МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В.Н. Романенко

ПОЧВЕННАЯ ЗООЛОГИЯ

Учебное пособие

Допущено Учебно-методическим советом по биологии Учебно-методического объединения по классическому университетскому образованию в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению 020200 – биология и специальности 020201 – биология

Томск
2013

УДК 591.524.2+613.4 (075.8)
ББК 28.69 я73
Р69

Романенко В.Н.
Р69 **Почвенная зоология** : учеб. пособие. – Томск : Томский государственный университет, 2013. – 196 с.

ISBN 978-5-94621-343-1

Рассмотрены основные группы почвенных животных, принадлежащих к разным типам и классам животного царства. Приведены основные систематические признаки таксонов, условия обитания, распределение по климатическим зонам, типам почв. В пособии имеются сведения о численности почвенных животных, определена их роль в поддержании плодородия и в почвообразовательных процессах.

Для студентов, обучающихся по специальности «Почвоведение», а также занимающихся проблемами почвенной зоологии. Пособие является разделом курса «Биология почв».

УДК 591.524.2+613.4 (075.8)
ББК 28.69 я73

ISBN 978-5-94621-343-1 © Томский государственный университет, 2013
© В.Н. Романенко, 2013

ВВЕДЕНИЕ

Почвенная зоология – относительно молодая наука, сформировавшаяся в XX в. благодаря исследованиям В.В. Докучаева, который одним из первых обратил внимание на животных, обитающих в почве, и обосновал их важную роль в почвообразовании. Большое значение дождевых червей для плодородия почвы впервые было оценено ещё Ч. Дарвиным. Позднее рядом исследователей было доказано, что именно деятельность животных способствует превращению гниющих листьев в аморфный перегной, так как без почвенных беспозвоночных листья могут много лет сохранять структуру, потому что не могут быть разрушены только при участии бактерий и грибов. Огромный вклад в изучение фауны почв внес академик М.С. Гиляров. Он исследовал влияние различных групп животных на этапы гумификации и минерализации почвы. Созданная под его руководством первая в мире лаборатория почвенной зоологии работает над решением ряда проблем, имеющих практическое значение для сельского хозяйства, а также для теоретической и практической зоологии. Обширные исследования комплексов почвенных беспозвоночных проводятся во многих университетах и научно-исследовательских институтах нашей страны.

ПОЧВА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ

Почва является средой обитания большого числа видов беспозвоночных животных. Считается, что 90% биомассы животных, населяющих сушу, составляют обитатели почвенного яруса. Почва является нижним ярусом наземных биогеоценозов. В почвенном ярусе они не только живут, но и участвуют в разнообразных процессах, там идущих, в том числе в круговороте веществ. Велика роль почвенных обитателей в поддержании плодородия и даже его повышения.

Почва является продуктом совместного действия растительности, животных и микроорганизмов, а также климата на поверхно-

стные слои горных пород. В результате этого совместного действия за время длительных геологических эпох на суше сформировался почвенный покров, который представляет самостоятельную земную оболочку – одну из основ существования человечества.

Почва представляет собой полидисперсную систему, состоящую из твёрдой, жидкой и газообразной фаз. Твердая фаза почвы состоит из механических элементов различного происхождения. Они представляют собой разнообразные по величине обломки минералов и горных пород, органические вещества и органоминеральные соединения. Механические элементы не остаются неизменными в процессе почвообразования, так как в почве постоянно происходят разнообразные явления: дробление, растворение, гидролиз, осаждение, гумификация и ряд других явлений. Кроме того, происходит перемещение тонких механических элементов по профилю многих почв.

Размер почвенных элементов неодинаков. В России принята классификация, разработанная Н.А. Качинским:

Камни, имеющие диаметр более 3 мм, и гравий – 1–3 мм, составляют ***скелет почвы***.

Мелкозём почвы представляют:

Песок, диаметр частиц 1,0–0,05 мм.

Пыль – 0,001–0,05 мм.

Ил – менее 0,001 мм.

Песок физический – более 0,01 мм.

Глина физическая – менее 0,01 мм.

В соответствии с долей содержащейся в почве физической глины почвы классифицируют по ***гранулометрическому составу***:

Песок рыхлый в почвах подзолистого типа содержит физической глины 0–5%.

Песок связный – 5–10%.

Супесь – 10–20%.

Суглинок легкий – 20–30%.

Суглинок средний – 30–40%.

Суглинок тяжелый – 40–50%.

Глина лёгкая – 50–65%.

Глина средняя – 65–80%.

Глина тяжелая – более 80%.

В каменистых почвах заметное количество скелетных элементов в виде валунов, гравия, щебня.

От размеров почвенных частиц зависит объём жидкой и газообразной фаз почвы, так как все почвенные частицы окружены воздухом и водой.

В почве преобразуются и накапливаются запасы органических и минеральных веществ, поступающие после отмирания растений и животных.

Почвенные частицы сцементированы коллоидными частицами в структурные отдельности. Это значительно увеличивает общую скважность почвы и повышает её водопроницаемость, так как из-за большого количества микропор между почвенными частицами и их агрегатами почва представляет собой довольно пористое образование. Общая поверхность пор и микроходов в почве очень велика, что обеспечивает возможность существования организмов самых разных размеров.

Важнейшим компонентом почвы является вода. Она может находиться в *сорбированном* (связанном) и свободном состоянии. Для животного населения почвы наибольшее значение имеет *свободная вода*. Свободная вода может находиться в следующих состояниях:

Парообразная вода (содержится в почвенном воздухе в виде водяного пара). Обычно почвенный воздух почти всегда близок к насыщению парами воды, и даже незначительное понижение температуры приводит к конденсации влаги. Поэтому парообразная вода постоянно находится в движении, так как пары воды передвигаются в почвах от участков с более высокой температурой к более холодным участкам.

Плёночная вода тонким слоем окружает практически все мелкие почвенные частицы. Она наиболее долго сохраняется при засухе и легко используется растениями.

Капиллярная вода находится в капиллярах диаметром от 0,2 до 8,0 мк между почвенными частицами и удерживается в почве силами менискового сцепления. Она интенсивно используется растениями и может находиться в разобщённом, неподвижном со-

стоянии, в этом случае имеются разрывы капилляров, или в капиллярно подвижном состоянии, когда все капилляры заполнены.

Гравитационная вода, находящаяся в почве, способна передвигаться под действием сил тяжести. Она занимает крупные поры в почве. Гравитационная вода – явление временное. Она может быть быстро движущейся, что наблюдается в песчаных почвах, и медленно движущейся, т.е. способной задерживаться на несколько дней в мелких порах диаметром более 8,0 мк. Длительное её присутствие в почве вызывает процесс заболачивания.

Почвенный воздух – также очень важный компонент почвы. Он представляет собой смесь газообразных веществ, занимающих поровые пространства почвы. Почвенный воздух формируется несколькими путями: во-первых, за счет заполнения поровых пространств воздухом из приземного слоя атмосферы; во-вторых, в результате диффузионных процессов как следствие различия парциальных давлений отдельных газов почвенной газовой фазы и атмосферы; в-третьих, как продукт почвенных биохимических и химических процессов, включая дыхание почвенных организмов.

Вода и воздух в почве являются антагонистами: чем больше воды, тем меньше в ней воздуха. Воздух в почве передвигается по порам, не заполненным водой и не изолированным друг от друга. Воздух, находящийся в самом верхнем слое почвы, по составу практически не отличается от атмосферного, но уже при небольшом углублении количество CO_2 увеличивается почти в 10 раз, соответственно уменьшается количество O_2. Количество воздуха в почве зависит также от влажности и биологической активности, поэтому по мере затухания биологической деятельности происходит уменьшение содержания углекислого газа, а кислорода – увеличивается.

При недостатке O_2 в почве развиваются анаэробные процессы с образованием токсичных для растений соединений, снижается содержание доступных питательных веществ, ухудшаются физические свойства, что в совокупности снижает плодородие почвы.

Основное количество CO_2 почвенного воздуха образуется в процессах жизнедеятельности макро- и микроорганизмов. За счёт дыхания корневой системы высших растений образуется 30% уг-

лекислого газа, около 65% – при разложении органических остатков микроорганизмами, высшие животные выделяют около 5%.

Почва имеет некоторые особенности температурного режима. В умеренной климатической зоне обычно с повышением температуры почвы уменьшается её влажность, а с понижением – наоборот. Температура почвы всегда падает с глубиной, но суточных колебаний на глубине 10 см и более почти не бывает. На юге в степной и полупустынной областях небольшие суточные колебания температуры наблюдаются даже на глубине 30–50 см. Зимой температура почвы у поверхности всегда ниже, чем на глубине, где наблюдается её повышение.

Кислотность почвенных растворов также влияет на животных, обитающих в ней. Например, дождевые черви не переносят pH ниже 4,4. Они наиболее многочисленны в интервале от 4,5 до 8,0. Моллюски тоже зависят от водородного показателя из-за потребности в извести для построения раковины, поэтому они обычно многочисленны в почвах с pH 7,0–8,0. В свою очередь, pH почвы зависит от типа почвы и процессов, идущих в ней.

Самые неблагоприятные для обитания засолённые почвы, в них обитает ограниченная по своему составу, но очень характерная фауна.

Многим педобионтам для нормальной жизнедеятельности требуются катионы кальция. В нём нуждаются дождевые черви для обеспечения работы карбонатных желёз пищевода. Велика потребность в кальции у некоторых многоножек (например, двупарноногих), раковинных амёб, брюхоногих моллюсков.

В почве протекают процессы синтеза и распада органики, составляющие суть почвы как биологического явления. В ней развиваются особые очаги гниения, называемые *сапробионтной* средой, или *сапробиосом*. В этой среде протекают сложные биологические процессы, связанные с биогенными циклами азота, фосфора, серы, углерода и ряда других элементов. Эти циклы существуют благодаря многообразной деятельности организмов, синтезирующих сложные органические соединения (белки, жиры, углеводы и т.д.), и организмов, возвращающих продукты распада этих веществ в почву в результате гнилостного распада тканей растений и живот-

ных. Сапробионтные очаги образуются в местах попадания в почву отмерших частей растений или трупов животных. В таких местах всегда имеются специализированные группы организмов (почвенные нематоды, личинки и взрослые стадии насекомых, бактерии и некоторые грибы и т.д.). В результате их деятельности происходит постепенный распад органических соединений до всё более простых, т.е. организмы возвращают в почву элементы, за счёт которых происходит синтез сложных веществ при развитии животных и растений. Следует отметить, что сапробионтная среда малокалорийна и неустойчива, в результате этого в ней способны обитать только определенные виды.

Распределение животных в почвенном профиле неравномерно. Наибольшее количество видов обитателей почвы и наибольшая их численность приходится на почвенную подстилку и самые верхние слои почвы, т.е. до глубины 5–10 и реже – до 15 см. На бóльших глубинах количество и обилие видов резко сокращаются, но могут появляться специфические виды, приспособленные к жизни в условиях с пониженным содержанием кислорода и органических веществ.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ

Большое число разнообразных животных в той или иной мере связано с почвой. По степени связи с почвой их можно разделить на следующие группы:

– ***геобионты*** – постоянные обитатели почвенных горизонтов (их представляют почвенные простейшие, нематоды, многоножки, дождевые черви, отдельные группы насекомых, некоторые насекомоядные млекопитающие);

– ***геофилы*** – животные, проходящие в почве часть жизненного цикла (многие насекомые, паукообразные, некоторые птицы и грызуны);

– ***геоксены*** – животные, временно укрывающиеся в почве на период зимовки или летней засухи.

Обитатели почвы имеют, в зависимости от степени связи с ней, различные адаптации, которые отражаются на морфологических, физиологических и даже поведенческих особенностях животных. Наибольшие изменения имеют животные геобионты.

По размерам тела почвенные животные подразделяются на 4 группы.

Нанофауна – животные, имеющие микроскопические размеры до 0,1 мм. Эта группа животных представлена в основном простейшими. Они способны вести активный образ жизни только в водной среде, в почве заселяют капилляры и водяную пленку вокруг почвенных частиц.

Микрофауна – животные, имеющие размеры от 0,1 до 1,5 мм. Эта группа животных более разнообразна. В неё входят коловратки, нематоды, большая часть клещей, часть первичнобескрылых насекомых. Живут они в разных средах: так, коловратки обитают в основном в капиллярной воде, а остальные – в системе замкнутых камер, где постоянно поддерживается высокая влажность воздуха.

Мезофауна – животные, имеющие размеры от 1,5 до 20–30 мм. В почве представлены насекомыми и их личинками, многоножками, энхитреидами, моллюсками. Многие их них способны перемещаться в почве не только по скважинам, но и раздвигать почвенные частицы.

Макрофауна – наиболее крупные животные, чья жизнь связана с почвой, их размеры превышают 20–30 мм. В неё входят дождевые черви, некоторые виды многоножек, мышевидные грызуны, некоторые насекомоядные и птицы. Эти животные способны активно прокладывать в ней ходы, перемещаться по ним или строить в почве свои гнёзда, убежища.

По **типу питания** почвенные животные также подразделяются на несколько групп.

Фитофаги – потребители живых тканей растений, в основном имаго и личинки многих насекомых, часть нематод, мышевидные грызуны. Большая часть почвенных фитофагов питается корнями растений, т.е. является ризофагами. Часть – древесиной, т.е. является дендрофагами. Особую группу почвенных фитофагов образуют альгофаги – организмы, питающиеся водорослями.

Сапрофаги – потребители отмерших частей растений. В эту группу входят двупарноногие многоножки, клещи, кольчатые черви, часть нематод, часть жуков, часть моллюсков. Сапрофаги играют ведущую роль в трансформации органического вещества в почве и участвуют в почвообразовательных процессах.

Зоофаги – потребители животных, или плотоядные организмы. Среди зоофагов выделяют хищников и паразитов животных. Первые активно ловят и поедают других животных, а вторые живут за счёт особей другого вида и тесно связаны с ними в своем жизненном цикле. Паразитами в почве являются некоторые виды клещей, немногие насекомые, а также некоторые нематоды. К числу почвенных хищников относят имаго и личинок многих видов жужелиц и стафилинид, губоногих многоножек, часть паукообразных, многих простейших.

Копрофаги – потребители экскрементов других животных. К ним относят жуков-навозников, личинок и имаго некоторых мух, в какой-то мере кольчатых червей и некоторых коллембол.

Некрофаги – потребители мертвых животных. Их представляют жуки-мертвоеды, кожееды, личинки некоторых мух.

Мицетофаги – потребители грибов. Ими питаются личинки некоторых двукрылых насекомых, имаго и личинки жесткокрылых, некоторые двупарноногие многоножки.

Среди почвенных животных имеются виды со смешанным типом питания. Их часто называют ***миксофагами***. Смена типа питания может происходить в процессе индивидуального развития почвенных животных. Некоторые почвенные животные, относящиеся к хищникам, при недостатке пищи могут переходить к сапрофагии, в то же время ряд сапрофагов при недостатке влаги переходит к фитофагии.

В почве животные осуществляют многообразную деятельность. Они оказывают огромное влияние на физические и химические свойства почв, на процессы формирования гумуса, минерализацию, развитие почвенных систем.

В результате роющей деятельности червей, насекомых и их личинок, мокриц уменьшается плотность почвы и увеличивается её объём, улучшаются структура, водопроницаемость и воздухопроницаемость почв.

Некоторые почвенные животные (панцирные клещи, ногохвостки и др.) обеспечивают дробление растительных остатков, детрита, частиц перегноя, увеличивают доступность их для микроорганизмов. Кроме того, почвенные животные производят горизонтальные и вертикальные перемещения почвенных частиц, что способствует более равномерному распределению элементов в почве. Например, весь гумусовый слой почвы луга в умеренных широтах за десять лет по крайней мере один раз проходит через кишечник дождевых червей. Почвенные животные принимают участие на различных этапах химических преобразований разлагающихся органических веществ. Они даже влияют на образование того или иного типа гумуса. Гумус типа *муль* образуется при большом участии дождевых червей, а *модеры* обязаны своим происхождением насекомым, панцирным клещам, мокрицам.

ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Животные, населяющие нашу планету, обитают во всех средах: в воде (морской и пресной), в почве, на поверхности земли. По современной классификации всех животных распределяют по 23–25 типам.

Для того чтобы биологи понимали друг друга, принято делить царство животных на серию взаимоподчинённых таксонов. Основной таксон – это вид. Для обозначения вида используется принцип бинарной номенклатуры, её автор – Карл Линней. Каждому виду присваивается латинское название из двух слов. Первое слово существительное и представляет название рода. Например: *Ixodes*, *Aporia*, *Pieris*. Второе – прилагательное и является названием вида. Например: *communis*, *persulcatus*, *montana*. Если название родов никогда не повторяется, то название видов может повторяться в разных таксонах, поэтому правильное название вида слагается из двух слов, т.е. названия рода и названия вида. Например, *Ixodes persulcatus*, *Aporia crategi*, *Pieris brassicae*.

Близкие виды объединяют в рода (обычно по морфологическим, экологическим признакам), а рода по тем же критериям объединяют в семейства. Латинское название семейства можно отличить по окончанию «dae», например Ixodidae, Pieridae.

Отряд – более крупная таксономическая единица, объединяющая близкородственные семейства. В свою очередь, отряды объединяются в классы, а классы – в типы.

Для более точного разграничения родственных связей очень часто вводятся дополнительные промежуточные таксоны: подтип, подкласс, надкласс, подотряд, надотряд, подсемейство, надсемейство.

Абсолютное большинство видов, распределяющееся по 23–24 типам, относятся к беспозвоночным животным.

С почвой связаны представители только 7 типов животных. Из них представители 6 типов беспозвоночных и 1 типа хордовых (позвоночных).

Самые маленькие по размерам и относительно просто устроенные животные относятся к подцарству одноклеточных, или простейших, – Protozoa.

ПОДЦАРСТВО PROTOZOA – ПРОСТЕЙШИЕ

Все простейшие делятся на 5 типов, из которых только представители двух типов обитают в почве.

К Protozoa относят животных, тело которых соответствует 1 клетке, и она является самостоятельным организмом с присущими организму функциями обмена веществ, движения, раздражимости и размножения.

Размеры простейших колеблются от долей миллиметров до 3–5 мм. Число известных видов превышает 39 000, и ежегодно описываются сотни новых видов.

Общий принцип строения клетки простейших не отличается от строения клетки многоклеточного животного. Однако у некоторых простейших дополнительно появляется сократительная и пищеварительные вакуоли, симбиотические организмы – обычно бактерии, запасные питательные вещества.

Представители простейших обладают широким всесветным распространением. Они обитают в морях и океанах, во всех пресных водоёмах, значительная часть видов является внутриклеточными, или полостными, паразитами многоклеточных животных. Наконец, часть видов приспособилась к обитанию в почве, где тоже живет в воде. В почве живут представители 2 типов простейших.

ТИП SARCOMASTIGOPHORA – САРКОМАСТИГОФОРЫ

К этому типу относятся свободноживущие и паразитические одноклеточные, или колониальные, животные, которые характеризуются *наличием органоидов движения* в виде *непостоянных выростов цитоплазмы*, так называемых *ложных ножек*, или в виде бичевидных выростов – *жгутиков*. Количество ядер в клетках от 1 до множества, но все ядра одинаковы как по числу находящихся в них хромосом, так и по размерам и функциям. Обычно ядра гаплоидные, т.е. содержат один набор хромосом. Среди представителей этого типа есть как одиночные виды, так и виды, живущие колониями.

Тип саркомастигофоры делят на 3 подтипа: Саркодовые (Sarcodina), Жгутиконосцы (Mastigophora) и Опалины (Opalinata), но в почве обитают представители только первых двух. К настоящему времени известно более 25 000 видов.

ПОДТИП SARCODINA – САРКОДОВЫЕ

Главной отличительной особенностью этого подтипа является наличие у них в течение всего жизненного цикла или в большей его части органоида движения в виде псевдоподий. Разные виды саркодовых имеют псевдоподии, отличающиеся по форме, длине и числу. Большинство видов – обитатели водоемов, но в почве тоже имеется достаточно большое число специфических видов. В почве обитают только представители ***класса корненожки, или амёбы*** **(Rhizopoda**).

КЛАСС RHIZOPODA – КОРНЕНОЖКИ

Питаются они, главным образом, захватывая выростами цитоплазмы мелкие органические частицы, бактерии, мелкие одноклеточные водоросли. Такой тип питания называется фагоцитозом. В то же время они способны использовать с помощью так называемого пиноцитоза и растворенные в воде органические вещества.

В почве обитают представители 2 отрядов корненожек. Наиболее многочисленным является ***отряд голых амёб*** **(Amoebina)**, отличающийся мелкими размерами и непостоянной формой тела, так как их клетка покрыта элементарной мембраной и ложноножки могут образовываться в любой точке тела (рис. 1).

Представители 2-го отряды – ***раковинные амёбы*** – **Testacea** (по современной систематике это сборный отряд, объединяющий несколько отрядов). Они имеют постоянную форму тела, так как мембрана большей части тела усиливается либо органическими, либо минеральными веществами внутреннего или внешнего происхождения. Лишь маленькая часть клетки покрыта элементарной мембраной, на которой образуются псевдоподии, с помощью которых амёбы питаются, передвигаются. Эта часть называется устьем. Раковинные амёбы – самые крупные из простейших, обитающих в почве.

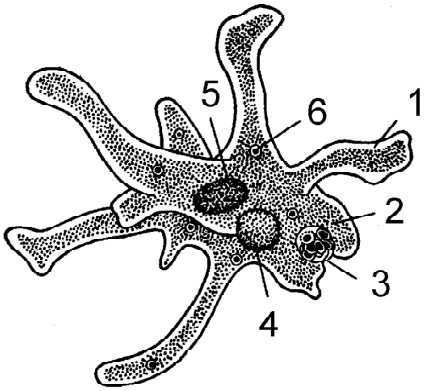

Рис. 1. Амёба *Amoeba proteus* (по Дофлейну, 1981):
1 – эктоплазма; *2* – эндоплазма; *3* – заглатываемые пищевые частицы;
4 – сократительная вакуоль; *5* – ядро; *6* – пищеварительные вакуоли

Амёбы размножаются бесполым путем – обычно простым делением на две клетки после соответствующего деления ядра. У раковинных амёб деление ядра происходит внутри, а затем из устьица выходит часть цитоплазмы с ядром и создаётся новая особь, которая затем образует раковинку, питается, растёт и т.д. (рис. 2, 3).

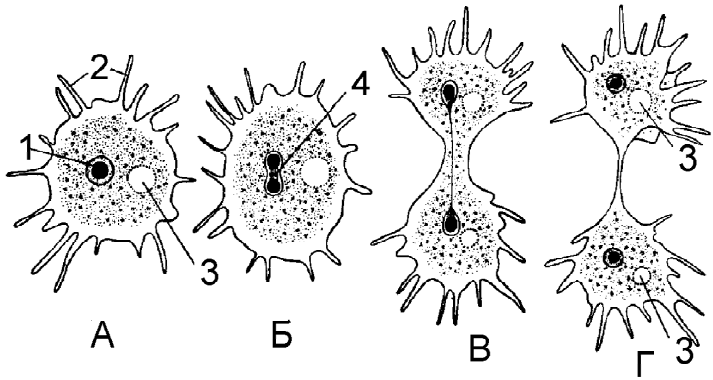

Рис. 2. Стадии деление амёбы (по Хадорну, Венеру, 1989):
А–Г – последовательность деления.
1 – ядро; *2* – псевдоподии; *3* – сократительная вакуоль; *4* – деление ядра

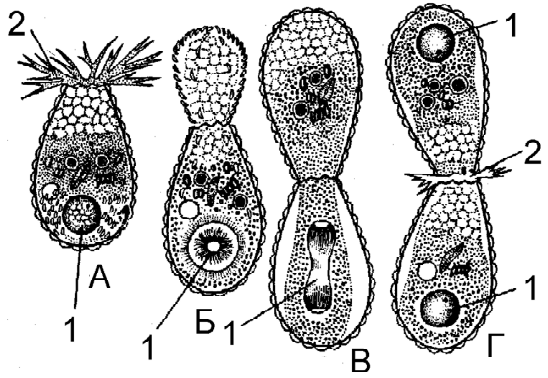

Рис. 3. Последовательные стадии бесполого размножения раковинной амёбы (по Шевякову, 1981): *А* – корненожка перед делением; *Б* – образование цитоплазматической почки; *В* – деление ядра; *Г* – конец деления: *1* – ядро; *2* – псевдоподии

Относительно недавно у некоторых раковинных амёб было открыто наличие полового процесса с образованием гамет, последующим их слиянием в зиготу, делением этой зиготы минимум на 4 клетки. Деление амёб может происходить и в *инцистированном* состоянии, в которое они переходят при неблагоприятных условиях, покрываясь (голые амёбы) дополнительными оболочками и округляясь. Раковинные втягивают псевдоподии, дополнительно закрывают устьице и часто внутри раковины тоже округляются, покрывая себя дополнительными оболочками. В таком состоянии они способны переносить отрицательные температуры, высыхание, часто переносятся ветром с пылью на большие расстояния, осваивают новые места.

Почвенные корненожки обитают в более стеснённых условиях, так как живут в воде, которая в нормально увлажнённой почве существует в виде капиллярной и пленочной формы. Численность саркодовых в почве зависит от типа почвы, температуры, влажности и типа растительности. Размеры почвенных амёб значительно мельче (в среднем в 10–15 раз) тех видов, которые обитают в водоёмах (реках, озёрах, прудах, болотах) и переувлажненных почвах (рис. 4).

Почвенные голые амёбы (отр. Amoebina) имеют средний размер 10–15 мкм. Их тело более уплощенное, а псевдоподии укорочены. Численность голых амёб бывает очень высокой. В настоящее время в нашей стране известно около 100 видов голых амёб. Более многочисленны они в естественных лесных биоценозах по сравнению с луговыми. Обычно их больше в подстилке (горизонт A_0) и в дернине на лугах (горизонт $A_Д$). В гумусовом горизонте (A_1) их обилие падает. Например, в Европейских ельниках в Подмосковье в горизонте A_0 их насчитывается в среднем 124 400 особи на 1 г почвы, в горизонте A_1 – 30 400. На лугах численность голых амёб составляет в $A_Д$ – 80 900; в A_1 – 17 600 особи на 1 г почвы.

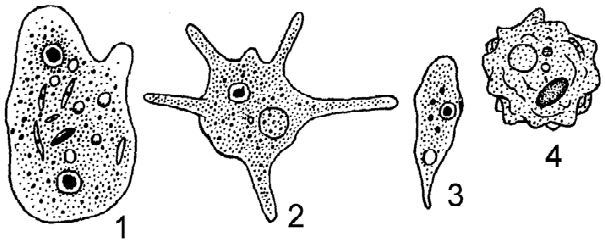

Рис. 4. Различные виды амёб (по Дофлейну, 1981): *1 – Pelomyxa binucleata*; *2 – Amoeba polypodia*; *3 – A. limax*; *4 – A. verrucosa*

Изученность видового состава и численности голых амёб в Азиатской части России намного меньше. Так, в относительно сухих почвах Алтая их численность (клеток на 1 г почвы) колеблется в широких пределах и в среднем составляет:

– в горно-тёмнокаштановых – 24 000;

– в горно-каштановых – 2 200;

– в светло-каштановых – 300.

Повсеместно их обилие сильно зависит от влажности почвы, её вида и качества гумуса, наличия подстилки или дерновости, так как много амёб обитает в прикорневом пространстве.

Видовое разнообразие амёб в естественных и окультуренных почвах почти одинаково. На сельскохозяйственных угодьях видовое разнообразие несколько снижается. В Европейской части Рос-

сии под кукурузой насчитывают до 17 видов голых амёб, под рожью – 7, горохом – 12, картофелем – 11, паром – 15. Всего на сельскохозяйственных полях в любом районе можно насчитать до 27 видов голых амёб.

Раковинные амёбы (отр. Testacea). Раковинные амёбы – самые крупные простейшие из класса саркодовых, их средний размер достигает 48, самые крупные виды – 80 мкм. Типичные почвенные раковинные амёбы имеют, как и голые, более уплощенную форму тела, устьице у них обычно смещается на «брюшную» сторону. Псевдоподии, короткие и немногочисленные. Часть видов образует довольно длинный козырек, нависающий над устьицем, – преддверье. Благодаря этому перед устьицем образуется узкая щель, которая обычно заполнена водой. В ней плавают бактерии и мелкие органические частицы, которыми и питается особь, захватывая их короткими псевдоподиями. Раковинки амёб построены как на органической, так и на неорганической основе. Они представляют собой довольно прочное сооружение, долго сохраняющееся в почве после гибели особи (рис. 5). Обычно раковинки начинают разрушаться в хвойных лесах только через год после смерти амёбы, в лиственных лесах – раньше.

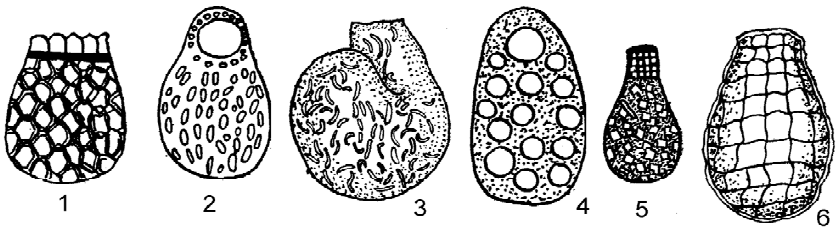

Рис. 5. Различные раковинные амёбы (по Чибисовой, 1977):
1 – Euglypha strigosa; *2 – Corythion dubium*; *3 – Lesquereusia spiralis*; *4 – Trinema lineare*; *5 – Nebela lageniformis*; *6 – Quadrulella symmetrica*

Видовое разнообразие почвенных раковинных амёб в России составляет около 200 видов. Количество живых клеток на 1 г почвы варьирует в широких пределах и зависит от типа почвы, температуры, влажности и типа растительности. В почвах с грубым гумусом,

что обычно бывает под хвойными лесами, раковинных амёб в 10–20 раз больше, чем в почвах с мягким зернистым гумусом под лиственными породами и на лугах. Общая численность раковинных амёб всегда ниже, чем голых амёб, что связано с мелкими размерами почвенных частиц и, как следствие, с недостаточной величиной капилляров и плёнки для этих относительно крупных клеток на значительных площадях биотопа. В некоторых почвах (обычно с грубым гумусом) раковинных амёб может быть больше, чем голых.

Распределение по почвенным горизонтам у раковинных амёб такое же, как и у голых. Их всегда больше в горизонте A_0 под растительностью и в $A_Д$ на лугах, чем в гумусовом горизонте A_1. Однако, начиная с глубины 2 см, их численность резко падает, и на глубину 15 см проникают лишь единичные особи. Видовое разнообразие в отдельных биоценозах зависит от типа почвы, растительного сообщества. Например, в Европейских ельниках с подзолистой почвой насчитывается до 58 видов раковинных амёб с биомассой 1,14 г/м^2; в дерново-подзолистых ельниках – 55 видов, биомасса 0,23 г/м^2; в березняках – 27 видов, биомасса 0,34 г/м^2; в сосняках – 27 видов, биомасса 0,49 г/м^2; дерновая почва на лугах – 39 видов, биомасса 1,91 г/м^2. В сумме в лесных почвах Европейской части России выявлено 142 вида, а всего для этого региона известно около 200. Для Московской области известно 173 вида.

В отличие от голых амёб, на окультуренных почвах сельскохозяйственного назначения видовое разнообразие раковинных амёб снижается. В почвах, занятых кукурузой, выявляется не более 5 видов, под рожью – 1, под картофелем – до 6, под паром – тоже 6, а под горохом они не найдены.

Численность раковинных амёб на 1 г почвы составляет в Европейской части в среднем для ельников 23 100 в горизонте A_0, а в горизонте A_1 – 4 100 живых клеток. На лугах обилие раковинных амёб снижается: в $A_Д$ – 6 800, а в A_1 – 2 200.

Исследование, проведённое на территории Томской области, выявило обитание 77 видов и подвидов раковинных амёб. Наибольшая численность отмечается в подстилке и верхних слоях гумусового горизонта. Уровень увлажнения почвы отражается на численности и разнообразии тестаций.

Средняя численность на 1 г почвы по типам почвы и почвенным горизонтам следующая:

1. В дерново-глеевой почве в A_1 – 22 400 особей, в A_1 – 12 000, на лугах в горизонте $A_Д$ – 20 400.

2. В дерново-подзолистой в A_0 – 21 400, A_1 – 7 800.

3. В перегнойно-гумусово-глеевой почве в осиннике в A_0 – 21 600, в A_1 – 3 600.

4. В дерново-глеевой остаточно-гумусовой в A_0 – 41 000, в A_1 – 300.

ПОДТИП MASTIGOPHORA – ЖГУТИКОНОСЦЫ

Главным отличительным признаком этого подтипа простейших является наличие бичевидного органоида движения, называемого жгутиком. Количество жгутиков у разных видов колеблется от 1 до нескольких тысяч, хотя у некоторых видов временно, а у других постоянно могут присутствовать псевдоподии, что указывает на близость подтипов Mastigophora и Sarcodina. У большинства видов тело клетки покрыто прочной пелликулой, которая может дополнительно усиливаться разнообразными органическими выделениями клетки. Благодаря этому форма тела большинства жгутиконосцев, в отличие от амёб, постоянна.

Более разнообразно у жгутиконосцев и питание: кроме гетеротрофного питания у одного класса есть автотрофное, как у растений, за счет фотосинтеза, так как у них в теле клетки имеются хроматофоры с хлорофиллом, т.е. по жгутиконосцам проходит граница между растениями и животными. Всех жгутиконосцев принято распределять по 2 классам. Обитающие в почве жгутиконосцы имеют небольшие размеры – средний размер составляет 8,4 мкм, но имеются мелкие (2–5 мкм) и более крупные, но их мало.

Независимо от систематического положения у всех простейших жгутик имеет одинаковую схему строения (рис. 6). Длина жгутика варьирует в широких пределах, очень маленькие обычно называют ресничками, а длинные – жгутиками.

Большая часть жгутика, возвышающаяся над клеткой, покрыта оболочкой, являющейся продолжением мембраны клетки. Эта часть выполняет локомоторную функцию. Под оболочкой жгутика нахо-

дится 9 двойных фибрилл, расположенных по кругу. В центре жгутика имеется 2 центральные фибриллы, они играют опорную и проводниковую функции. Центральные фибриллы начинаются вблизи от поверхности клетки, от так называемой аксиальной гранулы.

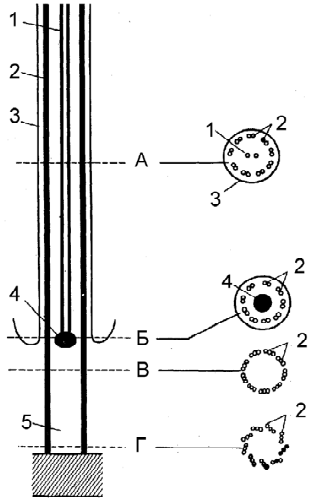

Рис. 6. Схема строения жгутика (электронная микроскопия по Нуаро-Тимотэ, 1981): *А* – поперечный разрез; *Б* – разрез на уровне аксиальной гранулы; *В* – разрез в средней части кинетосомы; *Г* – разрез в задней части кинетосомы. *1* – центральные фибриллы; *2* – периферические фибриллы; *3* – наружная мембрана жгутика; *4* – аксиальная гранула; *5* – кинетосома

Более глубоко в эктоплазме лежит базальная часть жгутика, которая образует базальное тело, или кинетосому. Базальное тело окружено мембраной, под которой расположены 9 периферических фибрилл, являющихся основанием периферических фибрилл жгутика, но здесь они становятся тройными.

Жгутик или жгутики (если их много) обычно свободно отходят от тела клетки и главное их назначение – обеспечить передвижение тела простейшего. Большую роль они играют в питании: так, во время их работы и движения клетки они током воды подгоняют к клеточному рту пищевые частицы. Обитают жгутиконосцы, как

и все свободноживущие простейшие, в водной среде. В почве жгутиконосцы обычно имеют удлинённую, уплощенную форму, а их жгутик, начинаясь от переднего конца, загибается, идет вдоль тела и там свободно заканчивается. Вершинная часть жгутика обладает наибольшей подвижностью и обеспечивает передвижение клетки в капиллярной или пленочной воде почвы.

КЛАСС PHYTOMASTIGOPHOREA – РАСТИТЕЛЬНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ

В этом классе объединены жгутиконосцы, имеющие хроматофоры и поэтому способные к фотосинтезу и, следовательно, автотрофному питанию (рис. 7). В отличие от растений, они способны питаться как готовыми органическими веществами, такими как бактерии, так и мелкими органическими частицами – остатками растений и животных. При недостатке света доминирует гетеротрофное питание, при нормальном освещении – автотрофное, но никогда не бывает чисто автотрофного питания. Смешанное питание, т.е. использование двух типов питания одновременно в разных пропорциях в зависимости от освещения, называется *миксотрофным*.

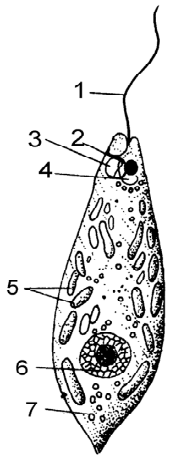

Рис. 7. Евглена зелёная (по Дофлейну, 1981):
1 – жгутик; *2* – глазок; *3* – резервуар сократительной вакуоли;
4 – сократительная вакуоль; *5* – хроматофоры;
6 – ядро; *7* – запасные вещества

Растительные жгутиконосцы на переднем конце тела, около основания жгутика, обычно имеют светочувствительный аппарат – глазное пятно, или стигму, что позволяет им всегда перемещаться в область оптимальной освещенности (рис. 7). Обычно почвенные протозоологи называют этих одноклеточных животных, обитающих в почве, *окрашенными жгутиконосцами* из-за их зелёного цвета. Окрашенные жгутиконосцы обычно находятся в подстилке и самых верхних горизонтах почвы до границы проникновения света. Среди почвенных видов жгутиконосцев, в отличие от обитающих в воде, нет колониальных форм.

КЛАСС ZOOMASTIGOPHOREA – ЖИВОТНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ

Животные жгутиконосцы отличаются от растительных тем, что не имеют хлорофилла и, соответственно, не способны к автотрофному питанию. Они питаются готовыми органическими веществами, переваривая микроорганизмы, мельчайшие остатки животных или растений или поглощая растворы органических веществ, которые образуются в процессе разложения органики, т.е. являются *гетеротрофами* (рис. 8). Почвенные протозоологи обычно называют этих жгутиконосцев *неокрашенными*, так как они не имеют естественной окраски.

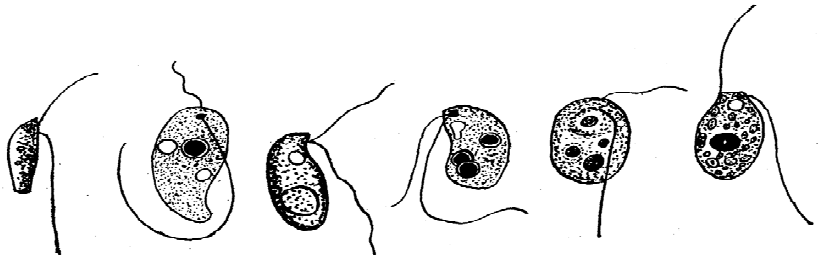

Рис. 8. Животные жгутиконосцы (по Гаевской, 1977)

Размножение жгутиконосцев

Большинство представителей подтипа Mastigophora размножаются только бесполым способом, при котором происходит обычно

продольное деление клетки после соответствующего деления ядра или ядер. Жгутик при этом делении у одних видов отходит к одной из дочерних клеток, у других отбрасывается перед делением. Дочерние особи, не имеющие жгутика, строят его сами. Нередко деление происходит в покоящемся состоянии, т.е. в цисте. Переход в инцистированное состояние осуществляется любой особью при наступлении неблагоприятных условий: иссушении, изменении химических показателей среды, понижении или повышении температуры за оптимальные пределы и т.д. В покоящемся состоянии особь может находиться очень долго и даже полностью высыхать и переноситься ветром на большие расстояния. Такую устойчивость простейшие приобретают благодаря тому, что при инцистировании отбрасывают жгутик, округляются и покрываются дополнительными оболочками. Кроме того, некоторые виды способны в таком состоянии делиться один, а некоторые два и более раз. Такое деление без увеличения объёма цисты называется *палинтомией*. При попадании такой цисты в благоприятные условия из неё выходят сразу несколько мелких жгутиконосцев, которые после питания достигают нормальных размеров и далее делятся обычным способом, т.е. *монотомией*.

Обилие и распределение жгутиконосцев по почвенным горизонтам

Видовое разнообразие жгутиконосцев, обитающих в почве, невелико, известно около 100 видов. Наиболее богаты в видовом отношении неокрашенные, окрашенные имеют меньшее число видов.

Численность жгутиконосцев очень зависит от влаги. В лесах с развитой подстилкой и имеющих высокую увлажненность их численность может быть сравнима с численностью бактерий и прочих микроорганизмов и достигать 500 000 клеток на 1 г подстилки.

В европейских ельниках с выраженным горизонтом A_0 (0–2 см) в среднем *окрашенных жгутиконосцев* насчитывают 52 000 клеток на 1 г подстилки, но в горизонте A_1 их нет. На лугах, несмотря на высокую освещённость, окрашенных жгутиконосцев мало; по-видимому, сказывается неравномерность увлажнения поверхностного слоя земли.

Обилие животных (*неокрашенных*) жгутиконосцев в почвах выше, чем окрашенных. В столетних европейских ельниках в горизонте A_0 их в среднем 77 200 особей на 1 г, а в горизонте A_1 (2–7 см) – 17 000. На лугах в дернине они довольно многочисленны, в дернине (горизонт $A_Д$) их до 20 000, в слое 5–30 см (горизонт A_1) – до 2 700.

В почвах Алтая средняя численность их ниже, чем в европейских ельниках, средняя численность на 1 г субстрата составляет:

– в горно-тёмнокаштановых – 22 000;

– в горно-каштановых – 2 200;

– в светло-каштановых – 300.

На сельскохозяйственных полях окрашенные жгутиконосцы встречаются только под густыми высокими культурами: под кукурузой 2 вида; под картофелем 4 вида; под рожью и другими злаками, горохом и на пару́ они не разводятся.

В то же время неокрашенные (зоомастигины) более разнообразны и относительно многочисленны: под кукурузой встречается до 15 видов, под злаками – 10, под горохом – 10; под картофелем – 12, на пару́ – 15.

ТИП CILIOPHORA – РЕСНИЧНЫЕ, ИЛИ ИНФУЗОРИИ

Тип инфузории является высшим типом простейших (рис. 9). Общее число известных видов около 7 500. Для представителей типа характерно наличие разнокачественных ядер в клетке. Первое ядро очень большое и содержит большое число хромосом, т.е. является полиплоидным. Оно отвечает за все вегетативные функции и называется *макронуклеус*. Второе ядро содержит диплоидный набор хромосом – *микронуклеус* (таких ядер у некоторых видов бывает несколько). Оно является хранителем наследственной информации и участвует в ядерной реорганизации при обмене наследственной информацией с другими особями своего вида.

Для инфузорий также характерно наличие большого числа ресничек, имеющих такое же ультратонкое строение, как и жгутик жгутиконосцев. Есть виды, у которых число ресничек, покрывающих тело, составляет 10 000–15 000. Но у ряда видов реснички мо-

гут преобразовываться, слипаясь в плоские длинные *мембраны* или короткие *мембранеллы*. У некоторых видов они слипаются в кисточки (иголочки), так называемые *цирры*.

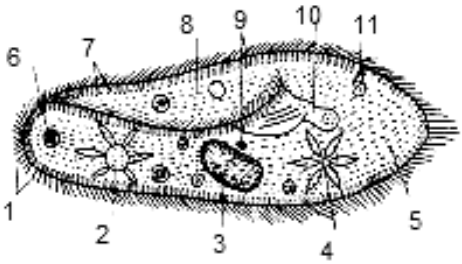

Рис. 9. Инфузория-туфелька (*Paramecium*) (по Freye, 1982):
1 – реснички; *2* – центральный резервуар сократительной вакуоли;
3 – макронуклеус; *4* – выделительная пора; *5* – пелликула;
6 – пищеварительная вакуоль; *7* – трихоцисты;
8 – перистом; *9* – микронуклеус; *10* – глотка; *11* – порошица

Покровы инфузорий представлены пелликулой, состоящей из двух двойных мембран, обычно она бывает скульптурирована утолщениями.

Как правило, инфузории имеют хорошо заметный клеточный рот (цитостом).

