древостоя: 5С4Б1Е+Ос. Второй ярус состоит из подроста ели, липы, рябины, осины, можжевельника. ОПП травостоя – 60%. Травяно-кустарничковый ярус с доминированием черники, брусники, ландыша майского, вейника лесного. Мохово-лишайниковый покров с преобладанием *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*. Почва маломощная дерново-среднеподзолистая, легко супесчаная. Подстилка мощностью 4.5 см: A_0L – 1.5 см, A_0F – 1 см, A_0H – 1.5 см. Гумусовый горизонт маломощный (2-3 см).

Сбор материала проводили методом стандартных почвенных раскопок (Гиляров, 1975). В пределах каждой пробной площади 2 раза за сезон (май, июль) было взято по 8 почвенных проб размером $1/16 \text{ м}^2$ ($25 \times 25 \text{ см}$). За весь период исследования на каждом участке отобрано по 48 почвенных проб. Пробы были отобраны в полиэтиленовые пакеты и разбирались вручную в лабораторных условиях. Беспозвоночных взвешивали на электронных весах (0.001) и фиксировали в 70%-ном растворе спирта или 4%-ном растворе формальдегида. Показатель численности пересчитывали на экз./ м^2 , а показатель биомассы – г/ м^2 .

Статистическая обработка материала проведена в программах MS Excel 2010, Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суммарная численность мезофауны значительно варьировала в пределах изученного ландшафтного ряда биоценозов от 125 до 452 экз./ м^2 (табл. 1). Наиболее высокие значения численности отмечались в лесных пойменных участках, затопляемых в весенний период, а наименьшие – в сосново-еловом лесу на хорошо дренированных почвах на террасе.

В лесных пойменных биоценозах (Уч 1, Уч 2, Уч 3) показатели численности были относительно высокими и от русла реки постепенно уменьшались от 452 (Уч 1) до 346 экз./ м^2 (Уч 3) (см. табл. 1). Таким образом, по мере удаления от уреза

ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА ДОЛИНЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. БОЛЬШАЯ КОКШАГА

воды и уменьшения уровня притока органико-минеральных веществ в процессе весеннего половодья наблюдалось снижение численных значений мезофауны.

Таблица 1
Таксономический состав, средняя численность и биомасса почвенной мезофауны на исследованных пробных площадях

