

## Почвенные беспозвоночные и их трофическая активность в 40-летних лесных культурах

И. Н. БЕЗКОРОВАЙНАЯ<sup>1</sup>, М. Н. ЕГУНОВА<sup>2</sup>, А. А. ТАСКАЕВА<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Сибирский федеральный университет  
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79  
E-mail: [ibezkorovaynaya@sfu-kras.ru](mailto:ibezkorovaynaya@sfu-kras.ru)

<sup>2</sup> Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28  
E-mail: [Mari\\_19\\_88@mail.ru](mailto:Mari_19_88@mail.ru)

<sup>3</sup> Институт биологии Коми научного центра УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28  
E-mail: [taskaeva@ib.komisc.ru](mailto:taskaeva@ib.komisc.ru)

Статья поступила 27.12.2016

Принята к печати 06.03.2017

### АННОТАЦИЯ

Рассматриваются особенности формирования почвенной фауны в 40-летних хвойных и лиственных культурах, произрастающих в одинаковых климатических и эдафических условиях южной тайги Средней Сибири. Показано, что основные различия в структуре, плотности и биомассе почвенных беспозвоночных обусловлены составом лесной подстилки. Впервые с помощью bait-lamina теста получены зависимости трофической активности почвенной биоты от плотности и биомассы беспозвоночных.

**Ключевые слова:** хвойные и лиственные культуры, почвенные беспозвоночные, bait-lamina тест, трофическая активность.

Почвенные беспозвоночные оказывают особое влияние на выполнение почвой своих экологических функций. Являясь одними из основных агентов деструкционных процессов в почвенной системе, они стимулируют биохимическую активность микрофлоры, участвуют в механическом и химическом разрушении органического вещества и играют ключевую роль в его распределении по почвен-

ному профилю [Brussaard, 1998; Coleman, Crossley, 2003; Бызов, 2005; Покаржевский и др., 2007].

В условиях сильного антропогенного нарушения лесного покрова южной тайги и подтаежной зоны Средней Сибири актуален поиск эффективных способов экологической оптимизации ландшафтов [Шугалей, 2002]. Одним из них является повышение лесисто-

сти на нарушенных землях, в том числе за счет создания на них лесных культур.

В связи с особой функциональной ролью почвенной биоты при изучении процессов формирования лесных экосистем особое значение имеет анализ динамики комплексов беспозвоночных, выявление факторов, обуславливающих особенности их эколого-трофической структуры на разных стадиях развития лесного сообщества. В отличие от растений и микроорганизмов животные целиком зависят от состава, строения и продуктивности растительного компонента, а также от тех режимов физической среды, которые создаются растительностью внутри экосистемы [Зонн, 1954; Карпачевский, 1996; Binkley, Giardina, 1998; Mueller et al., 2015; Mueller et al., 2016; Karboulewsky et al., 2016]. Сложность подобных исследований связана с влиянием на процессы большого количества и разнообразия экологических факторов: климата, почвенных условий, растительности и других.

В 1968 г. сотрудниками Института леса им. В. Н. Сукачева СО АН на территории южной тайги Средней Сибири (56° с. ш., 92° в. д.) заложен эксперимент с целью изучения развития искусственных лесных биогеоценозов и внутренних связей в системе “растительность ↔ почва” [Шугалей и др., 1984]. Эксперимент представляет собой окультуренный участок старопахотной серой почвы, на которую после предварительного плантажа высажено шесть основных пород Сибири: кедр (*Pinus sibirica*), ель (*Picea obovata*), лиственница (*Larix sibirica*), сосна (*Pinus silvestris*), береза (*Betula fruticosa*) и осина (*Populus tremula*). Уникальность данного эксперимента заключается в том, что при физическом моделировании взаимодействия основных лесобразующих пород и почвы такие экологические факторы, как климат, рельеф, материнские породы и почва, являются одинаковыми, а древесные породы – разными. Это сводит к минимуму влияние внешних факторов, и все различия в почвенной системе, проявляющиеся в процессе произрастания культур, обусловлены, прежде всего, влиянием древесного полога разного породного состава.

В последующие годы в этих культурах проводились наблюдения за формированием

лесных фитоценозов разного типа и их отдельных компонентов [Шугалей и др., 1984; Яшихин, 1991; Ведрова, 1995; Безкоровая и др., 1997; Шугалей, 2002; Ведрова, Решетникова, 2014]. Отмечено, что в процессе произрастания культур эдификаторная роль каждой лесобразующей породы складывается из сформировавшихся под ней особых микроклиматических условий, подстилок, а также обуславливается структурой и функциональной активностью почвенной биоты, в том числе беспозвоночных.

По мнению А. Rozen с соавт. [2010], проводивших исследования почвенных беспозвоночных в аналогичном эксперименте с 53 древесными культурами в Сиеминицах (Польша), изучение почвенной фауны трудоемко и ограничено сложностью выполнения исследований на нескольких опытных участках одновременно. При этом информация о плотности и распределении таксонов не всегда отражает их функциональную активность.

Для того чтобы изучить активность почвенных беспозвоночных, достаточно определить такой важный показатель, как “трофическая активность”. Ее использование способствует более адекватной оценке роли беспозвоночных в экосистемных процессах. Это можно сделать при помощи bait-lamina теста, введенного Е. Torne [1990], и позволяющего быстро и просто получить интегральную оценку активности микрофлоры и представителей фауны *in situ* [Kratz, 1998].

Цель работы – анализ структуры почвенных беспозвоночных в 40-летних лесных культурах и их функциональной активности с использованием теста bait-lamina.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на территории многолетнего эксперимента в 40-летних лесных культурах основных лесобразующих пород Сибири – кедре, ели, лиственнице, сосне, березе и осине на старопахотной серой почве [Шугалей и др., 1984]. В качестве начальной стадии лесовосстановительного процесса использовали 5-летнюю разнотравно-злаковую залежь, а конечной стадии – естественные лесные сообщества сосняка разнотравно-осочкового (90 лет) и березняка

орляково-разнотравно-осочкового (60 лет). Все исследуемые участки расположены в долине р. Кача на восточной окраине Кемчугской возвышенности Средней Сибири (56° с. ш., 92° в. д.). Район исследований характеризуется умеренно прохладным континентальным климатом с достаточным увлажнением (гидротермический коэффициент увлажнения (ГТК)) 1,2–1,6. Фитоценозы представлены хвойными и мелколиственными лесами приграничных ландшафтов “южная тайга – лесостепь”.