Сократительных вакуолей у пресноводных видов бывает несколько, и их местоположение всегда постоянно, они не перемещаются по клетке, как у представителей других типов простейших.

У многих видов в эктоплазме располагаются трихоцисты – особые образования, способные при раздражении выбрасывать нить с поражающей частью на конце. Трихоцисты у одних видов служат для защиты от хищных простейших, у других, обычно хищников, – для поражения жертвы.

Размножение у инфузорий только бесполое (рис. 10). Перед делением происходит удвоение числа хромосом, как в макронуклеусе, так и в микронуклеусе, как при митозе, но деление ядра не происходит. Удвоение числа хромосом без деления называется *эндомитозом*. После завершения процесса эндомитоза хромосомы деспирализуются, макронуклеус вытягивается, а затем они начинают

распределяться по полюсам клетки без образования веретена деления. После расхождения хромосом ядер образуется поперечная перетяжка, которая завершает образование двух дочерних особей.

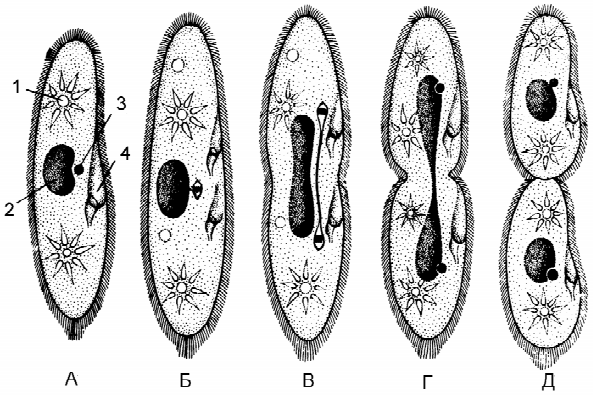

Рис. 10. Схема деления инфузории *Paramecium* (по Хадорну, Венеру, 1989): *А* – особь перед делением; *Б* – деление микронуклеуса; *В* – деление макронуклеуса и расхождение микронуклеуса; *Г* – начало перешнуровки цитоплазмы; *Д* – разделение особей. *1* – сократительная вакуоль; *2* – макронуклеус; *3* – микронуклеус; *4* – цитостом

Инфузории могут, как и многие простейшие, *инцистироваться*, и некоторые виды могут в таком состоянии делиться, образуя сразу несколько дочерних особей.

Бесконечно долго размножаться делением они не могут, так как нуждаются в ядерной реорганизации. Этот процесс носит название *конъюгация*, которая напоминает половой процесс (рис. 11).

Начинается этот процесс со сближения двух особей, нуждающихся в ядерной реорганизации. У многих видов в месте соприкосновения особей разрушается пелликула, у некоторых она остается целой. В каждой конъюгирующей особи происходит распад макронуклеуса, т.е. он резорбируется (растворяется). Микронуклеус претерпевает деление по типу мейоза. При этом в результате двух последовательных делений образуется 4 гаплоидных ядра. Затем три из четырёх ядер растворяются, а оставшееся ядро делится митозом с образованием двух гаплоидных ядер. Одно из обра-

зовавшихся ядер становится мигрирующим, и по участку с растворённой пелликулой переходит в другую особь; навстречу ему перемещается такое же ядро из другой особи. После обмена ядрами пелликула восстанавливается и особи расходятся. В случае если у конъюгирующих особей пелликула в месте контакта не растворяется, то мигрирующие ядра покидают свою особь и проникают в другую через клеточный рот.

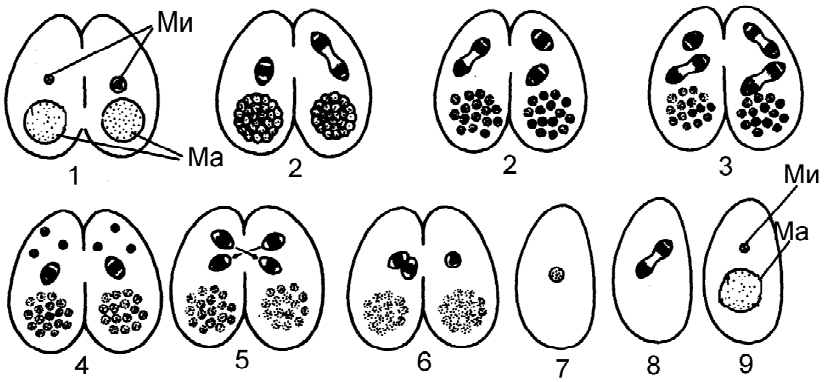

Рис. 11. Конъюгация инфузорий, схема (по Греллю, 1981): Ми – микронуклеус; Ма – макронуклеус. *1* – начало конъюгации; *2* – первое мейотическое деление микронуклеуса, начало распада макронуклеуса; *3* – второе деление микронуклеуса; *4* – митотическое деление одного микронуклеуса, дегенерация других; *5* – обмен мигрирующими пронуклеусами; *6* – слияние пронуклеусов; *7* – образование синкариона; *8* – деление синкариона; *9* – экскоңъюгант, развитие ядерного аппарата

В экскоңъюгантах пришедшее гаплоидное ядро сливается с оставшимся ядром, восстанавливая диплоидность ядра. Слияние гаплоидных ядер разных особей напоминает процесс оплодотворения, при котором происходит обновление генетической информации. После восстановления диплоидности ядро экскоңъюганта делится митозом с образованием двух диплоидных ядер (у многих видов наблюдается дополнительное деление 1–3 раза этих ядер с более сложной дифференцировкой на макро- и микронуклеусы и их расхождением по новым особям). Затем одно из них начинает

увеличивать количество хромосом, становясь полиплоидным макронуклеусом, а второе остается диплоидным – микронуклеусом. У некоторых видов все процессы конъюгации периодически происходят в одной клетке без временного объединения двух особей.

Представители типа обитают в водной среде, влажном прибрежном песке, в желудке у жвачных, являясь очень полезными симбионтами, часть видов приспособилась к обитанию во влаге почвы. Все почвенные ресничные относятся к одному классу Ciliata.

КЛАСС CILIATA – РЕСНИЧНЫЕ ИНФУЗОРИИ

Виды, относящиеся к классу ресничные инфузории, имеют очень разнообразную форму. Размеры их варьируют в широких пределах от 30 мкм до миллиметра и более. Наиболее крупные виды инфузорий обитают в пресных и солёных водах (рис. 12). Почвенные инфузории относительно мелкие. Средний размер почвенных инфузорий составляет 45 мкм.

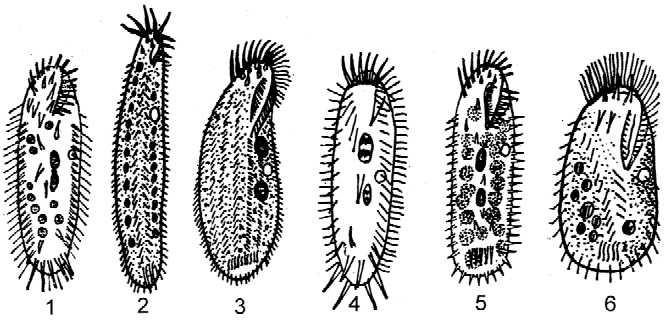

Рис. 12. Разные виды инфузорий (по Мажейкайте, 1977): *1 – Oxytricha pelionella*; *2 – Holosticha grisea*; *3 – Urostyla weissei*; *4 – Ox. paralella*; *5 – Ox. ferruginea*; *6 – H. mystacea*

Почвенные инфузории – самая малочисленная группа из простейших, обитающих в почве. Они в большей мере, чем другие простейшие, зависят от влажности, температуры, механического состава почвы, её солёности и количества органических остатков.

Максимальная численность инфузорий наблюдается во влажной лесной подстилке.

В европейских ельниках в горизонте A_0 (0–2 см) средняя численность достигает местами 18 400 особей/г, но в глубине их нет. На суходольных лугах их очень мало – в $A_Д$ всего 200 особей/г, и глубже также их нет.

В горных почвах Алтая их очень мало: в горных тёмно-каштановых в среднем – 220; в горных каштановых – 2 000; в горных светло-каштановых – 30.

Небольшое количество инфузорий встречается и на сельскохозяйственных полях. Более разнообразны и обильны они под кукурузой, картофелем. Менее разнообразны под злаками, встречаются и на пару́.

Значение простейших в плодородии почвы, роль простейших в круговороте веществ

В почвах от Тундры до Черноморского побережья встречается около 600 видов простейших. При этом обширные районы Сибири и Дальнего Востока остаются в значительной мере неисследованными.

Для обитания в почве простейшим достаточно капиллярной и плёночной воды, т.е. нормально увлажнённой почвы. При недостатке влаги они способны быстро инцистироваться, оставаясь живыми.

Количество простейших на 1 г почвы или подстилки колеблется очень значительно, так как их благополучие зависит от многих факторов: наличия пищи, температуры, влажности, наличия органических веществ и степени их разложения, механического состава. Проведённые исследования в нечернозёмной зоне Европейской части России показали, что их суммарная численность колеблется от нескольких тысяч до 2 000 000 клеток на 1 г почвы. Биомасса, несмотря на ничтожно малый вес клетки, достигает внушительной величины. Так, в пахотном горизонте на одном га их живой вес составляет от 300 до 1 000 кг, несмотря на относительно низкую их численность в окультуренных почвах. В естественных почвах, особенно лесных, численность простейших в среднем выше и биомасса больше, здесь они нередко могут превышать биомассу микроорганизмов.

Простейшие – природные консументы почвенных бактерий, дрожжей, микроскопических водорослей и части грибов. Питаются простейшие микроорганизмами независимо от их систематического положения. Кроме того, они употребляют и разлагающуюся органику, участвуют в трансформации органических веществ, благодаря их собственной, мощной ферментативной системе, оказывают регулирующее действие на численность бактерий, но это не отрицательное, а скорее положительное влияние. Находясь в тесных взаимоотношениях с бактериями, простейшие вызывают повышение их физиологической активности и стимулируют активность микробоноселения почвы, что благоприятно сказывается на плодородии почвы и урожайности. Хорошо изучено взаимоотношение голой амёбы *Amoeba albida* с клубеньковыми бактериями. Эта амёба питается исключительно клубеньковыми бактериями, при этом оказывает на них стимулирующее действие, выделяя биологически активные вещества. Бактерии в ответ начинают более интенсивно размножаться, резко увеличивая свою численность, у них повышается физиологическая активность, улучшающая процессы фиксации азота, что благоприятно сказывается на растениях.

Кроме бактерий, простейшие в большей или меньшей мере, в зависимости от вида, питаются грибами. В ряде случаев отмечалось снижение численности патогенных для растений грибов, что приводило к увеличению урожайности.

Простейшие способны питаться и такими стойкими к расщеплению веществами, как клетчатка и лигнин. Особая роль в разложении этих веществ принадлежит раковинным амёбам.

Простейшие активно участвуют в основных биохимических процессах почвы, в том числе в подзолообразовательном процессе. Они, разлагая органические вещества, изменяют дисперсность почвы, активируют биологическую фиксацию азота, аммонофиксацию, разложение целлюлозы и т.д.

Простейшие, обитающие в почве, влияют на химизм среды. Они способны выделять биологически активные вещества, среди которых большое значение имеют *аллелопатины*, влияющие на другие организмы. Например, амёбы и инфузории выделяют аллелопатины, стимулирующие прорастание семян овса, хлопчатника.

Некоторые простейшие с помощью аллелопатинов способны подавлять развитие фитопатогенных грибов.

По горизонтам почвы простейшие распределены неравномерно, наибольшая их численность отмечается в самых верхних горизонтах: это – A_0 и верхняя часть – A_1. Хотя на сельскохозяйственных землях они могут относительно равномерно распределяться по пахотному слою, особенно амёбы и зоомастигины. На глубине около 15 см встречаются единичные особи голых и раковинных амёб. В почвах под лесом численность и разнообразие простейших наибольшие. На лугах и сельхозполях их всегда меньше в численном и видовом выражении.

Для простейших умеренной климатической зоны характерно сезонное колебание численности. Причём в Европейской и Азиатской частях России ход этого колебания может не совпадать. В Европейской части обычно от весны к осени в почве увеличивается численность жгутиконосцев, в некоторых местах более чем в 3 раза. Обилие амёб и инфузорий, наоборот, падает в 2 и более раз. В степях Алтая от весны к осени увеличивается численность не только жгутиконосцев, но и амёб и инфузорий. Но этот процесс зависит от количества осадков, которое для азиатской части России имеет решающее значение.

Применение пестицидов или гербицидов при защите культурных растений от сорняков и насекомых неоднозначно сказывается на состоянии фауны простейших. Применение этих веществ в нормальных концентрациях может кратковременно, на 3–10 суток, снизить их численность, но затем численность восстанавливается до исходного уровня. Более низкие концентрации либо не влияют на простейших, либо могут даже стимулировать их размножение.

Почвенные простейшие способны очищать почву от ряда опасных для человека и домашних животных бактерий. Под их действием количество патогенных микроорганизмов (кишечной палочки, стафилококка, бруцеллёза) резко падает. Инфузории способны активно фагоцитировать бациллы туберкулёза крупного рогатого скота. Простейшие обладают и антифаговой активностью. Специальные исследования показали, что за 24 часа контакта с ними исчезает 38% фагов, которые разрушают почвенные бактерии, т.е. они способны защищать почвенные бактерии.

ПОДЦАРСТВО METAZOA – МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Все другие животные, жизнь которых в той или иной мере связана с почвой и которые в разной степени влияют на процессы, идущие в почве, являются многоклеточными. Морфологически Metazoa отличаются от Protozoa функциональной неоднородностью клеток, слагающих их тело. Клетки многоклеточных объединяются в ткани, где выполняют общие функции. В самом общем виде у них всегда можно выделить следующие группы клеток: соматические, покровные, генеративные, пищеварительные, которые обычно объединены в соответствующие ткани.

У многоклеточных обязательно имеется сложный онтогенез или индивидуальное развитие, включающее несколько стадий:

1. ***Прогамная*** часть, или образование гамет.
2. ***Сингамная*** часть – слияние гамет и образование зиготы.
3. ***Метагамная*** часть – палинтомическое дробление зиготы и образование бластулы и дальнейшее эмбриональное развитие.
4. ***Вегетативная*** часть – постэмбриональное развитие, рост.

У Protozoa онтогенез осуществляется в пределах клеточной организации, проявляясь в развитии, например, ресничного аппарата, органелл захвата пищи и двигательных.

Многоклеточные распределяются по 18–19 типам. Большинство типов Metazoa обитают в воде, 6 смогли приспособиться к жизни на суше. Большое значение в почвообразовательных процессах и для поддержания плодородия почвы имеют представители следующих типов многоклеточных животных: Nemathelminthes, Rotatoria, Annelida, Arthropoda, Mollusca, Chordata.

ТИП NEMATHELMINTHES – КРУГЛЫЕ, ИЛИ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ ЧЕРВИ

Для представителей типа характерны:

1. Несегментированное тело, т.е. не расчленённое на членики, хотя морфологически могут выделяться отделы.

2. Имеется первичная полость тела, заполненная полостной жидкостью, а у некоторых частично заполненная паренхимой (бесструктурной тканью). Полость не имеет специальной клеточной выстилки, и полостная жидкость омывает кишечник, внутренние органы, стенки тела.

3. Нервная система построена по типу *ортогона* и тесно связана с покровами. Типичная схема строения ортогона выглядит следующим образом: на переднем конце тела вокруг пищевода имеется скопление нервных клеток в виде *нервного кольца,* или *ганглия*, от которого отходят вперёд и назад нервные стволы, или *коннективы*, содержащие нервные клетки и аксоны. Эти стволы связаны друг с другом поперечными проводящими перемычками, так называемыми *комиссурами* (рис. 13).

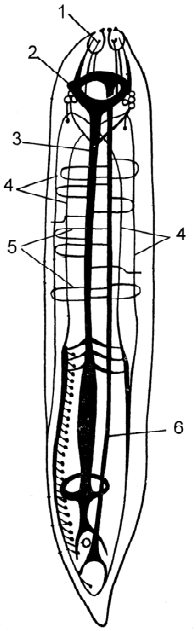

Рис. 13. Ортогональная нервная система аскариды (по Лукину, 1989):
1 – осязательные сосочки; *2* – окологлоточное нервное кольцо;
3 – брюшной нервный ствол; *4* – боковые нервные стволы;
5 – кольцевые нервы; *6* – спинной нервный ствол

4. Большинство видов раздельнополы. Половые железы у многих видов имеют трубкообразную форму.

5. Отсутствуют кровеносная и дыхательная системы. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела, а функцию крови обычно выполняет полостная жидкость.

6. Выделительная система или отсутствует (редкий случай среди многоклеточных), или представлена видоизмененными кожными железами, или протонефридиального типа.

7. Органы чувств развиты слабо.

8. Пищеварительная система полная, т.е. состоит из передней, средней, задней кишки с анальным отверстием.

Представители типа распределяются по 5 классам, но только часть видов класса Nematoda обитает в почве.

КЛАСС NEMATODA – СОБСТВЕННО КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ, ИЛИ НЕМАТОДЫ

Класс Nematoda – самый большой по числу видов. Предполагается, что число видов, включая ещё не известных науке, может достигать миллиона. В настоящее время известно около 50 000 видов. Нематоды освоили все среды обитания, все экологические ниши от глубоких морей до пресных водоёмов. Очень много видов являются паразитами растений и животных – позвоночных и беспозвоночных. У большой группы нематод жизненный цикл связан с почвой. Только простейшие и бактерии обладают такой же экологической пластичностью, они тоже обитают во всех экологических системах.

Размеры нематод варьируют в широких пределах от миллиметров до метров. Наиболее крупными обычно являются паразиты позвоночных животных. Так, нематода, паразитирующая в плаценте кашалота, может достигать 8 и более метров. Свободно живущие нематоды обычно имеют небольшие размеры от долей миллиметра до нескольких сантиметров (рис. 14).

В значительной мере устойчивость нематод к различным средам обитания объясняется наличием у них особой плотной наружной кутикулы, покрывающей всё тело. Часто кутикула многослой-

на и сложно устроена, она является как бы наружным скелетом нематод. При этом она является продуктом выделения одного слоя клеток наружного эпителия, или эктодермы.

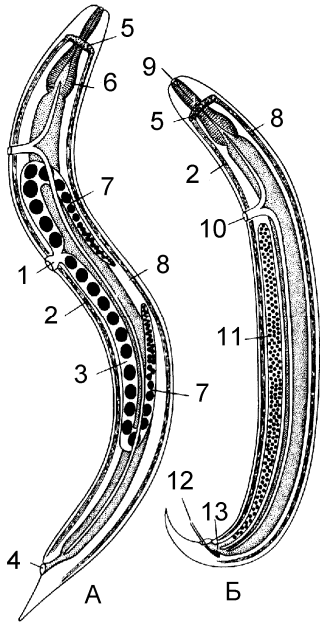

Рис. 14. Схема строения самки (*А*), самца (*Б*) нематод (по Хадорну, Венеру, 1989): *1* – влагалище; *2* – вентральный нервный тяж; *3* – матка; *4* – анус; *5* – нервное кольцо; *6* – глотка; *7* – яичник; *8* – дорсальный нервный тяж; *9* – рот; *10* – выделительный канал; *11* – семенник; *12* – спикулы; *13* – клоака

Для нематод характерны следующие особенности, кроме тех, что характеризуют тип в целом.

1. Форма тела цилиндрическая и утончённая на обоих или одном концах.

2. Мышечный слой, находящийся под эктодермой, слагается только из продольных мышц, которые всегда разбиты на 4 продольные ленты.

3. Покровы и слой мышц, лежащий под ним, образует кожно-мускульный мешок.

4. Тело обычно лишено придатков, редко присутствуют бугорки или щетинки.

5. Форму тела поддерживает тургор полостной жидкости, которая омывает все внутренности и является транспортной средой как продуктов пищеварения, так и конечных продуктов расщепления.

6. Органы чувств развиты слабо. Они обычно представлены немногими бугорками, щетинками, расположенными около рта, а у самцов и на конце тела.

7. Органы выделения обычно представляют собой одноклеточные кожные железы разного размера, которые могут быть связаны с длинным или коротким экскреторным каналом. Кожные железы выводят жидкие продукты конечного расщепления. Кроме них есть и органы накопительной экскреции в виде фагоцитарных органов, в которых накапливаются нерастворимые и посторонние частицы в течение всей жизни.

8. Половая система у самок обычно представлена двумя трубками, а у самца – одной. Половые железы самок впадают в один выводной канал, который открывается на брюшной стороне в передней трети тела. У самцов она открывается в конце тела в заднюю кишку около анального отверстия.

9. Для нематод характерен постоянный клеточный состав, особенно для мелких видов.

Оплодотворение нематод внутреннее. Размножение нематод обычно связано с откладкой яиц, но есть и живородящие виды. Вышедшая из яйца личинка похожа на взрослую стадию, её развитие и рост сопровождаются линькой, так как она тоже покрыта прочной кутикулой.

Экологическая классификация почвенных нематод

Размеры почвенных нематод варьируют в пределах от 0,2 до 7 мм. Среди них нет видов крупнее 10 мм. Наибольшее число видов имеет размеры от 0,2 до 2 мм, и лишь некоторые достигают 6–7 мм. В силу особенностей их строения они не способны к значительным перемещениям в почве. Их подвижность ограничивается радиусом 1–2 см, хотя в песчаных, рыхлых почвах она может быть

и несколько большей. Глинистые грунты наиболее трудны для передвижения почвенных нематод. Питание этих червей очень разнообразно. По типу питания и связи с другими животными их делят на 4 экологические группы.

1. ***Эусапробионты*** – виды, являющиеся типичными сапробионтами. Тяготеют к сапробиотическому (гниющему) детриту и бактериальной флоре, развивающейся там как источник питания. Поедают мелкие частицы и продукты разложения растительных тканей. Основной же пищей служат бактерии. В процессе разложения растительных тканей наблюдаются сукцессионные изменения комплекса эусапробионтов, сопровождающееся такими же изменениями микрофлоры.

2. ***Девисапробионты*** – амфибионты. Виды, способные использовать сапробиотическую среду как источник существования, но могут поселяться и в здоровых растительных тканях, питаясь за счёт их механического разрушения. Кроме того, питаются также микроорганизмами и соками корневых клеток (обычно корневой паренхимы). Некоторые активно потребляют водоросли и грибы.

3. ***Параризобионты*** – свободные почвенные нематоды, тяготеющие к корневой системе и прямо или косвенно трофически связанные с ней. При этом питаются простейшими, обитающими на корнях, коловратками, нематодами, энхитреидами и другими мелкими животными, а также грибами и водорослями, обитающими в ризосфере. Обычно они имеют вооружение ротовой полости в виде зубов и являются фактически хищниками. Нематоды с вооружением в ротовой полости в виде копья или стилета могут питаться растительными соками, но могут питаться микроорганизмами, мицелием грибов, простейшими, мелкими отходами живых корней.

4. ***Фитогельминты*** – виды, включающие в основном специализированных паразитов растений, но среди них есть те, которые связаны с сапротрофными почвенными организмами, т.е. являются неспецифично патогенными.

Видовое разнообразие почвенных нематод недостаточно изучено. Так, в Московской области в естественных и пахотных почвах выявлено более 500 видов. Число видов, обитающих в конкретном

биотопе, зависит от многих факторов и колеблется от 98 до 204. Всего в почве обитает не менее 5 000 видов. Их биомасса колеблется от 9 до 230 кг на 1 га.

Наибольшее число известных видов относится к эусапробионтам и девисапробионтам. Суммарно они составляют 60% известных видов этого региона. Фитогельминты составляют группу из 185 видов, а известных параризобионтов, преимущественно хищников, мало, всего 15 видов.

В различных биотопах соотношение этих групп имеет свои особенности. Обычно в естественных биоценозах доля фитогельминтов небольшая. Так, в лесных ценозах 85% видов относятся к группе эусапробионтов, девисапробионтов и параризобионтов. На долю фитогельминтов приходится 15% видов.

В агроценозах соотношение этих групп иное: в высокоокультуренных землях 80% составляют фитогельминты и около 20% относятся к остальным группам. Наблюдается явная тенденция к уменьшению доли фитогельминтов с уменьшением окультуренности почвы.

Распределение нематод по почвенным горизонтам и их численность

Распределение нематод по почвенным горизонтам зависит от многих факторов: толщины и состава подстилки, степени её разложения, структуры верхних слоёв почвы, количества гумуса и т.д. Наибольшее видовое разнообразие отмечается в A_0. В лесных биоценозах у комля деревьев численность и количество видов наибольшее, под кроной эти показатели всегда меньше, в межкроновом пространстве они минимальны. На лугах в горизонте $A_Д$ количество нематод максимально, и, соответственно, в нижележащем горизонте их меньше. В любых биоценозах видовое разнообразие зависит от видового состава растительного покрова. Чем богаче видовое сообщество растений, тем разнообразней и сообщество нематод. Общая численность нематод обычно нарастает от июня к сентябрю. В октябре – ноябре численность в подстилке снижается, одновременно повышаясь в верхних слоях горизонта A_1.

Количество экземпляров нематод в биоценозах измеряют поразному: одни исследователи определяют количество экземпляров на 1 м^2, другие – в 10 или 15 см^3 субстрата.

В Европейской части России численность нематод достигает в наиболее богатых лесных биоценозах около 2 000 экз./10 см^3 и местами даже выше, но только в подстилке и опаде. В почве их всегда меньше: в берёзовых лесах в горизонте A_1 средняя численность в межкроновом пространстве составляет 125, под кроной 285 экз./10 см^3. В опаде и A_0 у комля средний показатель численности достигает 349 экз./10 см^3. Всего во всех субстратах берёзового леса можно найти до 100 видов почвенных нематод.

Численность нематод на сосновых болотах зависит от их окультуренности. На естественном болоте их насчитывают до 944 экз./м^2, на недавно осушенном – до 1 146 экз./м^2, на давно осушенных – до 2 171.

На некоторых островах Баренцева моря численность нематод местами может достигать от 800 000 до 13 000 000 экз./м^2. В пересчёте на 1 г субстрата – до 500 особей. Обычно их там находят в подстилке и на глубине не более 5 см.

Исследования, проведённые в Тюменской области, показали, что численность почвенных нематод в елово-пихтовом лесу в среднем составляет 24 500 экз./м^2, в берёзово-осиновом – 85 000 экз./м^2. Всего здесь найдено 80 видов, причём много довольно специфичных. Фауна почвенных нематод отличается от таковой Подмосковья.

Нематоды вносят существенный вклад в повышение плодородия почвы. В присутствии почвенных нематод разложение органических веществ идет быстрее. Это связано с их положительным влиянием на бактерии. В присутствии нематод удвоение численности популяции бактерий происходит за 2 дня. В контроле этот процесс при отсутствии нематод занимает 24,5. Некоторые нематоды связаны с клубеньковыми бактериями: так, нематода *Cephalobus parvus* питается продуктами жизнедеятельности клубеньковых бактерий, заглатывая их. Но они не перевариваются в её пищеварительном тракте, а расселяются ею. Выделяемые вещества этой нематоды оказывают стимулирующее действие на развитие клубеньковых бактерий.

Нематоды в огромном количестве размножаются в гниющих растительных остатках, они заканчивают процесс их разложения.

Хищных нематод можно использовать для борьбы с фитогельминтами наряду с хищными грибами и тироглифоидным клещом *Rhizoglyphus echinopus*.

Почвенные нематоды оказывают благоприятное влияние на почвенные процессы, и считается, что они представляют один из главных факторов минерализации азота почвы, утилизируя до 800 кг на га микробиальной массы, содержащей около 200 кг азота.

ТИП ROTATORIA – КОЛОВРАТКИ

Тип коловратки представлен одним классом с одноимённым названием. Число известных видов достигает величины 1 500. Это мелкие животные, обычно обитающие в водной среде, средний размер которых достигает 1–2 мм, но есть как более крупные виды, так и очень мелкие, длиной 0,04 мм, что мельче размера инфузории-туфельки.

Класс коловратки характеризуется следующими признаками:

1. Тело относительно чётко разделяется на 3 отдела: голова, туловище и нога. На ноге обычно имеется специальная железа, выделяющая клейкий секрет, с помощью которого они временно прикрепляются к субстрату (рис. 15, 16).

2. Мышечный слой кожно-мускульного мешка разбит на отдельные пучки продольных мышц. Имеются специальные пучки мышц, обеспечивающие втягивание головного отдела и общее сокращение туловища.

3. На голове обычно расположен характерный коловращательный аппарат, имеющий разнообразное строение, обычно в виде одного или двух дисков с ресничками, которые согласованно колеблются, создавая ток воды, приносящий пищевые частицы к ротовому отверстию. Он также используется для плавания.

4. Пищеварительная система приспособлена для быстрого измельчения пищевых частиц специальным жевательным аппаратом, находящимся в глотке и состоящим из заложенных в стенках глотки двух пар твёрдых зазубренных хитиновых пластинок. Они трутся

друг о друга и перетирают поступающую пищу. Затем пища быстро переваривается в средней кишке. Срок пребывания пищи в кишечнике коловраток от захвата до дефекации составляет от 2 до 20 мин.

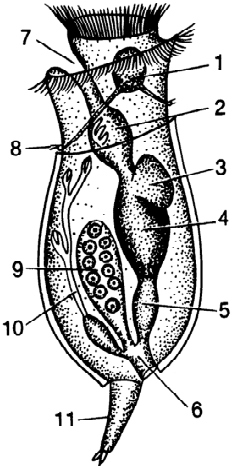

Рис. 15. Схема организации коловратки (по Хадорну, Венеру, 1989):
1 – ганглии; *2* – жевательный желудок; *3* – железы;
4 – средняя кишка; *5* – задняя кишка; *6* – клоака; *7* – рот;
8 – вентральный чувствительный бугорок; *9* – яичник;
10 – протонефридий; 11 – нога

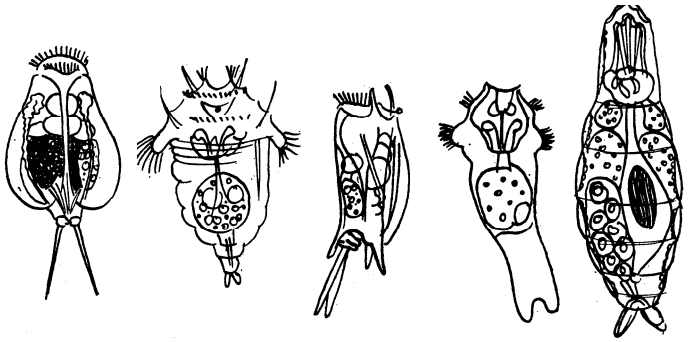

Рис. 16. Морфологическое разнообразие коловраток (по Кутиковой, 1977)

5. Нервная система по принципиальному строению такая же, как у круглых червей, т.е. ортогональная. Она состоит из одного

надглоточного ганглия и отходящих от него вперёд и назад нервов. Органами чувств коловраткам служат обычно щупальца. Их бывает до 3 штук: одно на спине и два брюшных, но у некоторых щупальца могут быть не достаточно чётко выражены. Кроме того, на голове могут быть пара или всего один глаз.

6. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

7. Полость тела у них первичная, т.е. такая же, как и у круглых червей.

8. Выделительная система – протонефридиальная.

9. Коловратки раздельнополы и отличаются половым диморфизмом. Жизненный цикл представляет чередование настоящих половых поколений с партеногенетическими.

Обыкновенно весной из пролежавших зиму яиц выходят партеногенетические самки, которые дают начало серии партеногенетических самок, а они – ещё ряду таких же поколений. Далее наступает период, обычно при появлении неблагоприятных для вида экологических условий, когда партеногенетические самки откладывают меньшие по объёму яйца. Из них быстро выходят мелкие самцы, у которых отсутствует пищеварительная система. Эти самцы спариваются с материнским поколением. Самки после копуляции откладывают особые оплодотворённые, одетые системой плотных оболочек яйца. Эти покоящиеся яйца после длительного периода покоя при установлении благоприятных условий дают начало новому партеногенетическому поколению самок. Количество жизненных циклов у разных видов варьирует.

Наземные коловратки очень устойчивы к высыханию. Они способны выдерживать полное высыхание, не погибая. Высушенные коловратки способны в течение 4 ч выдерживать понижение температуры до –270°С и в течение 5 мин повышение температуры до +100°С.

Почвенные коловратки и их значение

Среди коловраток немногие виды приспособились к обитанию на суше, где они преимущественно заселяют подстилку, всю толщину мха, а в минеральные горизонты почвы обычно не проникают.

Они обитают от Арктики до Антарктики, так как от климата зависят слабо и способны развиваться и при низких, и при высоких температурах. Общее число известных видов, связанных с почвой, невелико.

Питаются почвенные коловратки детритом, бактериями, одноклеточными водорослями. Есть среди них хищники, которые питаются преимущественно простейшими и более мелкими коловратками. Большинство же видов являются полифагами, т.е. имеют очень широкий спектр питания, хотя некоторые виды являются монофагами, питающимися водорослями или детритом.

Кроме свободно плавающих в водных капиллярах и пленках есть виды, которые большую часть времени находятся в прикреплённом состоянии.

Коловратки не имеют высокой численности в почве и, соответственно, их роль в почвенных процессах очень скромная. Незначительную лепту в почвообразовательные процессы и плодородие они вносят в относительно теплом климате, т.е. в умеренном. В мерзлотных почвах на севере их роль на общем фоне может быть заметной, так как в суровых условиях не многие животные способны вести активный образ жизни. Одними из таких животных являются коловратки, которые способны переносить даже очень низкие температуры и обладают высокой репродуктивной способностью при благоприятных условиях. Поэтому их роль в образовании плёночных почв в суровых условиях севера существенна.

ТИП ANNELIDA – КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

Тип кольчатых червей включает около 10 000 видов. Этот тип обладает более сложной организацией, чем предыдущие. Тип кольчецов делится на два подтипа: *Беспоясковые* – Aclitellata и *Поясковые* – Clitellata. Считается, что Беспоясковые более примитивны, чем Поясковые, которые являются высшими представителями кольчатых червей.

Главные признаки типа Annelida следующие:

1. Тело кольчатых червей слагается из головной лопасти (простомиума), сегментированного туловища и задней анальной лопа-

сти (пигидия). На головной лопасти обычно располагаются органы чувств.

2. Имеется хорошо развитый кожно-мускульный мешок. Кроме продольно расположенного мышечного слоя он может иметь и кольцевые мышцы.

3. Кольчецы обладают вторичной полостью тела, или целомом. Каждый сегмент тела, за исключением головной и анальной лопастей, которые лишены целома, имеет свою пару целомических мешков.

4. Ротовое отверстие лежит на брюшной стороне первого сегмента туловища. Пищеварительная система, как правило, слагается из ротовой полости, глотки, средней кишки и задней кишки, открывающейся анальным отверстием на конце анальной лопасти.

5. У большинства видов кольчатых червей имеется хорошо развитая замкнутая кровеносная система.

6. Выделительная система представлена сегментарными органами – нефридиями. Обычно в каждом сегменте туловища имеется одна пара нефридиев.

7. Нервная система состоит из парного головного мозга, пары окологлоточных нервных стволов (коннективов), огибающих глотку с боков и соединяющих мозг с брюшной частью нервной системы. Последняя состоит из пары более или менее сближенных, а иногда и слитых вместе продольных нервных тяжей, на которых в каждом сегменте располагаются парные ганглии.

8. Беспоясковые кольчатые черви раздельнополые, а у Поясковых вторично появился гермафродитизм.

9. У кольчецов появились органы движения в виде пары параподий на каждом сегменте туловища. У высших кольчецов они редуцировались, но опорные щетинки сохранились.

К подтипу Aclitellata (Беспоясковые) относится только один класс **Polychaeta – *Многощетинковые черви***, которые обитают только в воде, в основном морской. В пресных водах живут единичные виды. Ни один вид из 5 300 известных многощетинковых червей не освоил сушу как среду обитания.

С почвой связаны представители ***Малощетинковых червей***, относящихся к подтипу Clitellata (Поясковые), классу Oligochaeta.

КЛАСС OLIGOCHAETA – МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ

Для малощетинковых червей характерно:

1. Гермафродитная половая система, но оплодотворение перекрёстное.

2. Отсутствие параподий на сегментах туловища, при этом сохраняются опорные щетинки, которые заметной роли в передвижении червей не играют.

3. Отсутствие дорсальной перегородки (спинного мезентерия) между целомическими мешками, поэтому их полости соединяются.

4. Обилие слизистых железистых клеток в кожном эпителии, образующем на поверхности тонкую эластичную кутикулу.

5. Продольное жёлобовидное впячивание спинной стенки средней кишки внутрь просвета кишечника (*тифлозоль*) у почвенных олигохет для увеличения внутренней поверхности кишки.

6. Отсутствие специализированных органов дыхания. Дыхание совершается всей поверхностью тела, поэтому в коже имеется густая сеть капиллярных сосудов.

7. Многочисленные, сегментарно расположенные органы выделения – метанефридии. При этом воронка с ресничками находится во впередилежащем целомическом мешке, а метанефридиальный канал с выводным отверстием – в следующем. Кроме того, имеются особые хлорагогенные клетки, покрывающие поверхность средней кишки, и многочисленные кровеносные сосуды, которые накапливают в себе продукты распада и затем выводят их через особые непарные спинные поры.

8. Нервная система имеет типичное для кольчецов строение, она слагается из пары надглоточных ганглиев, окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки. Органы чувств неконцентрированные и рассеяны по всему телу, включая и органы светорецепции.

Большинство видов, относящихся к классу Oligochaeta, обитают в воде, в том числе в пресной. Они имеют большое значение для водного биоценоза, составляя 50–60% биомассы бентоса, который используется позвоночными животными, в первую очередь рыбами, для питания. В почве обитают кольчецы, относящиеся к отряду

Lumbricomorpha. Размеры почвенных кольчецов варьируют в широких пределах от 5 мм до 3 м. В умеренной зоне большинство видов, обитающих в почве, относится к двум семействам, это дождевые черви, составляющие сем. Lumbricidae, и энхитреиды (белые черви) – сем. Enchytraeidae.

Семейство Lumbricidae – Дождевые черви

Мировая фауна дождевых червей составляет около 200 видов. На территории бывшего СССР насчитывается до 100 видов из 10 родов, но только 20 видов имеют широкое распространение и достаточно многочисленны. Из них 12 видов являются космополитами.

Дождевые черви сем. Lumbricidae, в соответствии с их размерами, относятся к макрофауне почвы (рис. 17). Средний размер видов обитающих в России червей 5–7 см. Однако в Сибири (на Алтае) встречается дождевой червь *Allolobophora magnifica*, достигающий в длину 30–40 см.

Размножение дождевых червей происходит только в тёплое время года. Начинается цикл размножения с поиска половозрелой особи, аналогичной другой особи. В это время у них набухает поясок, который ясно виден на теле. Встретившиеся особи прикладываются брюшными сторонами головных концов навстречу друг к другу (рис. 18).

Набухшие пояски каждой особи, выделяющие слизь, оказываются напротив семяприёмников другой особи. Из мужских половых отверстий обоих червей выделяется семенная жидкость, содержащая сперматозоиды, которая сокращением брюшной мускулатуры проводится по специальному желобку к пояску, где смешивается со слизью пояска. Семяприёмники партнёра производят при этом «глотательные» движения и заполняются чужим семенем, после чего черви расходятся. Откладка яиц и их оплодотворение происходят позже. Перед откладкой яиц поясок вновь обильно выделяет слизь, которая образует слизистую муфту, сползающую к переднему концу. Когда она находится над женским половым отверстием, под неё откладываются яйца. Муфта сдвигается дальше, и во время нахождения её над семяприёмниками под неё вы-

деляется семя. Затем муфта сползает через головной конец червя, передний и задний концы смыкаются, стенки уплотняются, и она превращается в яйцевой кокон, по форме напоминающий лимон. Внутри кокона, заполненного семенем и незагустевшей слизью, происходят оплодотворение яиц, дальнейшее их развитие и превращение в маленьких червячков. В одном коконе одновременно может происходить развитие до 15 особей. В умеренной климатической зоне за летний сезон некоторые виды дождевых червей могут отложить до 10–15 коконов.

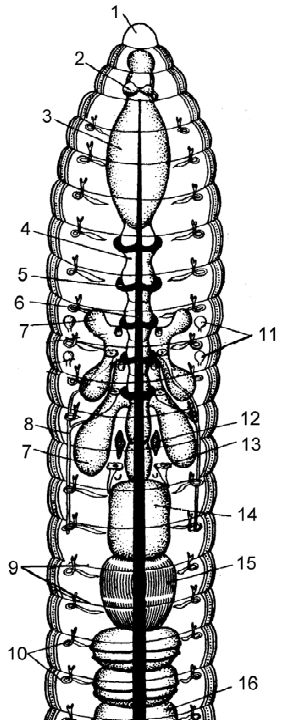

Рис. 17. Анатомия дождевого червя (по Вурмбаху, 1981):
1 – простомиум; *2* – церебральные ганглии; *3* – глотка;
4 – пищевод; *5* – боковые сердца; *6* – спинной кровеносный сосуд;
7 – семенные мешки; *8* – семяпровод; *9* – диссепименты; *10* – метанефридии;
11 – семяприёмник; *12* – яичник; *13* – яйцевые воронки;
14 – зоб; *15* – желудок; *16* – средняя кишка

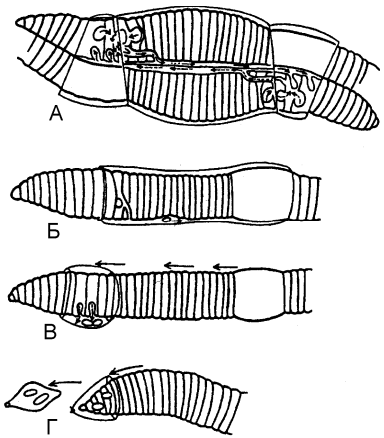

Рис. 18. Размножение дождевых червей (по Брансу, 1977): *А* – копуляция; *Б* – откладка яиц; *В* – оплодотворение; *Г* – образование коконов

Виды дождевых червей, обитающих в России, неспособны размножаться бесполым путём *архитомии*, как некоторые белые черви. В лучшем случае при искусственном разделении на две части у них восстанавливается чаще задний конец тела; передний конец, если отделено более 15 сегментов, не восстанавливается, и червь погибает. Если удалено меньше, то передний конец восстанавливается, но не полностью. Передняя коротко отрезанная часть не восстанавливает задней части и погибает. Разрезанный пополам червь восстанавливает за 1,5–2,0 месяца заднюю часть, а передний конец не восстанавливается.

Распределение по биотопам и почвенным горизонтам

Распространение дождевых червей связано с климатом и типом почвы. Обычно дождевых червей разделяют на 2 морфо-экологических типа:

1-й тип – ***пигментированные***. Они имеют ярко выраженную характерную окраску.

2-й тип – ***непигментированные***. Окраска неяркая, светлая.

Пигментированные черви обычно используют в пищу опад и слаборазложившиеся растительные остатки. Они более подвижны,

у них интенсивный обмен веществ и более развиты органы чувств: хеморецепция, виброрецепция и светочувствительность.

Непигментированные дождевые черви обычно питаются почвенным перегноем, в том числе содержащейся в нём микрофлорой. Они способны заглатывать почвенные частицы и извлекать из них питательные вещества. Их жизнь ограничена почвой, они не выходят даже в подстилку. Ходы червей в почве проходят во всех направлениях.

По месту обитания дождевые черви подразделяются на следующие группы:

– ***подстилочные***, которые в сезон активности при нормальной влажности концентрируются в подстилке, питаясь главным образом опадом. Подстилочные виды есть в родах *Dendrorilus*, *Lumbricus* и *Eiseniella*, последние (1 вид) обитают только по берегам водоёмов;

– ***почвенно-подстилочные***, они находятся в нижней части подстилки и верхних горизонтах почвы. Питаются преимущественно слаборазложившимся опадом, но могут выходить на поверхность и питаться относительно свежим опадом. Такие виды есть в родах *Lumbricus* и *Eisenia*;

– ***норники, или почвенные***, обитают в верхних горизонтах почвы, на поверхность обычно не выходят, питаются преимущественно слаборазложившимися растительными остатками. Почвенными видами являются представители широко распространённых родов *Nicodrilus* и *Lumbricus*.

Под 1 м^2 поверхности почвы в благоприятных для червей биотопах суммарная длина ходов всех обитающих видов может составить до 8 км. Ещё Ч. Дарвин отмечал, что дождевые черви задолго до появления плуга рыхлили почву, создавая лучшие условия для растений и повышая её плодородие. Верхние слои почвы на глубину 0,5–1 м полностью перерабатываются, проходя через кишечник червей, за 100–200 лет. На каждом га черви ежесуточно пропускают через кишечник в среднем 250 кг почвы.