Группы	Пробные площади							
	Уч 1		Уч 2		Уч 3		Уч 4	
	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE
Mollusca	12.44±4.82	0.05±0.02	17.78±4.23	0.18±0.06	7.11±1.68	0.05±0.01	3.56±1.02	0.01±0.0
Lumbricidae	261.33±26.56	86.31±14.61	261.78±21.36	58.09±2.29	151.56±17.51	29.73±0.73	0.89±0.38	0.01±0.0
Gephihilidae	40.44±6.53	0.12±0.03	32.00±7.21	0.23±0.06	16.89±2.34	0.08±0.01	9.78±2.14	0.03±0.01
Lithobiidae	37.33±3.71	0.13±0.03	24.89±2.04	0.14±0.03	36.44±7.73	0.21±0.04	19.56±1.54	0.06±0.0
Diplopoda	–	–	4.44±1.02	0.02±0.00	2.67±0.67	0.04±0.02	–	–
Opiliones	–	–	6.22±2.69	0.04±0.02	1.78±0.38	0.0±0.0	0.89±0.38	0.01±0.0
Aranei	13.78±2.41	0.05±0.01	19.56±4.44	0.05±0.01	16.89±2.52	0.06±0.01	8.89±2.34	0.01±0.0
Hemiptera im.	10.67±0.80	0.02±0.01	5.33±1.20	0.00±0.00	12.00±3.73	0.02±0.01	3.56±1.54	0.0±0.0
Coleoptera im.	0.89±0.38	0.02±0.01	1.78±0.38	0.06±0.03	4.00±1.00	0.03±0.01	2.67±1.15	0.01±0.0
Coleoptera lar.	5.78±1.50	0.00±0.00	–	–	1.87±0.50	0.03±0.01	1.78±0.38	0.0±0.0
Carabidae im	6.67±1.53	0.04±0.02	1.33±0.58	–	9.33±1.45	0.21±0.05	1.78±0.77	0.0±0.0
Carabidae lar.	4.00±1.73	0.21±0.09	–	–	14.67±6.35	0.14±0.06	–	–
Staphylinidae im.	20.00±1.96	0.07±0.02	5.33±1.15	0.01±0.0	12.00±1.86	0.04±0.01	9.33±0.89	0.01±0.0
Elateridae lar.	12.00±2.14	0.09±0.04	1.78±0.38	0.04±0.01	19.56±1.54	0.17±0.02	22.67±2.85	0.17±0.04
Curculionidae im.	2.67±1.15	–	–	–	–	–	6.67±2.89	0.04±0.02
Curculionidae lar.	15.56±2.22	0.15±0.06	7.11±2.04	0.02±0.01	18.67±1.15	0.19±0.07	24.89±8.57	0.05±0.01
Scarabaeidae lar.	–	–	–	–	5.33±2.31	–	2.67±1.15	0.24±0.10
Lepidoptera lar.	3.56±0.38	0.08±0.03	3.56±1.14	0.50±.22	–	0.03±0.01	0.89±0.34	0.02±0.01
Diptera lar.	3.56±1.02	0.06±0.01	12.89±1.54	0.06±0.03	15.09±4.78	0.26±0.11	3.11±0.38	0.03±0.01
Symphyta lar.	1.33±0.38	–	–	–	–	–	1.33±0.41	0.12±0.05
Всего	452.0±59.74	87.41±14.99	405.78±51.41	59.44±2.77	345.84±87.14	31.29±1.18	124.89±29.12	0.82±0.25

В вязовом лесу (Уч 1) на 2-м прирусловом валу средняя численность почвенной мезофауны была наибольшей среди всех обследованных участков – 452 экз./м² (см. табл 1). На данном участке в результате практически ежегодного весеннего затопления формируется аллювиальная слоистая почва легкого механического состава. Из-за активных процессов деструкции слой почвенной подстилки развит слабо.

В каждом из изученных сообществ присутствует ряд видов, часть из которых являются либо видами-инженерами (черви), либо индикаторами конкретных лесорастительных условий (диплоподы и личинки щелкунов). Данные модельные группы почвенных беспозвоночных представлены во всех сообществах и отличаются высоким видовым разнообразием, а также часто используются в зоологической диагностике почв (Гиляров, 1965). Так, в вязовом лесу (Уч 1), среди представителей почвенной мезофауны доминируют почвенные сапрофаги: почвенный червь *Aporrectodea caliginosa* и почвенно-подстилочный *Lumbricus rubellus*. *A. caliginosa* обнаружен в 100% проб со средней численностью 233.5 экз./м². *Lumbricus rubellus* встречался в 75% проб с численностью 37.8 экз./м² (табл. 2). Высокая численность червей в условиях прируслового вала поддерживается благодаря ежегодному обновлению почвы вследствие приноса органоминеральных веществ в процессе весеннего половодья. Личинки жуков щелкунов также являются

ся хорошими индикаторами почвенных условий (Гиляров, 1965; Долин, 1966). Среди личинок Elateridae единственным отмеченным на этом участке видом со средней численностью 12 экз./м² был *Dalopius marginatus*, что говорит о выраженном дерновом процессе.

