

УДК 634.0.15:631.46

А. В. Жуков

*Днепропетровский национальный университет*

## СВОЕОБРАЗИЕ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ЧЕРНОЗЕМА ОБЫКНОВЕННОГО

Генетичний зв'язок тваринного населення і ґрунтового покриву лежить в основі діагностичних властивостей тварин для виявлення і кількісної оцінки процесів, що відбуваються в ґрунті. Екологічний вигляд і своєрідність тваринного населення мають найбільшу діагностичну цінність. Тваринне населення ґрунтів степу і його трансформація під пологом штучних лісових насаджень розглядається в цій роботі.

The genetic connection of animal complexes and soil cover is in the basis of diagnostic ability of animals to indicate and quantity assessment of soil processes. The ecological view and peculiarity of soil animal complexes has the most impotent value. The soil animal complexes of steppe and their transformation under artificial forest are discussed.

Зональним типом почв в підзоні разнотравно-типчакково-ковильних степей являється чорнозем обичновенний. В степи под действием лесной растительности формируются почвы, отличающиеся по своему характеру от зональных. В байрачных лесах на водоразделе в условиях атмосферного увлажнения и непромывного типа увлажнения действие зонального фактора осуществляется более непосредственно, формируются своеобразные лесные почвы черноземного генетического типа почвообразования [4]. В процессе сylvатизации среды происходят определенные сдвиги в почвообразовании. Эти сдвиги проявляются в двух направлениях. В случае, когда лесной биогеоценоз извечно произрастет на степном плакоре (некоторые байрачные леса), то почвообразование идет по пути совершенствования лесного биологического кругооборота и формирования черноземов лесных. Но если лесной биогеоценоз поселился сравнительно недавно, он может сочетать признаки степи и леса. Налагаемость двух процессов постепенно выводит черноземные почвы из подтипа обичновенных в подтип обичновенных лесоулучшенных черноземов. В искусственных лесных насаждениях наложение двух генетических путей почвообразования выявляется лишь при самом тщательном комплексном исследовании. Процесс сylvатизации характеризуется рядом параметров, определяющих генетические пути почвообразования. Выщелачивание, лессиваж, оглиненность занимают одно из ведущих мест в почвообразовании под лесной растительностью в степи [5]. Почва как среда обитания формирует экологические условия жизни почвенных животных. Процессы почвообразования отражаются на животном населении почв. Зоологический метод диагностики почв показал свою валидность и возможность применения для решения спорных вопросов почвоведения [6]. Генетическая связь животного населения и почвенного покрова лежит в основе диагностических свойств животных для выявления и количественной оценки процессов, происходящих в почве. Экологический облик и своеобразие животного населения обладают наибольшей диагностической ценностью [12]. Почвообразование в степи под пологом лесной растительности представляет особый теоретический и практический интерес. По классу своей сложности диагностика почвенных образований в степи представляет собой благодатный полигон для применения зоологического метода диагностики. Начальным пунктом в диагностических построениях является анализ животного населения зонального типа почвы. В условиях степной зоны в подзоне

© Жуков А. В., 2005

разнотравно-типчачково-ковыльной степи – это чернозем обыкновенный. В настоящее время ландшафтный облик степи немыслим без искусственных лесных насаждений. Поэтому трансформация животного населения степи под пологом искусственных лесных насаждений также рассматривается в настоящей работе. Работа проведена в составе Комплексной экспедиции Днепропетровского университета по изучению лесов степной зоны Украины под руководством проф. Травлеева А. П.

Данные по обилию почвенных животных, которые встречаются в черноземе обыкновенном в степных ценозах и в черноземе обыкновенном лесоулучшенном в искусственном акациевом насаждении на плакоре, представлены в табл. 1. Суммарная численность почвенной мезофауны в степи может варьировать в широких пределах в зависимости от сезона и год от года. Амплитуда колебаний может превышать порядок величины – от нескольких десятков до нескольких сотен экземпляров представителей мезофауны на квадратный метр поверхности почвы. Под пологом древесной растительности в насаждении акации размах колебаний численности мезофауны значительно меньше. Обилие почвенных животных находится в пределах 70–120 экз./м<sup>2</sup>.

