

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ  
Заведующий кафедрой  
\_\_\_\_\_ М. И. Гладышев  
подпись  
« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2017 г.

**БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА**  
06.03.01 – Биология

Характеристика мезофауны сукцессионных стадий подтаёжных сосняков  
окрестностей г.Красноярска

Руководитель	_____	доцент, к.б.н.	В.К. Дмитриенко
	подпись, дата		
Выпускник	_____		А.А. Зимарева
	подпись, дата		

Красноярск 2017

## Содержание

ВВЕДЕНИЕ .....	3
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	7
1.1 Характеристика почвы как среды обитания .....	7
1.2 Характеристика сообществ почвенной мезофауны.....	11
1.3 Роль животных в разложении и гумификации органического вещества..	15
1.4 Биологическая индикация и диагностика почв .....	20
1.4.1 Почвенные беспозвоночные как индикаторы состояния территории .	20
1.4.2 Зоологическая диагностика почв.....	23
3. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	28
4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	<b>ОШИБКА!</b>
<b>ЗАКЛАДКА НЕ ОПРЕДЕЛЕНА.</b>	
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	33

## **Введение**

Международная система экологического мониторинга рассматривает биоразнообразие как один из показателей функционирования биоты, в том числе и почвенной.

Почвенные беспозвоночные животные – один из важнейших компонентов большинства биогеоценозов. Во многих биогеоценозах через эти сообщества проходит большая часть потоков вещества и энергии. Деятельность почвенных животных во многом определяет морфологию почвенного профиля, физико-химические свойства почвы и скорость круговорота веществ. Почвенная фауна влияет на все свойства почвы, включая ее плодородие.

Педобионты играют важную роль в разложении растительных остатков, трансформации органического материала, формировании гумусового горизонта и улучшении структуры почв, круговороте биогенных элементов и поддержании гомеостаза почвенной биоты в целом (Тихонов, 2011, цит. по К.В.Дорохову, 2015). Данные о совокупности обитателей почвы могут служить дополнительным критерием направления и тенденций изменения структуры сообществ (сукцессий) под влиянием различных факторов (Дмитриенко, 1978; Ибрагимов, 2005; Горлова, 2000; Шилов, 2001; Акулова, 2005; Филатова, 2008; Бессолицына, 2011; Шашков, 2011 и др.). Формирование видового разнообразия животного населения под воздействием различных экологических факторов имеет важное теоретическое и практическое значение. Особенно важно выявление роли тех факторов, которые поддерживают экологическое равновесие и определяют сложные биогеоэкологические связи, обуславливающие высокую биологическую продуктивность в экосистемах.

Установлено, что в интактных природных экосистемах обилие почвенной мезофауны (на уровне групп организмов) определяется биотическими факторами: конкуренцией, трофическими связями, а также

идущими процессами сукцессии. Функциональные реакции массовых групп почвенной мезофауны на действие одного и того же фактора в основном зависят от экологических условий местообитания (Зейферт, 2011). При постепенном изменении условий среды, например, при смене растительности, нарастании (или убывании) влажности или богатства почвы и т.д. изменяется состав живых организмов и продуктивность экосистемы, постепенно роль одних видов убывает, а других — увеличивается, одни виды выбывают из состава экосистемы или, наоборот, пополняют его.

В процессе развития экосистемы происходит последовательная смена природных сообществ экосистемы, изменение среды обитания или биотопа. Развитие биоценозов, при котором имеет место замещение во времени одного сообщества другим, называют экологической сукцессией (Шилов, 2000; Степановских, 2000). Ю. Одум (1986) под экологической сукцессией понимает весь процесс развития экосистемы. Н. Ф. Реймерс (1990) определяет сукцессию как «последовательную смену биоценозов, преемственно возникающую на одной и той же территории (биотопе) под влиянием природных факторов или воздействием человека». Изменения в сообществе в результате сукцессии носят закономерный характер и обусловлены взаимодействием организмов между собой и с окружающей абиотической средой. Начальный этап сукцессий В. Н. Сукачев назвал этапом сингенеза. Он определил это понятие как «процесс первоначального формирования растительного покрова, связанный с вселением растений на данную территорию, их отбором в процессе приспособления к ее условиям, затем и конкуренцией между ними из-за средств жизни» (Сукачев, 1972).

Смена растительности сопровождается сменой входящих в экосистему видов животных, сначала первичных потребителей, а затем потребителей последующих уровней в цепи питания. Состав почвенной фауны, численность и соотношение отдельных ее компонентов определяют ход почвообразовательного процесса и служат показателем свойств почвы. В

разложении растительных остатков и формировании почвенного профиля постепенно уменьшается роль мелких членистоногих и растёт участие более крупных беспозвоночных-сапрофагов: энхитреид, дождевых червей, личинок насекомых. Это приводит к более полному использованию ресурсов, к увеличению устойчивости экосистемы. Последовательные стадии, через которые проходят сообщества животных и растений в данном районе, достигая состояния относительного климакса, предопределенного почвенными, климатическими и другими условиями, составляют сукцессионный ряд. Наиболее существенно в количественном и качественном отношениях изменяются зоокомплексы на заключительных этапах сукцессионных фаз.

Почвенные беспозвоночные являются информативным индикатором, характеризующим изменения окружающей среды благодаря высокому экологическому и видовому разнообразию, тесной связи с почвой, низкой миграционной активности, высокой чувствительности и достаточно быстрой реакции на изменение параметров среды. Поэтому исследование структуры и динамики сообществ педобионтов является одной из актуальных проблем современной экологии (Гиляров, 1965; Гиляров, Стриганова, 1978; Криволицкий, 1994).

**Цель работы:** изучить структурно-функциональную организацию комплексов почвенных беспозвоночных начального и конечного этапов сукцессии.

Для реализации поставленной цели решались следующие задачи:

1. Выявить комплексы почвенной мезофауны начального и конечного этапа сукцессии.
2. Выделить доминирующие группы мезобионтов в почве лугов и сосняка.
3. Изучить сезонную динамику разнообразия и обилия групп почвенных беспозвоночных.
4. Охарактеризовать трофическую структуру педокомплекса.

5. Определить особенности структурно-функциональной организации комплексов почвенных беспозвоночных начального и конечного этапов сукцессии.
6. Определить влияние сапрофагов на динамику запасов и мощности подстилки.

## **1. Обзор литературы**

### **1.1 Характеристика почвы как среды обитания**

Почва представляет собою полидисперсную трехфазную систему. Твердая фаза почвы состоит из частиц различной величины – от коллоидальных до достигающих величины долей миллиметра и нескольких миллиметров, а недостаточно сформировавшиеся почвы включают и более крупные отдельности. От размеров частиц зависит объем жидкой и газообразной фаз почвы, определяемый, однако, не только механическим, но и структурным составом почвы. В каждой естественной почве почвенные частицы сцементированными коллоидальными частицами в более или менее прочные, более или менее крупные структурные отдельности. Объединение частиц почвы в структурные отдельности значительно увеличивают общую скважность почвы, повышая её водопроницаемость, аэрацию. Благодаря наличию большого количества полостей между почвенными частицами и их агрегатами почва представляет собою системы ходов, расположенных в направлении всех трех измерений. Вследствие этого общая поверхность ходов в почве очень велика, и в почве возможно многоярусное существование организмов (Гиляров, 1949). Твердая фаза обеспечивает мозаичность и гетерогенность среды.