Таблица 2

Распределение массовых видов беспозвоночных на изученных пробных площадях

Виды	Пробные площади			
	Уч 1	Уч 2	Уч 3	Уч 4
Lumbricidae				
<i>Lumbricus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843)	37.82±3.84	39.27±3.14	42.54±8.75	–
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	–	5.23±0.49	7.98±3.11	–
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	233.51±22.71	217.28±17.71	101.04±24.45	–
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	–	–	–	0.89±0.39
Diplopoda				
<i>Polyzonium germanicum</i> Brandt, 1831	–	4.44±1.02	1.34±0.42	–
<i>Rossiulus kessleri</i> (Lohmander, 1927)	–	–	1.34±0.25	–
Elateridae				
<i>Dalopius marginatus</i> L., 1758	12±2.14	–	9.78±0.77	4.19±0.53
<i>Selatosomus nigricornis</i> (Panzer, 1799)	–	1.78±0.38	–	–
<i>Selatosomus impressus</i> (F., 1792)	–	–	4.89±0.31	–
<i>Athous subfuscus</i> (Muller, 1764)	–	–	4.89±0.46	18.48±2.32

В липняке с дубом (Уч 2) в центральной части поймы средняя численность мезофауны составляла 406 экз./м² (см. табл. 1). На данном участке, в более влажных, по сравнению с прирусловым валом, условиях формируются дерновые среднеподзолистые почвы более тяжелого механического состава. В процессе весеннего затопления по данному участку происходит плавное растекание полых вод и оседание легкой фракции органической взвеси. Подстилочный слой плохо развит, так как в результате процессов эрозии часть подстилки смывается в различные понижения рельефа, а также вследствие высокой численности почвенных сапрофагов подстилка быстро перерабатывается. Среди почвенного населения доминируют типично почвенные черви – *A. caliginosa*, отмеченные в 100% проб с численностью 217.3 экз./м². В меньшем количестве отмечен почвенно-подстилочный *L. rubellus* – 39.3 экз./м². Также в этой части поймы отмечен крайне влаголюбивый, «болотный» вид – *Eiseniella tetraedra*, что говорит о большей гигрофильности почв по сравнению с прирусловым валом. На данном участке появляется еще один влаголюбивый вид сапрофагов, связанный с деструкцией подстилки, – диплопода *Polyzonium germanicum*. Из личинок щелкунов отмечен только влаголюбивый вид – *Selatosomus nigricornis*, характерный для болотных или переувлажненных пойменных почв. Данный вид отмечен в 30% почвенных проб со средней численностью 1.8 экз./м².

В олово-липовом лесу (Уч 3) в тыловой части поймы средняя численность мезофауны была минимальной среди всех исследованных лесных пойменных участков – 346 экз./м² (см. табл. 1). Обновление почв на данном участке происходит намного реже, режим увлажнения близок к гигрофильному, и кроме того примесь хвой ели в опаде снижает пригодность подстилки для почвенных сапрофагов. В

почвенных группировках сочетаются мезофильные лесные и гигрофильные виды. Наличие развитого здесь подстилочного слоя объясняет присутствие наряду с эндогейными видами мезофауны достаточно массовых эпигейных, подстилочных видов, таких как двупарноногие многоножки – *Rossiulus kessleri*, *P. germanicum* и трех видов личинок Elateridae. Дождевые черви представлены 3 видами: *A. caliginosa*, *L. rubellus* и *E. tetraedra*. Почвенный червь *A. caliginosa* в условиях тыловой части поймы был отмечен в 100% проб с численностью 101 экз./м². Почвенно-подстилочный *L. rubellus* встречался в 60% проб с численностью 42.5 экз./м². Тыловая часть поймы характеризуется близким залеганием грунтовых вод и развитым процессом заболачивания, индикатором которого является амфибиотический червь *E. tetraedra* (8 экз./м²) и влаголюбивый вид диплопод *P. germanicum*. Личинки щелкунов представлены тремя мезофильными лесными видами со средней численностью 19.6 экз./м²: *D. marginatus* (50%), *Selatosomus impressus* (25%), *Athous subfuscus* (25%). Именно разнообразие условий увлажнения позволяет существовать видам с различными экологическими предпочтениями.