Следует отметить, что распределение дождевых червей по почвенным горизонтам нестабильно и зависит от ряда абиотических факторов и в большей степени от влажности почвы и температуры.

При обсыхании почвы наблюдается их миграция в более глубокие слои. В периоды с неравномерным увлажнением и большими перепадами температур наблюдается их перемещение в более влажные или более прохладные слои почвы. Весной и осенью присутствуют сезонные перемещения из глубины к поверхности, и наоборот. Миграция особенно явно присутствует в открытых биотопах, под пологом леса она менее выражена.

Дождевые черви умеренной климатической зоны плохо переносят как высокие, выше 23–25°С, так и низкие, близкие к нулю, температуры, но после физиологической подготовки, которая проходит у них перед зимовкой, они могут выдерживать и небольшие отрицательные температуры.

Видовой состав люмбрицид зависит от структуры биотопа. Под пологом леса обычно много пигментированных всех групп. В некоторых лиственных лесах они доминируют среди представителей макрофауны, достигая численности более 100 особей на $м^2$. В тайге численность колеблется от 4 до 363 экз./$м^2$. Так, в серой осолоделой почве в подстилке их в среднем около 38, а в нижележащих почвенных горизонтах около 27.

На лугах обычно доминируют непигментированные, доля подстилочных и почвенно-подстилочных очень маленькая, средняя плотность может достигать 273 экз./$м^2$. На пойменных лугах численность может достигать нескольких сотен на $м^2$, а на суходольных – обычно меньше 100 экз./$м^2$. Здесь редко встречаются поверхностно обитающие виды. Обычно подстилочных не более 10 экз./$м^2$. На пашнях доминируют непигментированные черви и отсутствуют поверхностные виды.

На пастбищах при нормальной нагрузке и мощном, не менее 20 см, горизонте A_1 численность дождевых червей может быть близка к естественному уровню (более 200 экз./$м^2$), но почвенно-подстилочные почти исчезают. При мощности гумусового горизонта до 10 см численность падает до 143 экз./$м^2$. На пастбищах доминируют представители рода *Nicodrilus*, а *Lumbricus* – менее многочисленны.

В сухих климатических зонах и мёрзло-таёжных почвах дождевых червей очень мало. В зоне тундры встречается всего 2 вида, и

их численность зависит от многих факторов, таких как состав растительного покрова, мощность почвы и т.д. Местами плотность может достигать 10 экз./м^2, но очень редко. Локально их численность может быть выше. В пустынях они встречаются только в наиболее увлажнённых местах: по берегам озёр, рек и в старых оросительных системах.

Применение минеральных удобрений, пестицидов, инсектицидов приводит к снижению численности дождевых червей, а органических удобрений – к её увеличению.

Продолжительность активности (питания и размножения) дождевых червей в умеренной зоне составляет от 3 до 5 месяцев, а на севере – ещё меньше.

Значение дождевых червей

Дождевые черви – прекрасные гумусообразователи. Прошедшие через их кишечник вещества приобретают водостойкие свойства. Их копролиты длительно сохраняют структуру, содержат большое количество гумуса, принимают участие в формировании структуры почвы. В кишечнике дождевых червей происходит расщепление большей части клетчатки главным образом за счёт ферментов симбиотических микроорганизмов. Они вносят огромный вклад в образование гумуса, являясь при высокой численности основными гумусообразователями. Большое значение они имеют в переработке ежегодно опадающих листьев и травы, суммарно за сезон они способны переработать до 30% листового опада. Опытным путем доказано, что без доступа дождевых червей разложение листьев происходит в 2–3 раза медленнее.

При прокладке ходов все черви заглатывают почвенные частицы, содержащие минеральные вещества. Проходя через кишечник, из песчинок базальта высвобождается K, Mg и P. Поэтому в копролитах обычно бывает больше растворимого фосфора, калия и магния, чем в окружающей почве. Экскременты дождевых червей обогащаются также аммиаком, продуцируемым стенками кишечника и выделяемым выделительной системой и смешиваемым со слизью на поверхности тела. После смерти дождевых червей в почву ежегодно поступает до 70 кг/га азота, прижизненное выделение составляет до 33 кг/га.

При численности 180 особей/м^2 в Центральной Европейской части России дождевые черви выделяют 53 т копролитов на 1 га, в более теплой Швейцарии – 75–100 т/га. В Средней Азии на поливных почвах при численности 150 экз./м^2 – всего 20 т/га. Кроме того, в результате жизнедеятельности червей происходит перемешивание почвы и поверхностные слои почвы освобождаются от небольших камней, которые постепенно погружаются в более глубокие слои.

Для ускорения разложения опада и растительных остатков в места, где исходно нет дождевых червей, можно интродуцировать специально подобранные виды. Интродукция червей в почвы с артезианским орошением позволили значительно ускорить разложение опада и навоза, которые без них не разлагались 4 и более лет. В Голландии для ускорения разложения растительного войлока, после полугодового затопления у отвоёванных у моря земель, обязательно вносят дождевых червей.

Семейство Enchytraeidae

Представители семейства энхитреиды отличаются от дождевых червей главным образом отсутствием пигмента в покровах и относительно малыми размерами. Большинство видов относится к мезофауне и имеет длину 2–10 мм, меньшая часть видов – до 15 мм и совсем незначительная часть – 25–40 мм. Число известных почвенных видов около 400. Размножение энхитреид (белых червей) происходит так же, как у дождевых червей, только формирующиеся коконы значительно мельче, так как их диаметр всего 0,2–0,8 мм. Но некоторые виды способны размножаться бесполым способом, которое протекает путём *архитомии*. В этом случае тело делится на две части: передний конец регенерирует заднюю часть тела, а задний – переднюю.

Энхитреиды способны активно жить в более широком диапазоне температур. В целом температурные требования умеренные, оптимум у большинства видов лежит в пределах 18–20°С, но есть и более теплолюбивые. Поэтому они встречаются от тундры и далее на юг.

В тундре их средняя численность составляет 1 200 экз./м^2; в тайге – 10 000 экз./м^2; в широколиственных лесах – 3 700 экз./м^2; в луговых степях – 2 000 экз./м^2.

Локально в некоторых лесах отмечали очень высокую численность – до 250 000 экз./м^2. Нередко в лесных биотопах средняя численность достигает у комля более 44 000 экз./м^2, но в межкроновом пространстве их всегда меньше. Энхитреиды, как и дождевые черви, чувствительны к влажности почвы. Наибольшее число видов предпочитает влажность около 40%. Влажность почвы, равная 13%, для них губительна. Умеренная потребность энхитреид во влажности почвы обеспечивает их высокую численность почти везде, но колебания уровня влажности заставляют их совершать вертикальные миграции. В сухой период в Центрально-Черноземном заповеднике они проникают на глубину до 100 см. В сухих климатических зонах их очень мало. Например, в сухих степях они практически исчезают. Однако есть виды, которые любят переувлажнение (более 95%), поэтому, в отличие от дождевых червей, их довольно много по берегам водоёмов, в болотах и прочих влажных местах. Есть виды, живущие в воде: лужах, прудах, реках, озёрах, где местами они составляют до 60% биомассы бентоса.

Распределение энхитреид по почвенным горизонтам

Большинство видов предпочитает обитать в самом верхнем слое почвы от 0 до 1 см. Здесь обитает 75% всех особей биотопа. На глубине 1–3 см живет 22,5%, остальные располагаются на глубине 3–5 см и более. В рыхлых почвах они могут проникать и на большие глубины. Так, на Таймыре в ряде мест их находили на глубине 70 см. В лесу есть виды, которые предпочитают прикорневые участки с мощным гумусовым горизонтом. Основная масса энхитреид сосредоточена в верхнем корнеобитаемом слое почвы.

Энхитреиды очень плохо переносят высокую рекреационную нагрузку, и их численность заметно падает. Уплотнение почвы в любых биотопах снижает их обилие. Отрицательное влияние на них оказывают инсектициды, используемые для защиты леса от хвое- и листогрызущих насекомых. На сельскохозяйственных по-

лях их численность под долгими монокультурами падает в 3–6 раз. Применение минеральных удобрений также может снизить обилие на 30–70%. Вырубки леса всегда приводят к повышению численности энхитреид. Лесные пожары снижают их численность, но затем наблюдается быстрое её увеличение.

Значение энхитреид

Энхитреиды относятся к группе «вторичных разрушителей» органики, так как предпочитают питаться растительными тканями, которые предварительно подверглись воздействию других организмов, таких как грибы, бактерии, экскременты коллембол и дождевых червей. Особенно их привлекают растительные остатки, пронизанные грибным мицелием. Эти черви могут также выгрызать участки корней, пораженных нематодами, и отмирающие участки. У них более мощная ферментативная пищеварительная система по сравнению с дождевыми червями, с её помощью расщепляется даже клетчатка растительных остатков.

В экскрементах этих червей много гумуса, поэтому их наравне с дождевыми червями относят к группе гумусообразователей. Кроме того, прошедшие через кишечник вещества приобретают водостойкость и длительно сохраняют комковатую структуру, принимая таким способом участие в формировании структуры почвы.

Особенно заметна роль энхитреид как гумусообразователей в мерзлотных, северных почвах и в горах, там, где практически отсутствуют дождевые черви. Роль энхитреид становится ведущей, и биомасса обычно составляет не менее 50% от всей почвенной фауны, так как они способны выдерживать температуры ниже 0°С и проявляют достаточно высокую активность при невысоких положительных температурах.

В хвойных лесах их роль в формировании почвенного гумуса обычно превосходит роль дождевых червей.

Внесение энхитреид в почву приводит к повышению её плодородия не только за счет дополнительного образования гумуса, но и в результате того, что они могут уничтожать фитогельминтов (нематод), угнетающих растения.

ТИП MOLLUSCA – МОЛЛЮСКИ

Моллюски – своеобразная и очень большая группа животных, объединяющая около 140 000 видов, преимущественно водных животных, распределяемая по 2 подтипам и 7 классам. Общие признаки типа:

1. Моллюски билатерально-симметричные животные, но у значительной группы тело становится вторично асимметричным вследствие смещения ряда органов.

2. Низшие моллюски имеют следы метамерной сегментации; высшие – несегментированные животные.

3. Нервная система обычно представлена окологлоточным кольцом и 4 продольными стволами, заканчивающимися ганглиями, которые обычно связаны друг с другом специальными комиссурами (рис. 19).

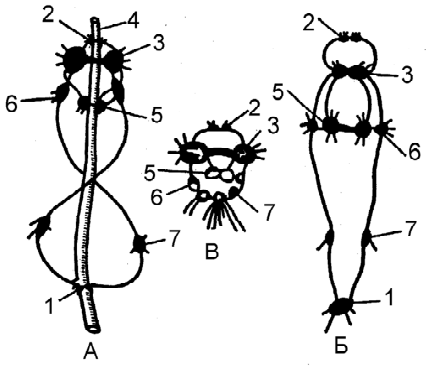

Рис. 19. Разные формы нервной системы у брюхоногих моллюсков (по Коршельту, Гейдеру, 1981). *А* – переднежаберные; *Б* – заднежаберные; *В* – лёгочные. Ганглии: *1* – висцеральный; *2* – букоральный; *3* – церебральный; *4* – кишечный канал; *5* – педальный; *6* – плевральный; *7* – париетальный

4. Моллюски – вторичнополостные животные с неметамерным остаточным целомом, представленным у большинства видов околосердечной сумкой (перикардием) и полостью гонад. Все промежутки между органами заполнены соединительной тканью.

5. Тело моллюсков, как правило, состоит из трёх отделов: головы, туловища и ноги.

6. Основание туловища окружено большой кожной складкой – мантией. Между мантией и телом находится мантийная полость, в которой лежат жабры, некоторые органы чувств и открываются отверстия задней кишки, почек и полового аппарата. Все эти образования вместе с почками и сердцем называют мантийным комплексом органов.

7. На спинной стороне тела обычно имеется выделяемая мантией защитная раковина, чаще цельная, реже двустворчатая или состоящая из нескольких пластинок.

8. Для большинства моллюсков характерно присутствие в глотке особого аппарата для размельчения пищи – тёрки (радулы).

9. Кровеносная система незамкнутая, но есть центральный пульсирующий орган – сердце, состоящее из желудочка и предсердий. От сердца отходит аорта, которая открывается в систему лакун и синусов.

10. Органы дыхания обычно оформлены и представляют собой жабры, но они могут исчезать и заменяться другими органами дыхания иного происхождения.

11. Органы выделения представлены видоизменёнными нефридиями, объединёнными в почку, которая сообщается внутренними концами с околосердечной сумкой.

Сухопутные виды имеются только в классе Gastropoda – Брюхоногие моллюски, или Улитки.

КЛАСС GASTROPODA – БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ

Брюхоногие, или Улитки, – самый богатый видами класс моллюсков. Они обитают в морской воде, но многие виды приспособились к пресной и даже к жизни на суше (рис. 20).

Размеры брюхоногих варьируют в широких пределах от 2 мм до 60 см. Наиболее крупные виды обитают в воде, у обитающих на суше размеры тела скромнее, но некоторые африканские виды достигают 25 см.

Раковина брюхоногих, как и у всех моллюсков, состоит из тонкого органического наружного слоя, под которым лежит фарфоро-

вый слой, образованный известковыми пластинками. У некоторых улиток имеется внутренний перламутровый слой, соприкасающийся с мантией. Углекислый кальций для создания раковины добывается улитками из воды (водными) и пищи (сухопутными).

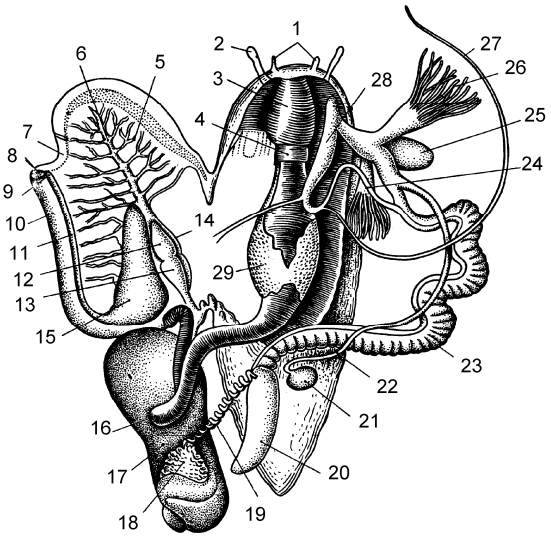

Рис. 20. Вскрытая виноградная улитка (по Бриану, 1981):
1 – губное щупальце; *2* – глазное щупальце; *3* – глотка; *4* – церебральный ганглий; *5* – лёгкое; *6* – лёгочная вена; *7* – перерезанное лёгочное отверстие; *8* – анальное отверстие; *9* – отверстие мочеточника; *10* – прямая кишка; *11* – мочеточник; *12* – предсердие; *13* – желудочек сердца; *14* – перикардий; *15* – почка; *16* – желудок; *17* – печень; *18* – гермафродитная железа; *19* – гермафродитный поток; *20* – белковая железа; *21* – семяприёмник; *22* – канал семяприёмника; *23* – яйцесемяпровод; *24* – семяпровод; *25* – мешок любовных стрел; *26* – пальцевидные железы; *27* – бич; *28* – пенис; *29* – слюнные железы

Характерными особенностями строения брюхоногих, кроме приведенных выше признаков типа, являются следующие:

1. Асимметричность строения тела у большинства видов, выражающаяся в редукции правых органов мантийного комплекса и в том, что внутренностный мешок закручивается спирально в соответствии с формой раковины.

2. Раковина состоит из одного куска, но иногда может подвергаться редукции.

3. Голова явственно обособлена от тела. На голове имеются 1–2 пары щупалец и 1 пара глаз.

4. Нога хорошо развита и обычно имеет широкую плоскую подошву.

5. У сухопутных появляется новый орган дыхания – легкое, при этом жабры утрачиваются полностью.

6. Сухопутные вторично становятся гермафродитами, у них в гермафродитной половой железе образуются и живчики, и яйцеклетки. Оплодотворение перекрёстное (рис. 21).

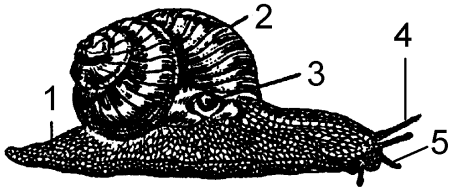

Рис. 21. Сухопутная улитка (по Натали, 1951): *1* – нога; *2* – раковина; *3* – дыхательное отверстие; *4, 5* – глазное и ротовое щупальцы

Распространение брюхоногих

Одним из главных необходимых условий для их существования является наличие влаги и кальция. Поэтому их численность всегда выше в относительно влажных биотопах, имеющих нейтральную или щелочную кислотность почвы, в то время как виды с редуцированной раковиной (голые слизни (рис. 22)) размножаются в большом количестве на кислых почвах в отсутствии конкуренции со стороны моллюсков, имеющих раковину.

Обитают они в подстилке, в гниющей древесине и на растениях. Обитающие в почве улитки обычно имеют очень маленькие размеры. Пища моллюсков очень разнообразна. Они в целом способны поедать живую растительную ткань, мертвые растительные и животные остатки, почвенные водоросли, грибы, лишайники. Некоторые виды являются хищниками, но среди сухопутных их мало.

Большую роль в приёме пищи играет тёрка, находящаяся в глотке. С её помощью моллюски соскребают поверхность пищевого субстрата.

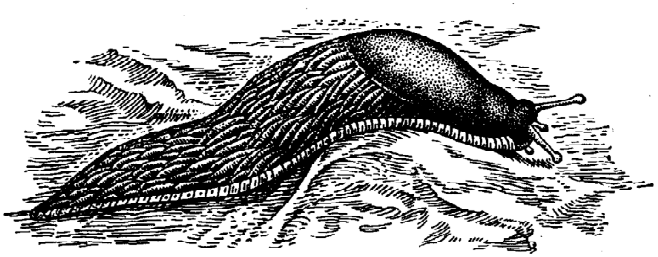

Рис. 22. Слизень (по Лукину, 1989)

Многие виды являются специализированными формами в отношении пищи, но достаточно много видов обладают широким спектром питания и являются фактически всеядными. В хвойных лесах без подроста и подлеска, с небольшим травянистым покровом доминируют виды, питающиеся грибами, водорослями. В лесах с влажной почвой и обильным опадом большинство видов являются сапрофагами, но они могут питаться и живой тканью растений, грибами, водорослями. Здесь много всеядных видов.

Продолжительность жизни улиток небольшая, мелкие виды обычно живут 1 год. Рекордсменом по продолжительности жизни улиток умеренной зоны является виноградная улитка (*Helis pomatia*), которая в среднем живёт 3–5 лет. В искусственных условиях удавалось продлить их жизнь до 10 лет. Наиболее обильны и разнообразны улитки во влажных лесах и лугах (рис. 23).

В относительно сухих местах обычно доминируют подстилочные виды. Зимуют улитки в неглубоких ямках на поверхности почвы, там же они откладывают и яйца. Есть виды, которые свои яйца помещают в гниющую древесину.

Видовое разнообразие улиток в России относительно небольшое. В Московской области выявлено 68 видов, из них 11 видов слизней. В темнохвойных лесах Западной Сибири обитает от 21 до 35 видов, в мелколиственных лесах – до 45, в лесостепной зоне – 40, в степной – 47. Всего в этом регионе выявлено 62 вида, из них 13 видов слизней.

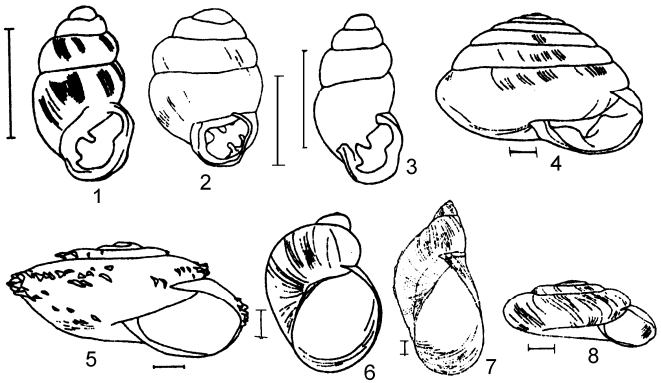

Рис. 23. Улитки, обитающие в подстилке и на растениях (по Удалому, 2004): *1 – Carychium minimum*; *2 – Vertigo antivertigo*; *3 – Carychium minimum*; *4 – Chilanodon bicallosa*; *5 – Monachoides stuxbergi*; *6 – Succinella oblonga*; *7 – Succinea sp.*; *8 – Discus ruderatus*. Масштабная линейка равна 1 мм

Плотность популяций улиток может быть довольно высокой. Так, в черневой тайге Салаира на полянах и крупнотравном осиннике насчитывают до 90 экз./м^2 при биомассе 3,5 г/м^2. В чистых пихтачах их очень мало. Численность моллюсков в течение летнего сезона нарастает, достигая максимума в августе. С похолоданием – падает. В конце сентября количество активных улиток минимальное.

Значение улиток для почвы

Наземные моллюски участвуют в переработке растительного опада, расщепляя клетчатку, пектины и лигнин. При высокой численности улитки играют заметную роль в превращении органических остатков. Они, питаясь разнообразной пищей, ускоряют круговорот веществ в биоценозе, увеличивая скорость процессов минерализации органических веществ. Слизь, которая выделяется при их движении и питании, положительно сказывается на образовании комочков почвы, создающих её структуру. Кроме того, слизь является питательной средой для почвенных микроорганизмов и стимулирует их размножение. Наскальные виды улиток

принимают участие в начальной стадии почвообразования. Деятельность моллюсков может привести к формированию на поверхности почвы тонкозернистого гумусового слоя мулевого типа.

При плотности 489 экз. на $м^2$ моллюски могут переработать до 43% годового опада. Моллюски-сапрофаги являются активными первичными разрушителями растительных остатков и гнилой древесины. В их экскрементах отмечено развитие процессов гумификации.

Вместе с тем имеется отрицательная роль улиток для ряда позвоночных животных и сельского хозяйства. Она заключается в следующем. Во-первых, улитки являются обязательными промежуточными хозяевами плоских червей (сосальщиков), на имагинальной стадии поражающих наземных млекопитающих и птиц. Во-вторых, они могут при массовом размножении повреждать озимые и овощные культуры. Среди злостных вредителей сельскохозяйственных культур отмечаются многие виды слизней.

Несмотря на некоторую отрицательную роль улиток, в целом позитивное их значение для поддержания плодородия почвы в естественных биоценозах превышает отрицательное.

ТИП ARTHROPODA – ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Членистоногие составляют самый большой по числу видов тип. В настоящее время насчитывают свыше 1 000 000 видов. Членистоногие освоили все среды обитания от солёных вод до воздуха.

Размеры членистоногих в целом небольшие, большинство видов относится к мезофауне, есть и очень мелкие, входящие в группу микрофауны. Обитающие в морской воде могут иметь и большие размеры – до несколько десятков сантиметров. Самые разнообразные в видовом отношении обитают на суше.

Все членистоногие характеризуются следующими общими признаками:

1. Тело членистоногих сегментировано, но сегментация гетерономная. Сходные по размерам, функциям и строению сегменты объединяются в тагмы. Обычно выделяют три тагмы: голова, грудь и брюшко. Начинается тело и заканчивается так же, как и у кольчатых червей, особыми сегментами, т.е. акроном и тельсоном, которые гомологичны простомимуму и пигидию кольчатых червей.

2. Конечности членистоногих представляют собой подвижные рычаги, при этом на тагмах наблюдается их специализация.

3. Тело покрыто склеротизированной прочной кутикулой, выполняющей одновременно и роль наружного скелета, поэтому рост сопровождается линькой.

4. Мускулатура членистоногих не образует сплошной кожно-мускульный мешок, так как представлена отдельными специализированными пучками мышц. Все мышцы только *поперечнополосатые*.

5. Полость тела двойственного происхождения, так как, несмотря на то что во время эмбрионального периода закладывается сегментированный целом, целомические мешки затем сливаются друг с другом и с остатками первичной полости тела. Образующуюся таким способом полость тела принято называть *миксоцелью*. В ней располагаются все внутренние органы.

6. Кровеносная система незамкнутая. Имеется камеральный или трубчатый центральный пульсирующий орган (сердце), от которого отходят одна или несколько аорт. Кровь представляет собой смесь полостной жидкости и собственно крови и называется *гемолимфой*.

7. Органы дыхания в зависимости от образа жизни могут представлять собой *жабры*, *лёгкие* или *трахеи*. У очень мелких видов органы дыхания могут отсутствовать, и поглощение кислорода в этом случае происходит через всю поверхность тела.

8. Органы выделения представлены либо видоизменёнными нефридиями – *коксальными*, *челюстными железами*, либо новоприобретёнными *мальпигиевыми сосудами*.

9. Нервная система построена по типу таковой кольчатых червей и слагается из *парного головного мозга*, *окологлоточных* коннектив, *подглоточного* узла и *брюшной нервной цепочки*. Головной мозг обычно состоит из трёх отделов – *протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума*. Часто наблюдается концентрация ганглиев брюшной нервной цепочки и образование за счёт их слияния крупных нервных узлов (рис. 24).

10. Членистоногие размножаются только половым способом. Как правило, они раздельнополые. Нередко они обладают наружным половым диморфизмом.

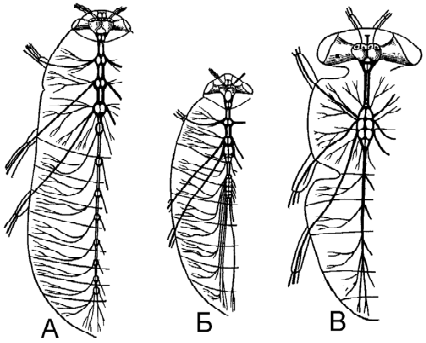

Рис. 24. Нервная система насекомых (по Брандту, 1980):
А, Б – жуков; *В* – мухи

Существующие в настоящее время членистоногие распределяются по трём подтипам: Branchiata – жабродышащие, Chelicerata – хелицеровые и Tracheata – трахейные. Во всех подтипах есть почвообитающие виды, вносящие свой вклад в круговорот веществ и способствующие поддержанию плодородия почвы.

ПОДТИП BRANCHIATA – ЖАБРОДЫШАЩИЕ

КЛАСС CRUSTACEA – РАКООБРАЗНЫЕ

Ракообразные входят в подтип жабродышащих. В основном обитают в морской и пресной водах. Среди ракообразных имеются как свободноживущие, так и сидячие, есть и паразиты. Общее число известных видов около 20 000, их распределяют по 5 подклассам.

Главными отличительными признаками ракообразных являются следующие:

1. В отличие от других членистоногих у них на голове имеется две пары антенн. Первая пара, или антеннулы (антенны I), является придатком акрона, вторая пара, или (антенны II), является придатком первого сегмента головы. В состав головы входят ещё 3 сегмента, в разной степени спаянные, но несущие по 1 паре конечностей и служащие для захвата и измельчения пищи.

2. Количество сегментов, входящих в состав тела, варьирует от 5 до 50, но у высших раков оно состоит из 18. Тагму головы образуют 4 сегмента, груди – 8, брюшка – 6, за редким исключением (отряд тонкопанцирные раки). У части видов тагмы головы и груди объединяются в единую – головогрудь.

3. Передние ходильные грудные конечности (до трёх пар) могут видоизменяться, становиться ногочелюстями и использоваться при приёме пищи. В этом случае соответствующее число сегментов груди присоединяется к голове.

4. Крупные виды имеют пару сложно устроенных фасетированных глаз.

5. Кутикула ракообразных для увеличения прочности пропитывается минеральными солями, обычно углекислым кальцием.

Сухопутные виды имеются только в подклассе *Высшие раки* (Malacostraca), который насчитывает до 14 000 видов, распределяемых по 8 отрядам. Обитатели почвы относятся к **отряду Isopoda**, или *равноногие*.

Почвенных равноногих раков называют *мокрицами*. Они, как и все раки, получают кислород из воды с помощью жабр, функцию которых выполняют уплощенные брюшные конечности, тесно налегающие друг на друга, от чего брюшко укорачивается. У сухопутных изопод между жаберными лепестками всегда имеется тончайшая прослойка воды, поэтому они могут обитать и быть активными только при высокой влажности воздуха, что наблюдается ночью (рис. 25).

В лесной зоне мокрицы заселяют подстилку, их численность может быть от 42 до 151 экз./м^2. Это ночные животные, так как их активность возможна только при влажности воздуха не менее 80%. Очень много мокриц разводится в населенных пунктах сельского типа, где они концентрируются около хозяйственных построек. Синантропные виды вместе с человеком проникают далеко на север – даже в тундру, но в дикую природу они не выходят. Мокрицы питаются самой разнообразной пищей. Они едят живые растения, поэтому могут заметно повреждать всходы и угнетать растения в теплицах. Большинство видов может поедать листовой опад и другие растительные остатки. Поэтому их роль как первичных

разрушителей опада может быть велика там, где их численность высокая. Количество известных видов невысокое – около 50. Некоторые виды лесных мокриц могут служить индикаторами уровня грунтовых вод, так как они становятся наиболее многочисленными только в биотопах, где грунтовые воды расположены близко к поверхности. Синантропных видов известно всего 7.

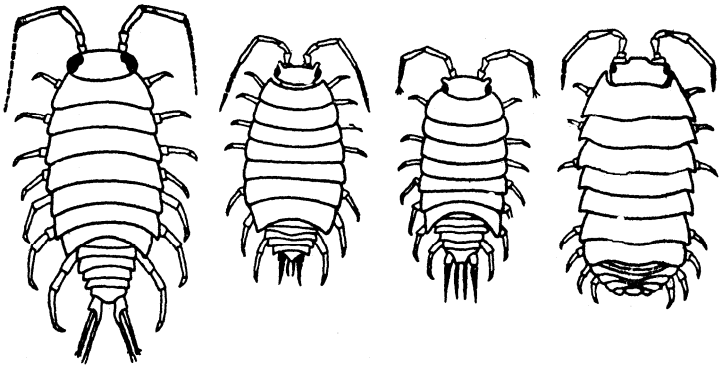

Рис. 25. Сухопутные мокрицы (по Тыщенко, 1983)

В зоне пустынь среди многочисленных обитателей почвенного яруса особенно заметна деятельность мокриц и термитов. Пустынные мокрицы заселяют серозёмы и другие только гипсированные плотные сухие почвы. Они не выносят ни орошения, ни ветра, нарушающего целостность поверхностного горизонта. Обязательным условием их обитания является наличие близких грунтовых вод. В плотных почвах и на такырах в пустыне они делают норки диаметром 5 мм и глубиной до 1 м. Живут они парами (самец и самка), летом днём они закупоривают отверстие норки своим телом, предотвращая высыхание, не уходят глубже 10–15 см. Благодаря этому в глубине норки относительная влажность воздуха составляет около 100%, в то время как на поверхности – 15–20%. На зиму они уходят на дно своей норки.

У пустынных мокриц существует длительная забота о потомстве, что необычно для многих членистоногих. Яйца самка откладывает в специальную выводковую камеру, расположенную на груди. Вышедшие молодые рачки имеют неполный набор конечностей и

называются манкой. Молодь неспособна самостоятельно искать пищу и норку не покидает. Всё развитие до половозрелой стадии происходит в норке. Самец и самка всё это время снабжают их пищей, которую собирают ночью, не уходя далеко от норки. Питаются они зелёными частями растений, а также высохшими и отмершими частями. В их кишечнике неплохо усваивается клетчатка, но хорошо минерализуются растительные остатки, т.е. происходит освобождение зольных элементов в виде минеральных солей.

Значение мокриц в биоценозах

Роль мокриц в круговороте веществ почвы падает с юга на север. Максимальное положительное значение мокриц проявляется в пустыне, где их численность на такырах может быть от 50 000 до 1 000 000 особей / га, т.е. до 500 000 норок / га.

Главная их роль в этой климатической зоне заключается в том, что они создают основу почвы, т.е. являются фактически первичными почвообразователями на такырах, где они роют свои норки. Животное при массе 166 мг ежедневно выносит на поверхность до 10 мг экскрементов и 4,5 мг почвы. Выбрасываемые на поверхность комочки, благодаря особой схеме их транспортировки и обработки, приобретают свойства водоустойчивых агрегатов, имеющих особую форму. За сезон во время создания норок и при уходе за ними на 1 га выбрасывается около 500 кг таких частиц. Эти частицы являются основой для прорастания семян пустынных растений, которые постепенно покрывают такыр и солончаки от периферии к центру. Зарастание обеспечивается высоким содержанием водно-растворимых солей в выбросах, структурой частиц, которые они поднимают из нижних частей почвенного профиля, при этом главное значение имеют особенность переработки ими органических остатков и характер пищеварения мокриц.

В результате жизнедеятельности мокриц, живущих в норках (в том числе и сухих степях), за 5 месяцев прибавка органического вещества в перерасчёте на углерод составляет 7 кг/га. Кроме того, происходят перемешивание почвенных слоёв, перераспределение солей и обогащение их растительными остатками.

В лесной умеренной зоне мокрицы иногда могут вредить всходам и культурным растениям, размножаясь в массе в теплицах и парниках, но в естественных условиях их роль в круговороте веществ небольшая из-за низкой численности.

ПОДТИП TRACHEATA – ТРАХЕЙНЫЕ

Подтип трахейных включает наземных членистоногих, дышащих при помощи трахей, включая и виды вторично перешедших к обитанию в воде. Большинство трахейных обладает хорошо обособленной слитной головой, состоящей из акрона и четырёх сегментов. На голове имеется только одна пара усиков, или антенн, являющихся придатками акрона. Конечности первого сегмента головы, соответствующие антеннам II раков, у всех трахейных отсутствуют, так как сам сегмент подвергнут большей или меньшей редукции, и его остатки называются вставочным, или интеркалярным, сегментом. Последующие три сегмента несут по паре ротовых конечностей.

Подтип трахейных включает группу животных, ранее объединяемых в классы: Многоножки – Myriapoda и Насекомые – Insecta. Первых в настоящее время разбивают на 4 класса, из которых заметное значение для почвы имеют представители только двух классов: Chilopoda – губоногие и Diplopoda – двупарноногие, или кивсяки.

КЛАСС DIPLOPODA – ДВУПАРНОНОГИЕ

Тело кивсяков, как и всех многоножек, состоит из двух тагм – головы и туловища. На голове имеется 1 пара антенн, или усиков, первые три сегмента головы сливаются, образуя головную капсулу, где имеются ротовые конечности (рис. 26).

Первая пара – мощные зазубренные нечленистые образования – мандибулы. Вторая пара ротовых конечностей преобразуется в непарную пластинку сложного строения, называемую *гнатохилярием*. Третий (полный) сегмент головы утрачивает конечности, становится свободным, т.е. не сливается с предыдущими, и называется *шейным*. На голове имеются глаза, представляющие собой ско-

пление разного числа простых глазков (рис. 26). За головой следует однородно построенное туловище. Число туловищных сегментов варьирует в широких пределах, у некоторых тропических видов насчитывают до 177, а число пар ног составляет 350.

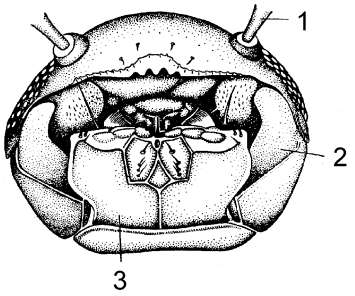

Рис. 26. Ротовой аппарат Diplopoda (по Догелю, 1981):
1 – основание усика; *2* – мандибула; *3* – гнатохилярий

Первые три туловищных сегмента несут по одной паре ходильных ножек, последующие – по две пары, так как в ходе эволюции они попарно слились, но каждый из них сохранил свою пару конечностей. Последние 1–3 сегмента могут не иметь конечностей (рис. 27). Крупные виды умеренного климата имеют до 135 пар ходильных конечностей. Размеры тела у тропических видов могут быть внушительными – до 15–17 см, а число пар ног достигать 350. Обитатели умеренного пояса обычно не крупные – от 1 до 6 см, редко более. Класс включает большое число видов, по некоторым оценкам до 12 000. На территории России предполагается обитание до 500 видов. В Западной Сибири найдено 26 видов.

Двупарноногие питаются главным образом мертвыми органическими остатками, в том числе и листовым опадом, экскрементами животных, но некоторые виды способны питаться и зелёными растениями. Размножаясь в больших количествах в парниках и оранжереях, могут становиться вредителями. У них мощная ферментативная система, до 70% энергии они получают за счёт расщепления клетчатки при участии в этом процессе симбиотических микроорганизмов.

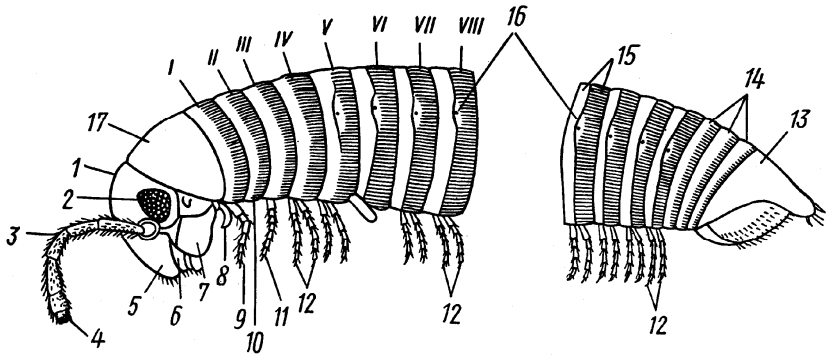

Рис. 27. Передний и задний концы тела кивсяка (по Иванову. 1981): *1* – голова; *2* – глазное поле; *3* – антенна; *4* – обонятельный орган; *5* – верхняя губа; *6* – верхняя челюсть; *7* – щека; *8* – видоизменённая ножка 1-го туловищного сегмента; *9* – ножка 2-го туловищного сегмента; *10* – место полового отверстия; *11* – ножка 3-го сегмента; *12* – ножки двойных сегментов; *13* – тельсон; *14* – сегменты зоны роста; *15* – сегменты, слившиеся в двойном сегменте; *16* – отверстия ядовитых желёз; *17* – «шейный» сегмент; I–III – сегменты «груди»; IV, V, VI, VII и т.д. – сегменты «брюшка»

Кивсяки имеют прочный хитиновый покров за счёт включения в него солей кальция, но у них слабо развит восковой слой эпикутикулы, поэтому они не способны удерживать влагу внутри тела, а при переувлажнении насыщаются водой настолько, что могут разбухнуть и погибнуть. Не выносят они и капельную влагу, так как она вызывает слипание частей ротового аппарата, что тоже может привести к гибели от голода. Рост кивсяков, как и у всех членистоногих, сопровождается линькой, но в отличие от насекомых они линяют неоднократно и во взрослом состоянии.

Обитают они главным образом в подстилке; достаточно много видов в умеренной зоне способны жить в почве, где они прокладывают довольно крупные ходы при поиске пищи. Активны они в широком диапазоне температур от 0 до 34°С, но уже при 37°С гибнут. Оптимальная температура для жизнедеятельности у наших кивсяков невысокая, у лесных видов она колеблется для разных видов в пределах 16–20, а для степных – 21–24°С.

Кивсяки не имеют врагов, ими никто не питается, так как в их покровах есть специальные железы, выделяющие ядовитые веще-

ства при сдавливании тела. Они способны размножаться в массе, в XIX в. в некоторых странах Европы (Венгрия, Франция, страны Балканского полуострова) движущая масса кивсяков заставляла людей покидать деревни и сёла, а в Северной Америке они останавливали даже поезда. Реже массовое размножение кивсяков наблюдали в Швеции, Польше, Прибалтике. Описания массовых миграций кивсяков известны со II–III вв.

Значение двупарноногих

Наиболее многочисленны двупарноногие в почвах, содержащих ионы кальция, особенно в сырых лиственных лесах. В сухих почвах и кислых смешанных и хвойных лесах они немногочисленны, и лишь малое число видов способно обитать там. Ещё беднее фауна лугов, а на сельскохозяйственных полях способны жить только представители одного семейства кивсяков – Julidae.

Питаясь органическими остатками, двупарноногие способствуют гумификации почвы, так как в их экскрементах много гумуса, образующегося за счёт симбиотических микроорганизмов. Также они играют заметную роль в круговороте таких важных для плодородия почвы микроэлементов, как кальций, углерод, натрий и калий (по убывающей). Так же, как и дождевые черви, они участвуют в образовании комковатой структуры почвы главным образом за счет своих экскрементов. В некоторых лесах и лесополосах Украины они продуцируют до 2,5 т экскрементов на 1 га. Кроме того, структурируют почву, создавая в ней полости и ходы, размеры которых зависят от размеров кивсяков и имеют диаметр от 1 до 8 мм (рис. 28).

Численность двупарноногих очень зависит от конкретных экологических условий и составляет от единиц до нескольких сотен особей на 1 м^2. Наиболее высокая численность бывает в тропических и субтропических лесах. В березняках умеренной зоны численность кивсяков составляет до 29 экз./м^2, в сосняках – до 25 экз./м^2, хотя в некоторых находили и до 120 экз./м^2, на полях их не более 1,3 экз./м^2.

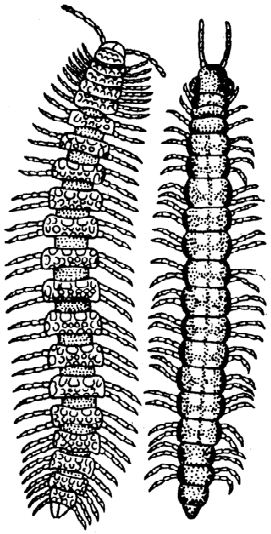

Рис. 28. Многоножки-диплоподы
(по Тыщенко, 1983)

Средняя численность двупарноногих по зонам:
– тундра – отсутствуют;
– тайга – 20 экз./м^2;
– широколиственные леса – 133 экз./м^2;
– луговые степи – до 80 экз./м^2;
– сухие степи – 2 экз./м^2;
– тропики – несколько сотен экз./м^2.

В Западной Сибири их численность колеблется в широких пределах от 7 до 528 экз./м^2. В смешанных лесах численность кивсяков может достигать 128 экз./м^2, а в лиственных – 127 экз./м^2. Концентрируются они здесь в подстилке и самых верхних слоях почвы не глубже 20 см.

При относительно невысокой численности двупарноногие в лиственных лесах ежегодно перерабатывают не менее 3–4% подстилки и до 4,8% общего опада корней. В местах, благоприятных для их обитания, например в широколиственных влажных лесах Венгрии, они перерабатывают 2/3 годового опада.

КЛАСС CHILOPODA – ГУБОНОГИЕ

Тело губоногих обычно уплощено в дорзо-вентральном направлении. Голова состоит из 4 полностью слившихся сегментов. На голове всегда только 1 пара довольно длинных усиков. Имеется скопление *простых глазков*, по внешнему виду их глаза напоминают *фасеточные*. Ротовых конечностей 3 пары: мандибулы, максиллы I и максиллы II. Кроме того, для губоногих характерно превращение конечностей первого туловищного сегмента в *ногочелюсти*, которые играют основную роль в захвате и убивании добычи. Они имеют сильно заострённый концевой членик, в котором открывается проток ядовитой железы, расположенной в нижележащем крупном членике (рис. 29).

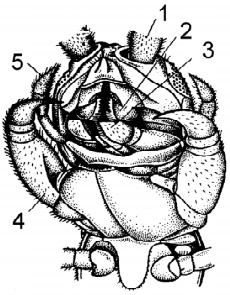

Рис. 29. Ротовой аппарат Chilopoda (по Догелю, 1981):
1 – основание усика; *2* – мандибула; *3* – максилла I;
4 – ногочелюсть; *5* – максилла II

Последующие сегменты туловища несут по паре ножек (рис. 30). Сами сегменты могут быть одинаковыми или, у части видов, неравных размеров, в этом случае наблюдается чередование крупного сегмента с расположенной на нём парой дыхалец и меньшего размера – без дыхалец. Размеры губоногих варьируют в широких пределах от 3 до 280 мм. Крупные виды обитают на юге нашей страны, а самые большие – только в тропиках, их тело насчитывает до 181 сегмента.

Губоногие являются долгожителями. Крупные виды живут несколько лет, при этом в течение каждого года неоднократно линя-

ют. Активны они в течение всего года, даже зимой при температурах, близких к 0°С.