Таблица 1

Численность основных групп почвенной мезофауны местообитаний на плакоре  
(степная целина и искусственное акациевое насаждение) (в экз./м<sup>2</sup>)

Таксономическая группа	Степная целина					Лесное насаждение		
	июнь 91	май 95	май 97	июнь 97	сентябрь 97	июнь 91	июнь 91	май 95
<i>Aranea</i>		1,5	2,0	2,0	22,0	2,0		
<i>Opiliones</i>				1,0				
<i>Isopoda</i>		0,03		2,0	1,0	0,5		1,0
<i>Allecidae</i>	8,8							
<i>Birrhidae</i>		0,03		2,0				
<i>Carabidae</i>	0,8	0,9	4,0	4,0	7,0	3,0	13,0	21,0
<i>Cerambycidae</i>		1,5	4,0	15,0	2,0			1,0
<i>Curculionidae</i>	0,8	0,9		17,0	27,0	7,0	2,0	
<i>Dermoptera</i>						0,5		
<i>Dermestidae</i>								1,0
<i>Diptera</i>	22,0	1,8	2,0	15,0	5,0	7,5	10,0	1,0
<i>Elateridae</i>	8,0	12,9	12,0	36,0	6,0	19,5		
<i>Histeridae</i>			1,0					
<i>Hymenoptera</i>			2,0					1,0
<i>Lepidoptera</i>	5,4	0,3		2,0		2,0	3,0	1,0
<i>Scarabaeidae</i>	0,8	0,6	7,0	6,0	15,0	4,0	8,0	14,0
<i>Silphidae</i>						3,0		
<i>Staphilinidae</i>	11,2	0,6	2,0	3,0	4,0	2,0	9,0	5,0
<i>Tenebrionidae</i>		2,7	5,0	10,0	2,0	2,0	9,0	
<i>Mollusca</i>		0,9	3,0	3,0	8,0	0,5	14,0	6,0
<i>Diplopoda</i>	19,2	15	12	172	206	3	11	11
<i>Geophilomorpha</i>	2,4	0,3	8,0	8,0	3,0	4,0	5,0	
<i>Lithobiomorpha</i>			2,0	6,0	5,0	7,0	7,0	8,0
<i>Enchytraeidae</i>	0,8	1,2	3,0	79,0	221,0		14,0	5,0
<i>Lumbricidae</i>	31,2	0,9	16,0	81,0	153,0	2,0	11,0	19,0
<i>Всего</i>	111,4	27,06	76,0	304,0	653,0	69,5	116,0	95,0

Доминирующей группой почвенных беспозвоночных в плакорных местообитаниях являются олигохеты – энхитреиды и дождевые черви. При этом дождевые черви являются более стабильной группой, чем энхитреиды. Энхитреиды при сочетании благоприятных условий могут значительно увеличивать свою численность. Нужно отметить, что энхитреиды занимают промежуточное положение между двумя размерными группами – микрофауной и мезофауной. Поэтому ручная разборка проб, которая использовалась в настоящем исследовании для получения информации об обилии почвенных животных, может давать представление только о части почвенного населения энхитреид. Основным фактором, который лимитирует численность этих животных в степи, является влажность. Пики численности энхитреид наблюдаются весной после таяния снежного покрова, когда почва в степи прогревается очень быстро и сочетание тепла и влаги способствует множественному и быстрому размножению этих червей. Кроме того, численность энхитреид может возрасти летом либо осенью после обильного выпадения осадков. Так, в сентябре 1997 г. ручной разбор проб позволил определить численность энхитреид на уровне 221 экз./м<sup>2</sup>, а в июне того же года численность червей составляла 79 экз./м<sup>2</sup>. При ухудшении условий влажности энхитреиды могут совсем не встречаться в почвенных пробах. Дождевые черви также чувствительны к условиям влажности, но колебания их численности происходят в гораздо меньшем диапазоне. Если основной причиной изменения численности энхитреид является их демография – скорость рождения и смертности, то изменение численности дождевых червей определяется в большей степени динамическими причинами – их горизонтальной и вертикальной миграцией как реакцией на условия влажности. В табл. 2 представлен видовой состав и численность дождевых червей плакорных местообитаний. Ядром комплекса дождевых червей степных зональных сообществ является дождевой червь *Allolobophora rosea rosea* (Savigny, 1826). Он, собственно говоря, является единственным постоянным обитателем степи среди дождевых червей. В ответ на изменения условий влажности этот червь может совершать вертикальные миграции и инкапсулироваться. При этом выделяется слизь, которая покрывается частичками почвы и приобретает определенную плотность этого образования.