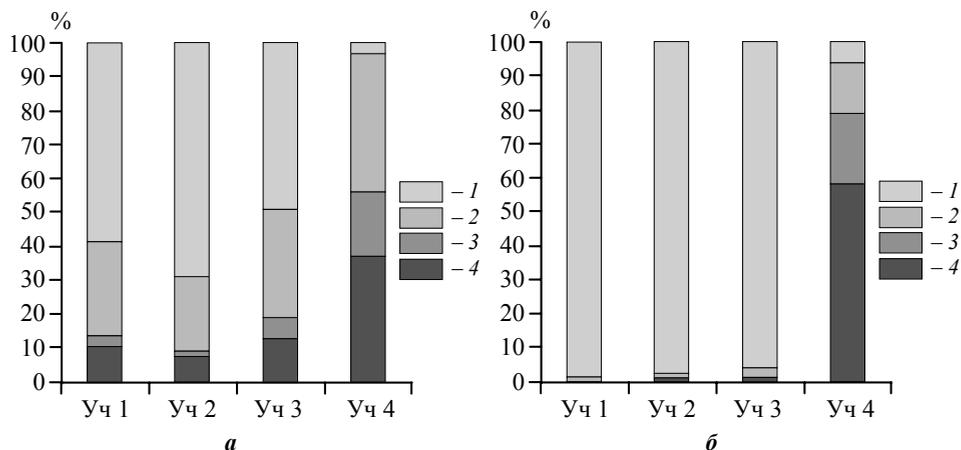
Внепойменные местообитания беднее как по составу, так и по уровню численности почвенной мезофауны. В сложном сосняке с берёзой и елью (Уч 4) средняя численность почвенных беспозвоночных составляла 125 экз./м² (см. табл. 1). Невысокие показатели численности мезофауны за пределами заливаемой поймы связаны с бедностью подзолистых почв и менее благоприятными гидротермическими условиями. По составу трофических групп в сложном сосняке (Уч 4) по численности доминируют хищники (42%), фитофаги (36%) и миксофаги (20%) (рисунок, а). На долю почвенных сапрофагов (дождевые черви, типулиды, бибиониды) приходится всего около 2%. Дождевые черви представлены единственным здесь видом *Dendrodaena octaedra* с невысокой численностью (0.9 экз./м²) – типичным обитателем хвойных лесов на хорошо дренированных почвах. Личинки жуков щелкунов вне поймы достаточно многочисленны – 22.7 экз./м². Среди личинок Elateridae встречались два типично таёжных вида – *A. subfuscus* (20%) и *D. marginatus* (80%).

Таким образом, основу почвенного населения пойменных почв составлял сапрофильный комплекс почвенной мезофауны (60%), большая часть из которого проходила на дождевых червей. На личинок мух семейств Bibionidae и Tipulidae, которые также являются разрушителями подстилки и гумификаторами, приходилось не более 3% численности мезофауны. Хищные представители почвенной мезофауны (Lithobiidae, Geophylidae, Aranei, Carabidae, Staphylinidae и др.) составляли до 25%. Общая доля растительноядных групп (Mollusca и личинки Curculionidae) и миксофагов (личинки Elateridae) доходила до 12% численности (см. рисунок, табл. 1).

Уровень биомассы почвенной мезофауны в значительной степени зависел от мощности гумусового горизонта и уровня притока органоминеральных веществ во время весеннего затопления (см. табл. 1).

По мере продвижения от уреза воды к надпойменной террасе значения биомассы педобионтов убывали. На участках, расположенных на 2-м прирусловом валу и центральной пойме отмечены наиболее высокие значения биомассы: в вя-

зово-липовом лесу (Уч 1) – 87.41 г/м² и липняке с дубом (Уч 2) – 60 г/м². Меньшие значения биомассы были зарегистрированы в елово-липовом лесу (Уч 3) в тыловой части поймы – 31 г/м². Из всех трофических групп по показателю биомассы абсолютно преобладали почвенные сапрофаги (до 98%), в частности дождевые черви. Доля остальных трофических групп незначительна (рисунок, б).