В процессе произрастания лесных культур наблюдалась дифференциация напочвенного покрова, обусловленная воздействием древесного полога. Травянистый покров проходил несколько фаз развития. В настоящее время в культурах ярко выражена неоднородность распределения травянистой растительности под пологом. Напочвенный покров в культурах кедра, сосны и частично лиственницы характеризуется как мертвопокровный, в культурах ели – 90 % проективного покрытия приходится на мох.

Почва на всех участках серая среднеглинистая на коричнево-бурых глинах с четкой дифференциацией почвенного профиля. Органогенный и аккумулятивный горизонты характеризуются слабокислой реакцией среды ( $\text{pH}_{\text{водн}}$  5,6–6,2), высоким содержанием органического вещества (гумус 7,9 %). За 40 лет произрастания под всеми культурами оформился равномерно распределенный по поверхности органогенный горизонт с четко выраженной стратиграфией из подгоризонтов L, F и H, гомогенный пахотный слой (PY-горизонт) стал дифференцированным (O-AУ1-AУ2) [Shugalei, 2005].

В данной работе проведен анализ структуры разных размерных групп, представители которых играют ключевую роль в деструкционных процессах лесных экосистем. Для учета почвенных микроартропод (размер особи <2 мм), клещей (Acariformes) и коллембол (Collembola), образцы отбирали в 10-кратной повторности буром ( $d = 5$  см) из подстилки и минерального слоя почвы 0–5 см. Выгонку проводили с помощью эклекторов Тулгрена [Дунгер, 1987]. Для идентификации коллембол использовали определители [Fjellberg, 1998, 2007; Potapov, 2001]. Классы доминирования коллембол выделяли по

шкале Н.-Д. Engelmann [1978], жизненные формы коллембол приведены по С. К. Стебаевой [1970].

Всего для учета микроартропод отобрано 2430 проб.

Для учета прочих почвенных беспозвоночных (размер особи >2 мм), дождевых червей (Lumbricidae), энхитреид (Enchytraeidae), членистоногих и др. использовались прямые методы, общепринятые в почвенно-зоологических исследованиях – послойный отбор проб с последующей разборкой с использованием колонки почвенных сит [Гиляров, 1987]. Биомассу беспозвоночных определяли весовым методом после высушивания при  $t = 105$  °С [Мазанцева, 1987]. Пробы (размером 25 × 25 см) отбирали в 5-кратной повторности из подстилки и минерального слоя 0–20 см. Всего для учета беспозвоночных, извлекаемых ручным способом, отобрали и проанализировали 810 проб.

Оценку трофической активности почвенных беспозвоночных проводили методом приманочных пластинок (тест bait-lamina). Пластинки длиной 10 и шириной 1 см, имели 16 отверстий. Все отверстия заполняли пищевым субстратом (смесь микрокристаллической целлюлозы (70 %) и отрубей (30 %) и при помощи ножа вертикально погружали в почву до верхнего края последнего отверстия [Покаржевский и др., 2007].

Под каждой культурой, на залежи и в естественных биогеоценозах устанавливали по 30 пластинок – три группы по 10 штук. Через 14 дней их извлекали из почвы, и определяли трофическую активность процентным отношением количества перфорированных отверстий от общего числа их на пластинке.

Все исследования проводили в течение трех лет в середине каждого летнего месяца (июнь, июль и август). В статье представлены средние данные за весь период наблюдений.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы Statistica 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Под 40-летними лесными культурами плотность почвенных микроартропод составляет 9–14 тыс. экз./м<sup>2</sup> (рис. 1). Более высокой

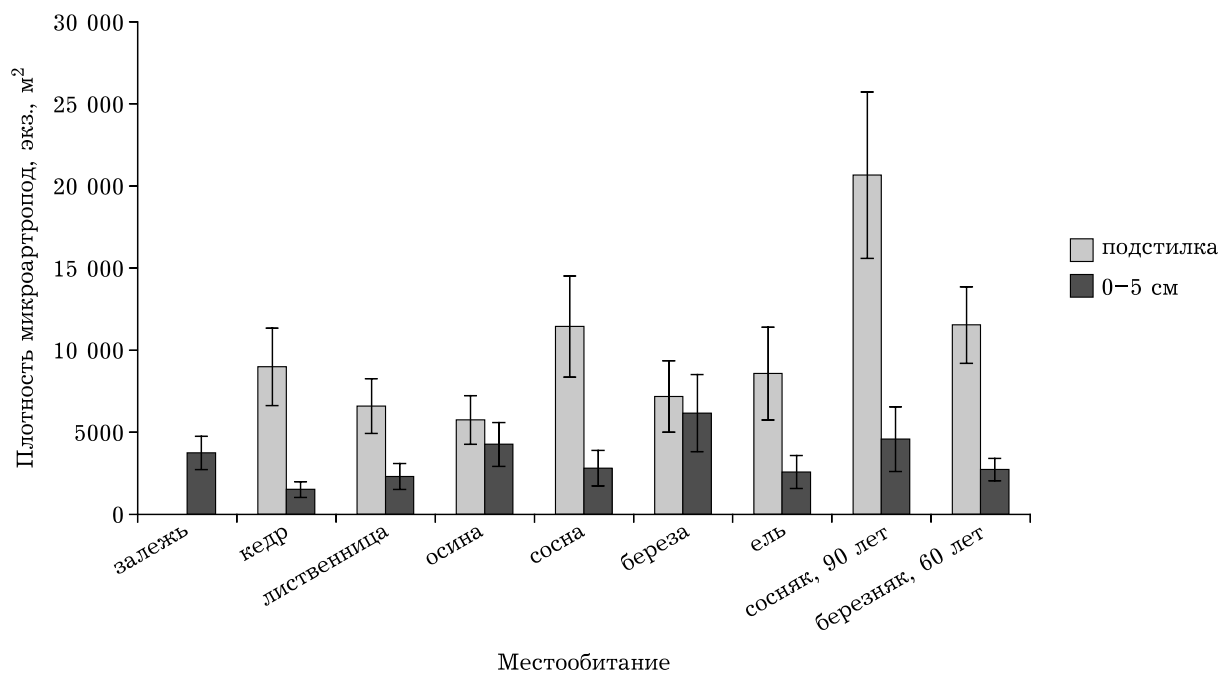


Рис. 1. Плотность почвенных микроартропод в 40-летних лесных культурах и на контрольных участках