Таблица 2

Численность дождевых червей в местообитаниях на плакоре (степная целина и искусственное акациевое насаждение) (в экз./м<sup>2</sup>)

Вид	Степная целина					Лесное насаждение		
	июнь 91	май 95	май 97	июнь 97	сентябрь 97	июнь 91	июнь 91	май 95
<i>A. c. caliginosa</i>				10				
<i>A. rosea rosea</i>	31,2	0,8	9	51	145	6	7	5
<i>D. auriculatus</i>			7	5			4	5
<i>D. octaedra</i>						1		
<i>O. transpadanus</i>				15	7	3	2	9

При обильных осадках из естественных и искусственных лесных сообществ в степные ценозы могут совершать миграции некоторые другие виды дождевых червей. В степи вблизи байраков может быть встречен пашенный червь *Allolobophora caliginosa caliginosa* (Savigny, 1826), норный вид *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884), достаточно редкий в регионе европейский вид *Dendrobaena auriculatus* (Rosa, 1897). Дождевой червь *Dendrobaena auriculatus* является базофильной формой [3]. На плакоре в искусственных лесных сообществах комплекс дождевых червей дополняется типично лесным видом *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826). Та-

ким образом, как динамика численности, так и видовой состав комплекса олигохет свидетельствуют о высокой изменчивости такого аспекта среды обитания в степи, как гидротермический режим почвенного покрова. Представители этой группы почвенных животных выработали приспособления к быстрому увеличению своей численности и активизации функциональной роли при оптимизации условий существования.

За олигохетами следуют конкурирующие по значимости в плакорных местообитаниях, двупарноногие многоножки и личинки жуков-щелкунов – проволочники. Коэффициент корреляции численности этих двух групп равен  $r = -0,45$  (логарифмированные данные), что свидетельствует об обратном характере реакции на условия окружающей среды. Двупарноногие многоножки являются обитателями растительной подстилки (в степи – калдан) и верхнего почвенного горизонта. В трофическом отношении они являются фитосапрофагами, т.е. активно питаются мертвыми растительными остатками и только при недостатке влаги могут переходить на питание живыми растительными тканями [12; 18; 21]. Среди личинок щелкунов встречаются представители различных трофических групп, но в степи в большей степени представлены обитающие в почвенной толще фитофаги. Экологические особенности среды обитания представителей двупарноногих многоножек и проволочников во многом объясняют обратный характер динамики численности этих групп педобионтов. Избыточное увлажнение благоприятно сказывается на численности кивсяков, но отрицательно воздействует на проволочников. Периоды увлажнения в степи достаточно редки, вслед за этим скачки численности кивсяков также происходят не часто. Гораздо более стабильным элементом степного сообщества являются проволочники. Так, в степи коэффициенты вариации численности проволочников составляют 6,7%, а кивсяков – 54,8% (логарифмированные данные). В искусственном лесном насаждении на плакоре более стабильным компонентом являются кивсяки – коэффициент вариации численности составляет 8,2%, а проволочников – 131,2%.