Трофическая структура населения почвенной мезофауны по численности (а) и по биомассе (б):
1 – сапрофаги, 2 – хищники, 3 – миксофаги, 4 – фитофаги

В сосняке с елью (Уч 4), расположенном на террасе, значения биомассы составляли 0.82 г/м², что во много раз ниже, чем на всех пойменных пробных площадях. Это можно объяснить, прежде всего, низким обилием представителей крупных почвенных сапрофагов – дождевых червей и личинок мух. Среди представленных трофических групп по биомассе преобладали фитофаги (42%). Хищники и миксофаги составляли 32 и 21% соответственно. Доля сапрофагов составляла не более 5%. Низкое численное обилие почвенных сапрофагов отразилось на формировании в сложном сосняке мощного слаборазложившегося подстилочного слоя.

Во всех лесных пойменных биоценозах (Уч 1, Уч 2, Уч 3) в группировке мезофауны преобладали в основном почвенные сапрофаги – дождевые черви, и в меньшей степени – личинки двукрылых (Tipulidae, Bibionidae). Хищные группы беспозвоночных на поймах были менее многочисленны, чем сапрофаги, и были представлены губоногими многоножками, паукообразными, жуками жужелицами и стафилинидами. В почве внепойменного сложного сосняка (Уч 4) доминировали хищные представители мезофауны: губоногие многоножки, пауки, жуки стафилиниды. Здесь же увеличивается и доля растительноядных групп, таких как личинки Curculionidae, Scarabaeidae, и миксофагов – Elateridae.

При изучении закономерностей распределения почвенного населения в пределах ландшафтного ряда *прирусловой вал – центральная пойма – притеррасная*

пойма – терраса можно выявить особенности распределения отдельных таксонов почвенной мезофауны. Дождевые черви – основная группа беспозвоночных, характерных для пойменных почв. В вязовом лесу на 2-м прирусловом валу (Уч 1) и липняке с дубом на центральной пойме (Уч 2) численность дождевых червей составляла 267 экз./м². Данные участки поймы подвергаются частому подтоплению во время весеннего половодья и имеют развитые аллювиальные почвы с хорошо выраженным гумусовым горизонтом. В елово-липовом лесу притеррасной поймы (Уч 3) численность червей составляла 151 экз./м². Почвы тыловой части поймы реже обновляются, более заболочены, имеют развитый подстилочный слой со значительным включением хвои ели в своем составе, что делает почвы более кислыми. Данные особенности объясняют меньшую численность червей, по сравнению с центральной поймой и вторым прирусловым валом. В сложном ельнике на террасе вследствие сухости, бедности почв и более низких значений рН дождевые черви представлены низкой численностью – 0.9 экз./м². Еще одной значимой группой почвенных сапрофагов, связанных с лесной подстилкой, являются многоножки диплоподы. В вязовом лесу на втором прирусловом валу (Уч 1) данная группа сапрофагов не была отмечена, так как подстилочный слой на данном участке развит слабо из-за активной деятельности почвенных сапрофагов и поверхностного смыва в процессе весеннего половодья. В липняке с дубом на центральной пойме (Уч 2) диплоподы зарегистрированы с численностью 4.5 экз./м². В меньшем числе двупарноногие многоножки отмечались в притеррасной части поймы (2.7 экз./м²) и отсутствовали на плакоре. Личинки жуков Elateridae (миксофаги) и Curculionidae (фитофаги) встречались во всех исследованных ценозах. Наиболее низкая численность данных групп почвенных личинок зарегистрирована на центральной пойме, а особенно высокие значения отмечены в тыловой части поймы и на террасе. Еще одной растительноядной группой, характерной для притеррасной поймы и террасы, являются личинки Scarabaeidae, которые наряду с личинками Curculionidae являются известными вредителями лесного хозяйства.