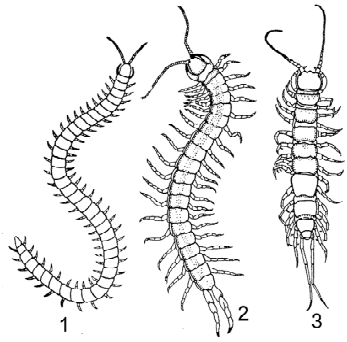

Рис. 30. Многоножки-хилоподы (по Тыщенко, 1983):
1 – Geophilidae; *2* – Scolopendridae; *3* – Lithobiidae

Губоногие – хищники, питающиеся разнообразными почвенными животными, главным образом беспозвоночными, но зимой в умеренном климате под снегом могут питаться растительными остатками. Основным местом обитания является подстилка, но есть виды, населяющие верхний слой почвы. На юге достаточно много видов обитает на поверхности.

Численность губоногих во влажных лиственных лесах может достигать 200 экз./м^2, в сухих почвах открытых пространств их мало – несколько экз./м^2, их практически нет в пустынях, но переувлажнённых мест они тоже избегают. В нашей стране наиболее широко распространены небольшие губоногие из отрядов костянки (Lithobiomorpha) и геофилы (Geophilomorpha).

Значение губоногих

Роль губоногих в повышении плодородия почвы и круговороте веществ ограничена способом их питания. Являясь хищниками, они обогащают почву азотистыми соединениями, в том числе и за счёт линочных шкурок. Их экскременты входят в почву, где гумифицируются микроорганизмами. При низкой численности их значение не-

велико, но при высокой (60 экз./м^2) и более, их вклад в плодородие почвы становится заметным. В ряде случаев они сдерживают численность растительноядных членистоногих, но их питание дождевыми червями наносит ущерб плодородию. При продолжительных зимах они способны заметно увеличивать разложение опада, что несколько повышает скорость круговорота веществ и обогащает почву.

КЛАСС INSECTA – НАСЕКОМЫЕ

Главной отличительной чертой насекомых является четкое деление тела у всех видов на 3 тагмы – голова, грудь, брюшко (рис. 31). Тагма головы, как и у многоножек, состоит из 4 сегментов, но первый интеркалярный сегмент почти редуцирован.

На голове находятся парные антенны, имеющие в разных отрядах различающееся строение. У насекомых усики бывают следующих форм: *щетинковидные, нитевидные, булавовидные с разным строением булавы, коленчатые, пильчатые, гребневидные, перистые, веретеновидные, чётковидные и неправильные* (рис. 32). На голове у высших насекомых располагается пара фасетированных глаз, в некоторых отрядах или группах насекомых они вторично могут отсутствовать либо заменяться на простые глазки. Кроме них может быть от 0 до 3 простых глазков.

Тагма груди всегда состоит из 3 сегментов, в разной степени спаянных. Каждый сегмент имеет пару конечностей. По форме ножки могут быть разной формы, что обычно зависит от образа жизни насекомого. Большинство видов имеет *ходильные* ноги, но в пределах класса встречаются *бегательные, прыгательные, хватательные, присасывательные, копательные и плавательные* (рис. 33).

Кроме ножек на 2-м и 3-м сегментах груди дорзально располагается по паре крыльев. Насекомые – самые древние животные, освоившие полёт в воздушной среде как наиболее экономичный по затратам энергии способ передвижения. В ходе приспособления к различным средам обитания некоторые отряды и виды высших насекомых утратили крылья, что наблюдается у высших насекомых, являющихся специфическими паразитами или обитателями закрытых пространств.

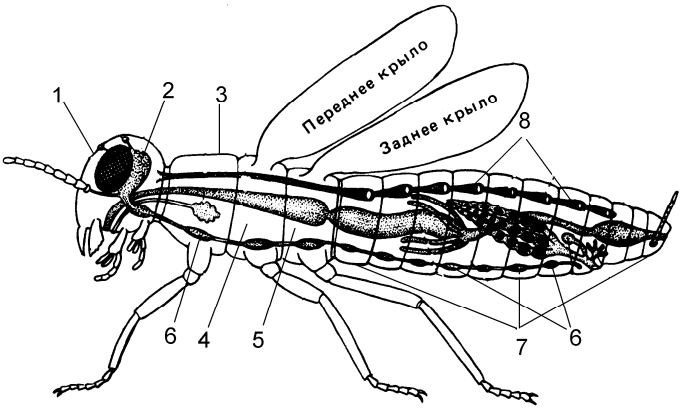

Рис. 31. Схема строения насекомого (по Хадорну, Венеру, 1989):
1 – голова; *2* – надглоточный нервный узел; *3* – переднегрудь;
4 – среднегрудь; *5* – заднегрудь; *6* – брюшная нервная цепочка;
7 – сегменты брюшка; *8* – сердце

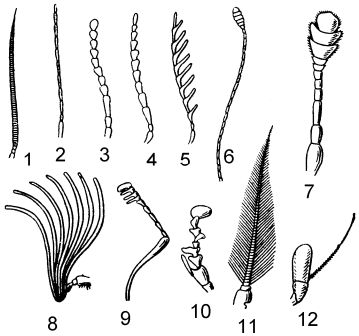

Рис. 32. Типы усиков насекомых
(по Богданову – Катькову, 1930):
1 – щетинковидный; *2* – нитевидный;
3 – чётковидный; *4* – пильчатый;
5 – гребенчатый; *6* – булавовидный;
7 – головчатый; *8* – пластинчатый;
9 – коленчатый; *10* – неправильный;
11 – перистый; *12* – щетинконосный

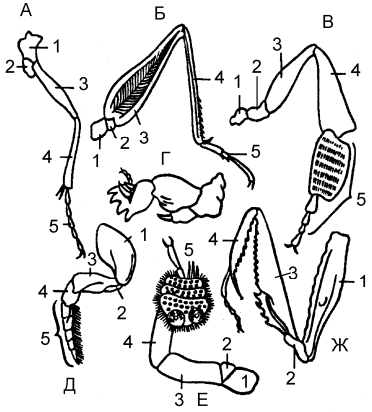

Рис. 33. Строение и типы ног
(по Бей-Биенко, 1980): *А* – бегательная;
Б – прыгательная; *В* – собирательная;
Г – копательная; *Д* – плавательная;
Е – присасывательная; *Ж* – хватательная.
1 – тазик; *2* – вертлуг; *3* – бедро;
4 – голень; *5* – лапка

Передняя и задняя пары крыльев могут различаться в большей или меньшей степени. Они имеют разное жилкование от густого (у древних по происхождению) до редкого (у более молодых видов).

Видовое разнообразие насекомых не имеет равных среди других животных. В настоящее время известно не менее 1 000 000 видов, а по некотором оценкам на земном шаре обитает не менее 10 000 000 видов. Ежегодно энтомологами описываются сотни новых видов.

Насекомые разнообразны не только морфологически. Они ведут различный образ жизни и обитают во всех средах. Насекомых нет только в морской воде, хотя на её поверхности обитают некоторые виды клопов-водомерок.

Насекомые очень древние по происхождению, и самые древние имеют своеобразие в онтогенезе (индивидуальном развитии). Главное отличие их в том, что в ходе их развития наблюдается неполное превращение, так как из яйца выходит личинка, имеющая большое сходство со взрослой особью. Личинку отличает обычно, кроме меньших размеров, неполное число сегментов брюшка, отсутствие половых придатков на нём и отсутствие крыльев. От линьки к линьке увеличиваются размеры и появляются зачатки крыльев и половых придатков. При этом личинки обычно живут в той же среде, что и взрослые особи, и питаются такой же пищей за исключением развивающихся в воде стрекоз, подёнок, веснянок. Таким образом, можно сказать, что насекомые с неполным превращением имеют три стадии в своём развитии: яйцо, личинка и имаго (половозрелое взрослое животное) (рис. 34).

Вторая группа насекомых, более молодая по происхождению, имеет полное превращение, суть которого в том, что из яйца выходит личинка, которая обычно не имеет даже отдаленного сходства с имаго. Обычно личинка имеет червеобразную форму, на голове у неё никогда не бывает фасетированных глаз, но есть короткие антенны и жующий ротовой аппарат. Туловище имеет более-менее гомономную сегментацию и включает до 13 сегментов, при этом первые три сегмента часто, но не всегда, имеют по паре членистых конечностей. Брюшные сегменты у некоторых отрядов тоже могут иметь конечности, отличающиеся по строению от грудных. Есть

виды и целые отряды, у которых на стадии личинки отсутствуют какие-либо конечности на туловище. В лучшем случае их роль выполняют бугорки, валики или ряды шипообразных образований. Такая личинка обычно питается иной пищей по сравнению с имаго, растет, периодически линяя, и, пройдя определенное количество линек, линяет на куколку; у некоторых видов вокруг неё формируется кокон (рис. 35). Куколка – это особая стадия, при прохождении которой насекомое не питается и обычно не передвигается. Это покоящаяся стадия, во время которой происходят глубокие перестройки личиночного организма и формируется имагинальная стадия. По внешнему строению куколки бывают 3 типов: открытые, покрытые и пупарий (рис. 36).

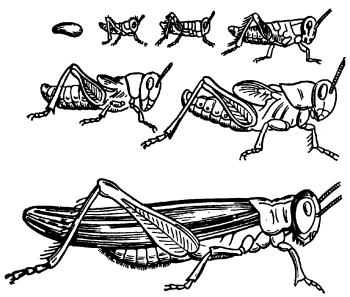

Рис. 34. Неполный метаморфоз у саранчи (по Холодковскому, 1913)

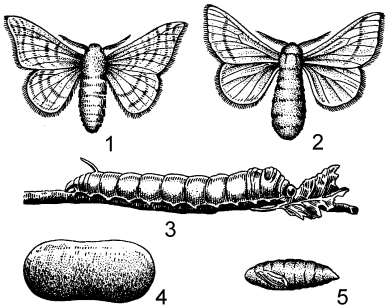

Рис 35. Полный метаморфоз у бабочки (по Лейнису, 1936): *1* – самец; *2* – самка; *3* – личинка; *4* – кокон; *5* – куколка, вынутая из кокона

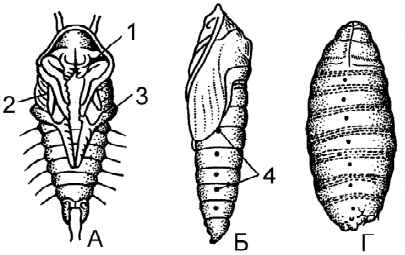

Рис. 36. Типы куколок (по Веберу, 1989): *А* – свободная (открытая); *Б* – покрытая; *Г* – скрытая: *1* – антенна, *2* – зачатки крыльев, *3* – нога, *4* – дыхальца

После завершения формирования имаго оно выходит из куколки в почти оформленном виде. Процесс формирования имаго завершается расправлением крыльев, склеротизацией кутикулы и приобретением окраски, свойственной виду, если они выходят неокрашенными.

Таким образом, при развитии насекомых с полным превращением они проходят 4 стадии: яйцо, личинка, куколка и имаго.

Как отмечалось выше, класс насекомых включает огромное число видов, приспособившихся к обитанию во всех средах, существующих на земле, за исключением морей и океанов. Среди насекомых явно выделяется группа, которая несколько отличается от большинства видов тем, что никогда не имеет крыльев. Обычно их объединяют в подкласс Первичнобескрылых насекомых – Apterygota. Остальные виды, в том числе и вторично утратившие крылья, распределяются по 30–40 отрядам, образующим подкласс крылатых насекомых – Pterygota. Отряды насекомых отличаются друг от друга не только морфологическим признаками, но и образом жизни, многообразием и значением в экосистемах.

ПОДКЛАСС APTERYGOTA – ПЕРВИЧНОБЕСКРЫЛЫЕ

Подкласс Apterygota состоит их 4 отрядов, представители которых обычно имеют небольшие размеры и часто ведут скрытый образ жизни. Эти насекомые обычно имеют жующий ротовой аппарат, который морфологически отличается от крылатых насекомых. Кроме того, у некоторых видов ротовые конечности преобразуются и формируют сосущий ротовой аппарат. Наибольшее значение для почвы имеют широко распространённые по земной поверхности многочисленные представители отряда Collembola – ногохвостки.

Отряд Collembola – ногохвостки

Размеры коллембол не превышают 5–6 мм, есть и мелкие виды – около 1 мм. Брюшко ногохвосток имеет не более 6 видимых сегментов. Сложных глаз нет, могут присутствовать на голове только простые глазки от 1 до нескольких пар. Грудные сегменты имеют только ходильные ноги. На вершине брюшка присутствует прыгательная вилка, а у основания брюшка – специальная зацепка,

позволяющая удерживать прыгательную вилку подогнутой под брюшко. С помощью этой вилочки они могут совершать прыжки в случае опасности. Такая вилочка имеется только у видов, ведущих относительно открытый образ жизни, т.е. обитающих на поверхности почвы, воды, подстилки и на растениях. У видов, обитающих в почве или нижних слоях подстилки, она значительно уменьшается и становится непригодной для исполнения прыжков (рис. 37). Мировая фауна ногохвосток насчитывает около 7 000 видов, в России – около 750.

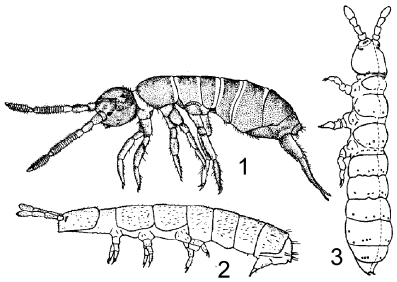

Рис. 37. Ногохвостки (по Мартыновой, 1983):
1 – сем. Tomoceridae; *2* – сем. Isotomidae; *3* – сем. Onychiuridae

Ногохвостки очень чувствительны к влажности воздуха, сухой воздух для них губителен. К температуре их требования умеренные. Большинство таёжных видов способно поддерживать активность даже при температурах, близких к 0°С, и есть виды, чья активная жизнедеятельность начинается при температуре –6,9°С. Холодовыносливых видов довольно много, и среди них есть такие, которые активны под снегом, а при его нагревании, во время зимних потеплений и ранней весной, могут выходить на поверхность, окрашивая его красноватыми оттенками.

Питание ногохвосток разнообразно. Виды, имеющие грызущий ротовой аппарат, могут выгрызать мягкие участки разлагающихся растений. Листовой опад поедается ими более успешно после его частичной обработки микрофлорой. Коллемболы с колюще-сосущим аппаратом питаются разжиженной отмершей органикой,

в том числе и животного происхождения. Они также могут высасывать миксомицеты, гифы грибов, соки живых растений.

По месту локализации в почве выделяют 4 жизненные формы ногохвосток.

1. ***Поверхностные*** и ***верхнеподстилочные***. К ним относят обитателей: а) поверхности подстилки; б) водных поверхностей; в) лишайников, мхов на скалах и деревьях; г) кустарников, трав и прочих растений.

2. ***Полупочвенные***. К ним относят коллембол, обитающих в подстилке, в том числе в её нижних горизонтах.

3. ***Почвенные***. Ногохвостки, относящиеся к этой жизненной форме, обитают главным образом в верхнем слое почвы, но могут проникать и в глубокие горизонты.

4 ***Узкоспециализированные***. Они являются обитателями пещер, различных гнезд других насекомых, главным образом общественных. Обычно это узкоспециализированные сожители муравьёв, термитов и т.д.

Значение ногохвосток и их численность в различных биотопах

Коллембол относят к группе прогумусообразователей, и в этом они тесно связаны с микрофлорой. Экскременты коллембол хорошо сохраняются и составляют значительную массу гумифицированного органического материала. Особенно большая их роль в образовании гумуса проявляется в плёночных почвах, так как они одни из первых поселяются на наскальных лишайниках и их обработанные микрофлорой экскременты зачастую образуют то минимальное количество гумуса, которое обеспечивает поселение первых растений. Велика их роль как первичных почвообразователей и в суровых условиях Севера.

В умеренной зоне они способствуют ускорению разложения лиственного и травянистого опада, разлагая его даже зимой под снегом. Экскременты ногохвосток регулируют состав и активность микроорганизмов, участвующих в процессах гумификации, и они даже влияют на качество образующихся гуминовых кислот и, следовательно, на качество самого гумуса.

Ногохвостки вездесущи. Они есть в полярных пустынях, например на мысе Челюскин. Коллемболы заселяют щебнистые грунты различных климатических зон, обосновываясь там на лишайниковых фрагментах в огромном количестве. В зависимости от видового состава растительного сообщества в Арктической тундре меняется и видовой состав ногохвосток. Например, на Новой Земле найдено 50 видов. В Арктике высок уровень видов, приспособленных к этим суровым условиям, но имеется довольно много видов, имеющих широкие ареалы.

В типичной тундре усиливается разница в биотопическом размещении видов, появляются комплексы с довольно строгой привязкой к определённым местам обитания. Количество видов увеличивается. Средняя численность возрастает, хотя мозаичность распространения присутствует.

В лесной зоне население коллембол в значительной мере, как по видовому составу, так и по численности, зависит от состава растительного сообщества и ряда других экологических факторов, таких как увлажнение, температура и т.д.

В Европейской тайге численность ногохвосток в ельниках-черничниках высокая и может составлять 40–70 тыс. экз./м^2. В ельниках другого типа их меньше. Так, в ельниках-брусничниках – 25 000–45 000, в ельниках сфагновых – 20 000–40 000 экз./м^2. При этом численность в значительной мере определяется гидрорежимом почвы и влажностью климата. Повышенная влажность климата ведет к общему увеличению численности и сглаживанию сезонных колебаний численности.

В елово-широколиственном лесу южной тайги, в районе Камского заповедника в Татарии, средняя численность составляет более 38 000 экз./м^2 при видовом разнообразии 50 видов. Большинство коллембол населяют подстилку – 95% от общего количества, в почве на глубине 5–10 см обитает до 3% особей.

По мере продвижения на юг видовой состав обедняется и средняя численность несколько снижается. Так, в открытых ландшафтах лесостепи Западной Сибири обнаружено 54 вида, но при высокой пастбищной нагрузке на биоценозы и при засолении почвы видовой состав падает до 27 видов. Максимальная

численность наблюдается весной и осенью – около 10 000 экз./м^2.

В условиях города (Уфа) ногохвостки обитают на газонах и в парках. Несмотря на то что сокращается доля поверхностных и верхнеподстилочных видов, их численность довольно высокая и составляет от 5 400 до 26 400 экз./м^2. В лесопарках, примыкающих к городу, обилие ногохвосток при низкой рекреационной нагрузке близка к естественной – 25 100–81 600 экз./м^2.

Вырубка леса обычно приводит к увеличению численности в среднем на 1/3, при этом видовое разнообразие падает тоже на 1/3.

Лесные пожары также сильно влияют на сохранность видового разнообразия и численность ногохвосток. Даже низовые пожары, при которых наблюдается уничтожение подстилки и кустарников, приводят к практическому исчезновению коллембол, но уже через год на этих пожарищах можно найти не менее 6 видов, через 2 года – 12, и далее по мере восстановления подстилки увеличивается видовое разнообразие, а численность достигает исходных показателей. Но даже через 50 лет видовое разнообразие будет несколько отличаться от исходного состояния.

Таким образом, можно утверждать, что ногохвостки, несмотря на их малые размеры, имеют большое значение не только как первичные почвообразователи, но и как группа насекомых, вносящая существенный вклад в повышение плодородия почвы за счет большого вклада в образование исходных веществ для создания гумуса микроорганизмами.

ПОДКЛАСС PTERYGOTA – ВЫСШИЕ, ИЛИ КРЫЛАТЫЕ, НАСЕКОМЫЕ

Насекомые, относящиеся к подклассу крылатых, исходно имеют пару крыльев, лишь некоторые отряды и виды вторично утрачивают их. Крылья насекомых в разных отрядах могут существенно различаться по степени хитинизации, жилкованию и по размерам. Кроме того, у них обычно имеется пара фасетированных глаз. Размеры высших насекомых более вариабильны, среди них есть как мелкие виды, так и виды относительно большие, длиной до нескольких сан-

тиметров. Высшие насекомые имеют более разнообразные ротовые органы, которые произошли из грызущего ротового аппарата.

Эволюционные изменения, вероятно связанные с методом получения пищи и родом пищи, привели к образованию *лакающего, сосущего, колюще-сосущего, лижущего* (у мух) ротовых аппаратов (рис. 38; 39). Органы чувств у высших насекомых достигают высокого уровня развития и совершенства. У них имеются разнообразные механорецепторные сенсиллы, обеспечивающие контроль положения частей тела, виброчувствительность и звуковая чувствительность у некоторых групп. Хеморецепторные сенсиллы, находящиеся на антеннах, обеспечивают восприятие запахов со значительных расстояний. Контактные хеморецепторы, располагающиеся на ротовых конечностях, антеннах, лапках, церках, позволяют определять качество пищи, пригодность субстратов для жизни, яйцекладки и т.д., органы зрения, представленные сложноустроенными фасеточными глазами. Дополнительно у насекомых может быть от 0 до 3 простых глазков. Некоторые виды, ведущие скрытый образ жизни (обитатели пещер, почвы и паразитические), утрачивают глаза. Открыто живущие виды обладают цветовым зрением и воспринимают световые волны в диапазоне 300–650 нм.

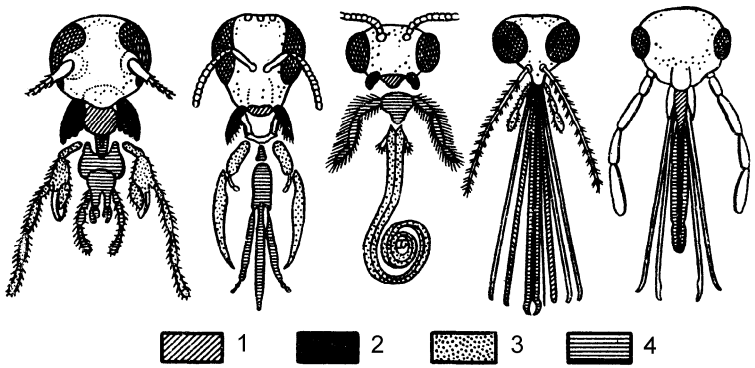

Рис. 38. Сравнительная схема типов строения ротового аппарата насекомых (по Яковлеву, 1974). Слева направо: грызущий, лакающий (шмель); сосущий (бабочка); колюще-сосущие (комар и клоп); однородные органы заштрихованы одинаково: *1* – верхняя губа; *2* – верхние челюсти (мандибулы); *3* – нижние челюсти (максиллы); *4* – нижняя губа

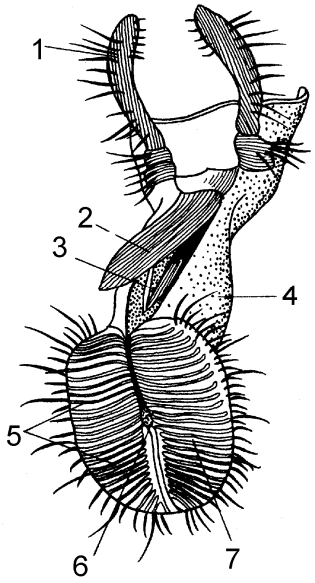

Рис. 39. Лижущий ротовой аппарат у мух
(по Шванвичу, 1949): *1* – нижнечелюстной щупик;
2 – верхняя губа; *3* – гипофаринкс; 4 – нижняя губа;
5 – фильтрующий аппарат; *6* – ротовое отверстие;
7 – лопасти нижней губы

Места обитания высших насекомых более разнообразны, они занимают практически все экологические ниши. Суммарная биомасса крылатых превосходит биомассу всех других наземных животных. Они питаются самой разнообразной пищей. Например, среди чешуекрылых есть виды, способные извлекать энергию из воска или шерсти. Практически нет органических веществ естественного происхождения, которые бы не использовались хотя бы несколькими видами насекомых. От видового состава насекомых может зависеть и направление почвообразовательных процессов, ведущих к возникновению того или иного типа почв. Нужно отметить также, что не все отряды вносят существенный вклад в круговорот веществ и обогащение почвы веществами, используемыми растениями.

ГРУППА ОТРЯДОВ С НЕПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ (HEMIMETABOLA)

В группу насекомых с неполным превращением, имеющих тесные связи с почвой и оказывающих влияние на повышение её плодородия, входят следующие отряды: Blattoptera, Orthoptera, Dermaptera, Psocoptera, Homoptera, Heteroptera.

Отряд Blattoptera – тараканoвые

Тараканы – одна из древнейших групп насекомых. Все тараканы теплолюбивы, поэтому основное количество видов обитает в тропиках и субтропиках. Характерной морфологической чертой тараканов является подогнутая под грудь голова с ротовым аппаратом грызущего типа. На голове имеются пара довольно длинных щетинковидных или нитевидных усиков (см. рис. 32, *1, 2*) и большие *фасеточные* глаза. Все тараканы активны в сумерках или ночью. Крылья развиты не у всех видов, есть виды, у которых крылья имеют только самцы. У крылатых видов первая пара крыльев кожистая со следами густого жилкования, под ними располагаются нежные перепончатые крылья также с богатым и густым жилкованием. В спокойном состоянии вторая пара складывается продольно и прячется под первой парой кожистых крыльев, выполняющих роль надкрыльев, которые располагаются вдоль тела, покрывая спинку 2 последних сегментов груди и брюшко сверху. Крылатые тараканы утратили способность к активному манёвренному полёту, хотя в тропиках есть некрупные довольно активно летающие виды. Большинство тараканов способно только планировать и прибегает к этому только в случае опасности при нахождении их на высокой растительности.

Всего на земном шаре насчитывается около 3 700 видов. В умеренной зоне, включая самые южные районы, обитает не более 500 видов. Большинство видов центральной умеренной зоны является синантропными. В нашей стране свободноживущих видов в естественных условиях очень мало. Из них наиболее известны лапландский таракан (*Ectobius lapponicus*) в Европейской части

страны и реликтовый таракан (*Cryptocercus relictus*), обитающий на крайнем юге Приморского края, заселяющий гниющую древесину (пни, стволы погибших деревьев), которой он и питается.

Как синантропные, так и свободноживущие тараканы обычно всеядны и способны питаться любой органикой растительного и животного происхождения, как живой, так и отмершей. В тропиках они имеют значение как разлагатели мёртвой органики и фитофаги. Они заметно влияют на ускорение круговорота веществ, так как их экскременты легко и быстро минерализуются микроорганизмами. Основным местом обитания свободноживущих видов в дневное время являются подстилка и почва. В каменистых почвах тараканы находят укрытия под камнями.

Отряд Orthoptera – Прямокрылые

Прямокрылые имеют удлинённое тело цилиндрической или слегка уплощённой формы. На голове имеются длинные нитевидные антенны и грызущий ротовой аппарат. Фасеточные глаза хорошо развиты и одновременно с ними могут присутствовать простые глазки. Первый сегмент груди соединяется с остальными практически неподвижно, хотя имеет относительно крупные размеры. Второй и третий сегменты несут по паре крыльев. Их первая пара – надкрылья – кожистые и покрывают обычно спинку и брюшко сверху и с боков, на них сохраняется густая сеть жилок. Вторая пара крыльев перепончатая, имеет большое число продольных и поперечных жилок, складываясь в покое продольно (веерообразно), прячется под надкрылья. Надкрылья обычно окрашены одинаково с телом, а крылья либо не имеют окраски, либо имеют яркие полосы или пятна различных цветов. Иногда крылья недоразвиты и выглядят сильно укороченными или вообще отсутствуют. Первые две пары ног обычно ходильного типа, а задняя пара прыгательная. Однако у медведок первая пара видоизменяется и становится копательной. К отряду относятся, кроме упомянутых медведок, кузнечики, саранчовые, сверчки. Отряд насчитывает свыше 20 000 видов. Большинство видов прямокрылых способны издавать звуки обычно в результате трения либо голеней задних

ног о надкрылья, либо звук получается в результате трения надкрыльев друг об друга. Органы слуха находятся у одних на ногах первой пары (кузнечики, сверчки, медведки), у других – в основании брюшка (саранчовые).

Большинство прямокрылых является фитофагами, т.е. питается живыми растениями, но среди кузнечиков довольно много видов, способных питаться другими насекомыми.

Наиболее многочисленными и широко распространёнными являются представители семейства саранчовых (см. рис. 34). Среди них есть несколько видов, способных при благоприятных условиях быстро размножаться и становиться опасными вредителями. Эти виды образуют огромные стаи, и пока не имеют крыльев, передвигаются пешим порядком, поедая всю растительность на своём пути. Когда особи достигают взрослой стадии развития, у них появляются крылья и они могут совершать массовые перелеты на десятки, а иногда и сотни километров на новые места, где ещё есть растения. Если массовое поедание культурных растений наносит огромный ущерб производству зерновых продуктов питания человека, то уничтожение трав на лугах может привести к сокращению численности диких травоядных животных и уменьшению комовой базы животноводства. Обычно саранчовые размножаются в массе в степной зоне и в более южных климатических зонах.

Значение саранчовых

Поедая зелёные части растений, обычно листовые пластинки, саранчовые ускоряют круговорот веществ и способствуют более быстрому возвращению питательных для растений веществ в почву. Без участия фитофагов обычный опад становится доступным для разложения осенью и до наступления холодов микроорганизмы не успевают его переработать. «Листопад», созданный саранчовыми, поступает в распоряжение бактерий летом, и время их деятельности значительно увеличивается. К тому же он имеет значительные отличия от исходного состояния.

В естественном опаде нужные для микроорганизмов питательные вещества скрыты целлюлозными оболочками клеток. Эти

оболочки могут разрушаться целлюлозоразрушающими бактериями, но для того, чтобы они начали действовать, нужен свободный азот. Поэтому первые стадии разложения длятся очень долго.

Листовые пластинки, прошедшие по кишечному тракту саранчовых, имеют большое количество разрушенных клеточных оболочек. Непереваренные остатки в виде экскрементов обогащены азотом и становятся легкодоступными для бактерий.

На листовых пластинках трав в огромном количестве находятся микроорганизмы, но они пассивны. Активными они становятся только в кишечнике саранчовых, попав туда вместе с листьями, где они размножаются в огромном количестве. Поэтому даже в свежих экскрементах их активность и численность бывают значительно выше, чем микрофлоры разложения обычного опада. В основе разложения опада находится процесс высвобождения химических элементов, необходимых для восстановления плодородия почвы. При разложении фекалий саранчовых высвобождение необходимых для растений элементов происходит примерно в тысячу раз быстрее. К тому же экскременты обогащают почву стимуляторами роста и прорастания, к ним относятся витамины группы В, которых, например, в степных почвах очень мало.

Саранчовые, несмотря на их кажущуюся вредоносность, во многих случаях при умеренной численности способствуют резкому повышению продуктивности травостоя, сглаживая отрицательное последствие выпаса скота, создавая условия для быстрого восстановления фитомассы. Только в засушливые, неблагоприятные для растений годы они могут заметно уменьшить фитомассу.

Значение других групп прямокрылых для почвы не столь существенно, так как они редко достигают высокой численности на большой территории.

Отряд Dermaptera – Кожистокрылые, или Уховёртки

Уховёртки имеют уплощенное тело. Их голова направлена вперёд, глаза небольшие, усики нитевидные, переднегрудь плоская. Надкрылья короткие, кожистые, без жилкования. Крылья перепончатые, широкие, в покое сложены продольно и поперечно и спря-

таны под надкрыльями. Ноги короткие, бегательные. На конце длинного подвижного брюшка имеется пара твёрдых щипцов (церки), которые сильнее развиты у самцов (рис. 40). Активны уховёртки в сумерках и ночью, днюют они во всевозможных укрытиях: в подстилке, под корой, в разнообразных щелях и т.д. У самок развита забота о потомстве. Она в специально построенном гнезде охраняет яйцекладку и длительное время заботится о появившемся молодом потомстве, принося ему корм.

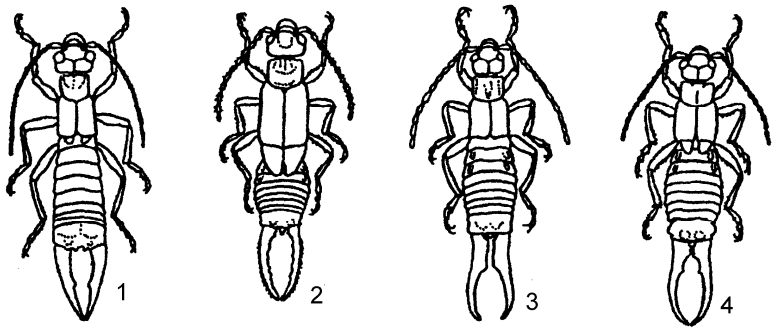

Рис. 40. Кожистокрылые, самцы (по Бей-Биенко, 1964):
1 – Labidura riparia; *2 – Labia minor*; *3 – Forficula tomis*; *4 – F. auricularia*

Уховёртки питаются живыми тканями растений, а также способны употреблять и мёртвую органику. В теплицах и парниках могут повреждать всходы растений. При высокой численности наносят ущерб всходам и в открытом грунте.

Значение кожистокрылых

При невысокой численности вклад уховёрток в плодородие почвы неощутим. При высокой численности их значение повышается, так как они, поедая растения во всех видах (живые и отмершие), ускоряют круговорот веществ. Их экскременты, обработанные микроорганизмами, входят в состав гумуса. Уховертки относительно теплолюбивы, поэтому в таёжной зоне они тяготеют к населённым пунктам, где могут иметь высокую численность, южнее они встречаются более широко.

Отряд Psocoptera – Сеноеды

Живут сеноеды в лесах, в почве, гнёздах птиц и насекомых, но есть и синантропные виды. Питаются они разлагающимися и сухими растительными остатками, а также одноклеточными водорослями, грибами, лишайниками. Способны к быстрому размножению и резкому увеличению численности (рис. 41, *Б*). Синантропные виды, размножаясь в массе, могу быть опасными вредителями пищевых растительных запасов, гербариев, книг (рис. 41, *А*).

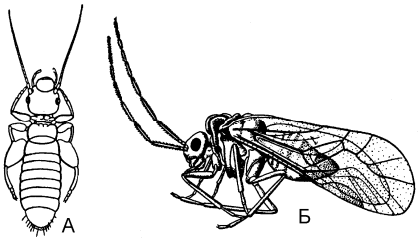

Рис. 41. Сеноеды (по Бадоннедю, 1983): *А – Liposcelis divinatorius*; *Б – Amphigerontia contaminate*

Значение сеноедов

Специфика питания обусловливает их высокую роль в разложении растительных остатков, так как несъеденные остатки становятся доступными для микроорганизмов, которые и завершают их минерализацию и гумификацию, делая вновь доступными для растений. Даже при невысокой численности сеноеды, незначительно объедая листовые пластинки, способствуют ускорению процессов их разложения. При высокой численности их роль в этом процессе повышается.

Отряд Homoptera – Равнокрылые

Ротовой аппарат равнокрылых колюще-сосущего типа. Питаются они растительными соками, прокалывая ткани растений и высасывая их. На голове имеется пара фасетированных глаз, хотя у червецов и щитовок в связи с неподвижным, прикреплённым об-

разом жизни и общим морфологическим изменением формы тела они могут отсутствовать. Кроме сложных глаз у подвижных видов могут быть до 3 глазков. Усики короткие, щетинковидные или нитевидные. Тело обычно коренастое удлинённое (рис. 42).

Крыльев две пары (у некоторых видов отсутствуют); задние – всегда перепончатые, передние – более разнообразные. Они могут быть перепончатыми, т.е. схожими с задними, или более плотными и даже жесткими, часто со следами жилкования. На задних крыльях оно разнообразное, но не густое. Голова *опистогнатическая*, т.е. направленными назад ротовыми частями. Сосущий хоботок равнокрылых подогнут под тело и направлен назад. Среди равнокрылых много опасных вредителей культурных растений. К ним относятся певчие цикады, цикадки, пенницы, тля и т.д.

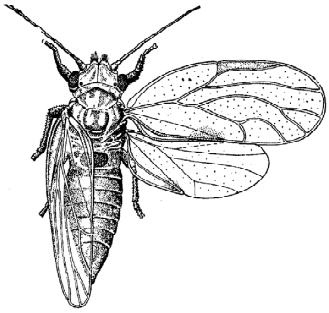

Рис. 43. Грушевая медяница (по Гаупту, 1964)

Значение равнокрылых

Питаясь растительными соками, равнокрылые могут вызывать преждевременное усыхание листьев, побегов, веток и даже кустарников. Поступая в виде раннего опада в подстилку, отмершие растительные части подвергаются более быстрому разложению, что приводит к ускорению круговорота веществ и более быстрому восстановлению плодородия почвы. Следует иметь в виду, что равнокрылые влияют на почвенные процессы только при высокой их численности. При низком обилии их вклад в плодородие незначителен.

Отряд Heteroptera – Полужесткокрылые, или Клопы

Наземные или водные насекомые большей частью с плоским телом. Голова свободная, на ней почти всегда имеются сложные фасеточные глаза. Простые глазки если имеются, то их не больше двух. Хоботок (ротовой аппарат) колюще-сосущего типа, обычно длинный и подогнутый под грудь, самой разной длины. Он всегда членистый, его нижняя губа чаще 4-члениковая, реже имеет 3 членика. Антенны на голове 3–5-члениковые (рис. 43а).

Наиболее характерным признаком отряда клопов является разнородная консистенция разных отделов надкрылий, которые в своей основной части состоят из твёрдого хитина с бедным и плохо заметным жилкованием, а в вершинной части образуют прозрачную и значительно более нежную перепонку с хорошо выраженными жилками. Задние крылья прозрачные, перепончатые с хорошо заметными жилками. Крылья в покое складываются плоско. Часто наблюдается неполнокрылость и бескрылость. Ноги большей частью бегательные, очень редко прыгательные, но у видов, обитающих в воде или почве, могут видоизменяться (передняя пара или задняя) в хватательные, плавательные или копательные.

У многих сухопутных видов хорошо развиты пахучие железы, которые обычно открываются на груди. Выделяемая ими жидкость часто имеет неприятный характерный запах.

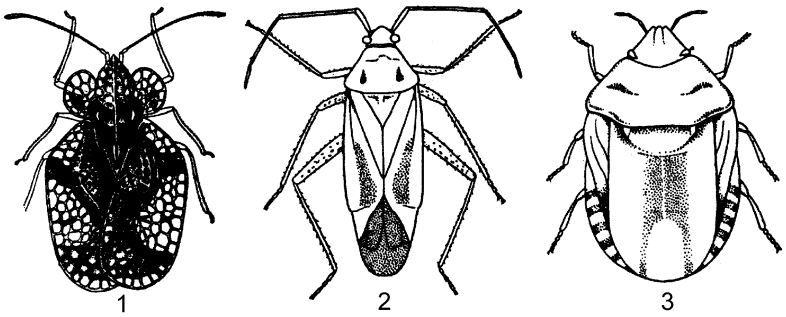

Рис. 43а. Отряд полужесткокрылые (по Балашовскому, Знаменскому, Бей-Биенко, 1980): *1* – грушевый клоп; *2* – люцерновый клоп; *3* – вредная черепашка

Наряду с наземными формами, обитающими в почве, лесной подстилке и на растениях, имеются виды, перешедшие к обитанию в воде и на её поверхности, а некоторые стали паразитами теплокровных животных. Свободноживущие виды обычно растительноядные, но среди них есть и хищники. Отряд включает более 4 000 видов.

Значение клопов

Многие виды клопов, являясь фитофагами, могут вызывать преждевременное усыхание листовых пластинок, ягод и их опад. На поверхности почвы они быстро подвергаются разложению микроорганизмами, что ускоряет круговорот веществ и благоприятно сказывается на плодородии почвы. Как вредители клопы имеют большое отрицательное значение для полеводства, снижая урожайность и распространяя опасные болезни культурных растений.

ГРУППА ОТРЯДОВ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ (HOLOMETABOLA)

Наибольшее значение для почвообразовательных процессов и плодородия почвы имеют следующие отряды насекомых с полным превращением: Coleoptera, Mecoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera. Все представители этих отрядов имеют в своем развитии дополнительную стадию куколки, при прохождении которой происходят глубокие перестройки организма личинки и её превращение во взрослую (имагинальную) стадию.

Отряд Coleoptera – Жесткокрылые, или Жуки

По числу видов отряд жуков не имеет себе равных, в настоящее время известно более 250 000 видов. Жуки хорошо отличаются от других насекомых тем, что их первая пара крыльев превращена в твёрдые надкрылья (рис. 44), которые в сложенном на спине виде соприкасаются по прямой линии. Ротовой аппарат у всех жуков грызущего типа. Личинки разных систематических групп жуков могут отличаться. Чаще всего они камподиевидные и червеобраз-

ные с хорошо развитыми грудными ногами, реже червеобразные безногие. Куколка у всех видов открытая.

Размеры тела жуков разнообразные – от 1,5 до 150 мм, но большинство жуков имеет размеры 10–20 мм. Усики у жуков также варьируют по размерам и форме. Антенны у жуков бывают нитевидные, пильчатые, головчатые или булавовидные, с разнообразной по форме булавой, коленчатые, чётковидные, гребневидные и даже неправильной формы (см. рис. 32, *2, 3, 4, 5, 7, 9, 10*). Фасеточные глаза обычно хорошо развиты, но глазки часто отсутствуют.

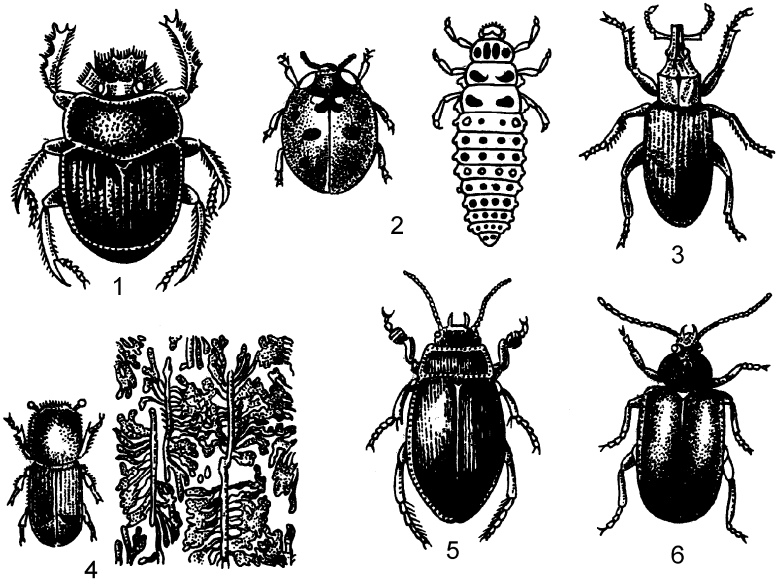

Рис. 44. Отряд жесткокрылые (по Лукину, 1989): *1* – навозник обыкновенный; *2* – коровка (имаго и личинка); *3* – свекловичный долгоносик; *4* – жук-короед и его ходы в древесине; *5* – плавунец; *6* – листоед – огородная блошка (сильно увеличено)

Жуки питаются самой разнообразной пищей. Среди них имеются фитофаги, ксилофаги, хищники, некрофаги, копрофаги и даже нектарофаги, есть и потребители шляпочных грибов, при этом

пищевое предпочтение имаго и личинок может различаться. Полагают, что исходным типом питания жуков была детритофагия.

Многие личинки принимают участие в механическом разрушении древесины, корней деревьев, в меньшей – листового опада. Для них характерно развитие перетирающего и скребущего ротового аппарата.

Обитают жуки во всех средах, они населяют пресные водоёмы, почву, подстилку и растительный ярус. Некоторые жуки хорошо летают, но у большинства полёт тяжёлый, неманевренный. Виды, у которых под надкрыльями отсутствуют перепончатые крылья, не способны к полёту. Ноги в зависимости от образа жизни и подвижности бывают ходильные, бегательные, прыгательные, копательные, присасывательные (обычно у самцов водных жуков) (см. рис. 33, *А, Б, Д, Е*).

Существенное влияние на почву оказывают не все группы жуков. Наибольшее значение имеют те, которые питаются живыми и погибшими растениями, экскрементами животных и их трупами, а также хищники.

Семейство Carabidae – Жужелицы

Жужелицы имеют характерную форму тела, длина которого варьирует от 2–3 до 25–35 мм. На голове имеются нитевидные, многочлениковые усики, ротовой аппарат обычно мощный, грызущего типа, фасеточные глаза крупные, глазков нет. Первая пара крыльев превращена в мощные надкрылья, полностью закрывающие брюшко сверху. На них обычно имеются характерные для вида скульптурные образования в виде рядов точек, ямочек. Темный цвет надкрыльев может дополняться блестящими цветовыми вкраплениями или же, у некоторых видов, они приобретают металлически блестящую или светлую окраску. Ноги обычно ходильные, но у некоторых бегательные.