Видовой состав комплекса двупарноногих многоножек представлен в табл. 3. Постоянным обитателем степи является кивсяк *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897). Его численность варьирует в пределах 9–50 экз./м<sup>2</sup>. Под пологом искусственного лесного насаждения численность этого вида более стабильна и составляет 3 экз./м<sup>2</sup>. Более динамична численность другого вида кивсяков – *Rossiulus kessleri* (Lohmander, 1927). Этот вид может либо совсем отсутствовать совсем в степи, либо демонстрировать значительные всплески численности, при которых плотность населения этого вида составляет сотни экземпляров на квадратный метр [7; 8]. Очевидно, причиной такого динамизма является его высокая миграционная способность. В зависимости от условий обитания особи *R. kessleri* могут мигрировать на относительно большие расстояния и формировать значительные агрегации. Два других вида кивсяков – *Brachyiulus jawlowskii* (Lohmander, 1928) и *Megaphyllum kievense* (Lohmander, 1928) в комплексе занимают подчиненное положение. Кивсяк *B. jawlowskii* в плакорной степи встречается эпизодически, но с достаточно высокой плотностью, а кивсяк *M. kievense* обнаружен на плакоре только в искусственном лесном насаждении [17].

Экологически близкой группой почвенных животных, но более влаголюбивой, можно считать мокриц. В степи мокрицы немногочисленны и представлены видом *Trachelipus rathkei* C.L. Koch.

По данным В. Г. Долина [11], в степной зоне Украины насчитывается 51 вид щелкунов, 16 из них характерны только для этой зоны, 30 видов широко распро-

странены в лесостепи, а в степной зоне они населяют только интразональные биотопы: поймы рек, байрачные леса, поды, саги и т.д. В степных ценозах среди личинок жуков-щелкунов доминируют представители рода *Agriotes* – *Agriotes brevis* Cand., *Agriotes gurgistanus* Fald., *Agriotes sputator* L. (табл. 3).

Таблица 3

Численность *Diplopoda* в местообитаниях на плакоре  
(степная целина и искусственное акациевое насаждение) (в экз./м<sup>2</sup>)

Вид	Степная целина					Лесное насаждение		
	июнь 91	май 95	май 97	июнь 97	сентябрь 97	июнь 91	июнь 91	май 95
<i>B. jawlowskii</i>			3	41	44		2	4
<i>M. kievense</i>								4
<i>M. rossicum</i>	19,2	15	9	19	50	3	3	3
<i>R. kessleri</i>				112	112		6	

Личинки рода *Agriotes* являются всеядными, но по преимуществу фитофагами. Они предпочитают питаться прорастающими семенами и корнями различных злаков, поэтому очаги этих животных тесно связаны с многолетними злаковыми растениями. Нормальное развитие личинок может происходить и без потребления животной пищи. В отличие от представителей вышеуказанного рода, щелкуны рода *Selatosomus* злаковыми растениями не питаются и предпочитают преимущественно семена, выгрызая их содержимое, подземные стебли, корни и корнеплоды. Для нормального развития личинок рода *Selatosomus* требуется пища животного происхождения [10]. В плакорных степных ценозах род *Selatosomus* представлен видом *Selatosomus latus* F. – широкий щелкун, имаго которого имеют матовую окраску, в противоположность имаго *Selatosomus aenus* L., которые предпочитают почвы легкого механического состава и имеют блестящие покровы [7; 8]. Личинки шахматного щелкуна *Prosternon tessellatum* L. в степи могут появляться из ближайших лесных насаждений – искусственных или естественных. Этот вид является обычным обитателем лесной подстилки, хищник или некросапрофаг. Личинки щелкуна буроногого *Melanotus brunnipes* Germ. являются всеядными, предпочитают хищничество и некрофагию, при отсутствии пищи животного происхождения питаются семенами, развивающимися подземными органами растений и корнеклубнеплодами. Представители этого вида обычны для лесостепной и севера степной зон. На юге степной зоны встречаются в более богатых гумусом южных черноземах, но отсутствуют на соседних каштановых почвах [6]. В степи тяготеют к кустарникам. Комплекс щелкунов степи дополняется *Lacon punctatus* (Hbst.) и *Athonus hirtus* (Hbst.). Последний вид обычен для пахотных угодий и лесов лесостепной зоны. Возможна миграция в степные ценозы из близлежащих лесных насаждений.

Личинки щелкунов вполне могут сочетать различные трофические режимы – фитофагию, зоофагию, сапрофагию и некрофагию. Безусловно, трофический динамизм является важным механизмом адаптации в таком экстремальном местообитании, как степные сообщества.