Почвенная вода является средой обитания для мелких беспозвоночных животных, обилие воды, заполняющей поры в почве, обуславливает миграции животных в поверхностные слои, подстилку.

Газообразная часть, почвенный воздух (15-25%), заполняет поры, незанятые водой. Почвенный воздух содержит больше углекислого газа и меньше кислорода, чем атмосферный воздух, а также метан, летучие органические соединения и др.

Соотношение этих трех фаз и определяет особенности почвы как среды жизни для живых организмов.

Лесная подстилка – особый биогеоценотический горизонт почвы,

являющийся важным связующим звеном системы «растение – почва», представляет собой детрит наземных экосистем, выполняющий системообразующую и биогеохимическую функции (Чжан и др., 2011). По определению С.В.Зонна (1983), «подстилка - генетический органогенный горизонт, обладающей особыми признаками и свойствами, определяющими не только направление и особенности почвообразования, но и является одним из главнейших источников возврата в почвы органоминеральных соединений и субстратом, ускоряющим прорастание семян древесных пород и при определенных условиях рост сеянцев". Подстилка — важнейший компонент любой экосистемы, она принадлежит одновременно и надземному и подземному ярусам экосистемы, связывая обменными процессами растительность и почву. Подстилка создает благоприятные условия для растительности и животных (Loydi, Eckstein, Otte and Donath, 2013). Модификация подстилки в процессе деструкции влияет на микрофлору и сообщества почвенных животных (Chauvat, Ponge, Wolters, 2007).

В умеренных широтах подстилка состоит из трех подгоризонтов:  $A_{01}$  – собственно опад, не разложившийся;  $A_{02}$  – слой разложения, в нем происходит мобилизация связанного азота и  $A_{03}$  – гумусифицированный слой, в нем формируется гумус. Кроме структурных особенностей, различные подстилки имеют неодинаковые скорости разложения, мощность, запасы, сложение, количество азота и зольных элементов, количество и качество гумуса, биологическую активность, влагоемкость и влажность, тепловой режим. Чем благоприятнее экологические условия среды и состояние подстилок, тем активнее идут в них процессы разложения органического вещества. Например, недостаток тепла и влаги ведет к замедлению разложения подстилок, избыток влаги, также задерживает их разложение.

В зависимости от различий лесных насаждений, связанных с макро – и мезорельефом, почвенно-гидрологическими условиями, составом и



структурой древостоев и насаждений Н.Н. Степанов (цит. по Коновалов, 1980) выделил следующие типы лесных подстилок: мертвопокровный, моховый, кисличный и сфагновый. Мертвопокровная подстилка формируется в сосняках на низкотрофных песчаных почвах, практически без живого напочвенного покрова. Толщина их небольшая (1 – 2 см). Ежегодный опад органических остатков древесных пород на поверхность почв представляет одно из главнейших и отличительных свойств лесных биогеоценозов. С опадом возвращается в почву значительная часть потребленных растениями минеральных веществ и азота (Решетникова 2015). В лесах подстилка формируется за счёт опадения деревьев, кустарников, трав, мхов, лишайников и состоит обычно из трёх горизонтов: верхний почвенный горизонт (AOL) представлен в основном опадом текущего года; в среднем почвенном горизонте — (AOF) активно протекают ферментативные процессы и фракции опада теряют здесь свою первоначальную форму; нижний почвенный горизонт (AON) представляет собой массу разложившихся и гумифицированных растительных остатков и часто достигает значительной мощности (Базилевич и др., 2004). Она влияет на водный, воздушный, температурный, окислительно-восстановительный и пищевой режим почв; процессы трансформации органического вещества, совершающиеся в подстилке, в большей мере определяют характер почвообразующих процессов и плодородие лесных почв; в почве обитают многие виды беспозвоночных животных, свойственных минеральному профилю, которые совершают вертикальные миграции и способствуют формированию почвенного профиля. Компонентный состав подстилок существенно изменяется в пределах каждого типа леса, что связано с неравномерностью размещения деревьев и мозаичностью растительного покрова. Так, например, в еловых лесах средней тайги по направлению от ствола дерева к просвету между кронами уменьшается количество хвои, коры и шишек и увеличивается доля мхов и трав (Сапожников, 1987). Мощность

относится к основным морфологическим параметрам лесной подстилки, при этом рассматривается как достаточно субъективный показатель. В древостоях характерно постепенное увеличение мощности подстилок от ствола к кроне, а затем уменьшение от кроны к окну (Парамонова, Окунева, 1998; Соломатова, 2004). Накопление подстилок (запас) тесно связано с возрастом древостоя и его историей, также зависит от зоны. Накопление подстилок определяется количеством и качественным составом опада, поступающего на поверхность почвы в процессе биологического круговорота. Запас подстилки изменяется в зависимости от состава и структуры фитоценоза, бонитета и возраста древостоев, типа лесорастительных условий, количественного и качественного состава педобионтов, микробоценозов и взаимодействия всех составляющих гетеротрофного звена почвы (Шугалей, 1984). Наибольшее количество опада поступает в осенний период. В зимний период горизонт осеннего опада уплотняется, а процессы превращения задерживаются. После таяния снега на поверхности подстилки накапливается осенний опад. На величину запаса подстилок в типе леса влияет количество и характер парцелл. В парцеллах, сформированных лиственными породами, запасы подстилок в два раза ниже по сравнению с еловыми парцеллами (Сапожников, 1984).

Скорость разложения подстилки зависит от типов растений (хвойная подстилка более устойчива к биоразложению, чем лиственная) (Решетникова, 2015). На состав, структуру и скорость разложения лесных подстилок влияет возраст древостоев. В хвойных молодняках в силу преобладания в опаде хвои, тонкой корки и других мелких фракций формируются грубые подстилки, в старшевозрастных древостоях, где в опаде принимают большее участие ветви, шишки – более мягкие подстилки (Луганский, 2010). Скорость разложения подстилки и долю участия в ней опада характеризует подстильно - опадный коэффициент т.е. отношение всей подстилки к опадку на момент исследования. Чем медленнее идет разложение, тем больше

коэффициент.

## **1.2 Характеристика сообществ почвенной мезофауны**

Показателями состояния почвенных животных являются видовое разнообразие, плотность, пространственное распределение, трофическая структура.

Наиболее типичными представителями, слагающими почвенную мезофауну территории Центральной России, Западной и Восточной Сибири и Дальнего Востока, являются три типа беспозвоночных: кольчатые черви, членистоногие и моллюски (Курчева, 1977; Криволицкий, 1987; Ганин, 1997; Стриганова, Порядина, 2005; Валькова, 2007). Основными и наиболее обычными группами почвенной мезофауны являются: дождевые черви, многоножки, личинки и имаго пластинчатоусых жуков, долгоносиков, жужелиц, двукрылых, перепончатокрылых, проволочники. Представители других групп встречаются редко. Разнообразно и сообщество почвенных простейших. Помимо большого числа постоянно привязанных к почве насекомых (ногохвостки, личинки двукрылых и жесткокрылых и др.), клещей, протист, 98% видов свободно живущих представителей класса насекомых в какой-то период своей жизни тоже связаны с почвой (Гиляров, 1965).