плотностью этих беспозвоночных характеризуются культуры сосны и березы. Комплексы микроартропод естественных биогеоценозов отличаются максимальной плотностью 14–25 тыс. экз./м<sup>2</sup>.

В подстилках всех исследуемых местообитаний сосредоточено 60–85 % общей численности микроартропод и выявленные между ними различия определяются развитостью подстилочного комплекса [Безкоровайная, Егунова, 2013]. Для 5-летней разнотравно-злаковой залежи, где подстилочный горизонт отсутствует, плотность мелких почвенных членистоногих не превышает 4 тыс. экз./м<sup>2</sup> (см. рис. 1).

В комплексах микроартропод доминируют клещи (Acariformes) – 56–86 % от общей плотности, 80–90 % клещей представлены панцирными (Oribatida). Коллемболы (Collembola) составляют 14–44 %, среди них зарегистрирован 21 вид, принадлежащих к семи семействам (табл. 1). В таблице приведены только массовые виды. Наибольшее количество видов, найденных на исследуемых участках, относится к семейству Isotomidae, что является характерной чертой сообществ бореальной зоны.

Фаунистическое сходство между культурами березы и березняком, сосны и сосня-

ком отражает формирование в 40-летних культурах лесного сообщества, близкого к естественным местообитаниям (рис. 2).

Наибольшее значение индекса Жаккара показано для культур кедр и ели – 0,57. Эти культуры расположены по окраинам экспериментального участка и граничат с открытым местообитанием – залежью. Отмечен низкий уровень фаунистического сходства между комплексом коллембол под культурами осины и остальными культурами (индекс Жаккара ≤ 0,2).

Среди жизненных форм ногохвосток в большинстве сообществ преобладают поверхностно-обитающие виды (табл. 2). Особенно это ярко выражено на 5-летней залежи (88 %), которая на данном этапе своего развития отличается мозаичностью напочвенного покрова и отсутствием сплошного задернения, типичного для луговых сообществ. Только здесь отмечен вид *S. ununguiculata*, предпочитающий луга и в лесах встречающийся крайне редко.

Биомасса почвенных беспозвоночных отражает потенциал их функциональной активности, анализ данного показателя (без микроартропод) под 40-летними культурами и на контрольных участках показал, что наибольшая биомасса этих беспозвоночных отмечена

Т а б л и ц а 1

## Долевое соотношение массовых видов коллембол, встречающихся под 40-летними лесными культурами и на контрольных участках, %

Вид	Залежь	Культура*						Естественный биогеоценоз	
		К	Лц	Ос	С	Б	Е	Сосняк	Березняк
<i>Micraptorura absoloni</i> (Börner, 1901)	–	–	–	–	–	–	6	–	–
<i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin, 1956)	4	19	–	–	–	24	13	–	28
<i>Protaphorura</i> sp. (Marty- nova, 1976)	–	–	–	–	+	–	–	7	–
<i>Onychiurus</i> sp.	–	–	–	47	24	–	–	+	–
<i>Schoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)	34	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Desoria</i> sp.	–	–	–	–	6	–	–	–	–
<i>Folsomia manolachei</i> Bag- nall, 1939	–	–	–	–	6	–	–	7	–
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	7	24	55	–	–	–	22	+	15
<i>Folsomia</i> sp.	–	–	–	–	11	–	–	+	–
<i>Isotoma anglicana</i> Lub- bock, 1873	9	47	–	–	–	35	31	–	25
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	7	–	–	–	27	–	–	+	31
<i>Parisetoma notabilis</i> (Schäeffler, 1896)	–	–	7	–	–	–	12	+	+
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> (Tul- lberg, 1871)	28	–	–	–	–	–	10	44	+
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	–	–	–	39	–	41	–	+	+
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	–	–	–	14	–	–	–	+	+
<i>Willowsia buski</i> (Lubbock, 1873)	6	10	–	–	4	–	6	19	+
<i>Tomocerus sibiricus</i> (Mar- tynova, 1969)	–	–	37	–	–	–	–	22	+
<i>Tomocerina minuta</i> (Tul- lberg, 1876)	–	–	+	–	21	–	–	+	+
<i>Capraïnea marginata</i> (Schott, 1893)	4	–	–	–	–	–	–	–	–

П р и м е ч а н и е. \* – культура: К – кедр, Лц – лиственница, Ос – осина, С – сосна, Б – береза, Е – ель. «+» – обилие видов менее 1 %; «–» – вид отсутствует.

под культурами сосны – 41 мг/м<sup>2</sup> (рис. 3). Минимальная – под культурами кедра (11 мг/м<sup>2</sup>), под остальными культурами она колеблется от 17 до 22 мг/м<sup>2</sup>.