Большинство жужелиц является хищниками (рис. 45), истребляющими различных наземных беспозвоночных. Они питаются насекомыми, улитками, почвенными червями, собирая их в подстилке, почве и под корой. Охотятся обычно ночью. Однако есть и

растительноядные виды, питающиеся зерном или всходами культурных растений. Питание их комподиевидных личинок совпадает с типом питания взрослой стадии.

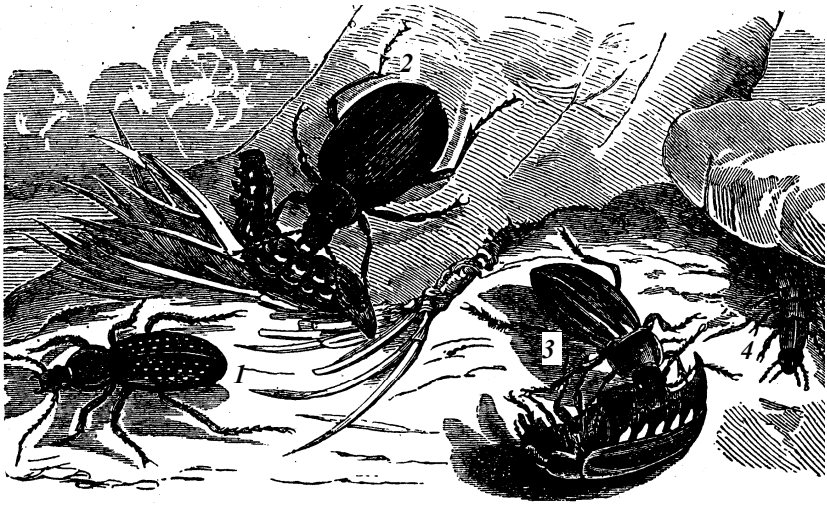

Рис. 45. Жужелицы: *1 – Carabus hortensis*; *2 – Calosoma sycophanta*, поедающий гусеницу; *3 – Carabus auratus*, поедающий майского жука; *4* – личинка жужелицы (по Холодковскому, 1929)

Жужелицы распространены повсеместно, но в лесах их численность всегда выше, чем на лугах. Обычно высокую плотность эти хищники не образуют, даже в насыщенных беспозвоночными и насекомыми местах их не более 10 особей на квадратный метр. В черневой тайге предгорий Кузнецкого Алатау обитает не менее 65 видов жужелиц. В Томском районе в лиственных лесах, на лесных полянах и хвойных лесах выявлено 50 видов. На лугах-покосах видовое разнообразие уменьшается не менее чем в 3 раза.

Значение жужелиц

Значение жужелиц для почвы невелико, это связано, в первую очередь, с типом питания. Являясь в основном хищниками, они не могут иметь высокую численность и вынуждены рассредоточи-

ваться, мигрируя по местности. Само их питание животной пищей приводит к некоторому обогащению почвы азотистыми соединениями, но так как таких веществ выбрасывается на единицу площади относительно немного, то и вклад малозаметен. Растительноядные жужелицы локально могут создавать высокую численность, особенно те виды, которые предпочитают питаться культурными злаками. На юге нашей страны они заметно восполняют минеральными веществами и остатками органических веществ почву. В целом жужелицы вносят небольшую лепту в повышение плодородия почвы, интенсифицируя круговорот веществ.

Семейство Staphylinidae – Короткокрылые, или Стафилиниды

Характерной особенностью этих в среднем небольших по размерам жуков являются укороченные надкрылья, под которыми тем не менее полностью прячутся, складываясь продольно и поперёк, перепончатые крылья. Нитчатые усики относительно короткие. Ноги ходильные. Эти жуки очень подвижны и способны к активным перемещениям на значительные расстояния как по земле, так и по воздуху.

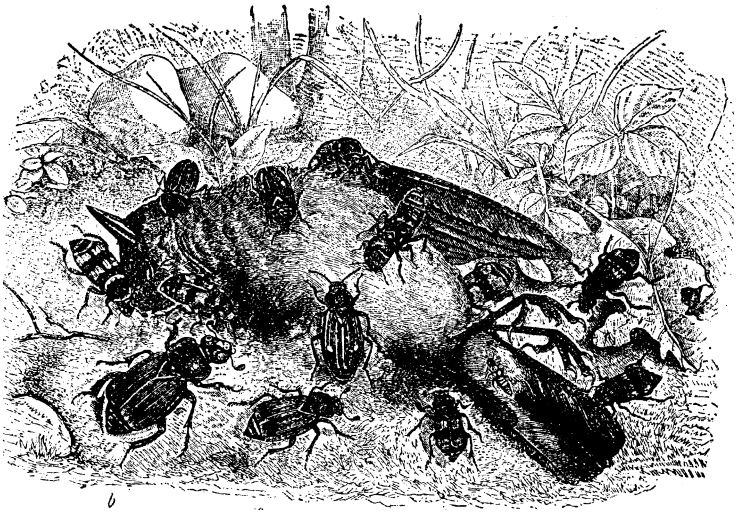

Рис. 46. Жуки-мертвоеды и короткокрылые у трупа птицы (по Мартини, 1929)

Среди стафилинид многие виды являются хищниками, но есть достаточно много широко распространённых видов, питающихся органическими остатками растительного и животного происхождения (рис. 46), в том числе и навозом. Обычно личинки и взрослые стадии питаются одинаковой пищей. Есть и растительноядные виды. Средой обитания большинства видов являются леса, наибольшее видовое разнообразие отмечается в смешанных осиново-берёзово-хвойных лесах при наличии там толстой подстилки. На крупнотравных лугах видовое разнообразие уменьшается, а на косимых лугах живет минимальное количество видов (около 10).

В целом видовое разнообразие и численность стафилинид большее по сравнению с жужелицами. Так, в Кузнецком Алатау выявлено около 150 видов. Всего в Западной Сибири известно около 450 видов. В осиново-берёзовом лесу численность подстилочных видов достигает 34 экз./м^2. В черневой тайге Салаира обилие стафилинид в среднем составляет 30–40 экз./м^2. В степях Алтая их количество меньше – 15–20 экз./м^2. В поймах крупных рек наибольшая плотность создаётся в наносах из растительных остатков до тысячи и более особей на квадратный метр, хотя рядом в траве их могут быть единицы.

Значение короткокрылых жуков

По сравнению с жужелицами стафилиниды вносят более существенный вклад в увеличение скорости круговорота веществ. Однако увеличение значения в повышении плодородия связано не с хищными видами, а с теми, которые питаются мертвой и разлагающейся органикой. Скопление гниющих веществ, в том числе и навоза, привлекает большое количество этих жуков. Их присутствие повышает скорость разложения этих веществ, что благоприятно для почвы. Но хищники, которые тоже привлекаются в такие скопления, могут несколько снизить численность личинок мух, жуков и червей, питающихся в этой среде. Растительноядные виды также вносят свой небольшой вклад в увеличение скорости круговорота веществ в почве.

Семейство Silphidae – Мертвоеды

Мертвоеды отличаются от вышеописанного семейства более коренастым, овальным телом, которое обычно крупнее 5 мм. Некоторые виды достигают в длину 25 мм. Надкрылья у них либо полностью покрывают брюшко, либо несколько укорочены, и концевые сегменты его остаются не прикрытыми сверху. Усики у них булавовидные или утолщены на вершине (см. рис. 46). Взрослые и личинки большинства видов питаются падалью. Некоторые из них используют гниющие вещества растительного происхождения и навоз. Отдельные виды являются растительноядными (фитофагами) или даже хищниками.

Значение мертвоедов

Для почвообразовательных процессов наибольшую положительную роль играют те виды, которые питаются падалью или иными гниющими веществами. Мертвоеды привлекаются этими веществами с относительно больших расстояний в значительном количестве, что позволяет им относительно быстро утилизировать трупы, скопление иной гниющей органики. Кроме того, что эти вещества поедаются взрослыми, здесь же происходит и развитие их многочисленного потомства. Поступающие в почву непереваренные остатки и продукты выделения экскреторных органов (гуанин, мочевая кислота) быстро дорабатываются микроорганизмами до гумуса и минеральных солей. Считается, что мертвоеды участвуют в процессе гумификации.

Семейство Scarabaeidae – Пластинчатоусые

Пластинчатоусые – большое по числу видов семейство. На земном шаре обитает более 20 000 видов, большинство живёт в тёплом климате, но и в умеренно теплом они довольно разнообразны и многочисленны. Отличительной чертой представителей этого семейства являются их усики. Антенны у них коленчатые с пластинчатой булавой, у которой пластинки обычно листовидные. Общая длина усиков небольшая, и в покое они укладываются в

специальные ямки по бокам передней части головы. Голени передних ног приспособлены к копанию, для этого они расширены и имеют несколько сильных зубцов. Такие ноги принято называть копательными. Вторая и третья пары ног обычные, ходильные. Тело толстое, коренастое, надкрылья обычно оставляют непокрытым задний конец брюшка, вторая пара крыльев перепончатая, что позволяет этим жукам летать (рис. 47). Размеры тела варьируют в широких пределах, есть жуки в длину 4–5 мм, но встречаются и гиганты длиной 100–120 мм.

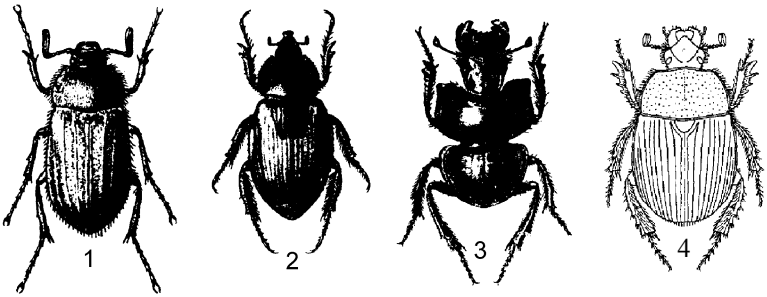

Рис. 47. Пластинчатоусые жуки (по Медведеву, 1974):
1 – июньский хрущ; *2* – хлебный жук-кузька;
3 – кравчик обыкновенный; *4* – навозный жук

По типу предпочитаемой пищи представители этого семейства распределяются по двум естественным биологическим группам – *хрущеобразных* растительноядных жуков и *навозников*, питающихся в большинстве помётом и другими разлагающимися веществами. Среди хрущеобразных есть и опасные вредители древесных пород, посадок, способные поддерживать высокую численность.

Значение пластинчатоусых

Растительноядные пластинчатоусые во взрослом состоянии обычно подкармливаются зелеными частями растений, но большого ущерба им обычно не наносят. Отмершие листовые пластинки и непереваренные пищевые остатки попадают в почву, где их окон-

чательно разлагают микроорганизмы и простейшие. Значение для обогащения почв несущественное, малозначимое. Большую роль играют личинки пластинчатоусых, которых несравненно больше, они обычно поедают корневую систему и лучше обогащают почву, хотя чрезмерное изъятие корней может привести к ослаблению растений и даже их гибели.

Наибольшую положительную роль имеют жуки из группы навозников: как имаго, так и их личинки. Так, копрофаги, питающиеся навозом, значительно ускоряют его разложение. Известно, что корова при круглогодичном выпасе покрывает своим помётом 365 м^2 в год. Их «лепёшки» не разлагаются минимум 3–5 лет (в разных климатических зонах) и покрытая ими площадь пастбища не дает травы, т.е. продуктивность пастбища падает. Этот процесс наблюдали в Австралии после завоза туда крупного рогатого скота. Там не было копрофагов и помёт коров длительное время не разлагался, в результате покрытая травой поверхность пастбищ стремительно сокращалась. К тому же в нём стали интенсивно размножаться кровососущие мухи, которые угнетали не только скот, но и досаждали человеку. Акклиматизация завезённого из Африки навозника *Onthophagus gazella* очень ускорила разложение помёта коров и привела к значительному сокращению кровососущих мух вследствие быстрого его высыхания и гибели развивающихся личинок, которые не могут развиться в сухих экскрементах. Также имаго навозников обогащают органикой глубокие почвенные горизонты, перенося навоз в основание глубоко вырытых норок, где развивается их потомство. В результате деятельности навозников во всех климатических зонах, особенно в умеренном климате, где активность микроорганизмов часто лимитируется относительно низкими температурами, происходят быстрое утончение «лепёшек» и их разрушение, а почва обогащается органическими веществами, доступными для дальнейшего их преобразования в гумус и частичной минерализации, увеличивается водо- и воздухопроницаемость почв.

Семейство Elateridae – Щелкуны, или Проволочники

Жуки этого семейства имеют удлинённое тело, при этом переднегрудь сочленена с остальной частью тела очень подвижно. Жуки

имеют характерный прыгательный орган, который состоит из особого выступа, расположенного между тазиками передних ног, направленного назад. Этот выступ упирается в особую выемку на среднегрудке (рис. 48). Благодаря этому органу жук, оказавшийся перевёрнутым на спину, способен путём резкого отгибания переднегруди вниз вызвать соскакивание выступа с выемки на среднегрудке. Это создаёт толчок, сопровождающийся звуковым щелчком, и жук, лежащий фактически на спине, подпрыгивает и, падая вновь, часто оказывается на ногах, т.е. переворачивается на брюшную сторону.

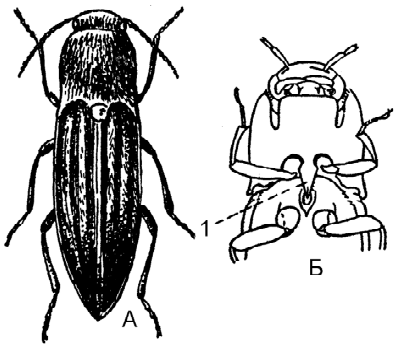

Рис. 48. Жук-щелкун (по Балашовскому, Знаменскому, 1950):
А – полосатый щелкун; *Б* – переднегрудь жука-щелкуна, вид снизу.
1 – отросток переднегруди

Личинки жуков-щелкунов развиваются медленно (3–5 лет), живут в почве, питаясь обычно корневой системой различных растений. Многие виды являются вредителями культурных растений.

Значение щелкунов

Питаясь живыми тканями листовых пластинок, взрослые жуки ускоряют круговорот веществ, участвуя в круговороте углерода и иных важных для растений минеральных веществ. Большее значение имеют личинки этих жуков, которые объедают корневые системы луговых трав, повышая, хотя и незначительно, общее плодородие почвы.

Положительное значение личинок сказывается в луговых биоценозах, сформированных на кислых почвах, где создаются оптимальные для них условия, и их численность там всегда высокая.

Семейство Chrysomelidae – Листоеды

Обычно листоеды имеют короткое тело, усики чаще короче половины тела, реже немного длиннее, они никогда не закинуты назад на спину. Окраска тела и надкрыльев разнообразная, достаточно много видов имеют металлические тона в окраске, она обычно однотонная, реже пятнистая или полосатая. Размеры тела от 2 до 10 мм, редко крупнее. Большинство видов имеет средние размеры. В мире известно более 50 000 видов, в России – более 1 000, а на территории Сибири обитает не менее 400 (рис. 49, *2*, *4*).

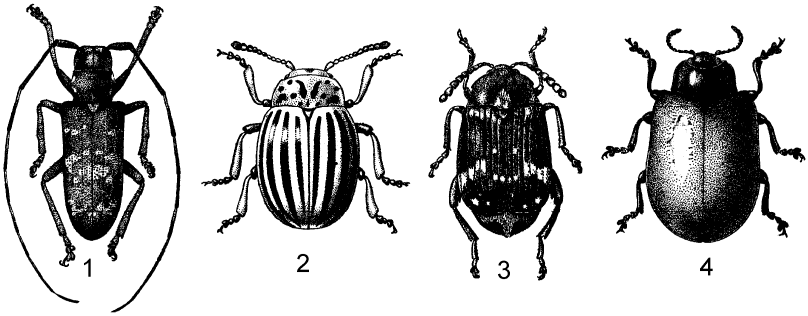

Рис. 49. Отряд жесткокрылые (по Арнольди, Балашовскому и Тер-Минасян, 1950): *1* – сосновый усач; *2* – колорадский жук; *3* – гороховая зерновка; *4* – тополёвый листоед

Личинки вальковатые, с развитыми грудными ногами, обычно окрашенные в темные тона, но бывают и с красноватыми пятнами (личинки колорадского жука). Многие жуки и их личинки ведут открытый образ жизни, питаясь листьями, при этом скелетизируют их, выедая паренхиму с нижней стороны, оставляя жилки и верхний эпидермис нетронутым. Личинки первых возрастов у некоторых видов ведут групповой образ жизни, питаясь вместе на одном участке листовой пластинки.

Значение листоедов

Наибольшее значение листоеды имеют на стадии личинки. Активно питаясь, они потребляют большое количество листьев. Листоеды выделяют с экскрементами большое количество азотистых веществ и полупереваренных органических остатков, которые, поступая в почву, подвергаются дальнейшей переработке микроорганизмами либо до их минерализации, либо гумификации. Обладая высокой экологической пластичностью, личинки и имаго листоедов поедают листья самых разнообразных растений от древесных до травянистых. К тому же листоеды широко распространены в умеренной зоне. Целый ряд видов может размножаться в массе, и их личинки и имаго могут заметно ускорять круговорот веществ, вызывая преждевременное усыхание и опад листьев.

Некоторые виды в агроценозах настолько преуспевают в поедании листовых пластинок, что становятся опасными вредителями, с которыми ради сохранения урожая необходимо бороться. К ним относятся *крестоцветные блошки, колорадский жук* и т.д.

Семейство Cerambycidae – Усачи, или Дровосеки

Усачи отличаются от других жуков удлинённым телом и длинными усиками, которые могут отгибаться назад только поверх тела. Размеры жуков-дровосеков разнообразные, есть среди них очень крупные, как, например, реликтовый дровосек, обитающий на Дальнем Востоке, до 100 мм. Есть виды, достигающие в размерах 5–7 мм, но большинство видов имеет средние размеры тела 20–30 мм. Длина их антенн составляет минимум половины длины тела, а у большинства видов превосходит её в 2 и более раз, за что это семейство и названо усачами (рис. 49, *1*). Развитие усачей связано с древесиной. Самки жуков после дополнительного питания на характерных для вида растениях откладывают на ослабленные деревья кормовых видов (в специально прогрызенных ими углублениях на коре) яйца, из которых выходят личинки. Они питаются древесиной, делая ходы в стволах и ветвях деревьев. Могут поражать как засыхающие стоящие деревья, так и свежие, упавшие. Заселяют и спиленный лес. Развитие личинок крупных видов может

занимать длительное время (несколько лет) особенно в сухих лесоматериалах, использованных в постройках.

У немногих видов усачей развитие связано с полевыми культурами, например подсолнечником.

Значение жуков-дровосеков

Усачи на стадии личинки относятся к группе древоразрушающих насекомых. Прогрызая ходы в древесине, они не только нарушают её механическую прочность, но и открывают вход внутрь ствола специфическим грибам и бактериям, которые сильно ускоряют разложение древесины. Особенно быстро разлагаются стволы деревьев, лежащие на земле, если они поражены дровосеками. Развитие усачей в стволах и ветках ослабленных деревьев приводит их к быстрому полному усыханию, вывалу и разложению на земле.

Значение усачей для лесных почв велико: они позволяют микроорганизмам (грибам и бактериям) быстро проникать внутрь крупных и прочных растительных остатков, таких как стволы, ветки и корни, и вызывать их разрушение и разложение на химически менее прочные, по сравнению с целлюлозой, вещества. Поражённые грибами и бактериями, древесные остатки начинают использовать личинки различных насекомых, относящихся к другим отрядам и семействам. В результате их жизнедеятельности почва обогащается минеральными и органическими веществами, что положительно сказывается на её развитии.

Семейство Buprestidae – Златки

По внешнему виду златки очень походят на жуков-щелкунов, но они лишены прыгательного органа и их тело обычно веретеновидное, нередко их окраска имеет металлический блеск. Средний размер взрослых златок превышает таковой у щелкунов (рис. 50). Личинки безногие и спереди имеют расширение. Большинство видов златок связано с лесными биоценозами, личинки многих видов живут и делают ходы в древесине, отдельные виды сильно вредят лесным и плодовым деревьям. Некоторые виды златок могут засе-

лять спиленный лес и делают его непригодным для строительных целей. Развитие немногих видов связано с травянистыми растениями.

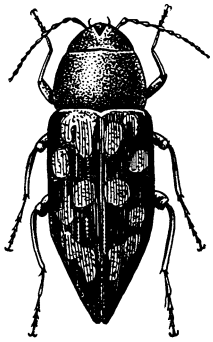

Рис. 50. Тополёвая пятнистая златка
(по Воронцову, 1975)

Значение златок

Личинки златок относятся к группе древоразрушающих. На личиночной стадии они питаются древесиной. Среди златок есть виды, которые выедают только поверхностные слои древесины, примыкающие к коре. Есть виды, которые проникают внутрь стволов и веток, выгрызая в них длинные ходы. В обоих случаях они усиливают проникновение древоразрушающих грибов и бактерий в древесину, способствуют быстрой гибели деревьев и быстрому разрушению древесины. Особенно их привлекают ослабленные и спиленные деревья. Их роль в лесных биоценозах практически такая же, как и у личинок жуков-дровосеков. Златки дополняют и расширяют группу древоразрушающих насекомых особенно в местах с тёплым климатом, где они очень многочисленны.

Семейство Ipidae – Короеды

Короеды имеют цилиндрическое тело, усики с очень крупной булавой, головотрубка короткая, широкая или не выражена, пе-

реднеспинка большая, часто длиннее 1/3 тела. Развитие личинок происходит в ходах под корой, реже в древесине или толще коры, отдельные виды заселяют травянистые растения. Личинки короедов безногие, изогнутые, мясистые, маленькие. Взрослые жуки небольшие и редко достигают пяти и более миллиметров. Для яйцекладки жуки делают брачные камеры или прогрызают в коре отверстие, где происходит спаривание, затем самка делает маточный ход, по бокам которого откладывает яйца. Вышедшие личинки делают свои личиночные ходы, диаметр которых увеличивается с ростом личинки. Они заканчиваются куколочной колыбелькой, где происходит окукливание и вылупляются жуки. Многие виды для выхода наружу прогрызают отверстие. Короеды заражают ослабленные и умирающие деревья, как стоящие, так и поваленные ветром или спиленные. Каждый вид короедов поражает специфические для него породы деревьев и их части (рис. 51). При высокой численности короеды могут откладывать яйца и под корой вполне здоровых деревьев.

Многие виды жуков-короедов снабжены особым приспособлением для удаления из ходов образующейся при прокладке маточных ходов буровой муки. У них задний конец тела имеет широкое углубление с зазубренными краями, называемое тачкой (рис. 44, *4*; 51, *Б*).

Значение короедов

Взрослые короеды нарушают целостность коры деревьев, обеспечивают быстрое проникновение древоразрушающих грибов и бактерий к поверхностным слоям древесины. Личинки, питаясь корой и верхними слоями древесины, увеличивают поверхность возможного их расселения. А экскременты личинок создают условия для обильного развития микроорганизмов. Развитие личинок под корой значительно ускоряет начало разложения древесины отмерших деревьев и гибель ещё живых, но ослабленных. Всё это в совокупности ускоряет круговорот веществ в лесных биоценозах и способствует развитию почвы.

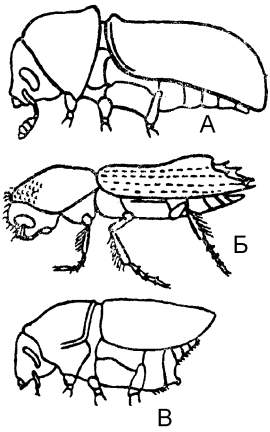

Рис. 51. Представители семейства короедов (по Воронцову, 1975):
А – лубоед; *Б* – настоящий короед; *В* – заболонник

Рассматривая роль представителей отряда Coleoptera в почвенных процессах, можно отметить, что в сумме жуки имеют очень большое значение в создании почвы и поддержании её плодородия. Разные типы питания и использование в пищу органических веществ самого разнообразного происхождения приводят к тому, что жуки вовлекают в круговорот разнообразные вещества, расщепляя их до уровня, пригодного для использования растениями, или до уровня, пригодного для преобразования их в гумус. Можно отметить, что по разнообразию образов жизни и используемых в пищу веществ жуки не имеют себе равных среди всех групп животных. И поэтому суммарное значение жуков для почвы трудно переоценить.

Отряд Mecoptera – Скорпионовые мухи

Небольшой по числу видов своеобразный отряд скорпионовых мух включает лишь 470 видов на всём земном шаре. Фауна России насчитывает около двух десятков видов. Характерной особенностью большинства представителей отряда является строение головы. Она обычно имеет опущенный вниз хоботообразный выступ,

представляющий собой удлинённый ротовой аппарат грызущего типа, по внешнему виду напоминающий головотрубку жуков-долгоносиков (рис. 52).

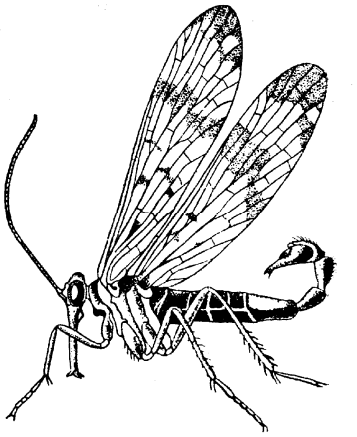

Рис. 52. Обыкновенная скорпионница (по Шаршу, 1967)

Переднегрудь у скорпионовых мух свободная, т.е. подвижно сочленённая со среднегрудкой, крылья сетчатые, и обе пары сходны между собой, брюшко у самцов загибается вверх со специализированным сегментом и напоминает брюшко скорпионов. Личинки скорпионниц весьма напоминают гусениц чешуекрылых. Яйца обычно откладывают в почву, где живут и личинки. Окукливание происходит в почве. Куколка свободная и способная к передвижению, если её потревожить.

Значение скорпионовых мух

Взрослые мухи питаются мёртвыми и разлагающимися веществами обычно животного происхождения: мёртвыми насекомыми, падалью, помётом птиц. Они могут слизывать и цветочный нектар, и даже съедать сам нектарник и другие части цветов. Питание личинок, обитающих в почве, в первую очередь связано с органиче-

скими остатками – детритом. Используют в пищу они и мёртвых животных от насекомых до позвоночных.

Скорпионовые мухи довольно многочисленны в смешанных, разреженных лесах, где участвуют в окончательном разложении самых различных органических остатков. Хотя они неспособны развиваться в массе, тем не менее постоянно высокая их численность обеспечивает их заметное участие в обогащении почвы минеральными веществами, и отходы их жизнедеятельности способствуют процессу гумификации. На сухих лугах и в чисто хвойных лесах роль скорпионниц в процессе развития почвы незаметная из-за их низкой численности в таких биотопах.

Отряд Lepidoptera – Чешуекрылые, или Бабочки

Бабочки имеют разнообразные размеры, у них две пары перепончатых крыльев, густо покрытых чешуйками, которые могут быть окрашены в различные цвета. Самые яркие цветные узоры несут крылья дневных чешуекрылых. Ночные и сумеречные чешуекрылые часто окрашены в однотонные, серые тона или имеют узорчатый неяркий рисунок. Ротовые органы взрослых бабочек превращены в спирально закручивающийся (в покое) хоботок (см. рис. 38). Есть виды, у которых ротовые органы отсутствуют.

Чешуекрылые – один из самых больших по числу видов отряд, насчитывающий на земном шаре не менее 100 000 видов. В России встречается не менее 12 000 видов (см. рис. 35, *1*, *2*). Размеры тела бабочек колеблются в широких пределах, есть мелкие виды в размахе крыльев всего 3–8 мм, а крупные тропические из семейства совок достигают 28 см. На голове имеется пара усиков, очень часто они нитевидные или щетинковидные, но у некоторых видов могут быть булавовидными, веретеновидными или перистыми. Обычно у самцов перистые отростки усиков развиты сильнее.

Взрослые особи чаще всего откладывают яйца на растения, которыми затем питаются развившиеся в них личинки. Личинок чешуекрылых называют гусеницами. Они имеют цилиндрическое тело, 3 пары грудных и обычно до 5 пар брюшных ножек, лишь крайне редко гусеницы некоторых низших видов имеют до 8 пар

ног. Иногда у гусениц, питающихся паренхимой листьев или живущих в чехликах, конечности либо слабо развиты, либо отсутствуют. На голове у всех гусениц имеется грызуще-жующий ротовой аппарат. Поверхность их тела может быть гладкой, в бородавках, шипах или густых волосках (см. рис. 35, *3*).

Куколка обычно неподвижная, покрытая (рис. 35, *5*; 36, *Б*), все её придатки прижаты к телу. Некоторые виды перед окукливанием делают коконы из шёлковых нитей (рис. 35, *4*). Циклы развития чешуекрылых разнообразны. Мелкие виды могут давать несколько поколений в год. Есть виды и с 2–3-летним развитием. В этом случае зимуют обычно личинки. Некоторые дневные булавоусые бабочки зимуют во взрослом состоянии. У других видов зимуют куколки.

Питание гусениц разнообразное. Многие виды растительноядны (фитофаги) и поедают листовые пластинки травянистых или древесных растений. Однако есть виды, питающиеся необычной пищей – воском, шерстью, мехом, и немногие хищничают.

Взрослые бабочки питаются чаще всего нектаром или иными выделениями растений. Некоторые виды во взрослом состоянии не питаются совершенно.

Значение чешуекрылых

Наибольшее значение для почвообразовательных процессов имеют семейства, в которых есть виды, питающиеся хвоёй или листьями древесных пород и способные размножаться в огромном количестве. Так, гусеницы сибирского, соснового шелкопрядов, относящиеся к семейству коконопряды (Lasiocampidae), питаются хвойными породами и способны полностью оголять деревья на огромных площадях. Хвойные деревья без хвоинок быстро усыхают и отмирают. Кольчатый шелкопряд вредит плодовым и лиственным деревьям, уничтожая их листву.

Из семейства волнянок (Lymantriidae) способны размножаться в огромном количестве следующие виды: непарный шелкопряд, монашенка, златогузка. Их гусеницы, питаясь лиственными и хвойными деревьями, являются серьёзными вредителями лесного хозяйства.

Гусеницы этих бабочек, поедая огромное количество листьев или хвои, выбрасывают соответствующее количество экскремен-

тов, которые могут покрывать почву под деревьями сплошным слоем толщиной один сантиметр и более. Их экскременты быстро разрушаются микроорганизмами до минеральных солей и прогумусовых веществ, которые значительно повышают плодородие почвы. Поэтому часто на месте шелкопрядников можно наблюдать сильное развитие травянистого покрова, слагающегося из растений, предпочитающих плодородные почвы с большим содержанием доступных минеральных веществ.

Меньшее значение для почвы имеют виды, чьи гусеницы питаются травянистыми растениями, кустарниками и листьями отдельных видов древесных лиственных пород. Они редко размножаются в большом количестве, поэтому изымаемая зеленая масса в меньшем количестве выбрасывается в виде экскрементов. Некоторые виды могут размножаться в большом количестве на сельскохозяйственных полях. Тогда значение чешуекрылых для почвы повышается, но человек редко предоставляет им такую возможность, ведя с ними постоянную борьбу с помощью химических и биологических препаратов.

Некоторые виды дневных булавоусых бабочек тоже способны поддерживать высокую численность. К ним относится бабочка-боярышница (*Aporia crataegi*) из семейства белянки (Pieridae). Гусеницы этого вида питаются листьями черёмухи, боярышника, яблони и в начале лета могут полностью оголять данные породы, что приводит к потере урожая ягод или плодов, но не вызывает гибели кормовых растений. Почва при этом значительно обогащается органикой.

Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые

Характерной особенностью представителей этого отряда являются следующие признаки: крылья перепончатые, прозрачные, задние меньше передних и при полете сцепленные, т.е. развивается функциональное двукрылое состояние. Ротовые органы грызущие или сосущие, но всегда с развитыми верхними челюстями. Брюшко самки с яйцекладом или жалом. По числу известных видов это один из крупнейших отрядов, в настоящее время известно более 150 000 видов. Размеры тела у перепончатокрылых от очень маленького (0,2–0,5 мм) до умеренно крупного.

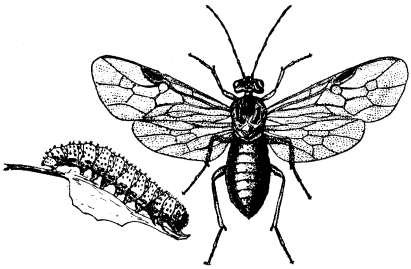

Рис. 53. Семейство настоящие пилильщики
(по Филиппьеву, 1974): слева – ложногусеница; справа – имаго

Личинки перепончатокрылых у большинства видов безногие червеобразные, но некоторые гусеницеобразные с брюшными ножками, которых обычно более 5 пар (рис. 53). Куколка свободная, часто заключена в рыхлый кокон. По образу жизни и приспособлениям к среде обитания перепончатокрылые достигают большого разнообразия. Среди них есть типичные фитофаги, которые питаются в фазе личинки листьями, плодами, скелетными частями растений, есть также галлообразователи. Огромное число видов используют для питания нектар и цветочную пыльцу.

Большое число видов является паразитами различных фаз других насекомых: личинок, куколок, яиц. Есть и охотники за насекомыми и другими членистоногими, которых они обычно используют для выкармливания своего потомства. Большинство видов во взрослой фазе ведут одиночный образ жизни, но есть и общественные (муравьи, складчатокрылые осы, ряд видов пчёл).

Значение перепончатокрылых

Для человека перепончатокрылые имеют очень большое значение. Исключительно велика их роль как опылителей культурных и диких растений, как производителей мёда и воска. Большое значение имеют они как регуляторы численности насекомых. Часто они сдерживают чрезмерное размножение фитофагов, питающихся культурными растениями, и тех, которые поедают хвою и листья древесных пород, нанося вред лесам.

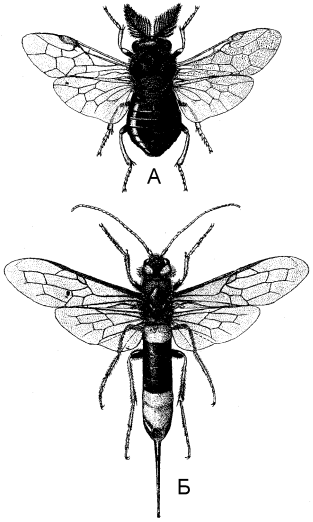

Рис. 54. Отряд перепончатокрылые (по Яковлеву, 1974):
А – сосновый пилильщик; *В* – рогохвост гигантский

Есть среди них и фитофаги, повреждающие растения. К ним относятся *пилильщики* (рис. 53; 54, *А*) и отчасти рогохвосты (рис. 54, *Б*), некоторые виды которых могут размножаться в большом количестве и на личиночной стадии поедать хвою, листья кустарников и трав. Есть среди них виды, которые на стадии личинки повреждают ветки, вызывая ослабление растения.

Сосновый пилильщик способен периодически размножаться в большом количестве и уничтожать хвою сосны и кедра, вызывая ослабление или даже гибель деревьев на больших площадях. В этом случае они вызывают резкое обогащение почвы органикой, которая с помощью микроорганизмов быстро становится доступной растениям, т.е. повышает качество почвы.

Пилильщики, питающиеся листьями трав и деревьев, имеют меньшее значение, но всё же они вносят свою лепту в повышение плодородия.

Личинки *рогохвостов* живут в древесине, прогрызая в них ходы. Заселяя ослабленные растения, они вызывают ускорение их гибели

и способствуют заселению их древоразрушающими микроорганизмами, чем ускоряют круговорот веществ в биоценозе.

Муравьи, обитающие всюду и являющиеся хищниками, тоже вносят свою лепту в обогащение почвы. Они повышают численность бактерий и грибов за счёт их расселения из конуса гнезда, так как там их в 9 и 3–3,5 раза соответственно больше, чем в окружающей почве. К тому же содержание гумуса под муравейниками в 1,8–2,3 раза выше, чем в контроле. Рыжий лесной муравей играет существенную роль в почвообразовании на каштановых и солонцеватых почвах, увеличивая порозность почвы и перемешивая почву, выбрасывая до 30 $м^3$/га нижележащих слоев за сезон.

На юге Приморского края муравьи снижают pH почвы и увеличивают содержание органики на 2–3%. В лесах Северного Кавказа они улучшают аэрацию, способствуют накоплению гумуса и легко усвояемых форм калия и фосфора. Это положительное влияние ощущается уже при 10 гнездах на га.

Брошенные гнёзда муравьёв создают очень хорошие условия существования сосны, в результате чего повышается её устойчивость к хвое-грызущим вредителям. Крупные муравьи могут содействовать ускорению сукцессионных процессов и восстановлению леса.

На севере на муравьиных тропах фиксируется повышение кислотности, что может играть определённую роль в повышении кислотности почвы.

Отряд Diptera – Двукрылые, или Мухи

Главной отличительной чертой двукрылых является наличие только 1 пары крыльев, вторая пара у них превратилась в булавовидные жужжальца. Голова очень подвижная, усики состоят из 3 и более члеников, но никогда не бывают длинными. Ротовой аппарат у взрослых обычно в виде хоботка и приспособлен для сосания или слизывания (рис. 39). По числу известных видов мухи – один из крупнейших отрядов, включающий в себя более 100 000 видов, заселяющих все уголки земной поверхности. На территории России насчитывают не менее 20 000 видов (рис. 55).

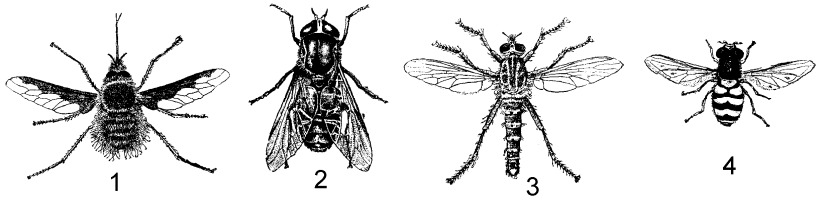

Рис. 55. Двукрылые (по Богданову – Катькову, 1990):
1 – жужжало; *2* – слепень; *3* – ктырь; *4* – журчалка

Личинки у двукрылых безногие, а у короткоусых мух они без выраженной головы. Личинки длинноусых мух имеют обособленную голову. Ротовые органы у «безголовых» личинок представлены парой длинных ротовых крючьев. Личинки длинноусых имеют жующе-грызущие ротовые конечности. Куколка либо свободная, либо находится в ложном коконе из отставшей от тела, но не сброшенной последней личиночной шкурки и называется *пупарий*, или *скрытая куколка* (см. рис. 36, *Г*).

У многих двукрылых за год развивается несколько поколений. Это наблюдается у так называемых *поливольтинных* видов. Они могут давать за теплый сезон года от 2 до 10 и более генераций.

Пищевые режимы двукрылых разнообразны, у многих видов питание имаго и личинок одинаковое, но у достаточно большого числа видов оно резко отличается. Наибольшее значение для почвы имеют виды, которые питаются гниющими веществами растительного происхождения. Среди двукрылых много видов, паразитирующих на теплокровных животных (комары, мошки, мокрецы, слепни, кровососки и оводы), при этом их роль велика в передаче разнообразных заболеваний.

Значение двукрылых

Значение двукрылых для природы и человека разнообразно и необычайно велико. Они встречаются всюду, притом их численность часто очень высокая. Они активно участвуют в круговороте веществ в природе. Личинки многих видов способствуют быстрой

переработке мертвой органической продукции природы, используя для питания трупы, растительные остатки, в том числе листовой опад. Наибольшее значение в переработке органики имеют представители следующих семейств: *журчалки, настоящие мухи, синие мясные мухи, серые мясные мухи, долгоножки*.

Достаточно много видов, у которых личинки питаются живыми тканями растений: *галлицы, цветочные мухи, пестрокрылки, псилиды, минирующие мухи, плодовые мухи, злаковые мухи*.

Среди двукрылых много видов во взрослом состоянии, которые питаются нектаром и пыльцой.

Большое значение мух для почвы определяется тем, что они, питаясь разнообразной пищей, в том числе разлагающейся органикой, с экскрементами выделяют прогумусовые вещества, которые преобразуются затем в гумус микроорганизмами. Поэтому личинок многих мух относят к группе прогумусообразователей. Их высокая численность практически во всех биотопах обеспечивает постоянное поступление этого важного элемента в почву.

Подводя итог вышеизложенному, можно отметить, что насекомые в силу разнообразия их пищевых режимов, высочайшей численности, распространённости по всем биоценозам оказывают большое положительное влияние на почвообразовательные процессы и активно участвуют в поддержании плодородия почвы.

ПОДТИП CHELICERATA – ХЕЛИЦЕРОВЫЕ

Хелицеровые включают около 60 000 видов преимущественно наземных членистоногих. Хелицеровые – своеобразная группа членистоногих, тело которых состоит из двух отделов – головогруди и брюшка. Головогрудь возникает в результате соединения 6 сегментов (2 головных и 4 грудных), у небольшого числа видов может быть 7 сегментов, у остальных он почти полностью редуцирован. На головогруди имеется 6 пар (в одной группе 7) одноветвистых конечностей, брюшко у некоторых видов несёт видоизменённые конечности, или они отсутствуют.

Главной отличительной чертой хелицеровых является полное *отсутствие усиков*, или *антеннул*, наличие которых характерно

для представителей других подтипов членистоногих. Первая пара головогрудных конечностей превращена в 3 или 2 члениковые *хелицеры*, служащие для размельчения и раздавливания пищи. Вторая пара – *педипальпы*, которые часто имеют сходство с ходильными конечностями, но они несут обычно чувствительную, а нередко – хватательную функцию. Органы зрения, если имеются, то представлены простыми глазками, фасетированных глаз не бывает.

Хелицеровые, имеющие в той или иной мере связь с почвой, относятся только к классу *паукообразных*.

КЛАСС ARACHNIDA – ПАУКООБРАЗНЫЕ

Класс объединяет около 60 000 видов наземных хелицеровых, относящихся более чем к 10 отрядам.

Представители класса паукообразных всегда имеют только 6 пар головогрудных конечностей. Они дышат посредством лёгких или трахей. Орган выделения может быть представлен в виде коксальных желез или мальпигиевых сосудов, лежащих в брюшке.

Наибольшее значение из паукообразных имеют представители следующих отрядов: *скорпионы, сольпуги, пауки, акариформные и паразитиформные клещи*.

Отряд Scorpiones – Скорпионы

Скорпионы – небольшой отряд, обитающий в местах с тёплым климатом, всего известно около 600 видов. На территории стран СНГ насчитывают 15 видов. Размеры тела у некоторых тропических видов достигают 15 см, большинство имеют средние размеры (рис. 56). Все скорпионы – хищники, питающиеся главным образом насекомыми.

Характерной особенностью скорпионов являются крупные *клешневидные педипальпы* и длинное брюшко, подразделённое на широкое переднебрюшье, включающее 7 сегментов, и узкое заднебрюшье с 5 сегментами, заканчивающееся тельсоном с характерной иглой, на вершине которой открывается проток с расположенной в нём ядовитой железой (рис. 56, *15*).

На переднем крае головогруди находится до трёх пар простых сближенных глазков; ещё одна пара лежит дорзально в передней трети головогруди, она самая крупная по размерам, и оптическая ось каждого глазка направлена в боковую сторону.

На переднебрюшье имеются дыхальца, ведущие в лёгкие, которые по происхождению являются видоизменёнными брюшными конечностями. Видоизменёнными брюшными ножками являются гребневидный орган и крышечки полового аппарата, расположенные около основания брюшка.

Скорпионы – ночные животные, днём они находятся в укрытиях, а ночью активно ищут добычу. У самок имеется выраженная забота о потомстве.

Значение скорпионов

Скорпионы имеют небольшое значение в круговороте веществ и обогащении почвы только в местах с их высокой численностью, что характерно для пустынной местности. Там они участвуют в возвращении в почву органики животного происхождения.

Отряд Solifuga – Сольпуги

В мире известно около 600 видов, обитающих в основном в странах с жарким и сухим климатом.

Главной отличительной чертой сольпуг от других отрядов хелицеровых является более расчленённое тело (головогрудь). У них два последние сегмента головогруди свободны и подвижно сочленены между собой и с её передней частью, в состав которой входят два головных и два грудных сегмента, слитых между собой.

Первая пара ротовых конечностей (*хелицеры*) развита очень сильно, выдаётся вперёд и несёт мощные клешни. Вторая пара ротовых конечностей (*педипальпы*), напротив, практически не отличается от грудных ходильных ног и участвует в ходьбе. Дышат они трахеями, открывающимися стигмами по бокам груди и на брюшке. Брюшко состоит из 10 сходных широких члеников (рис. 56).