Изучение сезонной динамики численности и вертикального распределения почвенных беспозвоночных позволяет более полно охарактеризовать комплекс и экологический состав фауны, а также дает ценные сведения о процессе почвообразования, водных, солевых, температурных режимах почвы (Криволицкий, 1977). В частности изменения численности, возрастного состава и вертикального распределения почвенных организмов дают информацию о присутствии поллютантов в почве и сообществе в целом (Воробейчик, 1995, 1998).

Пространственное распределение почвенных животных - направление, разработкой которого занимались несколько поколений почвенных зоологов,

как в нашей стране, так и за рубежом (Гиляров, 1965; Decaens, Rossi, 2001). Неравномерность пространственного распределения организмов известна давно и является одной из важнейших характеристик реакции организмов на факторы окружающей среды. Хотя изменчивость распределения почвенных организмов часто рассматривается как случайный шум, понимание ведущих факторов такой изменчивости может способствовать развитию представлений о факторах, регулирующих состав почвенной биоты и о ее функциональной роли в экосистемах (Покаржевский, 2005). Пространственная иерархия факторов окружающей среды, внутренние популяционные процессы и внешние воздействия влияют на пятнистость распределения популяций почвенных организмов и экосистемные процессы, происходящие в масштабах от миллиметров до сотен метров (Савин, 2004). Характеристика таких процессов - одна из основных целей дальнейших исследований для улучшения качества их оценки и понимания факторов, управляющих почвенными организмами, как по пространственной, так и по временной шкале (Мешалкина, 2001). Пространственный подход может помочь в выявлении факторов, ответственных за чрезвычайное высокое разнообразие организмов, живущих в почве. Ограниченное расселение многих представителей почвенной биоты, гетерогенность почвенных ресурсов и местные нарушения ведут к стохастической динамике пространственного распределения, что может играть важную роль в поддержании широты почвенного биоразнообразия и его функционирования. Благодаря роли пятнистости почвенной биоты в регулировании пространственного распределения ресурсов питательных веществ для растений, мутуалистов и антагонистов корней, пространственное распределение почвенных организмов, по-видимому, действует как ведущая сила в пространственном распределении растений и в конечном итоге в структуре растительного разнообразия.

Комплекс почвенных беспозвоночных включает разные

функционально-ценотические группы, различающиеся как по типу питания, так и по форме деятельности.

По типу питания выделяются группы (Гиляров, 1965; Томилова, 1978):

- Фитофаги - животные, питающиеся подземными частями живых высших растений.
- Зоофаги - питающиеся другими животными. К ним относятся хищники и паразиты
- Сапрофаги - питающиеся разлагающимися остатками организмов.

Наиболее характерной частью почвенного комплекса являются сапрофаги. К сапрофагом относят животных, питающихся тканями мертвой растительности. Они играют важную роль в процессах почвообразования и потребления органического вещества. Одни из них поедают непосредственно опад, другие - экскременты потребителей растительного материала среди беспозвоночных и позвоночных, гниющую древесину, детрит (Курчева, 1971). Сапрофаги, составляют обычно очень высокий процент (60-80), как по численности, так и по биомассе от всей почвенной фауны. Только там, где почва не имеет выраженной подстилки и бедна перегноем, сапрофаги могут уступать по числу и биомассе почвенным животным с другим характером питания (Гиляров, 1965).

Среди почвенных беспозвоночных мезофауны довольно часто встречаются факультативные сапрофаги. Личинки некоторых насекомых - вредителей сельскохозяйственных и лесных культур, - являющихся фитофагами, при хороших условиях увлажнения и богатстве почвы разлагающимися растительными остатками могут переходить к питанию последними.

На долю сапрофагов приходится основная масса почвенных животных. Биогеоценотическая роль сапрофильного комплекса состоит как в непосредственном биохимическом и физическом воздействии на органические остатки, так и в стимуляции деятельности сапрофитного

комплекса. На основе собственного материала и данных мировой литературы Б.Р. Стригановой (1980) проведен анализ питания сапрофагов и раскрыты основные особенности детритных пищевых цепей в почве.

Комплекс почвообитающих сапрофагов неоднороден по характеру питания входящих в его состав животных. В нем выделяются трофические группировки: фитосапрофаги, микрофитофаги, детритофаги. Фитосапрофаги утилизируют непосредственно отмершие ткани сосудистых растений. Наиболее активными разрушителями листового опада являются диплоподы, мокрицы, наземные моллюски, некоторые виды дождевых червей и коллембол, личинки, типулид и бибионид. В переваривании грубой растительной пищи у этих форм активную роль играют кишечные симбионты - бактерии, грибы и простейшие - хотя они имеют собственный фермент целлюлазу. Микрофитофаги - это потребители сапрофитных микроорганизмов - грибов и бактерий. К ним относятся многие виды панцирных и тироглифоидных клещей, энхитреид, нематод, коллембол, простейших. Животные отличаются наличием специальных энзимов, расщепляющих оболочки и включения грибных клеток. В этой группе имеются потребители почвенных водорослей - альгофаги, как разновидность фитофагов. Но в основном потребление водорослей комбинируется с бактерио- и микофагией. Совместная встречаемость беспозвоночных и водорослевых группировок имеет большое значение в формировании пионерных сообществ в развивающихся почвах. При выветривании горных пород на рыхлых продуктах их разрушения в первую очередь поселяются водоросли, лишайники и беспозвоночные - альгофаги (микроартроподы). Экскременты животных составляют основу органической фракции первичных почв. Водоросли, благодаря водоудерживающей способности, создают среду благоприятную для поселения микроорганизмов. Детритофаги потребляют растительные и животные остатки, утратившие исходную структуру и перемешанные с почвой. Эта группа включает дождевых червей,

энхитреид, орибатид, личинок некоторых жуков. Детрит - это измельченные, сильно разложившиеся и гумифицированные остатки животных и растений с населяющими их живыми микроорганизмами, перемешанные с частицами почвы. Он представляет последнюю стадию трансформации органического материала. Пищевая цепь, начинающаяся с детрита, называется "детритная пищевая цепь" (Стриганова, 1980).

Можно полагать, что степень пространственной изоляции энергетических потоков отличается на разных уровнях пищевой пирамиды: сапрофаги и микробофаги осваивают преимущественно локальные ресурсы (в масштабе сантиметров и первых метров), в то время как хищники интегрируют энергетические потоки с существенно большей площади (в масштабе от метров до десятков и более метров) (Гончаров, 2014).

Несмотря на значительные различия биологии отдельных видов, в целом подвижность хищных 15 подстилочных беспозвоночных (жужелицы, косянки, пауки) существенно выше, чем сапрофагов и микробофагов (нематоды, энхитреиды, типулиды, дождевые черви).

Преобладание той или иной трофической группы или наличие одной говорит о нарушениях внутри сообщества. Преобладание зоофагов в сообществе верный сигнал того что оно подверглось антропоической нагрузке или загрязнению (Покаржевский, 1976).