До 80 % беспозвоночных сосредоточено в подстилочном горизонте. Их биомасса в верхнем минеральном слое почвы 0–20 см близка к таковой на залежи. Естественные биогео-

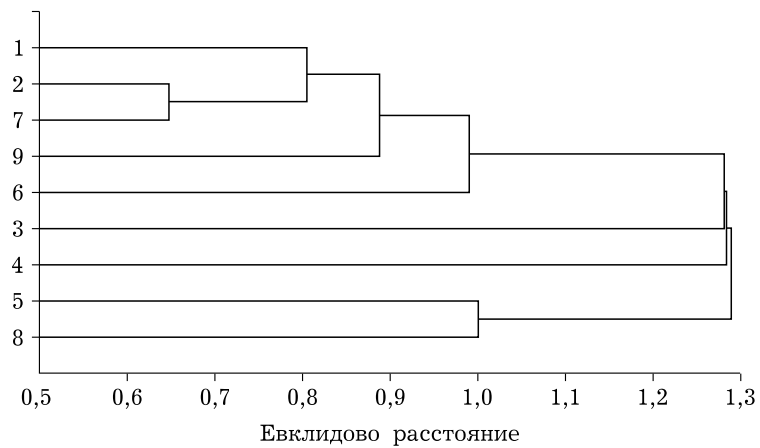


Рис. 2. Дендрограмма фаунистического сходства комплекса коллембол в исследуемых местообитаниях по индексу Жаккара.

Контрольные участки: 1 – залежь; 8 – сосняк; 9 – березняк.  
 Культуры: 2 – кедр; 3 – лиственницы; 4 – осины; 5 – сосны; 6 – березы; 7 – ели

Т а б л и ц а 2

Соотношение жизненных форм коллембол, %

Жизненная форма	Залежь	Культура*						Естественный биогеоценоз	
		К	Лц	Ос	С	Б	Е	Сосняк	Березняк
Поверхностно-обитающие	88	57	7	53	37	76	47	64	56
Гемиздафические	7	24	93	0	38	0	34	29	16
Эуэдафические	5	19	0	47	25	24	19	7	28

\* Культура: К – кедр, Лц – лиственница, Ос – осина, С – сосна, Б – береза, Е – ель.

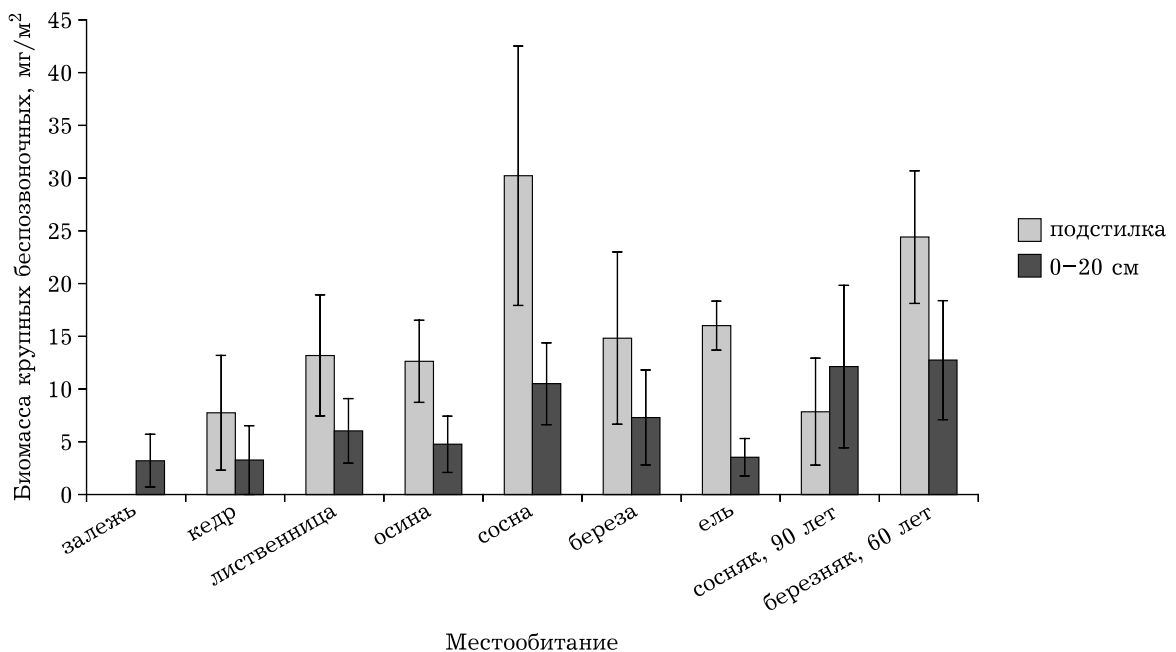


Рис. 3. Биомасса почвенных беспозвоночных (без микроартропод) в 40-летних лесных культурах и на контрольных участках