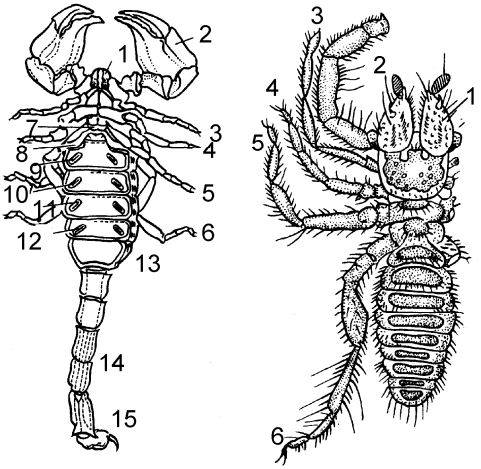

Рис. 56. Паукообразные: слева – скорпион с брюшной стороны, справа – сольпуга (по Бялыницкому – Буруле, 1981): *1* – хелицера; *2* – педипальпа; ходильные конечности: *3* – первая, *4* – вторая, *5* – третья, *6* – четвёртая; *7* – половые крышечки; *8* – гребенчатые органы; *9–12* – лёгочные щели; *13* – переднебрюшие; *14* – заднебрюшие; *15* – тельсон с ядовитой иглой

Сольпуги преимущественно ночные, неядовитые хищники. Размеры их тела относительно большие, например сольпуги, обитающие в Крыму и на Кавказе, достигают 5 см в длину.

Значение сольпуг

Сольпуги часто имеют высокую численность в местах своего обитания. Живут они в специально вырытых норках, которые могут иметь глубину до 30 см. При этом каждая особь за тёплый сезон роет от 30 до 50 норок различного назначения: для приёма пищи, откладки яиц, линьки, отдыха, зимовки. Все норки глубокие, за исключением используемых во время приёма пищи. При численности 50–500 экземпляров на 1 га сольпуги роют от 2 000 до 20 000 нор за сезон.

В выбросах всегда присутствуют экскременты и прочие «бытовые отходы», которые обогащают почву. Большая роль сольпуг связана с перемешиванием верхних горизонтов почвы, поднятием

глубоких минеральных слоёв. На бедных почвах, имеющих слабые горизонты A_0, A_1 их роль возрастает, они способствуют процессу развития почвы. Однако следует иметь в виду, что положительное влияние сольпуг явно ощущается только при их высокой численности, не менее нескольких сот на 1 га.

Отряд Aranei – Пауки

Пауки образуют самый богатый видами отряд из всех хелицеровых. Они отличаются цельным брюшком (у абсолютного большинства видов), соединённым с головогрудью узким стебельком (рис. 57). Хелицеры у них двучлениковые, заканчивающиеся подвижным крупным коготком. Пауки имеют половой диморфизм, который выражается обычно в меньших размерах самца и самое главное – в строении концевого членика педипальп. Педипальпы имеют большое сходство с грудными ходильными ногами, но они менее длинные. У самцов они участвуют в копуляции, их последний членик несёт в себе сложный копулятивный аппарат. Дышат пауки с помощью 1 или 2 пар лёгких, а у большинства есть ещё пара пучков трахей. На кончике брюшка имеются видоизменённые брюшные конечности в виде паутинных бородавок.

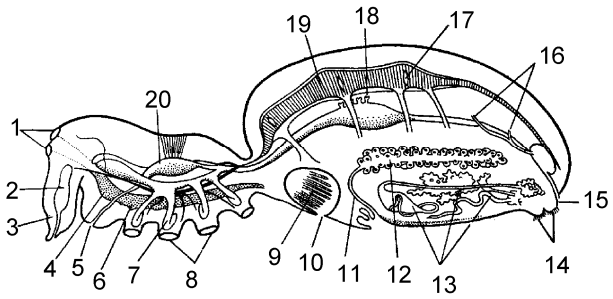

Рис. 57. Схема организации паука (по Аверанцеву, 1981): *1* – глаза; *2* – ядовитая железа; *3* – хелицера; *4* – мозг; *5* – рот; *6* – подглоточный нервный узел; *7* – железистый вырост кишечника; *8* – основание ходильных ног; *9* – лёгкое; *10* – лёгочное отверстие; *11* – яйцевод; *12* – яичник; *13* – паутинные железы; *14* – паутинные бородавки; *15* – анус; *16* – мальпигиевы сосуды; *17* – остии; *18* – проток печени; *19* – сердце; *20* – глотка с мускулатурой

У всех пауков имеются паутинные железы, выделяется паутина в большинстве случаев через специальные протоки, открывающиеся на вершине паутинных бородавок.

Паутина играет большую роль в жизни пауков. Она используется при размножении, из неё делаются гнёзда для укрытия, с её помощью они добывают пищу. Для разных целей используется разнокачественная паутина. Образ жизни пауков разнообразен. Есть виды, заселяющие подстилку, почву и даже пресные водоёмы. Большинство видов обитает на поверхности почвы или на растительности. Все пауки – хищники, добывающие пищу разным способом. Бродячие пауки ловят жертву, подкарауливая её на земле, стеблях, цветах, стволах деревьев. Другая группа сидящих или тенетных пауков для ловли насекомых использует ловчие сети разнообразной конструкции, в которую запутываются или прилипают летающие членистоногие.

Пауки обитают во всех биоценозах всех климатических зон, но наиболее богата видами фауна южных широт.

Значение пауков

Являясь многочисленными хищниками, пауки уничтожают большое количество самых разнообразных насекомых. В лесах Средней Европы численность пауков составляет от 50 до 150 особей на 1 м^2, в среднем каждая особь за сезон съедает 0,2 г насекомых, что в сумме составляет 200 кг на 1 га.

В зависимости от растительного покрова того или иного биоценоза их численность может значительно колебаться. На вспаханных землях разнообразие и обилие пауков меньше, чем на целинных. Наиболее заселены ими пойменные луга. В лесных биоценозах также наблюдаются колебание численности и изменение видового состава. Обычно в лиственных лесах их может быть до 77 экз./м^2, что составляет до 21% всей мезофауны, но из-за того, что пауки обычно имеют средние и мелкие размеры, их биомасса составляет от 3 до 6% всей биомассы мезофауны. В густых хвойных лесах, если там не развит травянисто-кустарниковый ярус, численность пауков падает.

Пауки, питаясь животной пищей, выделяют довольно много азотистых веществ в виде гуанина и непереваренных отходов, которые равномерно выпадают на землю. Трупы насекомых с остатками непереваренных тканей также поступают в почву, где они быстро разлагаются с помощью микроорганизмов.

Хотя суммарное обогащение органическими и азотистыми веществами почвы пауками слабо отражается на плодородии, тем не менее они вносят свою лепту в обогащение почвы.

Отряды клещей

Ещё относительно недавно всех известных клещей объединяли в один отряд Acari, так как они имеют практически одинаковые морфологические черты и схожий жизненный цикл. У них из яйца выходит личинка, всегда имеющая всего 3 пары ходильных ног, после линьки у нимфы появляется 4-я пара, т.е. восстанавливается нормальное количество головогрудных ходильных конечностей, характерное для всех хелицерат. Однако изучая онтогенез клещей, выявили своеобразие этого процесса в разных группах клещей. В современном понимании клещи, обитающие в России, распределяются по двум отрядам. Это отряд *акариформных* (Acariformes) клещей и отряд *паразитических* клещей (Parasitiformes).

Отряд Acariformes – Акариформные клещи

Отряд акариформных клещей насчитывает более 6 000 видов. В основном они имеют мелкие размеры 1–2 мм, но есть и очень мелкие – 0,2–0,3 мм. Лишь отдельные виды достигают 10 мм. Питаются эти клещи разнообразной пищей. Среди них есть фитофаги, дендрофаги, копрофаги, специализированные хищники и специализированные эндо- и эктопаразиты позвоночных и беспозвоночных.

Тело этих клещей состоит из типичных для хелицеровых головогруди и брюшка, но головогрудь имеет разделение на передний отдел, включающий 4 сегмента (*проподосома*) и задний отдел (*метоподосома*), включающий 2 сегмента. Сочленение слабо выражено; обычно на месте сочленения этих отделов имеется бо-

роздка или перетяжка, при этом тазики второй и третьей пары головогрудных ножек отстоят друг от друга по крайней мере на один диаметр тазика (рис. 58).

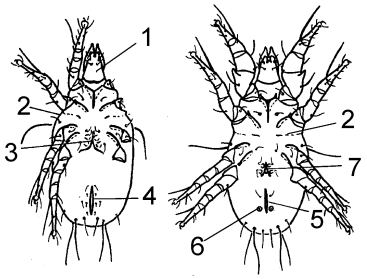

Рис. 58. Акариформный клещ (по Захваткину, 1958):
1 – ротовые органы (гнатосома); *2* – место соединения проподосомы и метаподосомы; *3, 7* – половое отверстие; *4* – анальное отверстие самки; *5* – то же у самца; *6* – анальные присоски самца

Брюшко (*опистосома*) присоединяется к *метоподосоме* без сужения. У некоторых видов оно ложно сегментировано.

Ротовые конечности типичные, но хелицеры модифицируются для приёма определённой пищи, поэтому они могут быть *грызущими*, *жующими*, *сосущими*. Педипальпы имеют сходство с ходильными грудными конечностями, но их длина сильно варьирует.

Отличительной чертой акариформных клещей является форма полового отверстия, представляющего собой *продольную щель*, располагающуюся снизу брюшка у основания; у некоторых она расположена на конце выпячивающегося конуса, который служит у самки яйцекладом. У самцов некоторых видов по бокам анальной щели или под ней располагаются анальные присоски.

Органами дыхания служат трахеи, которые открываются малозаметными дыхальцами у основания ног (или хелицер) или имеют выходы на многих участках тела. Личинки и очень мелкие виды лишены трахей и дышат всей поверхностью тела. Постэмбриональное развитие акариформных клещей включает 5 фаз: *личинка*, *нимфа* I, *нимфа* II, *нимфа* III и *половозрелая* (*имагинальная*).

Среди разнообразных по образу жизни акариформных клещей только представители надсемейств: клещей краснотелок (Trombea)

(рис. 59, *2*) и панцирных клещей (Oribatei), имеют большое значение для почвенных процессов.

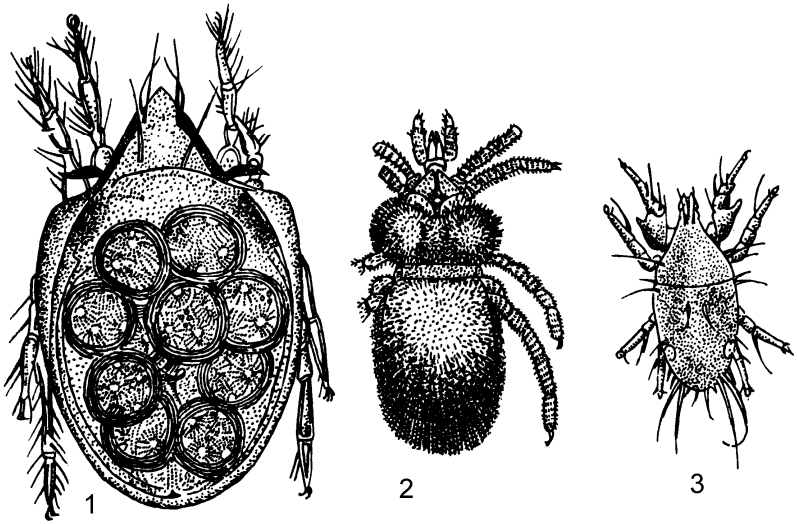

Рис. 59. Акариформные клещи (по Лукину, 1989):
1 – панцирный (внутри цистицеркоиды ленточного червя);
2 – краснотелковый; *3* – мучной

Надсемейство Trombea – Клещи краснотелки

Краснотелки – теплолюбивые клещи, на юге могут иметь высокую численность. Все фазы развития этих клещей, за исключением личинки, являются детритофагами, т.е. питаются растительными остатками. Покровы тела мягкие, обычно окрашенные в красноватые тона и густо покрыты волосками. Личинки у них являются обязательными паразитами членистоногих или позвоночных.

В районах с тёплым климатом они дают несколько поколений в год, а в тропиках – 10 и более. У клещей многократная яйцекладка, составляющая в сумме около 1 000 яиц.

Клещи обитают и в районах с умеренным климатом, но там они только локально имеют высокую численность.

Значение краснотелок

Являясь в основном потребителями растительного опада, они ускоряют его разложение, чем способствуют ускорению круговорота веществ. Там, где их много (сотни и тысячи особей на квадратный метр поверхности почвы), их роль может быть очень заметна. Это значение повышается благодаря тому, что они открывают доступ микрофлоры к внутренним слоям листовой пластинки или стебля через выгрызенные ими участки. Поэтому растительные остатки, оставшиеся несъеденными клещами, подвергаются быстрому разложению.

Надсемейство Oribatei – Панцирные клещи

Главной отличительной чертой панцирных клещей является сильная склеротизация их покровов. Они имеют вид клещей, одетых жестким панцирем толстого и прочного хитина. Дыхание у них также трахейное. Плодовитость невысокая. В результате многократной яйцекладки самки откладывают от 50 до 100 яиц за всю жизнь. Продолжительность жизни у взрослой фазы может быть до 18 месяцев.

Клещи обитают во всех климатических зонах от крайнего севера до крайнего юга, при этом они могут быть очень многочисленны – от сотен до нескольких десятков тысяч особей на 1 м^2. Панцирные клещи – одна из доминирующих по численности и биомассе групп почвенных животных (см. рис. 59, *1*; рис. 60).

Выделяют 4 жизненные формы панцирных клещей.

1. ***Напочвенные обитатели***. Они находятся преимущественно на поверхности подстилки и способны подниматься на растения, но не проникают в почву. Временно могут находиться в рыхлой подстилке или проникать в почву по крупным скважинам.

2. ***Обитатели подстилки***. Большую часть жизни проводят в подстилке, где самостоятельно прокладывают ходы.

3. ***Обитатели мелких почвенных скважин***. Имеют мелкие размеры и хорошо перемещаются по почвенным горизонтам.

4. ***Неспециализированные***. Обитают в нижних слоях подстилки, питаются преимущественно рыхлой разлагающейся органикой.

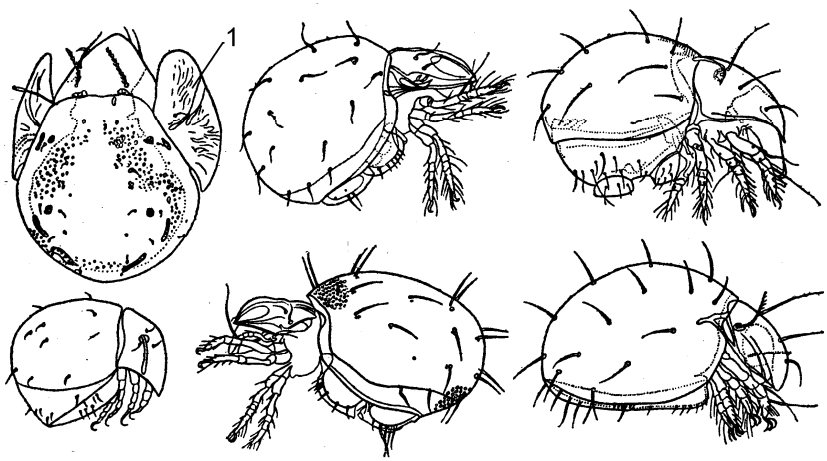

Рис. 60. Панцирные клещи, обитающие в почве
(по Булановой – Захваткиной, 1967): *1* – птероморфы

По типам питания у орибатид тоже выделяют 4 типа:

1) питающиеся ***высшими растениями***;

2) питающиеся ***почвенными микроорганизмами***: грибами, водорослями;

3) некрофаги, основная пища которых – ***мертвая органика*** животного происхождения;

4) неспециализированные. Употребляют в пищу ***любые мертвые органические вещества*** различного происхождения.

В настоящее время на территории России обнаружено немногим более 1 000 видов, в то время как в Европе их около 2 000, а в мире – около 6 000 видов. Орибатиды являются одной из наиболее изученных групп почвенных животных на территории России.

Распределение по климатическим зонам России у них неравномерное.

В ***Арктической тундре*** обитает около 10 видов, которые локально могут иметь высокую численность. Доминируют поверхностные формы (1-я жизненная форма), имеющие довольно крупные для этой группы животных, размеры. Из-за низких температур развитие клещей идёт медленно.

В ***подзоне типичных тундр*** обитает не менее 33 видов. Их численность в среднем составляет 2 000–4 500 экз./м^2, в наиболее прогреваемых участках она достигает 20 000 экз./м^2. Обитатели 1-й жизненной формы составляют до 81% от всех особей, остальные клещи имеют 2-ю и 3-ю, т.е. являются обитателями подстилки и мелких почвенных скважин.

В ***подзоне южных тундр*** встречается до 100 видов. Численность орибатид возрастает, составляя от 10 000 до 25 000 экз./м^2. Преобладают влаголюбивые виды, численность которых максимальна на поверхности почвы под подстилкой. Много орибатид живёт на поверхности и в толще подстилки.

Лесная область России очень обширна, её делят на несколько зон.

Северная тайга более богата видами орибатид и населена всеми жизненными формами, но видовое разнообразие и численность зависят от вида доминирующих древесных пород, их возраста, развитости почвы и травяного покрова. В ельниках-зеленомошниках обитает не менее 59 видов, а их численность составляет в среднем 79 300 экз./м^2. В сосняках-черничниках обилие орибатид составляет 40 600, а в сосняках-беломошниках – 30 700 экз./м^2. В березняках их еще меньше – 25 300 экз./м^2. Максимальная численность отмечается на поверхности почвы под подстилкой, но их много во всех слоях подстилки и в верхнем двухсантиметровом слое почвы. В настоящее время из этой зоны известно не менее 70 видов панцирных клещей.

Средняя тайга, в отличие от других лесных зон, изучена слабо. Пока здесь установлено обитание около 70 видов. Средняя численность составляет для разных лесов от 30 000 до 100 000 экз./м^2. Отмечено более глубокое проникновение орибатид в почву – до 8 см. Клещи наиболее интенсивно заселяют всю подстилку и 2 см верхнего слоя почвы. Максимальная численность отмечается под подстилкой на поверхности почвы.

Южная тайга богата видами, здесь их найдено более 100. Численность клещей также зависит от условий и сильно колеблется, в среднем составляя 56 000 экз./м^2. Проникновение в почву более глубокое, некоторые виды находятся на глубине до 10 см.

Наиболее заселёнными оказываются подстилка и верхние слои почвы до 3 см.

Смешанные хвойно-широколиственные леса имеют разнообразную фауну орибатид – до 200 видов. В хорошо дренированных дерново-подзолистых почвах они проникают более глубоко по сравнению с таёжной зоной. Распределение по горизонтам такое же, как и в южной тайге. Средняя численность колеблется в разных местах и составляет 20 000–60 000 экз./м^2. В этих лесах отмечаются существенные сезонные колебания численности; от осени до весны она падает в 2–3 раза, что, вероятно, связано с конкуренцией со стороны других потребителей листового опада. Однако биомасса клещей в этот период сохраняется за счёт увеличения доли крупных видов.

Широколиственные леса имеют менее разнообразную фауну панцирных клещей. Отмечается более глубокое их проникновение в почву на глубину 25–40 см, а в бурозёмах – даже на 60 см. Наибольшее количество особей часто обитает уже не в подстилке, а верхнем слое почвы на глубине 0–5 см. Известно свыше 85 видов, средняя численность колеблется очень значительно от 7 000 до 40 000 экз./м^2. В некоторых биоценозах может насчитываться и до 60 000 экз./м^2. Биомасса клещей тоже высокая.

Лесостепь в зависимости от района населена меньшим числом видов, хотя в некоторых местах известно более 100 (в Курской области 112); обычно под лесом численность выше, чем в степи (20 000–40 000 и 11 500 экз./м^2 соответственно). В лесостепи орибатиды проникают в почву на глубину распространения гумуса – до 180 см. В почвенном слое 0–5 см их обитает не менее 50% особей, остальные – глубже. В общем фауна здесь всё же беднее и средняя численность ниже по сравнению с лесной зоной.

Степная зона имеет сильные колебания численности панцирных клещей от 3 000 до 35 000 экз./м^2. Число видов невелико – 40–50. Основное количество особей заселяет верхние слои почвы и проникает на всю глубину распространения гумусового горизонта.

Значение панцирных клещей

Как отмечалось выше, панцирные клещи обитают практически всюду. Они повсеместно имеют довольно высокую численность и биомассу. Уже в южной тундре она составляет в среднем 1,2 г/м^2, наибольшая биомасса клещей отмечается в таёжной зоне – 6 г/м^2, а в широколиственных лесах – 4 г/м^2, в степи – 1,1 г/м^2, для сравнения: в пустыне – 0,04 г/м^2. Их доля во всей биомассе животного населения почвы в разных ландшафтах составляет от 5 до 15%.

Несмотря на то что клещи усваивают лишь легко перевариваемые протеины, углеводы, липиды и практически не используют клетчатку и лигнин, они имеют высокое значение и как разрушители опада, и как транспортировщики органического вещества в глубокие слои почвы. Непревзойденная их роль как первичных разрушителей опада, особенно хвойного, отмечается всеми исследователями. В хвойных лесах их роль очень велика, они качественно изменяют хвойный опад (размельчая хвоинки или нарушая их целостность). Это даёт возможность другим группам животных и микроорганизмам употреблять хвойный опад в пищу, что приводит к его разложению. Также успешно орибатиды участвуют в разрушении опада травянистых растений и листьев кустарников и деревьев, хотя в этом случае они испытывают значительную конкуренцию со стороны других групп животных. Разложение хвойного опада при участии панцирных клещей происходит в 2–3 раза быстрее, чем при их отсутствии.

При участии орибатид круговорот веществ в лесных биоценозах происходит более интенсивно, что приводит к существенному обогащению почвы. Экскременты орибатид представляют собой тонкозернистую массу с высоким содержанием минеральных форм питания растений. В холодных климатических зонах они вносят существенный вклад в образование первичных плёночных почв.

Отряд Parasitiformes – Паразитические клещи

Отряд паразитических клещей насчитывает около 4 000 видов. По сравнению с акариформными клещами он менее разнообразен биологически и морфологически. В целом представители этого от-

ряда крупнее, хотя есть и микроскопические и крупные виды с размерами тела до 20 мм. Тело этих клещей менее расчленено, головогрудь всегда цельная, а брюшко не сегментировано. Хелицеры имеют своеобразное строение, отражающее способ принятия пищи. Хелицеры и педипальпы своими основаниями образуют так называемую гнатосому, которая подвижно соединяется с головогрудью. У некоторых крупных видов на головогруди может располагаться пара простых глаз.

Наружный половой аппарат в виде поперечной щели открывается у самок на уровне тазиков 3-й или 4-й пары ног, а у самцов смещен в область 1–2-й пары. В жизненном цикле многих видов происходит сокращение нимфальных стадий, которых может быть две или даже одна.

Питание клещей в целом очень разнообразно. Среди свободноживущих видов встречаются фитофогия, детритофагия, хищничество. Много и паразитических видов, питающихся обычно кровью хозяина. Среди последних есть виды, которые питаются один раз на каждой стадии развития и многократно.

Из всех паразитиформных клещей наиболее тесно с почвой связаны только представители надсемейства гамазовых клещей.

Надсемейство Gamasoidea – Гамазовые клещи

Гамазовые клещи образуют около 30 семейств как свободноживущих, так и паразитических (рис. 61). Распространены гамазиды очень широко. Они встречаются во всех климатических областях, в том числе и в полярных. Размер их тела в основном колеблется от 0,2 до 1,5 мм, немногие виды относительно крупные – до 3,5 мм.

Питание свободноживущих видов разнообразно, они способны извлекать энергию из любой органики. Особенно их привлекают разлагающиеся растительные остатки, экскременты животных. Гамазовые клещи быстро заселяют гнёзда и норы птиц и млекопитающих, много видов связано с гнёздами общественных насекомых. Достаточно много видов обитает в почве, подстилке, не образуя больших скоплений.

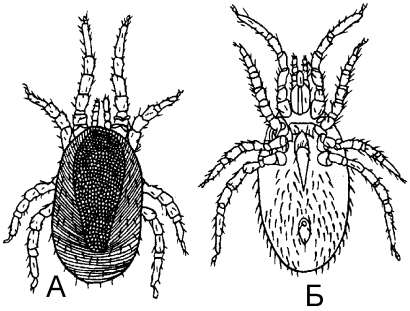

Рис. 61. Паразитиформные клещи (по Лукину, 1989): гамазовый клещ; *А* – со спинной стороны, *Б* – с брюшной

Главной отличительной чертой гамазовых клещей является *относительно слабая хитинизация покровов*. При этом сплошного мощного панциря, как у орибатид, не образуется, но отдельные утолщенные участки имеются. *Тазики 2-й и 3-й пар ног сближены*. У большинства гамазовых клещей с брюшной стороны у основания гнатосомы находится особый вилочкообразный *осязательный придаток – тритостернум*. Он состоит из стволика и двух длинных часто перистых щетинок. В покое эти щетинки вкладываются в желобок. Глаза у гамазид отсутствуют.

Цикл развития гамазид включает следующие фазы: яйцо, личинка, нимфа I, нимфа II, имаго. Откладываемые самкой гамазид яйца крупные, поэтому яйцекладка обычно состоит не более чем из 20 яиц. Самка откладывает яйца неоднократно, но суммарное количество небольшое, до 100 штук. Эмбриональное и постэмбриональное развитие протекает при умеренной температуре довольно быстро, без диапаузы и занимает 1–3 недели. При благоприятных условиях численность клещей увеличивается быстро.

Средняя численность гамазовых клещей значительно ниже таковой панцирных. Их мало на пахотных землях – около 1 000 экз./м^2. В сосновых лесах численность гамазовых клещей до 4 000 экз./м^2, в осоковых березняках их может быть больше – до 7 700 экз./м^2. В европейских ельниках – от 1 800 до 5 900 экз./м^2.

Наибольшее количество гамазид населяет подстилку, где их может быть 60–90% от всего количества гамазовых клещей. В поч-

венном горизонте 0–10 см обитает 3,2–16% гамазид, глубже встречаются реже, но могут проникать в почву на 40 см.

Фауна России насчитывает более 400 видов гамазовых клещей, в Западной Сибири найдено 72.

Значение гамазовых клещей

Питаясь различными органическими веществами, гамазиды способствуют их разложению и минерализации. Локально, в местах скопления навоза и гниющей органики, их численность становится огромной, увеличиваясь в 10–100 раз, и вследствие этого их роль резко возрастает. По мере преобразования этой органики видовой состав клещей меняется, и по этому изменению можно судить о степени его преобразования. Обитающие в гнёздах грызунов и птиц норников клещи способствуют ускорению разложения отходов жизнедеятельности этих животных и вносят заметный локальный клад в повышение плодородия почвы.

КЛАСС TARDIGRADA – ТИХОХОДКИ

Тихоходки – мелкие животные, имеющие размеры тела в пределах 0,1–1,2 мм. Систематическое положение их неясное, так как они имеют некоторые признаки, сближающие их с членистоногими, но часть признаков отдаляет их от этого типа.

По числу видов этот класс небольшой, насчитывающий около 200 видов. Они обитают на суше, а также в пресных, реже в морских водах. Тело тихоходок цилиндрическое, короткое, малосегментное без обособленной головы. Антенн нет. Органы дыхания, кровообращения отсутствуют. Конечности бугорковидные, из них три пары сидят по бокам, четвёртая пара размещается у заднего полюса тела. У некоторых видов конечности, по-видимому, двучленистые. На концах ножек имеется от 2 до 9 коготков. Мускулатура состоит из отдельных пучков гладких мышц: продольных и поперечных, идущих к конечностям. В ротовой полости имеется пара стилетов, использующаяся при прокалывании растительных клеток или иных пищевых объектов.

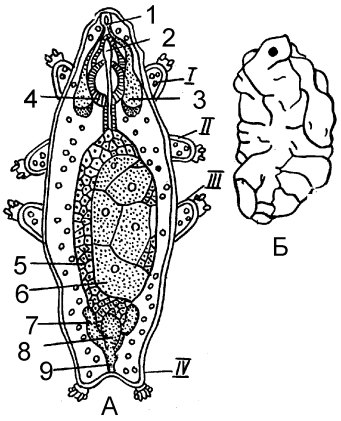

Рис. 62. Тихоходка *Macrobiotus hufelandi* (по Гертвингу, 1981):
А – нормальное животное; *Б* – высохшая особь.
1 – надглоточный узел; *2* – стилеты; *3* – слюнные железы;
4 – глотка; *5* – средняя кишка; *6* – яичник;
7 – мальпигиевы сосуды; *8* – вздутие средней кишки;
9 – порошица; I–IV – конечности

Нервная система напоминает таковую членистоногих. Она состоит из надглоточного ганглия, окологлоточных коннективов и брюшной цепочки, состоящей из 5 парных ганглиев. Органы чувств развиты слабо. Их представляют пара маленьких глаз, а также парные чувствительные сосочки, расположенные главным образом на переднем и заднем концах тела (рис. 62, *А*).

Самцы нередко вдвое меньше самок. Яйца откладываются самкой во время линьки в сбрасываемую ею старую кутикулу, которая служит защитой отложенной кучки яиц.

Тихоходки живут чаще всего в сыром мху во всех местах его произрастания. Наземные виды могут подвергаться длительному (до двух лет) высыханию, не погибая (рис. 62, *Б*). В высушенном состоянии они обладают высокой жизненной стойкостью: могут в течение короткого времени переносить температуру до +150°С, а отрицательную температуру, до –270°С, переносят без вреда в течение нескольких часов. Тихоходки способны перемещаться с очень маленькой скоростью до 2 мм в минуту.

Значение тихоходок

Сухопутные тихоходки обитают во всех климатических зонах. Они устойчивы как к высокой, так и низкой температурам. Часто в полярных районах имеют высокую численность в условиях отсутствия конкурентов из членистоногих. Обитают они и в высокогорьях. В суровых условиях населяют главным образом лишайники и мхи, высасывая содержимое их клеток. Однако среди тихоходок существуют виды, которые способны нападать на почвенных нематод и коловраток.

Часто тихоходки являются первопоселенцами на мхах и лишайниках скальных обнажений и осыпей. Их экскременты в этом случае являются основой для начала почвообразовательных процессов. В северных широтах они вносят решающий вклад в создание первичных плёночных почв. В умеренных широтах их вклад малозаметен. Они участвуют в создании почвы на крышах домов и других сооружений, поселяясь там на мхах, и способствуют созданию условий для заселения их высшими растениями.

ТИП CHORDATA – ХОРДОВЫЕ

Хордовые животные обладают следующими признаками.

На спинной стороне над кишечной трубкой имеется шнур особой плотной ткани, которая называется *хордой*, или *спинной струной*. Пожизненно хорда сохраняется у низших, а у высших животных она во взрослом состоянии заменяется, более или менее полно, сегментированной хрящевой или костной осью – позвоночным столбом или спинным хребтом, расчленённым на ряд позвонков. Во время эмбрионального периода хорда образуется у всех животных.

Над хордой характерно развитие нервного трубчатого тяжа.

Глотка пронизана жаберными отверстиями, число которых варьирует. У низших групп они сохраняются пожизненно, а у других заменяются лёгкими, развивающимися как выросты брюшной части переднего отдела кишечника.

Кровеносная система замкнутая, центральный пульсирующий орган помещается на брюшной стороне, может иметь сложную структуру из нескольких камер.

Тип естественным образом распадается на три подтипа: Tunicata – оболочники, или личиночно-хордовые, Acrania – бесчерепные, Vertebrata – позвоночные. Обитатели суши имеются только в последнем подтипе.

ПОДТИП VERTEBRATA – ПОЗВОНОЧНЫЕ

Кроме признаков, характерных для всех хордовых, позвоночные имеют следующие отличительные черты от других подтипов.

Вокруг хорды развивается хрящевой или костный скелет, обычно дифференцированный на ряд последовательно расположенных позвонков, образующих позвоночный столб или позвоночник, служащий опорой и осью всему туловищу.

Передний отдел центральной нервной системы расширяется, образуя сложно устроенный головной мозг, с развитием которого связано образование хрящевой или костной защитной коробки (черепа).

Центральным органом кровообращения является сердце, расположенное на брюшной стороне туловища.

Органы дыхания обособляются и образуют дифференцированные жабры или лёгкие.

Позвоночные распределяются по следующим классам: Круглоротые; Рыбы; Амфибии, или Земноводные; Рептилии, или Пресмыкающиеся; Птицы; Млекопитающие. На состояние почвы и её развитие заметно влияют только представители двух последних классов.

КЛАСС AVES – ПТИЦЫ

Все тело птиц носит глубокие черты приспособления и специализации к определённому образу жизни и полёту.

От других классов позвоночных птицы отличаются наличием покрова из перьев, которые образуются кожей. Сама кожа у птиц лишена желез и поэтому сухая, как у рептилий; у большинства птиц имеется только одна кожная железа, расположенная с дорсальной стороны, у корня хвоста – копчиковая железа.

Скелет также несёт изменения (рис. 63). Череп имеет вытянутые в клюв межчелюстные кости, которые одеты роговым чехлом и лишены зубов. Форма клюва зависит от предпочитаемой пищи.

Сам череп имеет сильно вздутую черепную коробку с большими глазницами. Границы костей черепа у взрослой птицы практически незаметны из-за их полного слияния.

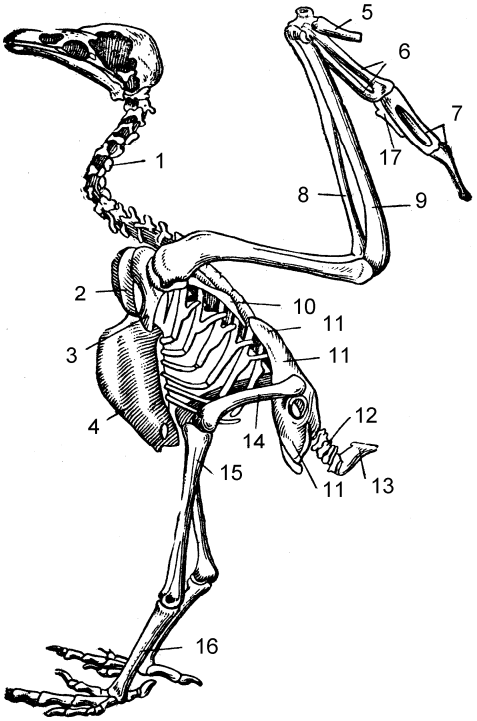

Рис. 63. Скелет птицы (по Огневу, 1945): *1* – шейные позвонки; *2* – ключица (вилочка); *3* – воронья кость (коракоид); *4* – киль грудной кости; *5* – фаланга 1-го пальца; *6* – пястно-запястная кость; *7* – фаланги 2-го пальца; *8* – лучевая кость; *9* – локтевая кость; *10* – лопатка; *11* – сложный таз; *12* – хвостовые позвонки; *13* – копчик; *14* – бедро; *15* – голень; *16* – цевка; *17* – фаланга 3-го пальца

В шейном отделе осевого скелета до 25 позвонков; шея у большинства видов очень подвижная.

В грудном отделе часть позвонков плотно слита между собой, соединяются они с грудной костью при помощи ребер. От их зад-

него края в верхней части отходит костный крючковатый отросток, налегающий на следующее ребро, что придаёт особую прочность всей грудной костной коробке. Грудная кость имеет характерное строение. Она широкая, снизу вдоль неё тянется выступающий вперёд костный гребень, или киль. У некоторых видов он отсутствует (страусы, казуары, киви и др.).

Позвонки поясничного и крестцового отделов полностью сливаются в единый сложный крестец. В его состав входит ещё около 5 слившихся хвостовых позвонков. Затем идут свободные, подвижные, соединяющиеся с 4–6 сросшимися, образующие цельную копчиковую кость.

Пояс передних конечностей изменён в крылья, покрытые обычно удлинёнными перьями. Скелетная их основа представлена в плечевом поясе опорой каждого крыла, которой является воронья кость (коракоид), она соприкасается с передним краем грудины и соединена связкой с саблевидной длинной лопаткой, идущей над рёбрами. Впереди вороньих костей расположена дугообразная кость, представляющая собой сросшиеся ключицы. Они часто соединяются с верхней частью киля. Скелетная основа самих крыльев представлена обычным набором костей: плечевой, локтевой, лучевой и костями кисти. Кисть имеет отклонение от типичного строения: уменьшается как число костей запястья, так и число пальцев. Первый и третий пальцы состоят из одной фаланги, а второй – из двух.

Тело опирается на задние конечности, которые имеют своеобразные изменения. Все кости таза срослись в сложный таз, который соединён со сложным крестцом. Он плоский, широкий, открытый спереди и хорошо приспособлен для прохода крупных яиц. К нему присоединяются задние конечности. Они имеют относительно короткие бедренные кости. Далее следуют длинные голени, состоящие из слившихся большой и малой берцовых костей. К ним присоединяются цевки, которые состоят из сросшихся предплюсневых костей с костями плюсны. Задние конечности заканчиваются обычно четырьмя пальцами, из них три направлены вперёд, а один отставлен назад.

Дыхание птиц также своеобразное. Органы дыхания слагаются из воздухоносных путей и лёгких, которые прирастают к грудной

клетке, и воздушных мешков. Воздух обычным путём через парные носовые отверстия или через ротовое отверстие попадает в дыхательное горло. От него начинается трахея, которая в нижней части делится на бронхи. На месте соединения трахеи с бронхами находится голосовой аппарат. Бронхи ведут в легкие, а часть их проходит за его пределы, где образует воздушные мешки (от семи до десяти). У сидящих птиц грудная клетка при дыхании расширяется благодаря движению ребер вперёд и опусканию грудной клетки. При этом расширяется полость тела и воздух, находящийся в воздушных мешках, разреживается, что обеспечивает приток свежего воздуха через дыхательные пути в лёгкие, а часть его проникает в воздушные мешки. Выдыхание происходит при возвращении грудной клетки к исходному положению, т.е. при сближении грудины с позвоночником. При этом воздух выходит из лёгких и воздушных мешков.

При полёте дыхание совершается по-иному. Во время полёта объём грудной клетки существенно не меняется вследствие напряжения грудных мышц, поэтому воздушные мешки выполняют роль насосов. Когда крылья летящей птицы поднимаются и давление на грудную клетку и брюшину прекращается, воздух через ноздри или приоткрытый клюв всасывается в воздушные мешки, проходя при этом через лёгкие. Из него отбирается часть кислорода. При опускании крыльев мышцы, отвечающие за это движение, давят на грудную клетку и брюшину и заставляют воздух выходить из воздушных мешков и лёгких наружу. При этом лёгкие продуваются воздухом, заключённым в воздушных мешках, и из него ещё раз изымается кислород, т.е. у птиц присутствует двойное дыхание.

Органы кровообращения у птиц достигают высокого уровня совершенства. Сердце 4-камерное, и размеры его относительно тела велики. Оно способно к частым сокращениям от 200 до 1 000 и более раз в минуту. Наиболее часто сердце сокращается у птиц, имеющих минимальные размеры. Венозная кровь поступает в правое предсердие, из него в правый желудочек и малый круг кровообращения, где в лёгких происходит освобождение крови от углекислого газа и насыщение кислородом. Богатая кислородом кровь поступает в левое предсердие и далее в левый желудочек и выталкивается в большой

круг кровообращения по единственной дуге аорты, загибающейся направо. Левая дуга аорты у птиц, в отличие от пресмыкающихся и более низко организованных животных, отсутствует.

Центральная нервная система сложная, масса головного мозга больше спинного. Головной мозг отличается своей широкой округлой формой при общей малой длине. Значительны по величине большие полушария, имеющие гладкую поверхность. Спереди из-под полушарий едва выдаются обонятельные доли, сзади примыкает крупный мозжечок, поверхность которого исчерчена поперечно идущими бороздами. Промежуточный мозг сильно сжат и развит слабо. С боков очень заметно выступают доли среднего мозга, зрительные доли которого сдвинуты набок.

Органы чувств развиты хорошо за исключением обоняния. Слух хороший, что обеспечивает более сложная, чем у рептилий, улитка внутреннего уха. Слуховые косточки сливаются в одну. Есть открывающийся отверстием наружный слуховой проход, но нет ушной раковины; у некоторых видов (совы) её роль выполняют расположенные рядом специальные перья.

Зрение тоже хорошее, а у некоторых видов очень острое. Поле зрения каждого глаза обычно около 150°, а бинокулярное – 30–50°.

На земном шаре обитает около 10 000 видов птиц, образующих 30 отрядов, причем многие виды имеют несколько подвидов. В России насчитывается около 700 видов.

Заметное и оценённое влияние на почву имеют не все виды, а только те, которые живут в относительно плотных поселениях, располагая свои гнёзда на древесных породах и в норах на земле.

Значение птиц

В норах живут следующие виды птиц, которые могут создавать относительно плотные поселения: береговая ласточка, золотистая щурка, сизоворонка, обыкновенный зимородок. Их положительное влияние начинает сказываться на почве при плотности 169 нор на 1 км овражно-балочных и прибрежных биоценозов. Максимально они могут создавать плотность до 600 нор на 1 км. В соответствии с количеством нор этих птиц наблюдаются снижение плотности

почвы в биоценозе на 3,4–15,6% и увеличение порозности (на 5–11%) и аэрации (на 5–19%). В почве в результате выноса метаболитов увеличивается количество фосфора, более интенсивно накапливаются гумусовые вещества (на 6,4–9,9%).

Колониальные гнездования грачей оказывают заметное влияние на окружающую среду, включая почву. У деревьев, занятых колонией, значительно увеличивается веточный опад. Погадки птиц в размокшем состоянии могут покрывать слоем 4–7 мм (до 40%) поверхности почвы, занятой колонией, а птичий помёт – до 70%.

Большое количество погадок и помёта приводит к изменению видового состава растений. Во-первых, увеличивается количество азотолюбивых видов. Во-вторых, меняется структура неазотолюбивых растений вследствие гибели одних видов и увеличения высоты других. Некоторые виды деревьев (вяз, ясень) страдают от ожогов в результате попадания на них помёта. Многие виды лиственных пород в молодом возрасте усыхают, что приводит к выпадению подроста в биотопе.

Обилие отходов жизнедеятельности грачей под их гнёздами ведёт даже к изменению цвета почвы, что указывает на изменение направленности почвенных процессов в этих местах.

Птицы, живущие одиночно, в связи с малой плотностью гнёзд на единицу площади оказывают незначительное влияние на общий процесс развития почвы.

КЛАСС MAMMALIA – МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Класс млекопитающих является вершиной эволюции позвоночных животных. В его составе насчитывают более 6 500 видов.

Млекопитающие отличаются следующими признаками:

1. Тело покрыто волосами, у некоторых видов волосяной покров во взрослом состоянии редуцируется, но он имеется во время эмбрионального развития.

2. Кожа, покрывающая тело, состоит из двух основных слоёв, т.е. поверхностного – эпидермиса, и более глубокого – дермиса, или кориума. В коже имеются многочисленные сальные, потовые железы. Кожа образует волосы, ногти, когти, копыта и рога.

3. Детёныши выкармливаются молоком, млечные железы самок происходят из сальных кожных желёз.

4. Тело у большинства видов опирается на все четыре конечности.

5. Органы слуха имеют три слуховых косточки, и есть наружная ушная раковина, которая у некоторых водных и роющих видов редуцируется.

6. Особенностью осевого скелета (рис. 64) является наличие у большинства видов 7 шейных позвонков (у ломантин – 6, а у ленивца – 6–10). Грудной отдел обычно имеет 12–15 позвонков, у броненосцев и клюворылых китов – 9, а у некоторых ленивцев – 24. К первым 7 присоединяются истинные рёбра, соединённые с грудиной, остальные не соединены с ней. Поясничный отдел слагается из 2–9 позвонков с рудиментарными рёбрами. В состав крестцового отдела обычно входит 4 позвонка. Первые два из них истинно крестцовые, а два других приросли из хвостового отдела. Число хвостовых позвонков варьирует, достигая максимум 49.