В видовом отношении население вязового леса с липой (Уч 1) на втором прирусловом валу представлено в основном мезофильными почвенными видами: *A. caliginosa*, *L. rubellus*, *D. marginatus*. В липняке с дубом (Уч 2) на центральной пойме наблюдается присутствие значительной части связанных с подстилкой гигрофильных видов: *L. rubellus*, *E. tetraedra*, *P. germanicum*, *S. nigricornis*. В елово-липовом лесу (Уч 3) в тыловой части поймы присутствуют гигрофильные виды – *P. germanicum*, *E. tetraedra*, но и возрастает за счет развития подстилки доля мезофильного комплекса видов *L. rubellus*, *R. kessleri*, *S. impressus*, *A. subfuscus*, *D. marginatus*. В сложном сосняке (Уч 4) представлены главным образом таёжные мезофильные виды – *D. octaedra*, *D. marginatus*, *A. subfuscus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

В составе мезофауны в большинстве исследованных биоценозов доминировали: дождевые черви, губоногие многоножки сем. Lithobiidae и Geophilidae, Aranei, личинки и имаго жуков семейств Staphylinidae, Curculionidae, а в отдельных сооб-

ществах – Carabidae и Elateridae. Состав населения почвенной мезофауны согласуется с проведенными ранее исследованиями (Рыбалов, 1990; Матвеев, 2011).

В условиях 2-го прируслового вала (Уч 1) отмечена одна из наиболее богатых для региона группировок почвенной мезофауны. Подобная тенденция для прирусловой части поймы р. Днестр была указана Б. Р. Стригановой (1968).

В условиях центральной поймы (Уч 2) благодаря притоку органоминеральных веществ во время весеннего половодья формируются благоприятные условия для жизнедеятельности почвенной мезофауны, но с признаками переувлажнения. В этих условиях формируется население, близкое по уровню богатства и суммарного обилия к группировке прируслового вала, с наличием гигрофильных и амфибиотических видов. В литературе неоднократно обсуждалось богатство центральной поймы и ее роль при распространении и миграции видов наземных животных (Крышталь, 1955; Максимов, 1974).

В тыловой части поймы (Уч 3) наблюдаются условия повышенного увлажнения, особенно во влажные годы, что приводит к формированию населения с преобладанием гигрофильных элементов. Подобные типы населения отмечались ранее только при исследовании болот (Козловская, 1976).

За пределами поймы отмечена самая бедная, но типичная для подобного ландшафта (Рыбалов, 1990) группировка почвенной мезофауны (Уч 4), что связано с бедностью супесчаных почв и менее благоприятными гидротермическими условиями. О бедности почвенного населения внепойменных ценозов, по сравнению с пойменными, указано также в работах М. М. Алейниковой (1968), В. А. Матвеева (2011) и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более высокие значения как численности, так и биомассы почвенной мезофауны отмечены в лесных пойменных участках, затопляемых во время весеннего половодья. Для почв лесной поймы (Уч 1, Уч 2, Уч 3) характерно заметное доминирование в составе населения сапрофильного комплекса, что согласуется с формированием мощного гумусового горизонта и частым обновлением пойменных почв. По мере удаления от прируслового вала к надпойменной террасе численные значения почвенной мезофауны снижались вслед за уменьшением уровня притока органоминеральных веществ во время весеннего половодья. Самые высокие значения численности почвенной мезофауны были отмечены в вязово-липовом лесу (Уч 1), расположенном на 2-м прирусловом валу р. Б. Кокшага. Для ельника с липой (Уч 3) в притеррасной части поймы зарегистрирован наиболее низкий среди обследованных участков лесной поймы уровень численности мезофауны. Наиболее массовой группой почвенных сапрофагов являются дождевые черви, составляющие более половины численного обилия и до 98% – по биомассе. Среди населения дождевых червей преобладают непигментированные чисто почвенные формы. Однако при удалении от русла реки, в притеррасной части поймы, отмечено значительное возрастание доли почвенно-подстилочных и подстилочных видов. Диплоподы – еще одна группа почвенных сапрофагов, была обнаружена на пойменных участках с хорошо развитым почвенным горизонтом. Наибольшая чис-

ленность отмечена на центральной части поймы. В сложном ельнике (Уч 4), расположенном на террасе, значения как численности, так и биомассы почвенной мезофауны были в несколько раз ниже, по сравнению участками лесной поймы. Причиной невысоких показателей численности мезофауны за пределами поймы являются бедность элементами питания и значительная сухость песчаных подзолистых почв. По численности на террасе преобладали хищные группы беспозвоночных, а по биомассе – растительоядные.