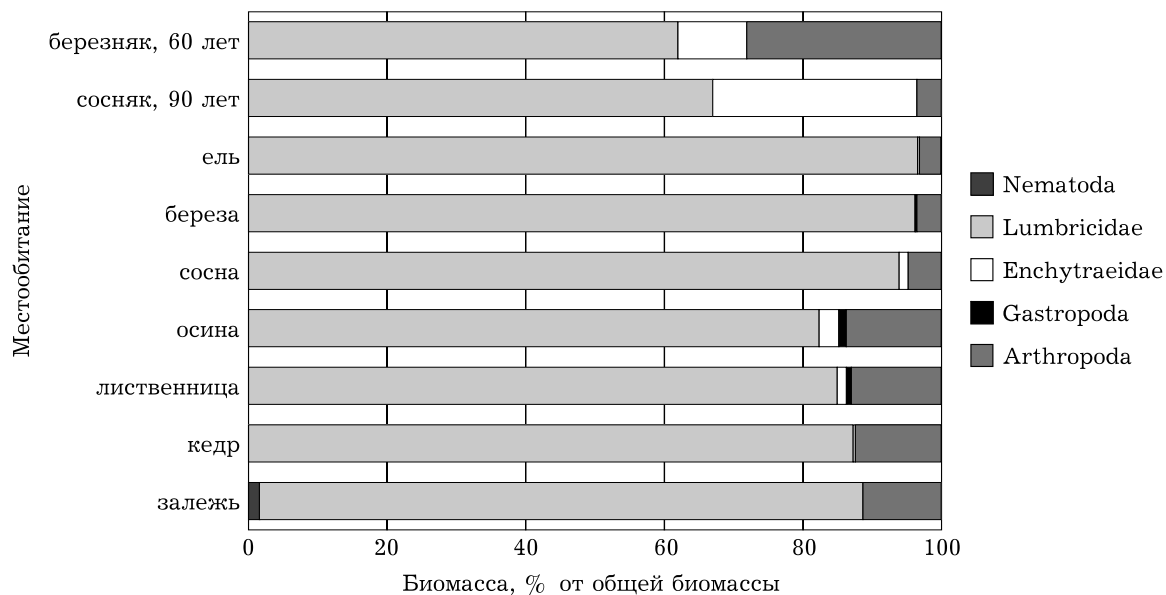


Рис. 4. Долевое соотношение основных таксонов почвенной фауны (без микроартропод) в 40-летних лесных культурах и на контрольных участках

ценозы отличаются более развитым комплексом почвенной фауны в данном слое почвы – биомасса беспозвоночных (без микроартропод) здесь в 2 раза выше таковой под культурами.

Основу почвенной фауны во всех исследуемых местообитаниях составляют дождевые черви, на них приходится 62–97 % от общей биомассы беспозвоночных (рис. 4). В почвах естественных биогеоценозов увеличивается вклад энхитреид – до 10 % в березняке и 30 % – в сосняке. В березняке также отмечено увеличение доли биомассы ли-

чинок и имаго жесткокрылых (Coleoptera). На остальные группы беспозвоночных приходится в сумме не более 20 %.

Дождевые черви и энхитреиды, являясь основными деструкторами органического вещества в лесных почвах, вносят существенный вклад в различия структуры почвенной фауны между исследуемыми местообитаниями. Факторный анализ показал, что эти различия на 74 % объясняются двумя независимыми факторами – присутствием в структуре дождевых червей и энхитреид (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Результаты факторного анализа

Местообитание	Фактор 1 Lumbricidae	Фактор 2 Enchytraeidae
Естественные биогеоценозы		
Залежь	0,586	-0,366
Сосняк	-0,026	0,975
Березняк	-0,018	0,971
Культуры		
Кедр	0,885	0,274
Лиственница	0,571	0,759
Осина	0,459	0,884
Сосна	0,851	0,516
Береза	0,984	0,004
Ель	0,897	0,040
Собственное значение	4,152	3,729
Информационный вклад, %	46,134	41,398

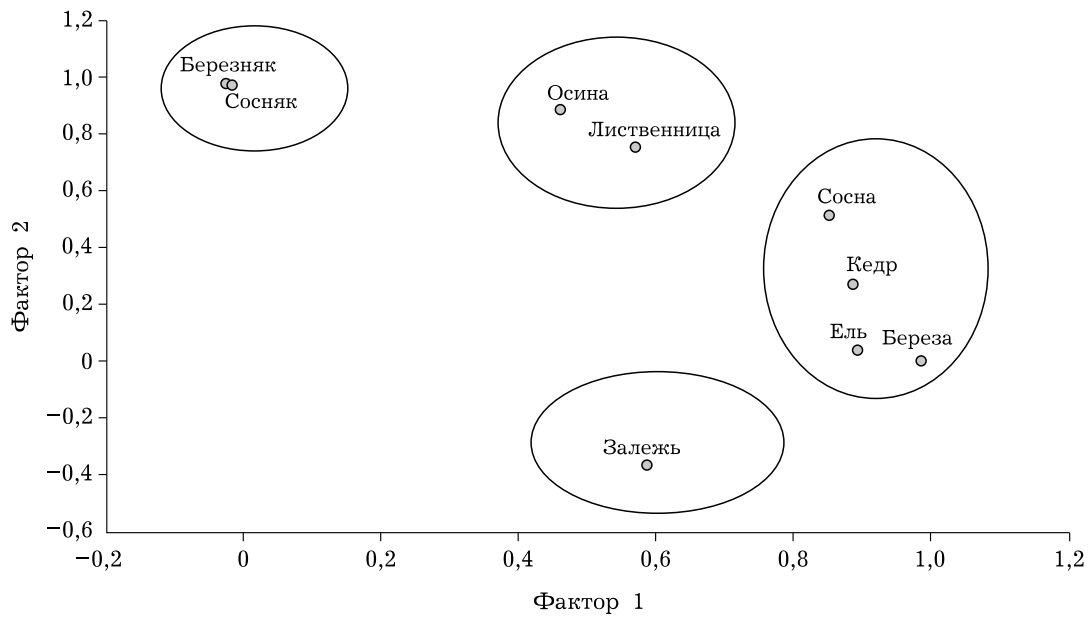


Рис. 5. Распределение 40-летних лесных культур и контрольных участков в зависимости от группового состава почвенных беспозвоночных

Т а б л и ц а 4

Трофическая активность почвенных беспозвоночных (% перфорации приманочных пластинок) в 40-летних лесных культурах и на контрольных участках за 14 дней экспозиции *in situ*

Слой	Залежь	Культура*						Естественный биогеоценоз	
		К	Лц	Ос	С	Б	Е	Сосняк	Березняк
Подстилка	-**	7,9 ± 1,9	36,7 ± 3,5	33,4 ± 4,3	47,2 ± 3,2	27,4 ± 4,1	10,4 ± 2,0	35,6 ± 3,0	45,2 ± 2,2
0-5 см	5,1 ± 0,6	1,7 ± 0,7	14,1 ± 2,2	5,9 ± 1,4	9,2 ± 1,8	10,4 ± 2,2	3,3 ± 0,8	10,6 ± 2,7	14,4 ± 2,8

\* Культура: К - кедр, Лц - лиственница, Ос - осина, С - сосна, Б - береза, Е - ель; \*\* подстилки нет.