### **1.3 Роль животных в разложении и гумификации органического вещества**

Значение животных для почвообразования многообразно, при этом наибольшую роль играет их деятельность, связанная, во-первых, с процессами разложения, минерализации и гумификации органического вещества и, во-вторых, с механическим воздействием на почвенный покров. При этом для многих животных эти виды деятельности неразрывно связаны друг с другом. В 1837 г. в докладе «Об образовании растительного слоя», сделанном на заседании Лондонского геологического общества, Ч. Дарвин

впервые высказал мысль о создании гумуса дождевыми червями. Позже, в 1881 г., он изложил результаты своих многолетних наблюдений и опытов. Он нашел, что дождевые черви ускоряют разложение растительных остатков, и предположил, что они, пропуская через кишечник, перерабатывают их не только механически, но и химически и создают гумусовые вещества. Пространственное распределение и плотность популяции олигохет зависит от ряда факторов, главным из которых является влажность среды обитания (Сергеева, 2015). Установив копрогенный характер луговых и лесных почв Англии, Ч. Дарвин пришел к выводу, что весь поверхностный слой почвы за много лет не раз прошел через кишечник дождевых червей. Переработка растительного органического вещества производится преимущественно растительноядными животными, питающимися как живыми частями растений (фитофаги), так и мертвыми (сапрофаги). Трофическая деятельность животных приводит к механическому разрушению и измельчению органического вещества, к биохимическим превращениям его в организме животного, к обогащению органических остатков микроорганизмами (Курчева, 1971).

Важным показателем прямого вклада животных в биологический круговорот, кроме их биомассы и запаса в ней биогенных элементов является величина и интенсивность потока биогенных элементов через их популяции посредством пищевой активности (Безкоровая, 2009).

Почвенные беспозвоночные проявляют избирательность по отношению к стадии механического разложения растительных остатков. В соответствии с этим их делят на первичных и вторичных разрушителей. Так, например, личинки двукрылых (типулиды, ликориды) являются типичными представителями первичных разрушителей, а коллемболы осуществляют вторичное разрушение растительных остатков и их экскременты представляют собой тонкозернистую гумифицированную массу (Стриганова, 1975). В зависимости от численного соотношения в почве особей двух



названных групп мезофауны маятниковый процесс гумификация – минерализация может сдвигаться в ту или иную сторону.

Л.С. Козловская (1976) классифицировала почвенных беспозвоночных на основании взаимодействия педобионтов с микроорганизмами, определяющего направление и характер разложения растительных остатков. Животные разделены на две группы:

1. Карболиберанты – участвуют в превращении безазотистых углеродосодержащих соединений, т. е. в круговороте углерода, высвобождая его из более сложных соединений (диплоподы, личинки и имаго многих жуков, моллюски и микрофитофаги из орибатид). Значение карболиберантов состоит в том, что они разлагают крахмал, пектин и клетчатку.

2. Нитролиберанты – участвуют в круговороте азота, активизируя организмы данного цикла и стимулируя высвобождение азота из сложных соединений. Нитролиберанты подразделяются на две подгруппы:

- собственно гумусообразователи. Сюда относятся дождевые черви и энхитреиды. В кишечниках и экскрементах этих животных происходят процессы ресинтеза органических веществ и образования гумусовых кислот.

- прогумусообразователи. В экскрементах входящих в эту группу животных происходит только минерализация органического вещества без ресинтеза органических соединений. К ним относятся, главным образом, личинки двукрылых насекомых.

Дождевые черви существенно изменяют микроморфологические признаки почвы. Анализ проб шлифов исходной почвы (лугово-сероземной) в которой недостаточно выражены порозность, комковатость, гумусированность выявили качественные изменения после воздействия животных. Шлифы значительно агрегированы, поры крупные размером 2-4 мм, окружены характерной кальцитовой оболочкой. Внутри пор обнаружены скопления органо-минеральных образований. Копролиты червей приобретают губчатое строение и состоят из сильно гумусированной

глинистой плазмы. Минеральный скелет сложен из кальцитовых зерен и кристаллов. Мокрицы по сравнению с дождевыми червями оказали на почву незначительное влияние. Пробы шлифов плотные, агрегированность умеренная, поры мелкие размером 0,4 – 0,6 мм свободные от органики. Сравнение воздействия дождевых червей и мокриц на почву показало, что влияние дождевых червей более сильное (Надилов, 1989; Самедов, 2002).

В условиях недостаточного увлажнения на пойменных лугах наблюдается изменение характера переработки первичной продукции. На влажных лугах и лугах нормального увлажнения основная часть продукции, используемой почвенной мезофауной, перерабатывается по детритному типу, преимущественно за счет дождевых червей (Веремеев, 2008).

Экспериментами установлено, что дождевые черви (*Nicodrilus*) и мокрицы (*Armadillidium*) воздействуя на минеральную часть лугово-сероземной почвы с энергией кристаллической решетки 4132 ккал/100 г способствуют ее уменьшению до 3988-3848 ккал/100 г почвы, доказывающая об их участии в новообразовании вторичных минералов с меньшей энергией кристаллической решетки.

Установлено, что пробы различных типов почв после их переработки беспозвоночными имеют свои специфические показатели теплоты смачивания, удельной поверхности и гидрофильности. Теплота смачивания (Q) исходных образцов возрастала от лугово-сероземной 2,23 кал/г; желтоземно-подзолистой 2,60 кал/г; каштановой (серо-коричневой) 4,57 кал/г; лугово-лесной 4,70 кал/г; горно-лесной бурой 7,42 кал/г почв, к горно-лесной коричневой 7,53 кал/г и слитому чернозему 10,46 кал/г.

В копролитах дождевых червей выбранных из этих почв теплота смачивания значительно увеличилась соответственно от 3,5-14,40 до 16-18,02 кал/г. Мокрицы слабо воздействуют на лугово-сероземную почву и теплота смачивания была равна всего 2,3-2,7 кал/г. Удельная поверхность (S м<sup>2</sup>) является важной характеристикой позволяющая оценить различные свойства

и дисперсное состояние почв. В почвенных образцах измененных червями и особенно их копролитах она существенно возрастает от 7,21-136 м<sup>2</sup>/г до 232-324м<sup>2</sup>/г.

Среди дождевых червей выделяют две морфологические группы:

1. Питающиеся на поверхности почвы растительным опадом – первичные разрушители;

2. Потребляющие органический детрит – вторичные разрушители (Гиляров, Стриганова, 1978).

Энхитреиды (Enchytraidae) – довольно разнообразное в видовом отношении семейство олигохет. Они доминируют в кислых почвах в лесах и на заброшенных пастбищах, где могут достигать высокой плотности (Didden, 2001). Энхитреиды обитают в верхнем 5-см слое большинства почв и играют важную роль в процессах разложения и гумификации. Поскольку они в основном питаются детритом, бактериями и грибами, они стимулируют круговорот азота и углерода (Стриганова, 1980). Они являются микрофагами и повторно используют экскременты других животных (дождевых червей или микроартропод) (Мамаев, 1960). Предполагается, что большинство видов энхитреид может питаться опавшими листьями.

Наземные брюхоногие моллюски (Gastropoda) представлены большим числом облигатных и факультативных сапрофагов ((Fromming, 1965, цит. по Стригановой, 1980). Так как большая часть видов наземных моллюсков потребляют древесный опад, они играют немаловажную роль в разложении лесной подстилки.