Экологический спектр видовых группировок мезофауны в значительной степени зависит от гидротермических условий конкретного биоценоза. В вязовом лесу (Уч 1) на 2-м прирусловом валу население мезофауны представлено в основном мезофильными почвенными видами. В липняке с дубом (Уч 2) на центральной пойме наблюдается присутствие значительной части связанных с подстилкой гигрофильных видов. В елово-липовом лесу (Уч 3) в притеррасной части поймы экологический состав населения комплексный, включающий как гигрофильные, так и мезофильные виды. В сложном сосняке (Уч 4) на террасе представлены в основном лесные и таёжные мезофильные виды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М. М.* Почвообитающие беспозвоночные в различных типах леса в Среднем Поволжье // Материалы по фауне и экологии почвообитающих беспозвоночных. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 1968. С. 3 – 97.
- Артемьева Т. И.* К изучению почвенной фауны Марийской АССР // Почвенная фауна Среднего Поволжья. М. : Наука, 1964. С. 153 – 167.
- Арнольди К. В., Матвеев В. А.* Население жужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение ее на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных. М. : Наука, 1973. С. 131 – 143.
- Бастраков А. И., Рыбалов Л. Б.* Распределение массовых видов жужелиц по поперечному профилю речной долины реки Большая Кокшага // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В. Г. Беллинского. 2011. № 25. С. 307 – 311.
- Гельцер Ю. А.* О почвенной фауне в пойме среднего течения реки Клязьмы // Пойменные почвы Русской равнины. М. : Изд-во МГУ, 1963. С. 123 – 140.
- Гиляров М. С.* Учет крупных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М. : Наука, 1975. С. 12 – 29.
- Гиляров М. С.* Зоологический метод диагностики почв. М. : Наука, 1965. 280 с.
- Долин В. Г.* Личинки жуков-щелкунов Европейской части СССР. Киев : Урожай, 1966. 206 с.
- Козловская Л. С.* Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества в болотных почвах лесной зоны. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 211 с.
- Колесников Ф. Н.* Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на юго-западе лесной зоны Русской Равнины и способы их выживания в условиях паводков : дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 199 с.
- Крышталь А. Ф.* К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с паводком в условиях долины среднего течения Днепра // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 1. С. 120 – 139.
- Максимов А. А.* Структура и динамика биоценозов речных долин / под ред. А. А. Перельского. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 259 с.

Матвеев В. А. Почвенная мезофауна сложных ельников и ее изменение при рубке леса и смене пород // Науч. тр. гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2011. Вып. 5. С. 208 – 235.

Передельский А. А. Экспериментальное исследование приспособления насекомых к паводкам // Докл. АН СССР. 1949. Т. LXV, № 5. С. 761 – 764.

Рыбалов Л. Б. Сравнительная характеристика почвенного населения ксерофитных растительных ассоциаций задровых равнин Среднего Поволжья // Фауна и экология животных Среднего Поволжья. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 1990. С. 47 – 73.

Семенов В. Б., Бастраков А. И., Воробьева И. Г., Рыбалов Л. Б. К фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) долины реки Большая Кокшага (Республика Марий Эл) // Науч. тр. гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2013. Вып. 6. С. 282 – 311.

Стриганова Б. Р. Комплексы почвообитающих беспозвоночных в пойме среднего течения Днестра // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 3. С. 360 – 368.

Шафигуллина С. М. Регуляция численности насекомых на островах Куйбышевского водохранилища // Экология. 2000. № 2. С. 113 – 117.

Adis J., Junk W. J. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. P. 711 – 731.

Ward J. V., Tockner K., Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems : ecotones and connectivity // Regul. Rivers : Res. Mgmt. 1999. Vol. 15. P. 125 – 139.