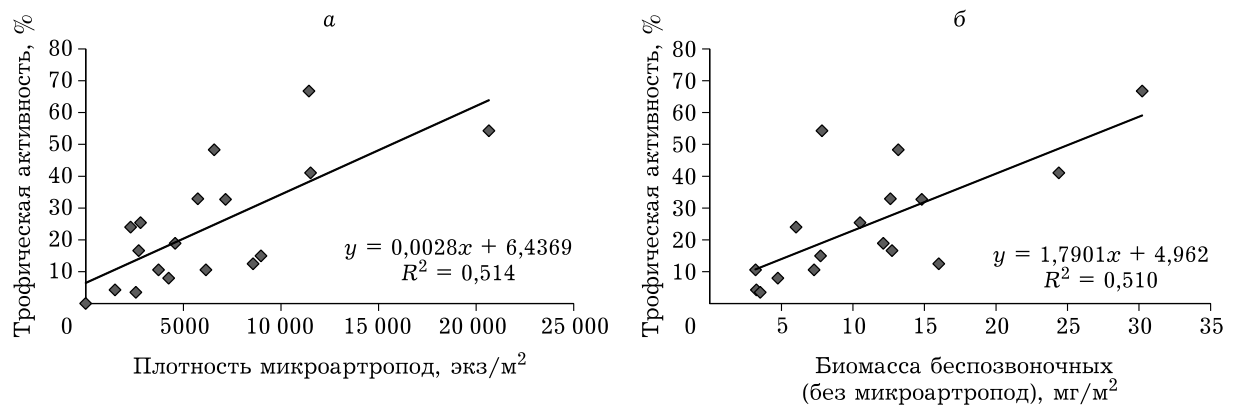


Рис. 6. Зависимость трофической активности от плотности микроартропод (а) и биомассы прочих беспозвоночных (б)



Относительный вклад выявленных факторов практически одинаков – 46 и 41 %. Выделяются естественные биогеоценозы, участок залежи (рис. 5). Культуры занимают промежуточное положение и образуют две группы.

Тест bait-lamina выявил максимальную трофическую активность почвенной биоты в подстилке всех исследованных сообществ (табл. 4). В хвойных культурах она колеблется в широких пределах от 10 % перфорированных отверстий в приманочных пластинках под культурами ели до 47 % под культурами сосны. В лиственных культурах активность не превышает 33 %. В подстилках естественных биогеоценозов за 14 дней экспозиции перфорировано 36–45 % отверстий.

В минеральном слое почвы 0–5 см для всех исследуемых участков перфорация отверстий в приманочных пластинках не превышает 14 %. На залежи и под культурами кедра и ели она минимальна и составляет не более 5 %. Возможно, как и для других параметров, здесь проявляется влияние краевого эффекта.

Трофическая активность почвенной биоты положительно коррелирует с плотностью почвенных микроартропод и биомассой прочих беспозвоночных (рис. 6).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Степень влияния того или иного экологического фактора на формирование комплексов почвенных беспозвоночных определяется типом фитоценоза: при сопряженном изменении гидротермического режима и характера фитоценоза реакция беспозвоночных более избирательна к составу растительности [Коробов, Гельцер, 1976]. Ранее для 30-летних культур эксперимента показано, что влияние гидротермических параметров почвы на формирование комплексов беспозвоночных проявляется опосредованно через фитоценотические особенности каждого биотопа (сомкнутость крон, запасы травянистого яруса и подстилки и др.) [Безкоровайная, Яшихин, 2002]. Рыхлая и маломощная подстилка березы плохо задерживает влагу, средние за вегетационный период температуры подстилки и верхнего минерального слоя почвы близки и равны 16 °С. Подстилки хвойных отличаются более высокой влагоемкостью и, вы-

полняя теплоизоляционную функцию, снижают температуру минерального слоя почвы 0–5 см на два градуса. Подстилки, детерминируя микроклиматические условия, кислотность и питательный режим лесных почв, оказывают влияние и на почвенных беспозвоночных, их состав и функциональную активность [Sayad et al., 2012; Mueller et al., 2016].

Как показали исследования, формирование лесной экологической обстановки в культурах и выявленные в комплексах почвенных беспозвоночных различия определяются формированием подстилки. В 40-летних лесных культурах запасы подстилок близки таковым в естественных лесных сообществах. В культурах хвойных пород они составляют 2638–3457 г/м<sup>2</sup> [Ведрова, Решетникова, 2014]. В культурах березы и осины запасы подстилок в 2–3 раза ниже, что отражает более высокую степень биологической трансформации растительного вещества в лиственных сообществах. Подстилочные растворы, поступающие в нижележащие минеральные слои почвы в течение вегетационного периода под культурами кедра, сосны и лиственницы меняются в средне- и слабокислом интервале (рН 5,6–6,5). Растворы под культурами ели, березы и осины имеют реакцию, близкую к нейтральной.

На данном этапе развития культур наблюдается формирование лесного сообщества при частичном сохранении биологических свойств первоначального субстрата – пашни. Анализ комплекса почвенных микроартропод под культурами показал, что по плотности и приуроченности к подстилочному горизонту они близки к естественным сообществам (см. рис. 1). Из литературы известно, что плотность этих беспозвоночных в почвах под лесостепными и южнотаежными березняками и сосняками рассматриваемого региона не превышает 30 тыс. экз./м<sup>2</sup> [Дмитриенко, Сухина, 1976; Шугалей, Дмитриенко, 1982].

Долевое соотношение массовых видов коллембол и индексы фаунистического сходства подтверждают формирование комплексов, близких к естественным (см. табл. 1, рис. 2). Выявленные особенности формирующихся под культурами комплексов почвенных микроартропод обусловлены, скорее всего, осо-

бенностями развития хвойных и лиственных культур. Так, низкий уровень фаунистического сходства между коллемболами, находящимися под культурами осины (индекс Жаккара  $\leq 0,2$ ), возможно, связан с тем, что 40-летние лиственные и хвойные культуры относятся к разным классам возраста. Если культуры кедр, ели, сосны и лиственницы принадлежат, соответственно, к I и II классам, то культуры осины и березы – к IV классу возраста. В культурах осины наблюдается осветление полога за счет отпада отдельных деревьев и развитие подроста ели и кедра [Бухно, Шабалина, 2016]. Возможно, по этой же причине выявлено достаточно высокое сходство комплекса коллембол под культурами березы с таковым под пологом кедра. На данной стадии развития березы выявлено мощное развитие темнохвойных видов, которые стремятся выйти в первый ярус.