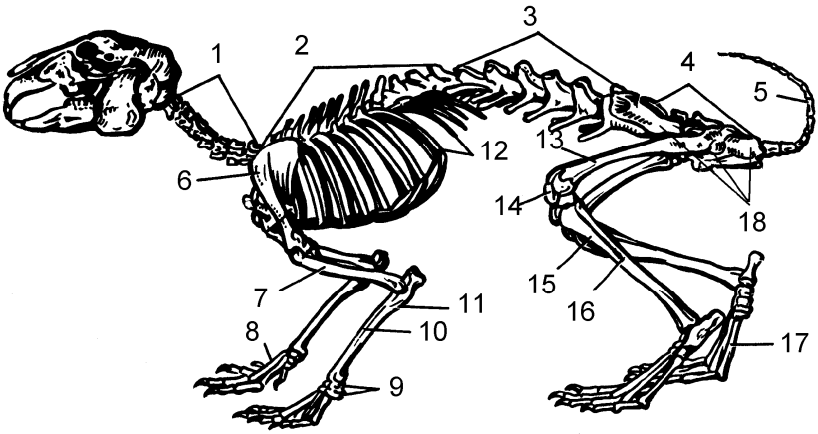

Рис. 64. Скелет млекопитающего (кролика) (по Лукину, 1989):
1 – шейные позвонки; *2* – грудные позвонки; *3* – поясничные позвонки; *4* – крестец; *5* – хвостовые позвонки; *6* – лопатка; *7* – плечевая кость; *8* – пясть; *9* – запястье; *10* – лучевая кость; *11* – локтевая кость; *12* – рёбра; *13* – бедро; *14* – коленная чашечка; *15* – большая берцовая кость; *16* – малая берцовая кость; *17* – плюсна; *18* – таз

7. Череп млекопитающих имеет крупную мозговую коробку, при этом число костей черепа меньше, чем у других животных. Зубные кости цельные, верхняя челюсть приросшая и неподвижная, нижняя – цельная и подвижно сочленена с черепом. Зубы дифференцированы и сидят в альвеолах. У многих видов в детском возрасте сначала развиваются временные зубы, которые затем заменяются на постоянные; в связи со специализацией в питании количество зубов может быть разное.

8. В плечевом поясе уменьшается количество костей. Всегда имеется лопатка, к которой прирастает воронья кость, у некоторых она отсутствует полностью. Ключица имеется у большинства, но её нет у хищных и копытных.

9. Кровеносная система такая же, как у птиц, но у млекопитающих сохраняется левая дуга аорты.

10. Лёгкие млекопитающих не прирастают к внутренним стенкам грудной клетки, и в дыхательной системе нет воздушных мешков.

11. Грудная полость отделена от брюшной особой плоской мышцей – диафрагмой.

Млекопитающие обладают большим биологическим разнообразием и занимают все экологические ниши на суше. Они обитают в морской воде, а некоторые связаны с пресными водами. Питаются самой разнообразной пищей, среди них есть фитофаги, хищники, падальщики. Среди большого числа отрядов млекопитающих имеется только два отряда, которые оказывают заметное влияние на почву. Это отряды насекомоядных и грызунов.

Отряд Insectivora – Насекомоядные

Насекомоядные – самые примитивные из современных плацентарных млекопитающих. Характерной особенностью этих мелких животных является вытянутый в хоботок нос. На их примитивность указывают следующие особенности: передний мозг небольшой, но с развитыми обонятельными долями, не имеет извилин. Его полушария не закрывают мозжечок, а у некоторых видов даже виден средний мозг, и черепная коробка у них поэтому относительно мала. Зубы слабо дифференцированы. Представителями этого отряда являются ежи, кроты, землеройки (рис. 65), выхохули.

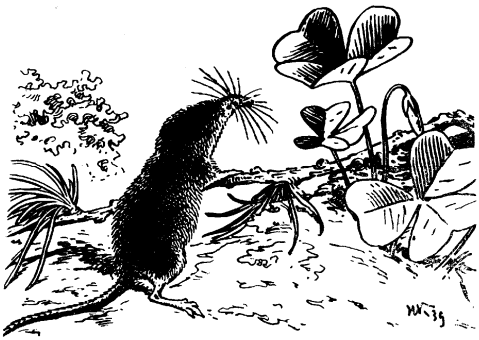

Рис. 65. Малая бурозубка (по Струганову, 1985)

Наибольшее влияние на почву оказывают кроты и землеройки. Кроты живут постоянно в почве, прорывая длинные галереи, а землеройки преимущественно в подстилке и верхних слоях почвы.

Значение насекомоядных

Копая длинные галереи ходов под землёй, кроты повышают аэрацию почвы. Кроме того, почва получает более глубокое увлажнение от летних дождей. Питаясь личинками фитофагов, кроты снижают их угнетающее действие на корневую систему растений, что благоприятно сказывается на росте трав и прочих растений.

В то же время кроты (рис. 66) имеют и отрицательное значение для почвы. Оно связано с выеданием ими дождевых червей, вносящих существенный вклад в создание гумуса и структуры почвы. В культурных посадках они могут вызвать угнетение растений, так как, прокладывая ходы, могут подрывать корни кустарников, плодовых деревьев.

Землеройки более мелкие по сравнению с кротами. Обычно ведут ночной образ жизни, активно собирая в подстилке или самых верхних слоях почвы живой корм. В огромном количестве поедают насекомых и их личинок, могут нападать даже на более мелких, чем они сами, позвоночных животных. Их экскременты и пищевые остатки попадают в почву, где подвергаются окончательному разложению другими живыми организмами. Землеройки имеют

обычно высокую численность, и их значение для круговорота веществ в биоценозах с умеренным климатом в лесной зоне может быть, по сравнению с кротами, более существенным.

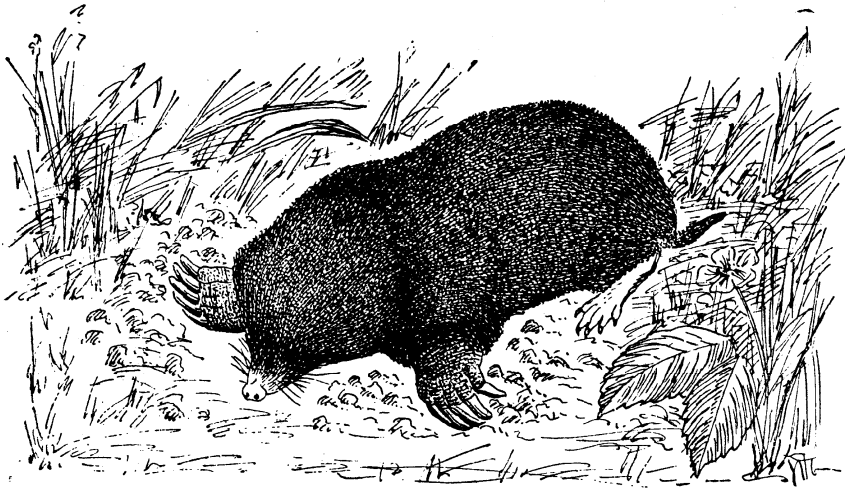

Рис. 66. Крот (по Огневу, 1945)

Отряд Rodentia (Glires) – Грызуны

По числу видов грызуны – самый большой отряд, насчитывающий более 2 500 видов разнообразных по размерам животных, преимущественно мелких и средних (рис. 67). Главным отличительным признаком является наличие на верхних и нижних челюстях по одной паре резцов, имеющих искривлённо-долотообразную форму и постоянный рост. Корни резцов, а у большинства видов и корни остальных зубов незамкнутые, поэтому зубы могут расти постоянно. Клыки никогда не развиваются, поэтому между резцами и коренными имеется значительный промежуток – диастема. Коренных зубов у грызунов 3–4 пары. Обитают грызуны в разнообразных условиях, есть виды, связанные с деревьями, водой, с верхними и более глубокими слоями почвы.

Рис. 67. Полевая мышь (по Иголкину и Шубину, 1975)

Большинство видов имеет небольшие размеры, но есть и довольно крупные. Как правило, грызуны растительноядные, но есть и всеядные виды. Богаты видами семейства полевок и мышиных, которые в лесной зоне могут быть очень многочисленными. Высока их роль в поддержании природно-очаговых заболеваний.

В лесостепях, степях и пустынях обитают землерои, имеющие большое значение для почвы, – слепыш, цокор, слепушонки; кроме них широко распространены сурки и суслики. Все они являются фитофагами и питаются подземными или надземными частями растений.

Значение грызунов

Подземные полёвки очень хорошо разрушают дернину, переуплотнение которой опасно для биоценоза, увеличивая водопроницаемость. Кроме того, они обогащают почву органическими веществами.

Суслики, обитающие в подземных норах, обычно селятся колониально и могут оказывать существенное влияние на почву в районе гнездования. Так, малый суслик в глинистых пустынях при высокой численности может существенно преобразовать почвенный слой. При плотности нор около 700 на 1 га их выбросы из нор образуют так называемые сусликовины, площадь которых составляет до 20% всей поверхности, занятой этими грызунами. В весовом отношении вынос грунта из глубоких слоёв составляет до

103 т/га. В выбросах много Ca, Mg, Na и других веществ, к ним на сусликовинах присоединяется N и другие вещества из органических остатков жизнедеятельности грызунов. Поэтому выбросы около нор лучше заселяются растениями, и там они более развитые, что ускоряет почвообразовательные процессы, но есть и угроза засоления почвы. Несмотря на то что суслики изымают от 10 до 38% урожая растительности, общая продуктивность биоценоза за счёт обогащения почвы не снижается.

Слепыш в местах своего обитания в толще гумусового горизонта роет кормовые ходы, в которых питается сочными корнями растений. В Центрально-чернозёмных областях слепыш на 1 га площади в среднем выносит до 10 $м^3$ земли в виде 30–500 земляных куч. Считается, что весь гумусовый слой они перепахивают за 250–500 лет.

Алтайский цокор, распространённый в степях Алтая, Западной Сибири и в Восточном Казахстане, тоже питается подземными частями растений, а животную пищу употребляет в небольших количествах. Он создаёт сложную систему ходов и тоннелей, выбрасывая лишнюю почву наверх. Расстояние между кучками составляет не более 1 м. Пищевые и прочие отходы поступают в почву, повышая её плодородие, а многочисленные ходы зверьков способствуют аэрации почвенного покрова.

Значение других растительноядных млекопитающих

В тайге Западных Саян северная пищуха (отряд зайцеобразных) довольно многочисленна по старым гарям и вырубам. При плотности 40–60 зверьков/га перекапывается в поисках пищи до 5% от всей площади. В перекопах наблюдается увеличение количества азота в нижних горизонтах на глубине 10–15 см, где уменьшается кислотность почвы. На всей территории обитания пищух в целом за счёт остатков корма и помёта в почве на 12–15% увеличивается количество азота.

Растительноядные млекопитающие употребляют очень много фитомассы на луговых, степных пастбищах. Определено, что грызуны за 100 дней изымают в среднем 4 $г/м^2$ фитомассы, а домаш-

ний скот – 80 г/м^2 (для сравнения: беспозвоночные, главным образом насекомые, – 17 г/м^2), но не всё съедается, значительная часть теряется и остаётся на поверхности почвы. У грызунов потери составляют до 95%, у насекомых – до 83%, а у домашнего скота – 50%. Эти растительные остатки подвергаются более быстрому разложению и поступают в почву. Млекопитающие в виде непереваренных остатков выделяют от 10 до 40% потреблённого растительного корма в форме различных соединений (органических и минеральных), а также аммиака, мочевины, метана, углекислого газа и др. Среди этих выделений много растворов в форме, доступной для растений.

В целом млекопитающие при оптимальной нагрузке на биоценоз высвобождают до 49% химических веществ, связанных в надземной части растительной органики, возвращая их в биологический круговорот.

Положительный эффект наблюдается и в следующем: кабаны в поисках пищи очень много копают, ломают, уничтожают, но оказалось, что это кажущееся разрушение биоценоза способствует восстановлению кормовых злаков на пастбищах. В лесах такая деятельность кабанов приводит к восстановлению первичной растительности. Следует учитывать и положительное влияние всех фитофагов, которое заключается в том, что экскременты животных ускоряют на 20% разложение листового опада.

БИОТИЧЕСКОЕ СООБЩЕСТВО ПОЧВ

Живые организмы и их неживое (абиотическое) окружение нераздельно связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии. Это единство включает в себя все организмы (сообщества) на данном участке поверхности земли, которые взаимодействуют с физической средой (где почва имеет большое значение) таким образом, что поток энергии создаёт чётко определённую трофическую структуру. Видовое разнообразие создаёт и круговорот веществ, т.е. обмен веществ между биотической и абиотической частями внутри этого единства. Можно считать, что это единство представляет собой экологическую систему (экосистему).

С точки зрения *трофических отношений* экосистема имеет два основных компонента, которые обычно частично разделены во времени и пространстве.

1-й компонент является ***автотрофным***. Для него характерны фиксация световой энергии и с её помощью построение разнообразных сложных органических веществ на основе простых неорганических. Фотосинтезирующими организмами ежегодно создаётся 100 млрд тонн органического вещества и почти столько же окисляется, т.е. используется другими организмами в энергетических (метаболических) обменных процессах. При этом большая часть органических веществ поступает в *детритные пищевые цепи*.

2-й компонент является ***гетеротрофным***. Питаясь продуктами, созданными автотрофными организмами, он утилизирует их частично для извлечения из них энергии и перестраивая их для собственных нужд, что приводит в конечном итоге к разложению сложных веществ на простые неорганические соединения. Но ни один вид *сапротрофов* не может осуществить полное разложение даже мёртвой органики. Многообразное и многочисленное гетеротрофное население, действуя совместно, способно производить полное разложение до конечных продуктов.

В целом сообщество почв имеет очень сложный структурный состав. В его состав входят живые и неживые компоненты. ***Неживые компоненты***:

1. Неорганические вещества, включающиеся в круговорот веществ, наиболее важными из которых являются C, N, CO_2, H_2O, Ca, K, Na, P и др.

2. Органические неживые соединения – белки, углеводы, липиды, гуминовые вещества, которые связывают биотическую и абиотическую части экосистемы.

3. Климатический режим – температура, влажность, солнечная инсоляция, давление, ветер и т.д.

Живые компоненты включают:

1. ***Продуценты***, представляющие собой автотрофные организмы, главным образом зелёные растения, которые способны создавать пищу из простых неорганических веществ.

2. ***Макроконсументы*** **(*фитотрофы*)** – гетеротрофные организмы, главным образом животные, которые поедают другие организмы или частицы органического вещества.

3. ***Микроконсументы*** **(*сапротрофы*)** – преимущественно бактерии и грибы, которые разрушают сложные соединения мёртвой протоплазмы, поглощают некоторые продукты разложения и высвобождают неорганические питательные вещества, пригодные для использования продуцентами, а также образуют органические вещества, способные служить источниками энергии, ингибиторами или стимуляторами для биотических компонентов экосистемы.

В экосистеме идут процессы:

– поддерживающие потоки энергии;

– сохраняющие относительно строгие пищевые цепи;

– самоуправления.

Экосистема имеет определённые свойства:

– пространственно-временное разнообразие структуры;

– круговороты питательных элементов, так называемые биогеохимические круговороты;

– развитие и эволюция.

Одним из самых общих признаков экосистемы любого плана (наземных, пресноводных, морских, искусственных) является

взаимодействие автотрофных и гетеротрофных компонентов. Очень часто эти организмы и осуществляемые ими функции в определённой степени разделены в пространстве, располагаясь ярусами.

Автотрофный метаболизм наиболее интенсивно проходит в верхнем ярусе, т.е. в зелёном поясе, там, где наиболее доступна световая энергия. *Гетеротрофный метаболизм* преобладает внизу, в почвах и отложениях. Здесь накапливается органическое вещество. Функционирование авто- и гетеротрофов частично разделено и во времени. Обычно гетеротрофы используют продукцию автотрофов по истечении некоторого времени. Например, в лесной экосистеме фотосинтез доминирует в листовом пологе, но лишь небольшая часть его продукта используется немедленно самими деревьями, гетеротрофами и паразитами. Большая часть синтезированных веществ, сосредоточенных в листьях и запасных питательных веществах, находящихся в семенах и корнях, попадает со временем в подстилку, где используется системой гетеротрофных организмов.

Названные выше три живых компонента экосистемы (продуценты, макроконсументы (многоклеточные животные фитофаги, гетеротрофы) и микроконсументы (микроорганизмы гетеротрофы, тяготеющие к гниющим органическим веществам) и её более дробные элементы (биоценозы, биотопы и т.д.)) являются *функциональными царствами природы*. Разделение на функциональные царства происходит на основе типа питания и используемого источника энергии. Они не являются систематическими категориями природных царств животных.

В экосистеме не всё однозначно: некоторые виды организмов занимают промежуточное положение, другие способны изменять тип питания в зависимости от условий среды. Разделение гетеротрофов на крупные (макроконсументы) и мелкие (микроконсументы) консументы хотя и условно, но оправдано практическими соображениями, так как методы их изучения различаются.

НЕКОТОРЫЕ СВОЙСТВА МИКРО- И МАКРОКОНСУМЕНТОВ

Гетеротрофные *микроконсументы* (бактерии, грибы и т.д.) относительно неподвижные, так как обычно заключены в разлагаемую ими среду и очень мелкие по размерам, но обладают высокой интенсивностью метаболизма и скоростью оборота. Морфологически они специализированы в меньшей степени, чем в биохимическом отношении, здесь они сверхразнообразные, поэтому при помощи визуального наблюдения или подсчёта их численности трудно установить их истинную роль в экосистеме. Специальные методы позволяют выявить их большое значение в экосистеме.

Организмы, которые относятся к *макроконсументам*, получают необходимую энергию для процессов жизнедеятельности путём переваривания органической материи в виде частиц, представляют собой животных в широком смысле этого слова. Они развиваются в направлении морфологической адаптации к активному поиску и сбору пищи, что сопровождается развитием сложной нервной и соответственно сенсорно-двигательной систем, а также высокоорганизованных систем пищеварения, дыхания, кровообращения.

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Перенос энергии, заключённой в химических связях пищи от её источника – растений, через ряд организмов, происходящий путём поедания одних организмов другими, называют пищевой цепью, которая формируется трофическими связями. При каждом очередном переносе большая часть (80–90%) потенциальной энергии теряется в результате перехода её в тепло и рассеивания.

Это очень ограничивает возможное число этапов или звеньев цепи, обычно хорошо прослеживаются 4 звена (этапа) и редко – 5. Чем ближе организм к началу пищевой цепи и, следовательно, чем короче она, тем больше он имеет доступной энергии.

Пищевые цепи можно разделить на 2 основных типа – *пастбищные и детритные*.

Пастбищные цепи начинаются с зелёного растения, идут далее к растительноядным животным – фитофагам и заканчиваются

хищниками разного уровня, которые питаются животными-фитофагами и самими хищниками.

Детритные цепи начинаются от мёртвого органического вещества, идут к микроорганизмам, которые ими питаются, и детритофагам. Часто отделить микроорганизмы от истинных детритофагов невозможно из-за их большой взаимосвязи при утилизации мёртвой органики. Затем в пищевую цепь включаются хищники, которые поедают как детритофагов, так и микроорганизмы. Пищевые цепи не изолированы одна от другой, они тесно переплетены. Их сплетение часто называют *пищевой сетью*, или *сеткой*.

В сложном природном сообществе организмы, получающие пищу из растений через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню. Следовательно, ***зелёные растения*** занимают 1-й трофический уровень и являются ***продуцентами*** (создающими органические молекулы за счёт энергии света). Травоядные животные представляют 2-й уровень и являются ***первичными консументами***. Хищники, поедающие травоядных, принадлежат 3-му уровню – ***вторичные консументы***. Хищники, поедающие хищников, – 4-му уровню – ***третичные консументы***. Следует учитывать, что трофическая классификация делит на группы животных независимо от их систематического положения, поэтому в одну группу входят различные беспозвоночные и позвоночные животные, которые объединяются лишь по параметрам жизнедеятельности.

Кроме того, популяции одного и того же вида могут занимать один или более трофических уровней, так как способны использовать несколько источников энергии. Ярким примером служат некоторые синантропные мухи. Имаго и личинки, например домашней мухи, могут питаться углеводами растительного происхождения и белками, жирами животного происхождения, кроме того, способны усваивать гниющую мёртвую органику различного происхождения, т.е. эти мухи занимают 2-й трофический уровень, являясь консументами первого порядка в пастбищных пищевых цепях, и 3-й, трофический уровень, являясь консументами второго порядка при извлечении энергии из гниющих органических веществ животного происхождения в детритных пищевых цепях. Некоторые животные, являющиеся хищниками (3-й трофический уровень, вторичные консументы), периодиче-

ски переходят к питанию пищей растительного происхождения, т.е. становятся первичными консументами (2-й трофический уровень). Таковым является, например, бурый медведь. Человек тоже занимает 2 трофических уровня.

Надо учитывать, что вторичная продуктивность на каждом последующем трофическом уровне консументов составляет около 10% от предыдущей, а на уровне некоторых хищников – около 20%. Поэтому пищевые цепи не могут состоять из большого числа звеньев. Чем ближе животное к началу цепи, тем больше у неё ресурсов и тем многочисленней они могут быть.

В различных экосистемах пастбищные и детритные цепи могут быть неравноценны. Так, в морском сообществе поток энергии через пастбищную цепь больше, чем через детритную. В сухопутных – всё наоборот: например, в лесу 90% и более чистой первичной продукции обычно используется через детритную пищевую цепь. На интенсивно используемом пастбище или лугу 50% и более чистой продукции может уйти в пастбищную цепь, но не вся пища, съеденная пасущимися и другими животными, в первую очередь насекомыми, усваивается. Часть её в виде прямых потерь и непереваренных остатков уходит в детритную пищевую цепь. Поэтому степень влияния травоядных на сообщество зависит не только от скорости удаления ими живых растений или их частей, но и от процента усвояемой энергии пищи.

Чрезмерное удаление травоядными или человеком (30–50%) годового прироста растительности может уменьшить способность экосистемы сопротивляться стрессу, так как происходит обеднение почвы минеральными элементами, необходимыми для растений.

Если прямое потребление живых растений совершенно отсутствует, то детрит может накапливаться быстрее, чем идёт его разложение микроорганизмами и животными детритофагами. Это замедляет круговорот минеральных веществ и, кроме того, система становится пожароопасной. Накопление неразложившегося опада в луговых биоценозах может привести к ухудшению проникновения осадков и воздуха в почву, что отрицательно скажется на росте и развитии трав и приведёт к резкому уменьшению продуктивности биоценоза.

В естественных условиях чрезмерное накопление опада происходит крайне редко, так как существует мощная детритная пищевая цепь. Потребители детрита, в отличие от пасущихся травоядных, с точки зрения трофических уровней представляют собой смешанную группу. Детрофаги получают некоторую часть энергии прямо из растительного материала, большую часть энергии – вторично от микроорганизмов и часть – третично через хищничество.

Достаточно много видов животных, которые питаются одинаковой по внешним признакам пищей. Такое явление получило название *синтрофия*. При синтрофии виды практически не конкурируют за источник энергии, так как они часто распределяют сферы своего обитания и объекты питания либо во времени, либо в пространстве. Если же есть настоящая конкуренция, то один из конкурирующих видов будет вытеснен или истреблён. Это явление получило название «принцип Гаузе» (по фамилии автора, сформулировавшего этот принцип), который гласит: если два конкурирующих вида существуют в стабильных условиях, то это происходит благодаря дифференциации ниш, т.е. разделению реализованных ниш этих видов. Если такой дифференциации не происходит или если ей препятствуют условия среды, то один из конкурирующих видов будет истреблён или вытеснен другим.

Многие животные при утилизации пищевых веществ оказываются связанными последовательностью в питании: одни начинают питаться, а другие – заканчивают. Например, саранчовые поедают травянистые растения, частично извлекая из них энергию; непереваренные остатки выбрасываются в виде экскрементов на почву, где они подвергаются в значительной степени окончательному разложению микроорганизмами, у которых может быть своя видовая последовательность участия в этом процессе.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ И ЖИВОТНЫХ

Почвенные организмы неразрывно связаны друг с другом не только местом обитания, но главным образом трофическими связями. Многоклеточные животные никогда, за редким исключени-

ем, как, например, австралийский дождевой червь *Megascolides australis* длинной до 3 м, не имеют больших размеров. Насекомые и их личинки – от миллиметров до нескольких сантиметров, а позвоночные – до десятков сантиметров в длину.

Очень часто многоклеточные, частично разрушая покровы отмёрших стеблей, листовых пластинок, опавших листьев, открывают вход внутрь микроорганизмам, простейшим, бактериям, грибам и т.д., которые завершают процесс разложения. Бактерии, грибы и простейшие, которых в почве обычно по биомассе больше, чем многоклеточных организмов, даже все вместе не могут быстро разложить опад. Без участия насекомых и дождевых червей растительный опад не разлагается в течение 5–8 лет. Особую роль имеют панцирные клещи, которые способствуют разложению хвои, ускоряя его в несколько раз (до 4). Повреждённые панцирными клещами покровы хвоинок быстро заселяются микроорганизмами, которые в 2 года завершают её разложение и возвращение минеральных веществ в круговорот. Экскременты животных могут быть источником энергии для некоторых многоклеточных: червей, личинок насекомых и т.д.

Кроме того, экскременты почвенных беспозвоночных могут участвовать в образовании структуры почвы и быть основой для образования гумуса. Прогумусообразователями являются коллемболы, личинки многих мух, особенно тех, кто тяготеет к сапрофагическому питанию. Выделяемые ими вещества довольно быстро с помощью микроорганизмов преобразуются в гумус. Кольчатые черви сами создают гумус, но его формирование не обходится без микроорганизмов, постоянно обитающих в его кишечном тракте, которые не только помогают кольчецам извлекать энергию из мёртвой органики, от опада до перегноя, но и способствуют накоплению гумусовых кислот и формированию самого гумуса. При питании личинок различных дендрофагов древесиной тоже не обходится без участия микроорганизмов. Даже когда животные питаются почвенными или сапробиотическими микроорганизмами, они не снижают их численность, а наоборот, стимулируют их жизненные процессы, что приводит к быстрому нарастанию не только обилия, но и их общей активности.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ ПОЧВ

Почва является основой для формирования сообщества организмов, и это формирование осуществляется за счёт межвидовых связей, которые определяют структуру, т.е. упорядоченность строения сообщества. В результате образуется сообщество, или биоценоз, как исторически сложившаяся устойчивая совокупность популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию на однородном участке территории.

Популяция – это форма существования вида. Популяции обычно более или менее изолированы одна от другой. В качестве разделяющих могут выступать естественные преграды: горы, крупные реки, пространства с непригодными условиями существования и т.д. Для каждой популяции того или иного вида характерны определённые условия (экологические) её существования, такие как температура, влажность, состав атмосферы или гидросферы (для водных организмов), кормовые ресурсы, конкуренты, паразиты. Изменение любого параметра может отрицательно или положительно сказаться на основных параметрах, которыми обязательно обладает популяция. Для популяции характерны определённые признаки, характеризующие её с экологических точек зрения: *плотность, численность, рождаемость*, *смертность и возрастная структура*.

Численность особей в популяции, или биомасса, на единицу площади или объёма зависит от многих факторов, но обычно важнейшим из них являются кормовые ресурсы. Поэтому наблюдаются колебания численности фитифагов в урожайные и неурожайные годы, хотя интенсивность размножения зависит от абиотических и биотических факторов. При этом температура большее значение имеет для пойкилотермных (холоднокровных) животных. Антропогенный фактор тоже может влиять на колебания численности популяции, но чаще в сторону её понижения. Есть и противопо-

ложные примеры. Так, образование больших площадей под залежами в результате сокращения посевных земель привело в ряде районов к резкому увеличению численности саранчовых. В ряду «фитофаг – хищник» колебания численности хищника идут всегда за таковым фитофага. На популяцию могут влиять и паразиты. Например, если в популяции животных исчезли характерные для вида паразиты, то это обычно приводит к резкому увеличению численности, а это, в свою очередь, ведёт к резкому снижению доступного корма. В результате недоедания в конечном итоге численность популяции падает.

Длительная история развития того или иного биоценоза приводит к стабилизации видового состава животных, растений и почвы. Примером стабильных биоценозов являются длительно существующие дубравы, биоценозы соснового, берёзового лесов, луга, озёра, пруды и т.д. Составными частями любого биоценоза являются фитоценоз (совокупность растительных организмов), зооценоз (животных) и микробоценоз (бактерий, грибов, одноклеточных водорослей и прочих микроорганизмов).

Следует отличать биоценоз (сообщество) от биотопа. Биотопом принято называть участок земной поверхности с однородными условиями обитания (почва, климат, влага и т.д.), занимаемый тем или иным биоценозом.

Биоценоз имеет определённую ***экологическую структуру***. В её состав входят:

1. ***Видовая структура*** – разнообразие видов, соотношение численности или биомассы всех входящих в биоценоз популяций. Виды организмов имеют неодинаковые требования к среде, поэтому в разных экологических условиях (для почвы – её типы) формируется неодинаковый видовой состав организмов (растений и животных). В конкретном биотопе при отсутствии влияния на него антропогенного фактора будет свой относительно устойчивый в видовом отношении биоценоз. Есть очень богатые видами биоценозы, которые главным образом находятся в тропиках, самые бедные – в тундре.

В любом биоценозе есть виды, доминирующие по численности (доминанты). Роль доминантов различна у животных и растений.

У растений доминанты являются создателями (строителями) сообщества – *эдификаторами*. В лесу это виды деревьев, на низинных болотах – осоки, в верховых болотах – мох сфагнум, в степях – ковыль и типчак.

Животные редко бывают эдификаторами, но сурки, суслики, поселяясь колониями, определяют характер ландшафта, микроклимат и условия произрастания трав. Доминанты не всегда являются абсолютными, их в биоценозе может быть несколько, другие виды тоже вносят свою лепту в создание и поддержание структуры биоценоза.

Показателями видовой структуры являются: обилие каждого вида, проекционное покрытие поверхности земли растениями, встречаемость видов и их биомасса.

2. ***Пространственная структура*** определяется прежде всего сложением фитоценоза. Фитоценоз, как правило, достаточно хорошо разграничен в пространстве (по вертикали и горизонтали), а иногда и во времени, на элементы структуры, или *ценоэлементы*. К ценоэлементам относят ярусы, микрогруппировки (микроценозы, парцеллы, стации). Эти элементы (ярусы, парцеллы и т.д.) разграничивают биоценоз по вертикали и горизонтали. Вертикальное разграничение определяется прежде всего количеством света, но может иметь значение и влажность воздуха. В широколиственном лесу можно выделить до 5–6 ярусов, в том числе до 3 ярусов нижнего приземного уровня, включающих в себя высокие травы, низкотравье и мхи на земле.

У растений нижних ярусов есть адаптация к недостатку света (не более 7–10% от всего, падающего на вершины). Адаптация достигается путём увеличения пигмента, находящегося в хлоропластах, что вызывает более тёмное окрашивание растений нижних ярусов. К тому же у растений может появиться сезонный ритм фотосинтеза, т.е. быстрая вегетация в ранневесенний период, когда листья верхних ярусов ещё не полностью распустились.

Животные тоже обычно распределены по ярусам: для гнездования, сбора корма и прочих процессов жизнедеятельности.

Подземная ярусность фитоценоза, как правило, отсутствует, но животный мир и микроорганизмы могут иметь ярусное распреде-

ление по почвенным горизонтам; при этом границы ярусов обычно весьма условны и подвижны, так как животные очень зависят от ряда параметров почвенного слоя, в первую очередь от влаги и состава газов.

Расчленённость в горизонтальном направлении свойственна практически всем биоценозам. Происходит это вследствие неоднородности почвенных условий, форм и роста растений, деятельности животных и антропогенного воздействия (рубка леса, выпас скота, рекреационные нагрузки).

Кроме трофической структуры в биоценозе организмы связаны также рядом других отношений, такими как *топические*, *форические* и *фабрические*.

Топические отношения (связи) – когда один вид служит местом для поселения другого. Примером таких отношений могут быть поселение птиц на деревьях, кустарниках или мхи на стволах и т.д.

При *форических* отношениях организм одного вида способствует перемещению организма другого. Например, млекопитающие, птицы и некоторые пресмыкающиеся расселяют клещей, блох. Виды, употребляющие в качестве пищи плоды, выбрасывают с экскрементами семена ряда растений или переносят на значительные расстояния семена, зацепляющиеся за шерсть, перья.

Фабрические связи предполагают использование одним видом другого для строительства своего жилья, убежища, гнезда, развешивания ловчих сетей и т.д. Обычно в качестве строительного материала или опорных конструкций используются растения. Яркий пример таких отношений – бобр, строящий плотины и свои хатки из прибрежных деревьев и сучков.

Все сочлены биоценоза каким-либо образом всегда связаны друг с другом не только приведёнными выше взаимоотношениями, но присутствуют ещё и межвидовые конкурентные связи за пищу, свет, воду и минеральные вещества почвы.

Биоценоз и биотоп вместе составляют *биогеоценоз*. Этим термином принято называть однородный участок земной поверхности с определённым составом живых организмов (биоценоз) и условиями среды обитания (биотоп), объединённых обменом веществ и энергии в единый природный комплекс.

Часто такие комплексы называют *экосистемой*. Биогеоценоз и экосистема – понятия сходные, но нетождественные. Понятие «экосистема» не имеет ранга и размерности, поэтому оно применимо к простым комплексам, например таким, как гниющий пень, муравейник, к искусственным образованиям – аквариум, пруд, лужа, а также к сложным естественным комплексам организмов. Биогеоценоз, в понимании В.Н. Сукачёва, отличается от экосистемы определённостью своего объёма. Экосистема может охватывать пространства любой протяжённости – от капли воды до биосферы в целом. Биогеоценоз – это экосистема, границы которой определены характером растительного покрова, т.е. определённым фитоценозом.

Биогеоценоз функционирует как целостная самовоспроизводящаяся, саморегулирующаяся система. **В состав биогеоценоза** входят следующие компоненты:

1) ***неорганические вещества***, включающиеся в круговорот (соединения углерода, азота, кислорода, воды и минеральных солей);

2) ***климатические факторы*** – температура, освещённость, влажность;

3) ***органические вещества*** – белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды и т.д.;

4) ***продуценты*** – автотрофные организмы;

5) ***консументы*** – гетеротрофные организмы, прежде всего растительноядные и плотоядные;

6) ***редуценты*** – гетеротрофные организмы, которые разрушают остатки мёртвых растений и животных, превращая их в минеральные соединения.

Организмы в биогеоценозе связаны общностью энергии и питательных веществ. Необходимым условием его существования является постоянный приток энергии извне, в качестве источника которой выступает солнце. Энергия света поглощается фотосинтезирующими растениями и некоторыми простейшими, бактериями и цианобактериями. Запасённая энергия используется ими и другими организмами биогеоценоза. Гетеротрофы высвобождают энергию, разлагая органические вещества до конечных продуктов в виде углекислого газа, воды, минеральных веществ, которые вновь используются зелёными растениями и другими автотрофами.

Таким образом, основу биогеоценоза составляют автотрофные организмы – продуценты. Переток энергии в биогеоценозе осуществляется в цепях питания. В случае, когда не все минеральные вещества, необходимые для питания растений, ими используются, происходят их накопление в почве и её развитие.

ПОНЯТИЕ О ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРАХ

Любой биогеоценоз и организмы, входящие в его состав, подвергаются воздействию трех типов экологических факторов: абитических, биотических и антропогенных.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

К группе абиотических факторов относятся воздействия неживых компонентов природы на живые системы, их насчитывают 7 видов.

1. ***Температура***. Является одним из важнейших компонентов экосистемы. Диапазон сохранения жизни известных организмов лежит в пределах от –200°С до +100°С, но активная жизнь возможна только при положительных температурах от 0°С до +40–45°С; лишь немногие микроорганизмы сохраняют активность при температурах около +100°С. Отрицательные температуры большинство организмов может переносить в стадии покоя и лишь после особой подготовки (переход в цисту у одноклеточных, споры у микроорганизмов, спячка или диапауза у высших животных и растений). Для обитателей умеренных широт важное значение приобретает колебание температуры в диапазонах «день – ночь» или «весна – лето – осень». В ряде случаев эти колебания важны для нормального роста и развития организма насекомого или растения. Закономерные колебания температуры обеспечивают заблаговременную подготовку многих животных для переживания ими низких температур.

2. ***Свет***. Свет солнца, достигающий поверхности земли, имеет длину волн в диапазоне 0,3–10 мкм (300–10 000 нм, или 3 000–100 000 Å). Для растений наиболее важен лишь отдельный диапазон волн; это области сине-фиолетовая (500 нм) и оранжево-

красная (600–700 нм). Человек видит свет в диапазоне 390–760 нм, для него важен диапазон 300–400 нм (ультрафиолетовая область), которая стимулирует синтез витамина D в коже.

Растения различаются по требованиям к интенсивности света:

– *светолюбивые* (хлебные злаки, тропические деревья и травы);

– *теневыносливые* (к ним относятся растения, которые лучше растут при прямом свете, но выносят и затенение, например лесообразующие породы: берёза, осина, сосна; травы: земляника, зверобой и др.);

– *тенелюбивые* (для них нормальные условия создаются при затенении, прямой свет угнетает их).

Различаются животные и растения и по отношению к продолжительности светового периода. Есть виды, для которых освещение не должно быть более 12 часов в сутки (редиска, редька), и виды длиннодневные, нуждающиеся в освещении более 12 часов. Изменение соотношения времени дня и ночи может быть пусковым сигналом для жизненно важных функций (размножение, созревание семян или функционирование половых желёз животных).

3. ***Вода***. Она имеет наибольшее значение для всего живого. Источником воды для всех организмов в конечном счёте являются атмосферные осадки, водоёмы, подземные воды, но в некоторых случаях роса и туман.

В зависимости от количества осадков, выпадающих за год, выделяются соответствующие зоны:

– 0–250 мм/год – пустыня;

– 250–750 мм/год – степь, саванна или редколесье;

– 759–1250 мм/год – сухой лес;

– более 1250 мм/год – влажный лес.

Неравномерность поступления воды вызывает в субтропиках влажный или сухой сезон. В зависимости от этого наступают соответствующие стадии вегетации у растений, ритм развития у животных. Для защиты от недостатка влаги у растений существуют приспособления в виде длинных корней, воскового покрытия листовых пластинок или изменения листьев, а крупные животные при засухе часто прибегают к миграциям.

Солёность воды водоёма определяет возможности жизнедеятельности тех или иных организмов, поэтому существуют пресноводные, морские и переходные организмы.

Солёность среды на суше зависит от концентрации растворённых солей, которые в определённых концентрациях являются источником питания растений, а в больших – угнетают растения и вызывают засоление почвы.

4. ***Барометрическое давление и состав атмосферного воздуха***. Нормальная жизнедеятельность многих видов животных проходит при нормальном атмосферном давлении 720–740 мм рт. ст. При снижении давления падает количество кислорода в воздухе, что для многих животных опасно, но низшим животным низкая концентрация кислорода не ограничивает их жизнеспособности. Многие почвенные животные также мало зависят от низких концентраций кислорода. Для растений более важен углекислый газ: чем его больше в атмосфере, тем для них лучше. Снижение барометрического давления в сочетании с уменьшением содержания кислорода в атмосфере приводит к ограничению проникновения некоторых видов животных в горы.

5. ***Устойчивый ветер***. Сильные частые ветра могут формировать растительное сообщество и животное население, делая невозможным произрастание одних форм и изменение кроны других. Некоторые животные не могут жить в таких местах.

6. ***Пожары***. В естественных лесах умеренной зоны нет пространств, где бы регулярно через каждые 200–400 лет не возникали пожары без вмешательства человека. Пожары – это естественный компонент природы. Естественные пожары возникают в результате чрезмерного накопления неразложившихся отходов растений.

Низовые пожары имеют больше положительных моментов, чем отрицательных, так как происходят: минерализация почвы веществами, необходимыми для растений, изреживается подрост, уменьшается запас горючего материала в биогеоценозе, биотопе, что уменьшает вероятность верхового пожара, который очень опасен для биотопа. Верховой пожар уничтожает всё живое. Восстановление биоценоза начинается практически с нуля, хотя почвен-

ный слой сохраняется. К тому же, если ландшафт неровный, а осадков много и они обильные, возникает эрозия почвы и происходит смыв всего или большей части почвенного слоя, и тогда восстановление биоценоза затягивается на тысячелетия.

7. ***Почва***. Почва является продуктом совместной деятельности геологических и биологических процессов. Однако сформировавшаяся почва начинает выступать самостоятельным абиотическим фактором, так как от структуры почвы, её химического состава, подвижности и формы, используемых растениями компонентов зависит возможность развития тех или иных растений и, соответственно, жизни тех или иных животных.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

К биотическим факторам относят компоненты живой природы, которые прямо или косвенно воздействуют на организмы.

1. ***Конкурентные взаимоотношения***. Конкуренция наблюдается, когда особям нужны одинаковые пища, места обитания, гнездостроения и т.п. Например, многим копытным, грызунам, саранчовым требуется одинаковая пища. Конкуренция может быть внутривидовая, т.е. между особями одного вида, и межвидовая, когда конкурируют разные виды. Животные обычно стараются избегать прямой конкуренции. Например, два близких вида инфузорий-туфелек, обитая вместе, держатся на разных уровнях и питаются разными объектами. Так, в искусственной среде, в пробирке, *Paramecia aurelia* держится в толще «культурной» среды, питаясь бактериями, а *P. bursaria* концентрируется у дна пробирки и потребляет главным образом дрожжевые клетки.

Растения обычно конкурируют за свет, влагу и минеральные вещества почвы. Конкуренция также бывает внутривидовая и межвидовая.

2. ***Хищничество***. Питание хищников другими, обычно более мелкими животными, приводит к колебаниям численности как жертвы, так и хищника. Хищники обычно используют широкий круг видов животных для своего питания, но среди насекомых есть виды, специализирующиеся на относительно узком круге живот-

ных. Так, среди роющих и дорожных ос обычно имеется довольно узкая специализация. Одни виды используют для прокормления своих личинок пауков, другие – кузнечиков или златок и т.д.

При недостатке пищи хищники переходят к каннибализму или внутривидовому хищничеству, что приводит к резкому снижению их численности и более быстрому восстановлению численности их обычных жертв.

3. ***Антибиоз***. Антибиозом называют такое взаимоотношение между организмами разных видов, когда особи одного вида, чаще путём выделения особых веществ, оказывают угнетающее воздействие на жизнедеятельность особей других видов. Выделяемые вещества имеют разную природу под общим названием антибиотики. Их выделяют грибы, бактерии. Некоторые высшие растения также продуцируют антибиотики или фитонциды, которые способны угнетать микроорганизмы. Таким свойством обладают чеснок, лук, сосна.

4. ***Симбиоз***. Симбиоз – это сожительство организмов разных видов, приносящее пользу хотя бы одному из них. Примером такого сожительства могут служить отношения рака-отшельника и шестилучевого кораллового полипа актинии. Она обычно стремится поселиться на раковине рака, а рак – к тому, чтобы у него всегда на раковине жила актиния, хотя для рака она не имеет большого значения в добывании пищи или обороне.

Сожительство имеет несколько форм:

1) ***мутуализм*** – взаимовыгодный симбиоз. Примеров такого сожительства в природе относительно мало. Самый яркий – отношения водоросли и гриба в лишайниках;

2) ***синойкия***, или ***квартирантство***, – когда одна особь использует другую как жильё для себя или своих потомков, не принося при этом хозяину ни вреда, ни пользы. Синойкия – широко распространённое явление в природе: рыбка-горчак, помещающая свою икру в мантийную полость двустворчатых моллюсков, целая «армия» сожителей в муравейниках, гамазовые клещи в гнездах птиц и млекопитающих и т.д.;

3) ***комменсализм***, или ***нахлебничество***, – сожительство, при котором один вид использует другой как жилище и источник питания, но не причиняет ему вреда;

4) ***паразитизм*** – антагонистическое сожительство разных видов. Один вид живёт и питается за счёт другого, причиняя ему вред, что обычно не приводит к гибели хозяина. Паразитизм – широко распространённое явление. Паразитами являются все вирусы, часть бактерий, грибов. Есть они среди червей и членистоногих. Паразитизм бывает временный и постоянный, наружный и внутренний. Обычно паразитический образ жизни отражается на морфологии вида и его физиологии.

АНТРОПОГЕННЫЙ ФАКТОР

Антропогенный фактор является самым молодым из всех экологических факторов. Он появился в то время, когда человек перешел от собирательства к земледелию. Влияние особенно усилилось в последнее время с развитием промышленности. Человек стал способен менять ландшафт, создавать огромные новые водоёмы для гидроэлектростанций, менять естественные биоценозы на искусственные на огромных площадях и т.д. Влияние человека на природные биоценозы происходит в результате либо непосредственной деятельности человека, либо через созданные им промышленные предприятия.

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКА

Деятельность человека включает разнообразные виды работ и прочих влияний, направленных на удовлетворение самых насущных потребностей человека.