Двупарноногие многоножки (Diplopoda) – преимущественно сапрофаги, потребители любой листовой подстилки и поэтому имеют исключительно большое значение в деструкции растительных остатков.

Из жесткокрылых насекомых (Coleoptera) для разложения растительных остатков наибольшее значение имеют личинки жуков семейства Scarabaeidae. В основном это копрофаги и ксилофаги. Из

пластинчатоусых преимущественными сапрофагами являются личинки бронзовок (Cetotini).

В разрушении древесины особенно велика роль специализированных ксилофагов, главным образом личинок рогачей, усачей и некоторых пластинчатоусых. К факультативным сапрофагам относятся личинки многих пластинчатоусых, проволочников и почвенные личинки некоторых других жуков – вредителей (Мамаев, 1960).

Личинки двукрылых насекомых (Diptera) играют чрезвычайно большую роль в разложении растительных остатков, особенно представители семейств Bibionidae, Tipulidae и Lycoriidae. Все это почти исключительно сапрофаги, активно перерабатывающие растительный опад (Krogerus, 1970, цит. по Стригановой, 1980).

Высокая численность сапрофагов способствует формированию водопрочной структуры почвы, интенсификация процессов гумификации и минерализации растительных остатков. Их деятельность является одним из ведущих факторов, определяющих скорость круговорота веществ и формирования почв. Таким образом, градация численности беспозвоночных сапрофильного комплекса может служить индикатором стадий сукцессионных процессов (Сукачев, 1964).

## **1.4 Биологическая индикация и диагностика почв**

### **1.4.1 Почвенные беспозвоночные как индикаторы состояния территории**

Индикаторами называются виды или сообщества почвенных беспозвоночных, связанные с определенными экологическими условиями настолько, что данные условия могут быть распознаны по присутствию этих видов или сообществ.

Под биологическими индикаторами принято понимать организмы, которые показывают изменения в окружающей среде своим присутствием или отсутствием, изменением внешнего вида, химического состава,

поведения. При экологическом мониторинге загрязнений использование биологических индикаторов часто дает более ценную информацию, чем прямая оценка загрязнения приборами, так как биологические индикаторы реагируют сразу на весь комплекс загрязнений.

При этом нельзя забывать, что индикационное значение тех или иных видов или сообществ имеет относительный, географически обусловленный характер и что один и тот же вид в разных частях своего ареала характеризуется разным диапазоном требований в отношении режима почв, и выделение индикаторов носит чисто региональный характер. (Криволуцкий, 1999).

В ряду биоиндикаторов состояния наземных экосистем часто рекомендуется использовать различные группы беспозвоночных животных, преимущественно обитателей почвы и подстилки. Отмечено, что сообщества почвенных беспозвоночных реагируют на антропогенные воздействия более отчетливо и раньше, чем это можно обнаружить на основе химических анализов почвы. По всей видимости, это объясняется тем, что подавляющая доля поступающих в окружающую среду экотоксикантов удерживается верхними слоями почвы, из которой они вовлекаются в биогенный круговорот.

Принято выделять два типа биоиндикаторов: «индикаторы аккумуляции» или индикаторы химического состава среды и «индикаторы активного мониторинга» или организмы для наблюдения за текущим состоянием окружающей среды. Считается, что виды с широкой экологической амплитудой (эврибионты) мало пригодны для индикационных целей, в то время как стенобионты служат хорошими индикаторами определенных условий среды. Однако перспективными индикаторами могут быть виды как с узкой, так и с широкой толерантностью к антропогенным влияниям. При изменении условий в экосистеме могут исчезнуть виды с узкой экологической амплитудой, а численность видов с широкой

амплитудой может повышаться.

Можно выделить следующие формы антропогенного воздействия на почву:

а. Физическое воздействие (рекреация, выпас скота, тяжелая с/х техника, орошение, водная эрозия, открыта добыча полезных ископаемых, строительство, военные действия и т.п.).

б. Химическое загрязнение (промышленные выбросы, агрохимикаты, радиоактивные осадки, органические газы и жидкости и т.п.)

в. Биологическое загрязнение (объекты микробиологического производства белка и белково-витаминных концентратов, энтомопатогенные бактерии, используемые в биологической борьбе с разного рода вредителями и т.п.).

При всем многообразии антропогенных факторов некоторые из них сходны по своей природе, характеру воздействия на живые организмы с естественными биотическими и абиотическими факторами, например, пастбища скота. Другие же совсем не характерны для природных комплексов, так как искусственно созданы человеком, например, часть минеральных удобрений, а также сельскохозяйственная деятельность отрицательно воздействует на природные сообщества и на организм каждого почвенного животного в частности. Замечено, что внесение в почву умеренных норм минеральных удобрений может оказать положительный эффект не только на растения, но прямо или косвенно положительно отразиться и на некоторых, играющих значительную роль в почвообразовательных процессах, группах животных (Тишлер, 1971). Однако внесение высоких концентраций минеральных удобрений в почву может отрицательно сказаться на тех же животных. При этом действие такого, очень естественного антропогенного фактора, как выпас скота на почвообитающих животных, тоже не однозначно.

Для сохранения и обеспечения нормального функционирования

природных экосистем важно определить значение природных факторов и ресурсов в жизни общества и действительные масштабы различных антропогенных воздействий. Это особенно актуально в современных условиях, когда нарушения природной среды достигли критически опасных уровней и носят глобальный характер. Многие почвенные беспозвоночные имеют важное индикационное значение как для антропогенного изменения почв, так и при определении типа почв, ее состава, свойств и режима. Однако следует учитывать, что один и тот же вид в разных местах своего ареала может менять местообитания и, следовательно, служить индикатором на разные условия.

#### **1.4.2 Зоологическая диагностика почв**

В основе принципа биологической диагностики почв лежит представление о том, что почва как среда обитания составляет единую систему с населяющими ее популяциями разных организмов. В зависимости от сочетания природных факторов, определяющих почвообразовательный процесс, разные почвы различаются по составу своей биоты, направленности биохимических превращений и содержанию тех химических компонентов, которые являются продуктами этих превращений или их агентами.

Теоретической предпосылкой применения почвенно-зоологического метода для целей диагностики почв является сформулированное М.С. Гиляровым в 1949 г. представление об "экологическом стандарте" вида - потребности вида в определенном комплексе условий среды. Каждый вид в пределах своего ареала встречается только в тех местообитаниях, которые обеспечивают полный комплекс необходимых для проявления жизнедеятельности условий. Амплитуда варьирования отдельных факторов среды характеризует экологическую пластичность вида. Эврибионты малопригодны для индикационных целей, тогда как стенобионты служат хорошими индикаторами определенных условий среды и свойств субстрата.