Соотношение жизненных форм коллембол также обусловлено особенностями подстилок под культурами (см. табл. 2). Доминирование подстилочно-почвенных форм под хвойными культурами может быть связано с “возрастом” опада в составе подстилки. По данным Э. Ф. Ведровой и Т. В. Решетниковой [2014], в 40-летних культурах под хвойными породами, в отличие от лиственных, нарушается сбалансированность процессов поступления и разложения растительного вещества, за счет чего происходит увеличение запасов подстилки.

Основная масса беспозвоночных (без микроартропод) сосредоточена в подстилке, тогда как естественные биогеоценозы отличаются более развитым комплексом почвенной фауны в верхнем минеральном слое почвы 0–20 см (см. рис. 3). Для лесных сообществ такое распределение характерно и, очевидно, связано с активным переносом растительных остатков в глубь почвы дождевыми червями и другими представителями почвенной фауны [Edwards, Bohlen, 1996].

Выявленные различия между комплексами почвенных беспозвоночных исследованных местообитаний обусловлены присутствием в их структуре дождевых червей и энхитреид (см. рис. 4, табл. 3). В результате факторного анализа все местообитания в зависимости от структуры данных комплексов (без микроарт-

ропод) образуют четыре группы: естественные биогеоценозы, участок залежи и две группы образуют культуры (см. рис. 5). Присутствие березы в группе хвойных культур, возможно, связано с развитием в ней темнохвойного подроста и формированием экологических условий, близких к таковым под хвойными культурами. В свою очередь, близость лиственницы и осины может обуславливаться сходной экологической обстановкой в этих культурах, например, осветлением полога за счет отпада отдельных деревьев и сезонного хвое- и листопада.

Bait-lamina тест выявил максимальную трофическую активность почвенной биоты в подстилке всех исследованных сообществ и ее зависимость от плотности почвенных микроартропод и биомассы прочих беспозвоночных (см. табл. 4, рис. 6). Беспозвоночные сапрофаги участвуют в потреблении целлюлозосодержащего наполнителя отверстий в примачных пластинках – напрямую (путем выедания субстрата) и косвенно (через регулирование активности почвенных микроорганизмов). Используемый в данном методе наполнитель оказывается благоприятным пищевым субстратом и для целлюлозоразрушающей микрофлоры, и для почвенных простейших. Таким образом, тест bait-lamina может являться интегральным показателем функциональной активности всех основных групп почвенной биоты и отражать напряженность биологических процессов в почве.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ структуры комплексов почвенных беспозвоночных и их трофической активности в 40-летних лесных культурах, 5-летней разнотравно-злаковой залежи, в сосняке разнотравно-осочковом и березняке орляково-разнотравно-осочковом показал, что на данной стадии развития культур формируются совокупности почвенных беспозвоночных лесного типа с частичным сохранением биологических свойств первоначального субстрата – пашни, выведенной из-под леса. Различия между ними обусловлены развитием в культурах лесной подстилки.

Формирование подстилочно-почвенного комплекса коллембол под всеми культурами

отражает развитие лесной обстановки, а выявленные фаунистические различия исследованных местообитаний проявляются на уровне массовых видов.

По биомассе почвенных беспозвоночных верхние минеральные слои 0–20 см на залежи и под лесными культурами близки между собой. Естественные биогеоценозы отличаются более развитой почвенной фауной в верхнем минеральном слое почвы. Основной вклад в различия ее структуры между исследуемыми местообитаниями вносят крупные деструкторы органического вещества – дождевые черви, а также энхитреиды.