1. Массовое ***посещение лугов***, ***лесов*** с различной целью (отдых, сбор дикорастущих ягод, грибов, лекарственных растений для собственных нужд). Главное влияние на биоценоз осуществляется в результате вытаптывания травянистого яруса, уплотнения верхнего слоя почвы и разрушения подстилки. Это влияние зависит от уровня нагрузки: единичные выходы человека для природы незаметны, но массовые могут коренным образом поменять структуру травянистого яруса.

2. ***Заготовка сена***. Это изъятие травы со значительной площади лугов, что приводит к уменьшению опада и, соответственно, к

уменьшению веществ, возвращаемых в почву, т.е. ведёт к ее обеднению. В результате регулярного выкашивания снижается видовое разнообразие трав, так как не все виды способны восстанавливаться от корневой системы. К тому же на покосе всегда присутствует в большей или меньшей степени уплотнение верхнего слоя почвы.

3. ***Сельскохозяйственная деятельность***. Наибольшее влияние на природные биоценозы оказывает земледелие. В результате распашки земли и высева культурных растений коренным образом меняется растительный покров на огромных территориях, на их месте создаётся искусственный биоценоз. В этих биоценозах значительная часть первичной продукции изымается в виде урожая. В почву с каждым годом возвращается меньшее количество минеральных веществ, почва обедняется, поэтому для поддержания плодородия приходится вносить минеральные и органические удобрения. Применяемые средства защиты культурных растений от конкурентов (сорняков) и нежелательных фитофагов отрицательно влияют и на полезные для агроценозов микро- и макронаселения животных. Может развиваться различного рода эрозия (ветровая, водная) почвы, приводящая к разрушению почвенного покрова – основы биоценоза.

4. ***Заготовка леса***. Наиболее опасна промышленная заготовка леса, так как она коренным образом меняет растительный покров. Восстановление его в результате сукцессионных процессов идет почти с нуля, но всё же с более благоприятного уровня, чем после пожара, так как сохраняется в большей или меньшей степени наземный растительный покров. После удаления деревьев изменённый биоценоз всё же более устойчив к эрозии почвы, чем после пожара.

Индивидуальная заготовка леса в силу её большей выборочности и ограниченности в масштабах оказывает только локальное влияние. Несмотря на нежелательную вырубку деревьев, это в конечном итоге делать необходимо, особенно в перестойных лесах для снижения вероятности возникновения верховых пожаров.

5. ***Населённые пункты***. Любой населённый пункт оказывает заметное влияние на окружающую местность, масштабы влияния коррелируют с размерами и родом основной деятельности населяющих его людей.

Вокруг крупных городов образуется целая система дорог общего пользования и стихийно проложенных, поэтому значительные площади исключаются из экосистемы. Отходы промышленных предприятий влияют на биоценозы. Загазованность от автотранспорта на значительном расстоянии меняет состав воздушной среды, что может сказываться на жизнедеятельности позвоночных. Полигоны бытовых и промышленных отходов также не самым благоприятным образом влияют на окружающие биоценозы. Рекреационные нагрузки в местах отдыха в окрестностях города приводят к уплотнению почвы, обеднению растительного покрова.

Населённые пункты с развитой сельскохозяйственной деятельностью промышленного и индивидуального масштаба имеют почти такое же влияние, как и города, но добавляются влияние выпасов домашних животных на территориях, окружающих поселение человека, и земледелия со всеми вытекающими последствиями для окружающих биоценозов.

ПРОМЫШЛЕННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Промышленная деятельность человека оказывает в основном не прямое, а косвенное воздействие на биоценозы. Оно осуществляется в результате работы промышленных предприятий, производящих необходимую для человека продукцию. Любое производство неизбежно влечет за собой разнообразные отходы в твёрдом, пылеобразном и газообразном виде, которые либо складируются в специальных местах, либо рассеиваются над окружающей местностью. При этом чем крупнее предприятие, что экономически для человека более выгодно, тем более обширна зона рассеивания его отходов. Проведенные специальные исследования по ряду производств показывают, что даже при соблюдении технических норм выбросы оказывают влияние на окружающую среду.

Пылегазовые выбросы сальвинитовых обогатительных фабрик

Главными компонентами выбросов таких фабрик являются легкорастворимые в воде хлориды и сульфаты: калия, натрия, магния, кальция. В радиусе до 2 км отмечается повышение засолённости почв, максимальное – на удалении 0,5–1,0 км.

В зоне воздействия в почве повышается содержание обменных катионов натрия, калия, но падает количество катионов кальция, магния. В почве увеличивается подвижность органических веществ, одновременно ухудшается их качественный состав.

Сравнительное изучение животного населения почв под многолетними травами в зоне воздействия обогатительных фабрик показало, что наиболее важные группы животных увеличивают свою численность. Например, нематод становится больше на 36,9%, щелкунов – на 83,5, дождевых червей – на 50, коллембол – на 57,2, пауков – на 69, но доля почвенных клещей уменьшается на 80,4%. В среднем часть мезофауны увеличивает свою численность на 56,8%, но видовой состав меняется лишь у некоторых насекомых, относящихся к отряду жесткокрылых. У некоторых отрядов меняется состав доминирующих видов. В целом сходство загрязнённых территорий с контрольными, находящимися вне зоны воздействия, довольно высокое – от 43,3 до 65%, оно выше между открытыми лугами и ниже между сосновыми и берёзовыми лесами.

Выбросы комбинатов искусственного волокна

При преимущественном содержании в выбросах катионов радиус воздействия выбросов таких комбинатов составляет до 13 км. Влияние, оказываемое таким производством, различно: например, щелкуны не любят эти выбросы, их количество уменьшается в 2,5–8,3 раза, а долгоносиков становится больше. В зависимости от удаления сходство фаун загрязнённого и контрольных биотопов находится в области 50%.

При присутствии в выбросах комбинатов искусственного волокна значительной доли серы на загрязнённых территориях меняется видовой состав нематод в основном за счёт исчезновения фитофагов. Орибатиды сокращают видовое разнообразие в березняках с 39 до 28 видов. Падает их численность с 32 400 до 25 200 экз./м^2. Уменьшается численность и дождевых червей, обитающих в подстилке и верхнем слое почвы, со 103 до 34,3 экз./м^2, но почвенные черви, обитающие глубже, не страдают от загрязнения, и их становится несколько больше.

Химические производства

В состав газообразных отходов входят самые разнообразные вещества. При наличии в выбросах серного ангидрида, пыли, аммиака, непредельных и ароматических углеводородов, серной кислоты, цикланогексана, циклогексанола, паров кокролактама в зоне влияния и на удалении нескольких километров наблюдается буйство азотолюбивых растений – сорняков.

Увеличивается общая численность микроартропод и представителей мезофауны, но обилие нематод падает. Например, в березняках увеличивается численность мезофауны на 31,7%, в том числе дождевых червей, мокриц и т.д., но заметно снижается обилие жуков-долгоносиков, двупарноногих многоножек.

Нефтехимическое производство

Отходы нефтехимического производства – это самые разнообразные вещества, в том числе и органические, слабо летучие, поэтому их влияние наиболее ощутимо в непосредственной близости. Рядом с такими комбинатами почти все животные снижают свою численность. Например, дождевых червей встречается не более 0,5 экз./м^2, хотя уже на удалении 0,5 км их становится больше (5–6 экз./м^2). В зоне влияния, на удалении до 1–2 км, наблюдается общее снижение численности почвенных и напочвенных животных приблизительно в 2 раза по сравнению с контрольными участками, находящимися за пределами воздействия нефтехимических производств.

Нефтеперерабатывающая промышленность

При основных выбросах в виде углеводородов и их производных, сернистого ангидрида, сероводорода, окиси углерода, окиси азота, аммиака, фенола, неорганической пыли, полициклического углеводорода бенз(а)пирена, наблюдаются изменения зоомассы животного населения, численности и видового состава. При этом крупных перестроек в фаунистическом комплексе внешне не наблюдается. Например, среди панцирных клещей есть виды, которые

не выносят таких загрязнений и резко сокращают свою численность или исчезают на такой территории полностью. Однако есть виды, которые хорошо переносят воздействие выбросов нефтехимических заводов, их численность, наоборот, резко возрастает.

Специальные исследования показали, что в зоне влияния в сосняках-черничниках 7 групп мезофауны уменьшили свою численность, однако 5 групп – увеличили. Наиболее значимые различия в численности обнаружены в группах: двупарноногих многоножек (увеличение численности), жуков-долгоносиков (исчезновение), мухи зеленушки (появление), пауков (уменьшение), губоногих многоножек (увеличение численности).

Фауна беспозвоночных, обитающих в сосняках мшистых, менее подвержена влияниям этих выбросов, в ней наблюдаются незначительные изменения. Тем не менее могут исчезнуть моллюски, но их немного и в незагрязнённых мшистых сосняках. Резко сокращается численность чешуекрылых, но стафилиниды изменяют своё обилие незначительно. Среди жужелиц, щелкунов есть виды, которые в ответ на загрязнение либо увеличили, либо уменьшили свою численность, т.е. загрязнение влияет на каждый вид поразному.

Видовой состав беспозвоночных сосняков лишайниковых подвержен самым серьезным изменениям. В них из-за загрязнений уменьшается число крупных беспозвоночных. Резко падает, более чем в 2 раза, численность пауков, в 2 раза – жуков-стафилинид. К тому же видовой состав представителей отряда жесткокрылых сокращается на 38,7%, при этом малочисленные группы исчезают совершенно.

В дубравах кисличных большая часть фауны снижает численность: например, представители нематод, дождевых червей, мух ктырей, жуков стафилинид и т.д. Исчезают в этих лесах долгоносики, моллюски, жуки-мягкотелки, галлицы. Некоторые группы членистоногих, наоборот, увеличивают почти на 50% свою численность: это почвенные клещи, коллемболы, пластинчатоусые жуки, мухи-бекасницы.

Нефтепромысловые сточные воды

Нефтепромысловые воды в своём составе имеют ряд химических компонентов, которые могут оказывать серьёзное воздействие на некоторые группы почвенных животных. При наличии в них солей кальция, а также сульфатов, хлоридов может начаться процесс сульфатно-хлоридно-кальцевого засоления, которое особенно сильно снижает численность и разнообразие простейших. Амёбы, жгутиконосцы снижают численность в среднем в 2,25 раза, а инфузории – в 22. Влияние таких выбросов сказывается даже через 9 лет после прекращения попадания сточных вод в почву.

При наличии в воде высокополимерных веществ при однократном выбросе снижается обилие коллембол в лесах в 10 раз, на лугу – в 14, на пашне – в 4,7 раза, действие сказывается на протяжении 5 лет.

Нефтяное загрязнение

Нефтяные выбросы, даже самые незначительные, являются одними из самых опасных и пагубно влияют на крупных беспозвоночных, в том числе насекомых. Более устойчивы к нефти микроартроподы, такие как орибатиды, коллемболы, но и их численность снижается даже на пахотных землях в 5 раз, в несколько раз уменьшается и видовое их разнообразие.

Простейшие наиболее устойчивы к нефтяному загрязнению. Если нефть составляет менее 20% от веса почвы, их численность в 1-й год может даже подняться. В лесостепи дождевые черви начинают гибнуть при дозе 6 л/м^2, и их численность восстанавливается только через 3 года, а при дозе 24–48 л/м^2 гибнут полностью. В то же время в еловых лесах влияние нефтяного загрязнения менее ощутимо: при дозе 24 л/м^2 гибнут не все черви, и через год их численность восстанавливается.

Выбросы ГРЭС

Наиболее заметное влияние оказывают тепловые электростанции при использовании энергии каменного угля низких сортов.

При наличии в угле серы в выбросах присутствует окись серы, которая, соединяясь с атмосферной влагой, выпадает на землю в виде серной кислоты. Рассеиваясь на большой территории, она приводит к постепенному угнетению хвойных пород деревьев, особенно сосны, и их гибели, но лиственные породы обычно не угнетаются. При этом снижается численность значительного числа видов мезофауны.

В некоторых случаях при наличии в выбросах техногенного кальция они благоприятно влияют на почвенных животных. Увеличивается биомасса беспозвоночных, в том числе дождевых червей, энхитреид, моллюсков, диплопод.

Металлургические комбинаты

Металлургические комбинаты имеют многоплановое влияние из-за большого разнообразия выбрасываемых веществ различного свойства и количества. Основное загрязнение обычно зависит от сопутствующих производств, так как именно они выбрасывают наиболее опасные для биоценоза вещества. Но в целом их влияние на фауну почв неоднозначно. Пока выявлена только одна группа простейших, на которую такое производство влияет всегда отрицательно, – это почвенные раковинные амёбы. Их численность обычно падает почти в 10 раз, снижается видовое разнообразие, а у приспособившихся видов в зоне загрязнения уменьшается устьице.

Прочие группы животных реагируют по-разному; есть такие, которые увеличивают свою биомассу, и такие, которые исчезают или значительно сокращают обилие.

ОТНОШЕНИЕ ЖИВОТНЫХ К ФАКТОРАМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

По отношению к факторам внешней среды животные проявляют разные свойства. Они избирательно относятся к экологическим условиям, и каждый вид имеет свои требования. Виды различаются между собой неодинаковой широтой требований к факторам среды и неодинаковой терпимостью к их изменчивости. Некоторые виды способны переносить довольно широкий диапазон изменения того или иного условия среды, другие же, наоборот, проявляют очень строгую избирательность и могут нормально существовать только в строго определённом узком диапазоне. Например, многие саранчовые и ряд других насекомых, моллюсков и т.д. отличаются своей многоядностью, т.е. могут питаться разнообразными растениями, относящимися к разным ботаническим семействам. С другой стороны, достаточно много и таких видов, которые проявляют строгую избирательность к корму, например личинки жуков-усачей, короедов, гусеницы, белянок. Эта различная широта требований вида к факторам среды обозначается понятием *экологическая пластичность*.

Организмы могут быть экологически пластичными, т.е. выносливыми. Такие виды называют *эврибионтными*. Маловыносливые, экологически не пластичные виды называются *стенобионтными*.

Специфичность требований к факторам среды и экологическая пластичность вида составляют его характерные черты и образуют его экологические параметры. Последние являются очень важными показателями свойств вида, его наследственных качеств и в целом составляют его *экологический стандарт*. Проявляя избирательность по отношению к факторам среды, организмы тем самым как бы подчёркивают неравноценность этих факторов в создании благополучных условий жизни вида. Одни из этих факторов среды стали жизненно необходимыми: это соответствующие источники пищи, определённые показатели тепла, влажность среды, тип почвы и т.д.

Основные потребности разных видов и в разных условиях неодинаковы. При стабильном состоянии экосистемы некоторые факторы могут становится сверхлимитирующими. Для растений, например, лимитирующим будет то вещество, количество которого наиболее близко к необходимому минимуму.

Изучая влияние на рост растений разных факторов, Ю. Либих (1840) установил, что урожай определяется не теми веществами, которых требуется много, например CO_2, H_2O, а теми которых требуется очень мало и в почве их тоже очень мало. Выносливость и продуктивность организма определяются самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей. Такое положение принято называть «правилом минимума», или «законом минимума Либиха».

Можно применить это правило к многим абиотическим факторам. Правило минимума применимо и работает только в условиях стационарного состояния биосистемы, когда приток энергии и вещества балансируется оттоком. В других случаях высокая концентрация или доступность некоторого вещества или действие другого (неминимального) фактора могут изменить потребление минимального питательного вещества, т.е. организм может заменять, хотя бы частично, дефицитное вещество другим химическим веществом. Так, моллюски в условиях избытка стронция могут заменять им кальций при создании своих раковин.

НАПРАВЛЕНИЕ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМ

При отсутствии антропогенного воздействия на экосистему она развивается по определённым законам и достигает определённой структурной сложности. Состояние, которого достигает экосистема в своём развитии, зависит от ряда факторов: уровень солнечной инсоляции, характер ландшафта, количество осадков и их сезонность и, наконец, тип почвы. Хотя почва и развивается вместе с биоценозом и является общим продуктом живого и неживого компонента природы, направление геохимических процессов влияет на состояние экосистемы.

В совокупности в любом месте постепенно развивается биоценоз, приобретающий высокую стабильность, находящийся в состоянии *гомеостаза*. Такой биоценоз трудно изменить естественным путём, и лишь мощное внешнее воздействие может вывести его из равновесия: верховой пожар, промышленная заготовка древесины, различные катастрофические природные явления. Коренное изменение биоценоза возможно и при постоянном воздействии человека на природу. Например, распашка земли ведет к формированию искусственных, малоустойчивых агроценозов, которые без постоянной поддержки человеком не могут существовать. Промышленная деятельность также может коренным образом изменить гомеостатический биоценоз. Но после прекращения внешних воздействий он начнет постепенно развиваться вновь.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ИЛИ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМ

Как при историческом развитии, так и при развитии после его коренного разрушения биоценоз проходит определённые стадии преобразования, или *сукцессии*. Скорость сукцессионных изменений также зависит от климатических и почвенных условий. Направление сукцессии предсказуемо и определяется климатом и почвой. Например, после вырубки леса в таёжной зоне умеренного климата, при отсутствии катастрофического разрушения почвенного слоя,

довольно быстро, через ряд последовательных изменений сообщества, поднимутся травы. Затем их заменят лиственные древесные породы, которые будут вытеснены хвойными лесами. В результате таких изменений вновь, через несколько столетий (200–400 лет), возродится устойчивое сообщество растений, животных и почвы. Если же после разрушения биоценоза произошло полное или значительное разрушение почвенного слоя, например смыв почвы на склоне после верхового пожара или вырубки леса или ветровая эрозия после распашки, то процессы сукцессии, ведущие к восстановлению исходного климатического биоценоза, займут тысячелетия, так как известно, что скорость образования почвенного слоя идет очень медленно. Так, например, образование 1 мм плодородного чернозёма (горизонт A_1) в степи занимает около 100 лет.

В любом случае при отсутствии вмешательства человека биоценоз будет развиваться с большей или меньшей скоростью в направлении, ведущем к образованию устойчивого климатического биоценоза. Вмешательство человека может остановить развитие биоценоза на любой стадии и обеспечивать его поддержание неопределённо долгое время. Кроме того, человек может способствовать созданию иных биоценозов, не свойственных данному климату.

ПРИНЦИПЫ БИОИНДИКАЦИИ ПОЧВ

Видовой состав животных, населяющих почву, зависит от многих факторов разного характера, в том числе от растительного сообщества и состояния почвы. Считается возможным, используя биологические методы, через оценку состояния почвенной фауны определить общее состояние почвы и оценить её плодородие. Основные принципы зоологического метода диагностики почв были сформулированы М.С. Гиляровым (1965).

Обитающие в почве животные, прокладывая ходы, увеличивают количество скважин, делают её более проницаемой для воздуха и воды, для растущих корней растений. Затаскивая в ходы и норки растительные остатки и оставляя в ходах экскременты, животные способствуют более глубокому проникновению органических веществ, гумуса. Животные, особенно беспозвоночные, участвуют в

разложении листового и древесного опада, в значительной мере способствуют круговороту веществ и накоплению гумуса.

Основой любого сухопутного биоценоза являются автотрофные организмы, т.е. растения. Их существование зависит от минерального питания, влаги и солнца. В свою очередь, они с помощью животных и микроорганизмов и опираясь на геохимические процессы, создают почву, которая становится опорой биоценоза. В зависимости от климата формируются разные почвы, населенные разными растениями и соответственно разными группами животных.

В тундре нет многоножек и многих видов насекомых, за исключением тех видов, которые приспособились к короткому, не очень тёплому летнему сезону. Таковыми являются некоторые мухи, комары-долгоножки и комары-звонцы, кровососущие комары и мокрецы, мелкие кольчатые черви энхитреиды и т.д. однако все личинки летающих насекомых сосредоточены или непосредственно на самой поверхности почвы, или на мохово-лишайниковой дернине. В основном они заселяют почву тонким слоем 0–3 см. Среди насекомых очень мало хищников. Численность животных на единицу площади небольшая, но локально может быть и высокой (на отдельных прогреваемых участках). Биомасса в среднем небольшая, составляет 10–20 г/м^2.

Лесная зона очень протяжённа с севера на юг и имеет разный уровень солнечной инсоляции. Животное население несравненно более разнообразно. Видовой состав увеличивается с севера на юг, достигая максимума в зоне мелколиственных и широколиственных лесов. Состав почвенного населения зависит от характера гумуса. Там где гумус мягкий (мулль) и гумусовый горизонт достигает заметной мощности, отмечается обилие дождевых червей, двупарноногих многоножек, мокриц, энхитреид и очень разнообразных личинок насекомых. Среди взрослых насекомых и личинок здесь довольно много хищников. Биомасса может достигать 70–100 г/м^2, в богатых почвах сложных сосняков – 52–65 г/м^2.

В лесах с грубым гумусом, который образуется главным образом под хвойными лесами, почва заселена преимущественно мелкими организмами. Здесь меньше численность дождевых червей, отсутствуют личинки многих видов жуков, но богаче представлены мелкие виды, особенно много панцирных клещей, довольно

много энхитреид, личинок двукрылых, многоножек. Общий уровень биомассы в почвах с грубым гумусом невысокий и составляет в среднем от 2–6 до 30 г/м^2.

На территории России степные участки с естественной растительностью сохранились лишь в заповедниках, на пастбищах и в местах, неудобных для распашки. В степи, по сравнению с лесом, численность почвенных животных ниже, а биомасса меньше в среднем в 3 раза. Отличается и фауна, так как в степи меньше обитателей подстилки и видов, питающихся гниющими растительными остатками. Зато в степи больше фитофагов – личинок пластинчатоусых или хрущей, щелкунов, чернотелок и других насекомых, много многоножек. Общая биомасса почвенных животных равна 20–30 г/м^2, из них 20–50% приходится на долю дождевых червей, 15–25% – на личинок хрущей.

В степи особенно заметна деятельность землероев. Так, холмики земли, выброшенные сурками, слепышами и слепушонками на полях столь же характерны для естественного степного ландшафта, как и его растительность. В разложении подстилки в степи активно участвуют животные напочвенного яруса. Табуны диких копытных, разбивая копытами отмершие стебли растений, обеспечивают ускорение его разложения и минерализации, и грызуны также активно помогают разрушать прошлогодние травы.

Разведение лесов в степи приводит к изменению состава почвенной фауны за счёт увеличения влаголюбивых видов, а это, в свою очередь, приводит к активному разложению опада.

В сухих степях резко уменьшается численность дождевых червей и панцирных клещей-орибатид.

Таким образом, трудами зоологов установлено, что каждый вид в пределах своего распространения встречается только там, где природные условия отвечают его физиологическим требованиям. Его жизнедеятельность зависит от таких факторов, как температура, влажность, содержание солей, структура почвы. Сумма этих условий жизни составляет общую характеристику, которую принято называть *экологическим стандартом* вида. Ценность вида как индикатора с уменьшением амплитуды стандарта увеличивается, и наоборот, чем шире амплитуда каждого экологического фактора, гарантирующего

существование вида, тем хуже такой вид выполняет эту роль, так как он не «привязан» строго к какому-либо одному типу почв или сообществу растений и распространён, как правило, более широко.

В большинстве случаев виды в центре той области, где они обитают, более многочисленны и обычно заселяют более разнообразные места, чем на периферии, а у границ ареала вид встречается редко – только там, где микроклимат близок к средним климатическим условиям области массового распространения вида. Часто ограничивающим фактором является гигро- и тепловой режим почвы, к которым почвенные беспозвоночные очень чувствительны. Так, специальными исследованиями было показано, что личинки июньского хруща в лесостепной зоне встречаются в различных почвах, но на севере лесной зоны они предпочитают южные склоны, где развиты хорошо прогреваемые песчаные и известняковые почвы, а на юге в сухих степях – склоны, обращённые на север, с тяжёлыми почвами и берега рек.

Почвенно-экологический метод даёт возможность заметить, в каком направлении идёт почвообразование, ещё в то время, когда химические методы не дают этой возможности.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНДИКАЦИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЙ ПОЧВЫ

Почвенные беспозвоночные, питаясь живыми и отмершими растениями, накапливают в себе многие привнесённые в биоценоз вещества, являющиеся побочным продуктом промышленной деятельности человека, поэтому они могут служить хорошими индикаторами загрязнения почв.

В последнее время выявлено довольно много видов, которые накапливают в себе тяжёлые металлы, радионуклиды и ряд других веществ, в том числе и токсических для животных. Несомненно, что аккумулирующая способность, например, хищных жуков не проходит для них бесследно, численность популяции сокращается, неустойчивые виды исчезают из биоценоза. Некоторые данные по анализу возможности накопления в организме некоторых жуков ряда элементов приведены в работе А.С. Бабенко (2006). Однако, к сожалению, пока ещё мало реальных данных по аккумулирующим способностям большинства беспозвоночных, и по характеру реак-

ции популяций животных на те или иные загрязнения почвы. Приведённые выше примеры по влиянию промышленных выбросов показывают неоднозначность их воздействия на популяции беспозвоночных.

Для того чтобы выявить с помощью зоологических методов загрязнение почв, необходимо знать фоновые показатели видового разнообразия, тенденции по обилию той или иной группы в той или иной климатической зоне.

Самый бедный животный мир в тундре. Тёплый период здесь короткий, поэтому многие животные не успевают за лето завершить своё развитие, а другим холодно. В тундре нет многоножек, крупных беспозвоночных, и среди них мало хищников. Из дождевых червей здесь встречается только 1–2 специфических вида, приспособившихся к холодному климату, но энхитреиды присутствуют, и локально может создаваться их высокая численность. Почвенные животные тундры живут около или непосредственно на самой поверхности почвы, в мохово-лишайниковой дернине.

Микрофауна здесь достаточно богата и численность её значительная. Отсутствуют многие виды животных, перерабатывающих растительный опад, что при крайней низкой численности других почвообразователей приводит к накоплению слоя мёртвых растительных остатков и образованию торфа.

В тундре неплохие условия находят некоторые группы насекомых из отряда двукрылых. Так, в огромном количестве развиваются комары-звонцы, кровососущие, представляющие так называемый гнус (слепни, мокрецы, комары).

Животный мир, связанный с почвой, в тундре очень чувствителен к внешним воздействиям. В ответ они могут снижать и без того малую численность. Исчезают специфические виды, их место иногда занимают другие виды, характерные для более южных широт, что опасно, так как их устойчивость к суровому климату в целом ниже, и поэтому наблюдается очень широкое колебание их численности.

Лесная зона очень обширна, её северные и южные территории имею значительные отличия по климатическим показателям и, как следствие, – по растительному сообществу. Влияние человека,

особенно его промышленная деятельность, оказывает всё увеличивающееся воздействие. Вокруг крупных городов и промышленных зон почвы обычно имеют значительное загрязнение разнообразными отходами производства.

Лесная почва в различных биотопах населена бесконечно разнообразной фауной всех размерных групп. Поэтому показатели видового разнообразия и численности не всегда могут служить индикатором загрязнения почв. В случае выбросов каких-либо загрязняющих веществ можно фиксировать уменьшение или исчезновение наиболее чувствительных почвенных животных, но их место довольно быстро занимают другие, более устойчивые, если выбросы укладываются в допустимые пределы. Более надёжным показателем может служить биомасса животного почвенного населения на единицу площади ($м^2$, га, $км^2$). Для основных типовых биотопов такие данные имеются, при этом биомасса почвенных животных зависит не только от растительного сообщества, но и от типа гумуса. Обычно в почвах с грубым гумусом биомасса меньше, виды здесь более мелкие, и поэтому их численность может быть очень большая. Состояние опада и степень его разложения в лесной зоне тоже могут служить показателями состояния почвенных животных. Наличие большого числа разнообразных животных приводит к ускорению разложения опада в среднем в 4–6 раз. При этом каждая группа от дождевых червей до панцирных клещей, которые играют особую роль как разлагатели хвойного опада, вносит свой вклад.

Биомасса у северной границы тайги составляет 10–20 $г/м^2$, а у южной – вдвое выше. Очень часто в таёжной зоне случается массовая гибель зимующих в почве беспозвоночных в результате глубокого промерзания почвы в бесснежный период в начале зимы или во время малоснежной зимы. Поэтому виды, малоустойчивые к низким температурам в зимний период, не могут быть индикаторами, так как период освоения более холодных областей будет зависеть от периодичности сильных холодов или малоснежных зим.

В зоне широколиственных лесов сезонные ограничения активности почвенных беспозвоночных не столь продолжительны.

Здесь животные обитают не только в верхних слоях почвы, но проникают на глубины до 1 м. Активны они почти круглый год, давая за этот период не одну генерацию. При этом настолько активно перерабатывают подстилку, что её практически не накапливается. Реакция на загрязнение почвы промышленными отходами может выражаться изменением видового состава членистоногих и других групп беспозвоночных, но чтобы выявить его, необходимо знать нормальное состояние фауны и популяций разных видов в соответствующих биотопах.

Единых критериев пока ещё не выработано, но накопление данных происходит постоянно, некоторые примеры влияния выбросов на беспозвоночных приведены ранее.

САМООЧИЩЕНИЕ ПОЧВЫ

Самоочищение почв представляет собой совокупность процессов, происходящих в почвах и ведущих к ослаблению или полному освобождению от токсического действия загрязняющих веществ разной природы. В норме оно протекает самопроизвольно при участии внутрипочвенных и внешних ландшафтно-геохимических процессов как в естественных, так и в антропогенных ландшафтах.

Общие принципы функционирования антропогенных ландшафтов не отличаются от соответствующих естественных ландшафтов Земли, т.е. тоже характеризуются обменом веществ, энергией между блоками и т.д.

Однако для антропогенных ландшафтов характерен ряд особенностей:

1. Многократно *усиливаются все процессы миграции* вещества, появляются новые и эффективные по своим последствиям формы миграции веществ, например *техногенная*.

2. В ряде ландшафтов (промышленных) важнейшее значение в обмене веществом приобретает *техногенная миграция* веществ.

3. Нередко существенно *возрастает энергонасыщенность* ландшафтов (городских, промышленных, агроландшафтов).

4. *Снижается разнообразие миграционных процессов*, в первую очередь биогеохимической природы, адекватная общему снижению биологического разнообразия.

5. *Уменьшается сложность организации и интенсивность информационных потоков* между их природными и техногенными компонентами как следствие снижения биологического разнообразия.

6. В антропогенных ландшафтах как системах *ослабевают обратные связи*, ввиду игнорирования управляющим центром (человеком) отклонений от квазистационарного состояния системы.

Для ландшафтов с выраженными чертами антропогенных преобразований *характерны*:

– существенное *уменьшение биологического разнообразия* и *снижения способности саморегулирования*;

– *смещение структурного центра* ландшафтов от почв и растительности к их управляющему центру (человеку), от которого много зависит;

– *вероятностный характер изменения* естественного ландшафта на детерминированный (промышленный, городской, дорожный, и т.д.), т.е. коренное изменение биогеоценоза.

Как следствие, существенно снижается устойчивость ландшафтов и способность к самоочищению, а также биологическая устойчивость.

Факторы самоочищения и детоксикации почв можно разделить на 3 группы.

1. *Факторы, определяющие интенсивность выноса и рассеивания продуктов техногенеза*. В свою очередь, они подразделяются на атмосферные и почвенные.

Атмосферные факторы:

а) скорость промывного режима (зависит от количества осадков);

б) скорость ветра (в большей степени зависит от скорости преобладающего ветра).

Эти факторы обеспечивают промывку атмосферы, так как чем больше осадков, тем эффективней очищается атмосфера и тем больше веществ из неё попадает в почву, но сильный ветер разносит их на большую территорию, уменьшая количество выпадающих веществ на единицу площади. В Западной Сибири вероятность штилей составляет 25–30%, что создаёт опасность формирования очагов высокого уровня загрязнения воздуха и, соответственно, почвы.

Почвенные факторы:

а) модуль поверхностного стока;

б) испаряемость и количество осадков;

в) обмен веществ в элементарных геохимических процессах;

г) задержка загрязнений.

Испаряемость, количество осадков и модуль стока определяют интенсивность выноса вредных веществ из почвы и развитие процесса выщелачивания, при этом чем больше сток, тем эффективней самоочищение, но до определённых пределов. Чрезмерный

сток может вызвать разрушение почвенного слоя и невозможность его развития.

2. *Факторы, определяющие интенсивность детоксикации (деструкции) продуктов техногенеза*:

а) интенсивность солнечной радиации;

б) деструкция продуктов техногенеза (определяется суммой положительных температур и интенсивностью ультрафиолетового излучения);

в) концентрация озона (зависит от количества гроз);

г) скорость разложения органического вещества опада, подстилки животными и микроорганизмами.

В целом положительные температуры и интенсивная солнечная радиация, в том числе ультрафиолетовое излучение и повышенная концентрация озона, ускоряют деструкцию многих органических веществ. Высокая микробиологическая активность и благоприятный гидротермический режим являются решающим фактором разложения большинства органических загрязнений (нефтепродуктов, поверхностно-активных веществ, пестицидов и т.д.). Однако эта активность возможна, когда нет химического загрязнения биохимически активными веществами.

3. *Факторы, определяющие закрепление* в биоценозе продуктов *техногенеза или их метаболитов*:

а) pH среды;

б) окислительно-восстановительные условия среды;

в) гумуфицированность почвы;

г) характер геохимических барьеров;

д) минеральный состав почв;

е) сезонная цикличность миграции металлов;

ж) рассеивание загрязнителей в атмосфере.

В развитии процессов самоочищения почв или других компонентов природных ландшафтов исключительное значение имеет принцип совместимости техногенных воздействий с направленностью развития природных процессов.

Если техногенное воздействие совместимо с направлением развития процессов, то оно ускоряет их, но с другой стороны, природные процессы закрепляют последствия техногенных воздейст-

вий. В этом случае техногенные геохимические аномалии становятся устойчивыми, а зона загрязнения не склонна к развитию процессов самоочищения.

Так, кислотные дожди, выпадающие на кислые подзолистые или серые лесные почвы, способствуют прогрессирующему выносу из них катионов и усилению подзолистого процесса. Загрязнение нефтепродуктами гидроморфных почв супераквальных ландшафтов тайги усиливает процесс и без того развитых в них процессов оглеения.

Если техногенное воздействие несовместимо с направлением развития природных процессов, его последствия являются относительно неустойчивыми. Биоценоз или отдельные его компоненты приобретают свойства буферных систем, гасящих техногенные преобразования.

Выпадение кислотных дождей на богатые ионами кальция почвы не отражается на повышении кислотности (если она увеличивается, то кратковременно). Обратный пример: известкование кислых почв тоже даёт эффект раскисления почвы, но эффект длится не более 4–6 лет. Внесение минеральных удобрений повышает качество минерального питания растений только на один сезон.

Скорость восстановления экосистем при возникающих отклонениях (от равновесного состояния) пропорциональна величинам этих отклонений, но это наблюдается лишь на вполне здоровых естественных ландшафтах, т.е. животные и растения, утилизируя загрязнения, изменяют видовой состав в большей или меньшей степени. Биоценоз противится изменениям, сглаживает влияние в каких-то пределах, но если вмешательство превышает возможности биоценоза, то отклонения увеличиваются.

По мере отклонения экосистемы от её естественного состояния в результате роста техногенной нагрузки восстановление становится невозможным и экосистема начинает устойчиво удаляться от своего первоначального состояния, т.е. начинает разрушаться и теряет способность к саморегулированию, падает уровень устойчивости от внешних воздействий. Биоценоз в конечном итоге преобразуется в новых пределах.

Устойчивость системы тем выше, чем выше интенсивность протока и преобразований в ней энергии, т.е. чем выше её биоло-

гическая продуктивность. Сравнительные данные по общей биомассе, её приросту и возврату зольных элементов в разных климатических зонах приведены в таблице.

Продуктивность и возврат зольных элементов в климатических зонах (по А.И. Летувнинкасу, 2005)

Вид органической массы	Влажные тропики	Южная тайга	Тундра	Почвы степи	
				чернозём	каштановые
Общая биомасса, ц/га	6 500	3 000	280	250	140
Биомасса корней, ц/га	–	25	75	80	90
Прирост биомассы, ц/га в год	700	80	25	130	40
Возврат с опадом зольных элементов и азота, кг/га в год	150	150	–	700	150

Таким образом, растения и животные всячески противятся вмешательству любого характера, в том числе и техногенного. Вырабатывается баланс, формируются новые цепи питания – потоки веществ, но если вызываемые отклонения выше возможности биоценоза, то идёт его преобразование. Чрезмерные вмешательства могут коренным образом изменить ландшафт вплоть до образования пустынь.

Кроме животного сообщества на устойчивость биоценоза влияет и сама почва, главным образом её буферные свойства. Под буферностью почв обычно понимается их способность поддерживать свой химический состав на неизменном уровне при воздействии на них потоков химических веществ природного или антропного происхождения.

Буферная способность есть индивидуальное свойство почвы, так как она зависит от её многих внутренних факторов. В узком физико-химическом смысле буферная способность может пониматься как способность сохранять неизменный состав, кислотно-щелочные и окислительно-восстановительные свойства. Это реализуется в системе «почвенный раствор – твёрдая фаза», главными компонентами которой являются минеральная часть почвы и её гумусовое вещество.

Повышенной буферностью к кислотным выпадениям обладают почвы:

а) карбонатные;

б) хорошо гумусированные;

в) богатые тонко дисперсными минералами;

г) с высокой ёмкостью катионного обмена;

д) с преобладанием среди катионов двух валентных кальция и магния.

Буферность почв по отношению к внешним воздействиям в значительной степени зависит от их способности к самоочищению. Наибольшими буферными свойствами обладают чернозёмные почвы и, следовательно, они более устойчивы к кислотным выпадам. Наименее устойчивы к кислотному воздействию кислые, бедные гумусом подзолистые почвы лёгкого гранулометрического состава.

ЛИТЕРАТУРА

Бабенко А.С. Экология почвенных беспозвоночных : учеб. пособие. Томск : Изд-во НТЛ, 2006. 104 с.

Всеволодова-Перель Г.И. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М. : Наука, 1997. 101 с.

Гапонов С.П., Хицова Л.Н. Почвенная зоология : учеб. пособие для студентов классических университетов России. Воронеж : Воронежский государственный университет, 2005. 143 с.

Гиляров М.С. Особенности почв как среды обитания и её значение в эволюции насекомых. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. 279 с.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почвы. М. : Наука, 1965. 278 с.

Гиляров М.С., Криволуцкий Д.А. Жизнь в почве. М. : Молодая гвардия, 1985. 191 с.

Догель В.А. Зоология беспозвоночных : учеб. 7-е изд., перераб. и доп. М. : Высш. шк., 1981. 606 с.

Козловская Л.С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л. : Наука, 1976. 211 с.

Количественные методы в почвенной зоологии / Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. М. : Наука, 1987. 288 с.

Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. Животные в биогенных круговоротах веществ. М. : Знание, 1986. 63 с.

Летувнинкас А.И. Антропогенные геохимические аномалии и природная среда : учеб. пособие. Томск : Изд-во НТЛ, 2005. 290 с.

Николюк В.Ф., Гельцер Ю.Т. Почвенные простейшие СССР. Ташкент : ФАН, 1972. 311 с.

Определитель обитающих в почве клещей / Гиляров М.С. М. : Наука, 1975. 491 с.

Стебаев И.В. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири // Зоологический журнал. 1968. Вып. 5. С. 661–675.

Хотько Э.И., Ветрова С.Н., Матвеенко А.А., Чумакова Л.С. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. Минск : Наука и техника, 1982. 264 с.

Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М. : Наука, 1977. 200 с.

Чеснова Л.В., Стриганов Б.Р. Почвенная зоология – наука XX века. М. : Янус-К, 1999. 156 с.

Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. М. : Владос, 2004. 529 с.

Шилейко А.А. Скалопендровые многоножки. М. : Наука, 1991. 102 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3
Почва как среда обитания 3
Экологическая классификация почвенной фауны 8

Основные таксономические группы почвенных животных 12

Подцарство Protozoa – Простейшие 13
Тип Sarcomastigophorea – Саркомастигофоры 13
Подтип Sarcodina – Саркодовые 14
Класс Rhizopoda – Корненожки 14
Подтип Mastigophora – Жгутиконосцы 20
Класс Phytomastigophorea – Растительные жгутиконосцы 22
Класс Zoomastigophorea – Животные жгутиконосцы 23
Тип Ciliophora – Ресничные, или Инфузории 25
Класс Ciliata – Ресничные инфузории 29

Подцарство Metazoa – Многоклеточные 33
Тип Nemathelminthes – Круглые, или Первичнополостные черви 33
Класс Nematoda – Собственно круглые черви, или Нематоды 35
Тип Rotatoria – Коловратки 41
Тип Annelida – Кольчатые черви 44
Класс Oligochaeta – Малощетинковые черви 46
Семейство Lumbricidae – Дождевые черви 47
Семейство Enchytraeidae 53
Тип Mollusca – Моллюски 56
Класс Gastropoda – Брюхоногие моллюски 57
Тип Arthropoda – Членистоногие 62
Подтип Branchiata – Жабродышащие 64
Класс Crustacea – Ракообразные 64
Подтип Tracheata – Трахейные 68
Класс Diplopoda – Двупарноногие 68
Класс Chilopoda – Губоногие 73
Класс Insecta – Насекомые 75
Подкласс Apterygota – Первичнобескрылые 79
Отряд Collembola – Ногохвостки 79
Подкласс Pterygota – Высшие, или Крылатые, насекомые 83
Группа отрядов с неполным превращением (Hemimetabola) 86
Отряд Blatoptera – Таракановые 86
Отряд Orthoptera – Прямокрылые 87
Отряд Dermaptera – Кожистокрылые. или Уховёртки 89

Отряд Psocoptera – Сеноеды 91
Отряд Homoptera – Равнокрылые 91
Отряд Heteroptera – Полужесткокрылые, или Клопы 93
Группа отрядов с полным превращением (Holometabola) 94
Отряд Coleoptera – Жесткокрылые, или Жуки 94
Семейство Carabidae – Жужелицы 96
Семейство Staphylinidae – Короткокрылые, или Стафилиниды 98
Семейство Silphidae – Мертвоеды 100
Семейство Scarabaeidae – Пластинчатоусые 100
Семейство Elateridae – Щелкуны, или Проволочники 102
Семейство Chrysomelidae – Листоеды 104
Семейство Cerambycidae – Усачи, или Дровосеки 105
Семейство Buprestidae – Златки 106
Семейство Ipidae – Короеды 107
Отряд Mecoptera – Скорпионовые мухи 109
Отряд Lepidoptera – Чешуекрылые, или Бабочки 111
Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые 113
Отряд Diptera – Двукрылые, или Мухи 116
Подтип Chelicerata – Хелицеровые 118
Класс Arachnida – Паукообразные 119
Отряд Scorpiones – Скорпионы 129
Отряд Solifugae – Сольпуги 120
Отряд Aranei – Пауки 122
Отряды клещей 124
Отряд Acariformes – Акариформные клещи 124
Надсемейство Trombea – Клещи краснотелки 126
Надсемейство Oribatei – Панцирные клещи 127
Отряд Parasitiformes – Паразитические клещи 131
Надсемейство Gamasoidea – Гамазовые клещи 132
Класс Tardigrata – Тихоходки 134
Тип Chordata – Хордовые 136
Подтип Verterata – Позвоночные 137
Класс Aves – Птицы 137
Класс Mammalia – Млекопитающие 142
Отряд Insectivoria – Насекомоядные 144
Отряд Rodentia (Glires) – Грызуны 146

Биотическое сообщество почв 150
Некоторые связи микро- и макроконсументов 153
Трофические связи 153
Взаимоотношение почвенных микроорганизмов и животных 156

Экологические аспекты биологии почв 158
Понятие о лимитирующих факторах 163

Абиотические факторы 163
Биотические факторы 166
Антропогенный фактор 168
Деятельность человека 168
Промышленная деятельность 170

Отношение животных к факторам внешней среды 176

Направление развития экосистем 178
Закономерности изменения или развития экосистем 178
Принципы биоиндикации почв 179
Биологическая индикация загрязнений почвы 182

Самоочищение почв 186

Литература 192

Учебное издание

Владимир Никифорович Романенко

ПОЧВЕННАЯ ЗООЛОГИЯ

Учебное пособие

Редактор К.В. Полькина
Корректор П.А. Цыпилёва
Оригинал-макет А.И. Лелоюр
Дизайнер обложки А.В. Бабенко

Подписано к печати 3.04.2013 г. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$.
Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Усл. печ. л. 11,4.
Тираж 100 экз. Заказ № 42.

Отпечатано на оборудовании
редакционно-издательского отдела
Томского государственного университета
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Корп. 4. Оф. 011
Тел. 8+(382-2)–52-98-49

ISBN 978-5-94621-343-1