Это положение представляет собой общий теоретический принцип в биологической диагностике. Однако использование для индикации одного вида не дает полной уверенности в правильности выводов (здесь имеет место "правило смены местообитаний Г. Я. Бей-Биенко, и, как следствие, смена экологических характеристик вида). Лучше исследовать весь комплекс организмов, из которых одни могут быть индикаторами на влажность, другие - на температуру, третьи - на химический или механический состав

Чем больше общих видов почвенных животных встречается на сравниваемых участках, тем с большей долей вероятности можно судить о сходстве их режимов, а, следовательно, о единстве почвообразовательного процесса. В нашей стране на основе почти 25-летних полевых исследований М. С. Гиляровым был разработан способ, позволяющий определить характер почв. Он детально был обоснован в его книге "Зоологический метод диагностики почв" (1965), удостоенной Государственной премии. Предназначенный, казалось бы, для специальных сугубо зоолого-почвенных целей метод нашел применение при решении биогеографических и более общих, экологических задач. С его помощью была разрешена загадка происхождения таких образующихся на известняках почв, как красноцветные на Южном берегу Крыма. Существует четкая зависимость между типом почвы и естественным растительным покровом. Они сохранились в первозданном виде, если их не затронула хозяйственная деятельность человека. Если же почву используют в хозяйственных целях, то эта взаимосвязь, безусловно, нарушается.

Применяя зоологический метод диагностики почв, исходят из следующих предпосылок. Каждый вид в пределах области 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 и т. д. Сумма этих условий жизни и составляет общую характеристику,



которую ученые называют экологическим стандартом вида. Чем он уже, тем выше его ценность как индикатора. А чем шире амплитуда колебаний каждого экологического фактора, гарантирующего существование вида, тем хуже такой вид выполняет эту роль, поскольку он не "привязан" строго к какому-нибудь одному типу почв и, как правило, распространен 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. К таким условиям относится, наряду с прочими, гидро- и терморезим почвы, к которому почвенные беспозвоночные очень чувствительны. Как правило, почвенные животные на равнинах европейской части страны, в центре этого ареала, умеренно влаголюбивы, у северных границ - сухолюбивы, а у южных границ, наоборот, влаголюбивы. Например, личинка июньского хруща встречается в лесостепной полосе в различных почвах. На севере (в лесной зоне) она предпочитает склоны, обращенные на юг, где песчаные или известняковые почвы, а на юге (в сухой степи) - склоны, обращенные на север, с тяжелыми почвами, а также берега рек. Не случайно К. Линней называл некоторые широко распространенные в Скандинавии виды "песчаными". В Скандинавии они действительно встречаются на песках.

Почвенно-зоологический метод дает возможность заметить, в каком направлении идет почвообразование, еще на той стадии, когда с помощью инструментальных и химических методов сделать это невозможно (Гиляров, Криволицкий, 1985)

Почвенные беспозвоночные являются чуткими индикаторами влажности почвы. Встречаемость тех или иных видов может быть показателем влажности или сухости местообитания. Однако характеристики гидротермического режима по встречаемости тех или иных видов имеют

относительный, географически обусловленный характер и популяции одного вида в разных частях широкого ареала характеризуются часто разным диапазоном требований в отношении гидротермических. Также представители почвенной фауны могут быть индикаторами солевого режима почв. Например, в солончаках наблюдается специфический состав беспозвоночных-галофилов (стафилиниды рода *Bledius*, чернотелки), которые, как и растения галофиты, могут быть индикаторами процессов засоления. Некоторые беспозвоночные, являющиеся в большей или меньшей степени калькофилами (моллюски, диплоподы, мокрицы), могут быть индикаторами богатства почвы кальцием.

Не все группы почвенных беспозвоночных равнозначны как индикаторы. Достаточно сложно использовать в качестве индикаторов почвенных микроартропод (клещи, коллемболы), так как они достаточно трудны для идентификации, а также могут быть связаны с определенными видами растений. Однако, набор видов и соотношение численности основных групп микроартропод (клещей и коллембол) характерны для каждого типа почв и резкие изменения в окружающей среде приводят к достаточно быстрой реакции комплекса микроартропод, поэтому эти педобионты удобны при индикационных работах на уровне комплекса видов (Бабенко, 2013).

Из простейших основной группой для целей биоиндикации служат раковинные амебы (тестации), так как они относительно легко определяются по строению раковин, которые хорошо сохраняются в почве. Характерной особенностью тестаций является наличие у многих видов экологических преферендумов по отношению к среде обитания. В результате, все разнообразие форм раковин группируется в несколько эколого-морфологических типов раковин. Каждый из экоморфотипов соответствует определенному местообитанию от водной среды болот до минеральных почвенных горизонтов.

В зоологическом методе диагностики почв особое место принадлежит крупным беспозвоночным (Чернова, Стриганова, 1999). Поскольку эти животные малоподвижны, ареал их распространения ограничен и целиком зависит от окружающей их среды, они менее космополиты, чем простейшие и микроартроподы. Ареалы видов крупных беспозвоночных более изучены и связаны с определенным комплексом почвенно-климатических условий. Наличие тех или иных видов, их количество, плотность популяций - все это помогает определить свойства почвы, составить ее характеристику. Сравнение экологических условий местообитаний позволяет определить те ведущие факторы почвенной среды, от которых зависит степень общности почвенного населения.

М.С. Гиляров (1978) отмечал, что чем больше общих видов почвенных животных встречается в сравниваемых биогеоценозах, тем правильнее выводы о сходстве гидротермического, химического и биологического режимов сравниваемых почв, о близости типов земель, заселенных сходными комплексами почвенных животных (Соколова, 2010).

Почвенная мезофауна чувствительна к реакции почвенных растворов. Изменение химизма среды обитания, физических свойств почв приводит к изменению численности и видового состава животных. В связи с этим многие исследователи считают мезофауну одним из лучших биоиндикаторов, так как все активно передвигающиеся виды реагируют на малейшее изменение среды варьированием численности и нарушением соотношений трофических групп. Наиболее удобными тест-объектами являются дождевые черви, щелкуны и их личинки, крупные жужелицы, некоторые виды мокриц, чернотелки и их личинки (Захаров, Бызова, 1989).

### **3. Район исследования. Материалы и методы исследования**

Объектом исследований явились почвообитающие беспозвоночные животные (мезофауна). Сбор материала осуществлялся в три срока: июнь, июль, сентябрь 2015г. в окрестностях г. Красноярска. Исследования проведены на двух лугах (суходольный и пойменный) и в сосняке.

**Пойменный луг:** В растительном покрове преобладает мятлик луговой (*Poa pratensis*) – 75%. Отмечены: хвощ луговой (*Equisetum pratense*) -30%, подорожник большой (*Plantago media*) – 10%, крапива двудомная (*Urtica dioica*), лютик ползучий (*Ranunculus repens*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), дягель низбегающий (*Archangelica decurrens*).

**Суходольный луг:** Доминируют в покрове пырей ползучий (*Elytrigia repens*) – 95% и тысячелистник (*Achillea millefolium*) – 80%. Отмечены: подорожник большой (*Plantago media*) – 45%, тмин (*Carum carvi*) – 20%, клевер ползучий (*Trifolium repens*) – 20%, лютик многоцветковый (*Ranunculus polyanthemus*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), горошек тонколистный (*Vicia tenuifolia*), клевер гибридный (*Trifolium hybridum*).

**Сосняк разнотравный (состав древостоя 10С):** сомкнутость древостоя 70%. Единично отмечены кустарники жимолость паласа (*Lonicera pallasii*), смородина (*Ribes*). Доминирует среди растительности мятлик (*Poa pratensis*) – 50%, отмечены: ежа сборная (*Dactylis glomerata*) – 15%, подорожник большой (*Plantago media*) – 6%, подорожник степной (*Plantago urvillei*), земляника лесная (*Fragaria vesca*), валерьяна (*Valeriana officinalis*), люцерна (*Medicago sativa*).