Полученные зависимости трофической активности почвенной биоты от плотности и биомассы почвенных беспозвоночных свидетельствуют о том, что тест bait-lamina является интегральным показателем и отражает напряженность биологических процессов в почве.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Безкоровайная И. Н., Ведрова Э. Ф., Попова Э. П., Спиридонова Л. В., Шугалей Л. С., Яшихин Г. И. Развитие искусственных лесных биогеоценозов // Сиб. экол. журн. 1997. № 4. С. 393–403.
- Безкоровайная И. Н., Егунова М. Н. Оценка трофической активности микроартропод в лесных культурах с помощью bait-lamina теста // Вестн. КрасГАУ. 2013. № 10. С. 46–50.
- Безкоровайная И. Н., Яшихин Г. И. Влияние гидротермических условий почвы на комплексы беспозвоночных в хвойных и лиственных культурах // Экология. 2002. № 1. С. 56–62 [Bezkorovaynaya I. N., Yashikhin G. I. Effects of soil hydrothermal conditions on the complexes of soil invertebrates in coniferous deciduous forest cultures // Rus. Journ. Ecol. 2003. Vol. 34, N 1. P. 52–58].
- Бухно О. С., Шабалина О. М. Особенности естественного возобновления основных лесобразующих пород Сибири под пологом лесных культур многолетнего опыта // Проспект Свободный-2016: мат-лы науч. конф., посвящ. году образования в Содружестве Независимых Государств (15–25 апреля 2016 г.) [Электронный ресурс] / отв. ред. А. Н. Тамаровская. Красноярск. Сиб. фед. ун-т, 2016. С. 27–31.
- Бызов Б. А. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: ГЕОС, 2005. 212 с.
- Ведрова Э. Ф. Трансформация растительных остатков в 25-летних культурах основных лесобразующих пород Сибири // Лесоведение. 1995. № 4. С. 13–21.
- Ведрова Э. Ф., Решетникова Т. В. Масса подстилки и интенсивность ее разложения в 40-летних культурах основных лесобразующих видов Сибири // Там же. 2014. № 1. С. 42–50.
- Гиляров М. С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. С. 9–26.
- Дмитриенко В. К., Сухихина Л. В. Особенности распределения педобионтов в таежных биоценозах Нижнего Приангарья // Исследование экологии таежных животных. Красноярск: ИЛиД, 1976. С. 5–29.
- Дунгер В. Учет микроартропод (микрофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. С. 26–51.
- Зонн С. В. Влияние леса на почву. М.: Наука, 1954. 189 с.
- Карпачевский Л. О. Структура почвенного покрова и разнообразие лесных фитоценозов // Почвоведение. 1996. № 6. С. 722–727 [Karpachevskii L. O. Soil cover pattern and the diversity of forest phytocenoses // Eurasian Soil Sci. 1996. Vol. 29, N. 6. P. 651–656].
- Коробов Е. Д., Гельцер Ю. Г. Почвообитающие беспозвоночные – показатели основных типов ельников Центрально-Лесного госзаповедника // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976. С. 261–278.
- Мазанцева Г. П. Методы определения биомассы почвенных беспозвоночных // Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. С. 88–98.
- Покаржевский А. Д., Гонгальский К. Б., Зайцев А. С., Савин Ф. А. Пространственное распределение почвенных животных. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 176 с.
- Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 10. С. 1437–1455.
- Шугалей Л. С. Влияние лесных культур на свойства плантажированной почвы // Почвоведение. 2002. № 3. С. 345–354 [Shugalei L. S. Effects of forest cultures on morphology and properties of artificial deeply plowed soil // Eurasian Soil Sci. 2002. Vol. 35, N 3. P. 305–313].
- Шугалей Л. С., Дмитриенко В. К. Влияние рекреационных нагрузок на биологическую активность почв сосняков // Экология. 1982. № 4. С. 32–37.
- Шугалей Л. С., Семечкина М. Г., Яшихин Г. И., Дмитриенко В. К. Моделирование развития искусственных лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1984. 152 с.
- Яшихин Г. И. Гидротермический режим серых лесных почв. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1991. 165 с.
- Binkley D., Giardina C. Why do trees species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions // Biogeochemistry. 1998. N 42. P. 89–106.
- Brussaard L. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes // Applied Soil Ecol. 1998. Vol. 9, N 1. P. 123–135.
- Colleman D. C., Crossley D. A. Fundamentals of Soil Ecology. Acad. Press, Elsevier Sci. (USA), 2003. 206 p.
- Edwards C. A., Bohlen P. J. Biology and Ecology of Earthworms. L.: Chapman and Hall, 1996. 426 p.
- Engelmann H.-D. Zur dominanz klassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia. 1978. Bd. 18. S. 378–380.
- Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark Part 1: Poduromorpha // Fauna Entomologica Scandinavica. 1998. Vol. 35. 184 p.
- Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark Part 2: Entomobryomorpha and Symphypleona // Fauna Entomologica Scandinavica. 2007. Vol. 42. 264 p.
- Korboulevsky N., Perez G., Chauvat M. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review // Soil Biol. Biochem. 2016. Vol. 94. P. 94–106.

- Kratz W. The bait-lamina test. General aspects, applications and perspectives // *Environ. Sci. and Pollution Res.* 1998. Vol. 5, N 2. P. 94–96.
- Mueller K. E., Hobbie S. E., Chorover J., Reich P. B., Eisenhauer N., Castellano M. et al. Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species // *Biogeochemistry*. 2015. Vol. 123. P. 313–327.
- Mueller K. E., Eisenhauer N., Reich P. B., Hobbie S. E., Chadwick O. A., Chorover J. et al. Light, earthworms, and soil resources as predictors of diversity of 10 soil invertebrate groups across monocultures of 14 tree species // *Soil Biol. Biochem.* 2016. N 92. P. 184–198.
- Potapov M. Isotomidae. Synopses on Palearctic Collembola / Ed. W. Dunger. Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz, 2001. Vol. 3. 603 p.
- Rozen A., Sobczyk L., Liszka K., Weiner J. Soil faunal activity as measured by the bait-lamina test in monocultures of 14 tree species in the Siemianice common-garden experiment, Poland // *Appl. Soil Ecol.* 2010. Vol. 45 P. 160–167.
- Sayad E., Hosseini S. M., Hosseini V., Salehe-Shooshtari M.-H. Soil macrofauna in relation to soil and leaf litter properties in tree plantations // *J. Forest Sci.* 2012. N 58. P. 170–180.
- Schugalei L. S. The Siberian afforestation experiment: history, methodology, and problems // *Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change* / eds. D. Binkley, O. Menyailo. Dordrecht: Springer, 2005. P. 257–268.
- Torne E. Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait lamina-tests // *Pedobiologia*. 1990. N 34. P. 89–101.

## Soil Invertebrates and their Trophic Activity under 40-Year-Old Forest Cultures

I. N. BEZKOROVAYNAYA<sup>1</sup>, M. N. EGUNOVA<sup>2</sup>, A. A. TASKAEVA<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Siberian Federal University*  
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79  
E-mail: [ibezkorovaynaya@sfu-kras.ru](mailto:ibezkorovaynaya@sfu-kras.ru)

<sup>2</sup> *V. N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS*  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28  
E-mail: [Mari\\_19\\_88@mail.ru](mailto:Mari_19_88@mail.ru)

<sup>3</sup> *Institute of biology, Komi Science Center, URD RAS*  
167982, Syktyvkar, GSP-2, Kommunisticheskaya str., 28  
E-mail: [taskaeva@ib.komisc.ru](mailto:taskaeva@ib.komisc.ru)

Features of formation of soil fauna under 40-year coniferous and deciduous cultures created in identical climatic and edaphic conditions of southern taiga of Middle Siberia are considered. It is shown that the main distinctions in structure, density and biomass of soil invertebrates are caused by formation of a forest floor. For the first time by means of the bait-lamina test dependences of trophic activity of soil biota on density and biomass of invertebrates have been received.

**Key words:** coniferous and deciduous cultures, soil invertebrates, bait-lamina test, trophic activity.