На каждом участке в июне, июле и сентябре было заложено по 8 пробных площадок размером 30\*30. Общее количество площадок – 72. Определена мощность подстилки на каждой площадке. В лаборатории из подстилки извлечены беспозвоночные животные и зафиксированы в 70% спирте, позже они были определены до семейств, а подстилка отсортирована

на фракции (листья, веточки, хвоя, сухие стебли трав, шишки, недифференцированные остатки) с помощью колонки почвенных сит. Фракции доведены до воздушно-сухого веса и взвешены, определены запасы отдельных фракций и общие запасы подстилки.

При идентификации животных использовались следующие определители:

Мамаев Б.М. – Определитель насекомых по личинкам. Пособие для учителей. М. «Просвещение», 1972;

Мамаев Б.М. и др. – Определитель насекомых европейской части СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. М. «Просвещение», 1976;

Дмитриенко В.К. и др. – Зоология беспозвоночных: Учебное пособие к летней практике. Краснояр. гос. ун-т. – Красноярск, 2002.

Для характеристики структуры населения мезофауны обследованных биотопов был использован ряд коэффициентов.

Коэффициент **фаунистического сходства** Серенсена – Чекановского.

$$K = \frac{2c}{a+b},$$

где  $c$  – количество общих видов,

$a$  – количество видов на первом участке,

$b$  – количество видов на втором участке

Коэффициент показывают степень общности видового состава населения и лежат в основе целого ряда других индексов. В случае полного совпадения видов сообществ индекс равен 1 и равен 0, если выборки не включают общих видов

**Индекс видового богатства Маргалефа**

$$d = \frac{(S-1)}{\ln N},$$

где  $s$ – число таксономических групп;

$N$ – число особей.

**Коэффициент общности удельного обилия:** представляет собой сумму минимальных значений удельных обилий каждого из видов

$$K = \frac{\sum c_{min} \times 100}{a+b-\sum c_{min}}$$

где  $c$  — меньший (из двух) показатель обилия каждого вида;  
 $a$  — суммарное обилие всех видов в одной группировке;  
 $b$  — то же, в другой группировке.

Анализ получаемых индексов показывает, что формула чувствительна и тонко отражает степень количественного сходства (Чернов, 1975).

**Коэффициент биоценологического сходства Б.А. Вайнштейна:**

$$K = \frac{K_n \times K_f}{100}$$

где  $K_n$  — коэффициент общности удельного обилия;  
 $K_f$  — коэффициент фаунистического сходства

Математическая обработка данных и построение графиков проведена в программе «Microsoft Office Excel 2010»

## **Выводы**

1. Почвенные мезобионты сравниваемых биотопов представлены двумя типами (Annelida, Arthropoda), они относятся к 3 классам (Oligochaeta, Insecta, Chilopoda) и 9 семействам: Enchytraeidae, Lumbricidae, Cicadidae, Elateridae, Carabidae, Formicidae, Rhagionidae, Asilidae, Geophilidae.
2. Педобионты пойменного луга представлены восьмью семействами, суходольного луга и сосняка разнотравного – шестью. Повсеместно доминируют Enchytraeidae, Lumbricidae. Степень сложности группировок обусловлена гетерогенностью стаций. Биоценологическое сходство невелико (0,03-0,3), что определяется численностью животных одних и тех же таксономических групп в разных местообитаниях.
3. Соотношение групп в комплексе почвенных беспозвоночных животных изменяется на протяжении сезона. Энхитреиды и дождевые черви присутствуют в почвах лугов с июня по сентябрь. При нарастании ксерофитности местообитаний численность дождевых червей в сообществе сокращается.
4. Структура сообществ почвенных беспозвоночных животных на начальном и конечном этапах сукцессии различается, что показывает соотношение групп доминантов. В почве лугов на долю энхитреид приходится от 32 (пойменный луг) до 43% (суходольный луг) от общей численности этих червей, сосняка – не более 25%. Представленность дождевых червей варьирует от 32,6% в почве лугов до 34% – сосняка.
5. Комплекс педобионтов представлен тремя трофическими группами: фитофагами, зоофагами и сапрофагами. Повсеместно доминируют сапрофаги. Превалирование сапрофагов сохраняется на протяжении всего вегетационного сезона.

6. Беспозвоночные-сапрофаги оказывают влияние на деструкцию растительного опада: к концу вегетационного сезона запасы стеблей трав снижаются в 1,2-1,7 раза, масса детрита в сосняке – в 1,5 раза. Толщина подстилки на лугах к июлю убывает на 17 и 27 %.



### **Список использованных источников**

1. Бабенко, А.С. Почвенные беспозвоночные как индикаторы состояния территории: журнал / А.С. Бабенко.- Томск: Национальный исследовательский Томский государственный университет, 2013.- 40с.
2. Безкоровайная, И.Н. Роль почвенных беспозвоночных в деструкции органического вещества лесных экосистем енисейского меридиана: дис. ... д-ра биологич. наук: 03.00.16 / Безкоровайная Ирина Николаевна.- Красноярск, 2009.- 35с.
3. Валькова, С. А. Комплексы беспозвоночных-сапрофагов в лесных экосистемах Кольского Севера: дис. ... канд. экологич. наук: 03.00.16/ Валькова Светлана Александровна.- Апатиты, 2005.- 31 с.
4. Статья из журнала Веремеев, В.Н. Почвенная мезофауна пойменных лугов юго – востока Беларуси в условиях недостатка влаги в летний период как экологическая модель их антропогенной трансформации/ Воробейчик Е.Л. Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология. - 1998. - № 2. - С. 102-108.
5. Ганин, Г.Н. Почвенные животные Уссурийского края/ Г.Н. Ганин. - Владивосток-Хабаровск: Дальнаука, 1997. - 160 с.
6. Гончаров, А.А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных лесных экосистем/ А.А. Гончаров.- Москва: Институт проблем экологии и эволюции им.А.Н. Северцова РАН, 2014.- 14с.
7. Гиляров, М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых/ М.С. Гиляров.- Москва: Изд – во АН СССР, 1949.- 279с.
8. Гиляров, М.С. Зоологический метод диагностики почв/ М.С.- Москва: Наука, 1965.- 277с.
9. Гиляров, М.С. Жизнь в почве/М.С. Гиляров, Д.А. Криволицкий.-

- Москва: Наука, 1985.- 191с.
- 10.Гиляров, М.С. Роль почвенных животных в разложении растительных остатков и круговороте веществ / М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. – М.: ВИНТИ, 1978. – Т. 5. – С. 8 – 69.
  - 11.Горлова, О.П. Почвенные беспозвоночные Красноярска и его окрестностей.- автореф.канд.дис.- Красноярск, 2000.- 132с.
  - 12.Дмитриенко, В.К. Зоология беспозвоночных: учеб. Пособие/ Г.Н. Скопцова, Е.В. Борисова.- Красноярск: КГУ, 2000.- 107с.
  - 13.Дмитриенко, В.К. Определитель жестокрылых насекомых лесов Красноярского края: учеб.пособие/ В.М. Янковский, Е.В. Борисова.- Красноярск: КГУ, 2005.- 143с.
  - 14.Зонн, С.В. Биогеоценологические и генетические основы классификации лесных подстилок/ С.В. Зонн.- Москва: Наука, 1983.- 80 с.
  - 15.Козловская, Л.С. Роль беспозвоночных в транспорте органического вещества болотных почв/ Л.С. Козловская-. Москва: Наука, 1976.-214 с.
  - 16.Коновалов, Н.А. Рост лиственницы и сосны в лесных культурах Урала/ Н.А. Коновалов, М.М. Сурин.- Красноярск: 1980.- 34 – 36с.
  - 17.Количественные методы в почвенной зоологии: под ред. М.С.Гилярова, Б.Р. Стригановой.- Москва: Наука, 1987.- 288с.
  - 18.Криволицкий, Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле/ Д.А. Криволицкий- Москва: Наука, 1994.- 268с.
  - 19.Криволицкий , Д.А. Почвенная фауна в кадастре животного мира/ А.Д. Покаржевский, М.Г. Сизова- Ростов-на-Дону.: Изд-во РГУ, 1985.- 96 с.
  - 20.Криволицкий , Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле/ Д.А. Криволицкий - Москва: Наука, 1994. - 269 с.
  - 21.Кривошеина, Н.П. Определитель личинок двукрылых насекомых –

- обитателей древесины/ Б.М. Мамаев- Москва: Наука, 1967.- 366с.
22. Курчева, Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков/ Г.Ф. Курчева - Москва: Наука, 1971.- 155с.
23. Курчева, Г.Ф. Почвенные беспозвоночные советского Дальнего Востока/ Г.Ф. Курчева - Москва: Наука, 1977.-130 с.
24. Малоземов, Ю.А. Краткий определитель беспозвоночных животных Среднего Урала/ Л.А. Малоземова - Екатеринбург: Уральский государственный университет, 1996.- 281с.
25. Мамаев, Б.М. Определитель насекомых по личинкам/ Б.М. Мамаев - Москва: Просвещение, 1972.- 400с.
26. Мамаев, Б.М. Зоологическая оценка стадий естественного разложения древесины / Б.М. Мамаев // Изв. АН СССР, серия биол., 1960. - №4. – С. 24 – 30.
27. Медведев, Г.С. Определитель насекомых Европейской части СССР. Т.3 Ч.1 Перепончатокрылые/ Г.С. Медведев- Москв.: Наука, 1978.- 401с.
28. Парамонова, Т.А. Исследования внутрипарцеллярной неоднородности лесной подстилки соснового биогеоценоза Почвоведение № 6/ Р.М. Окунева - 696-703с.
29. Плавильщиков, Н.Н. Определитель насекомых/ Н.Н. Плавильщиков- Москва: Просвещение, 1957.- 546с.
30. Покаржевский, А.Д. Геохимическая экология наземных животных/ А.Д. Покаржевский - Москва: Наука, 2005.- 304с.
31. Решетникова, Т.В. Формирование органического вещества почвы в культурах основных лесобразующих пород Сибири: дис. ....канд.биол.наук: 03.02.08 / Решетникова Татьяна Валерьевна.- Красноярск, 2015.- 197с.
32. Самедов, П.А.. Влияние дождевых червей и мокриц на физико – химические и поверхностные свойства почв: журнал Почвоведение, № 8/ Ф.Т. Надиров, 1989.- 109-115с.

33. Самедов, П.А. Изменение физических свойств почв деятельностью беспозвоночных животных. Труды 17-й Международной конференции почвоведов/ П.А. Самедов, Т.1, Таиланд, 2002.- 522с.
34. Сапожников, А.П. Об использовании признаков лесной подстилки в оценке гумусного состояния почв/ А.П. Сапожников// Почвоведение.- 1987.- С. 26-31
35. Сапожников, А.П. Лесная подстилка номенклатура, классификация, индексация/ А.П. Сапожников// Почвоведение.- 1984.- № 5.- С. 96-105.
36. Сергеева, Е.В. Состав и структура почвенной мезофауны в сообществах коренной террасы Иртыша/ Е.В.- Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, 2015
37. Соколова, Т.Л. Диагностические возможности почвенной мезофауны/ Т.Л. Соколова// Ж.Вестник.- Костромской государственной академии химической технологии им.Н.А. Некрасова. №3.-2010.- С. 13-14.
38. Соломатова Е. А. Строение, состав и пространственная вариабельность лесных подстилок Восточной Фенноскандии : Дис. ... канд. биол. наук Москва, 2004, 295 с. Научная библиотека диссертаций и авторефератов disserCat <http://www.dissercat.com/content/stroenie-sostav-i-prostranstvennaya-variabelnost-lesnykh-podstilo-k-vostochnoi-fennoskandii#ixzz4eOjmsfh>
39. Степановских, А.С. Общая экология/ А.С. Степановских- Москва: ЮНИТИ – ДАНА, 2000.- 510с.
40. Стриганова, Б.Р. Питание почвенных сапрофагов/ Б.Р. Стриганова- Москва: Наука, 1978.- 244с.
41. Стриганова, Б.Р. Специфика пищеварительной активности почвенных беспозвоночных как показатель характера разложения растительных остатков / Б.Р. Стриганова // Биологическая диагностика почв. - Москва: Наука.- 1975. – С.266 – 267.
42. Стриганова, Б.Р.. Животное население почв бореальных лесов Западно

- Сибирской равнины/ Н.М. Порядина - Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005 г.234с.
- 43.Сукачев, В.Н. Избранные труды. Т.1. Основы лесной типологии и биогеоценологии/ В.Н. Сукачев- Москва: Наука, 1972.- 419с.
- 44.Сукачев, В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука,1964. – С. 2- 49.
- 45.Томилова, В.Н. Почвенная зоология: мет.пособие/ В.Н. Томилова- Иркутск: ИГУ, 1978.-67с.
- 46.Чеснова, Л.В.. Почвенная зоология – наука XX века/под ред.Г.В. Добровольского/ Б.Р. Стриганова – Москва. «Янус - К», 1999.- 156с.
- 47.Чжан С. А. и др. Мощность лесной подстилки сосновых насаждений в условиях длительного техногенного пресса //Системы. Методы. Технологии. – 2011. – №. 12. – С. 157-162.
- 48.Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов.- 3 – е изд., стер.- М.: Высш.шк., 2001.- 512с.
- 49.Шугалей, Л.С.. Формирование подстилки в лесных экосистемах заповедника Столбы/ О.В. Коваленко// , 2000.- С 6.
- 50.<http://www.biochemi.ru/>
- 51.<http://www.bio.indiana.edu/faculty/directory/index.php>
- 52.. Chauvat M, Ponge J.F., Wolters V. Humus structure during a spruce forest rotation: quantitative changes and relationship to soil biota, European Journal of Soil Science, June 2007, 58, P. 625 – 631.
- 53.Loydi Alejandro, R. Lutz Eckstein, Annette Otte and Tobias W. Donath, Effects of litter on seedling establishment in naturaland semi – natural grasslands: a meta- analysis – Journal of Ecology 2013, 101, P. 454 – 464.