Стенки хода личинки проволочника, которые прокладываются в почве, шлифуются телом, поэтому наиболее мощного развития хитинизация покровов достигла у форм, приспособившихся к обитанию в плотной почве (многие *Corymbitini* и *Athonini*), в отличие от менее хитинизированных форм из более рыхлых почв (*Cryptohypnus*, *Lacon*, *Adrastus* и др.). Количество опорных шипиков ног тем больше, чем выше плотность и вязкость излюбленного субстрата обитания и более высоко у

*Corymbitini* и *Athouini*, много меньше у *Pyrophorini* и *Agriotini* и совсем незначительно у *Cryptohyprini* и *Cardiophorini* [11].

Таблица 4

Численность личинок жуков-щелкунов (*Elateridae*) в местообитаниях на плакоре (степная целина и искусственное акациевое насаждение) (в экз./м<sup>2</sup>)

Вид	Степная целина					Лесное насаждение
	июнь 91	май 95	май 97	июнь 97	сентябрь 97	июнь 91
<i>Agriotes brevis</i> Cand.	1,6	2,4		5,0		
<i>Agriotes gurgistanus</i> Fald.	1,6	4,1	8,0	21,0	1,0	
<i>Agriotes sputator</i> L.		3,2	1,0	7,0	2,0	
<i>Athous hirtus</i> (Hbst.)	4,0					
<i>Elateridae</i> sp. sp.				1,0		19,5
<i>Lacon punctatus</i> (Hbst.)	0,8	0,2				
<i>Melanotus brunnipes</i> Germ.					3,0	
<i>Prosternon tessellatum</i> L.				2,0		
<i>Selatosomus latus</i> F.		3,0	3,0			

В условиях Украины почвообитающие личинки щелкунов не совершают глубоких вертикальных миграций. При подсыхании верхнего почвенного горизонта личинки родов *Agriotes*, *Athous* и др. уходят до глубины 10–20 см, а личинки *Selatosomus*, *Melanotus* остаются в верхнем слое. Большинство почвообитающих личинок зимуют в верхнем слое почвы, не глубже 10–15 см (*Agriotes*, *Athous*, *Melanotus* и др.). Лишь личинки рода *Selatosomus* и трибы *Cardiophorini* зимуют в пещерках, изготовленных в уплотненном горизонте почвы на глубине 25–35 см. При этом поверхностно зимующие личинки обычно не изготавливают пещерок. Горизонтальные миграции личинок связаны с поисками пищи и могут быть значительными (до 5–6 м за 4–10 суток). Зависят размеры горизонтальных миграций, главным образом, от плотности субстрата. При наличии пищи и оптимальной влажности личинки щелкунов практически не совершают миграций [11].

Долин В. Г. [11] разделяет личинок щелкунов на четыре группы: типичные дендрофилы (роды *Adelocera*, *Elater*, *Procraterus*, *Denticollis*, *Hypoganus* и др.); обитатели лесной почвы и подстилки (*Corymbites*, *Prosternon*, *Hypnoidus*, *Dolopius* и др.); группа эврибионтов, распространенных как под пологом леса, так и в условиях открытых биотопов (*Cryptohyprus*, *Lacon*, *Cardiophorus* и др.); обитатели открытых биотопов – лугов и пахотных земель (большинство видов *Agriotes*, *Athous*, *Limonius aeruginosus*, *Selatosomus latus*, *S. Aeneus*, *Melanotus brunnipes* и др.).

Близки в экологическом отношении к проволочникам ложнопроволочники, к числу которых обычно относят личинок пыльцеедов *Alleculidae* и чернотелок *Tenebrionidae*. Личинки пыльцеедов представлены родами *Gonodera*, *Isomira* и *Omoplus*.

В табл. 5 представлен видовой состав и данные по численности личинок чернотелок. Наиболее часто в плакорных местообитаниях встречаются личинки *Asida lutosa* Sol. и *Cylindronotus brevicollis* Kust. Личинки *A. lutosa* встречены только в открытых местообитаниях, а личинки *C. brevicollis* обитают как в степи, так и под пологом искусственного лесного насаждения. Комплекс почвообитающих личинок чернотелок плакора дополняется *Alphitophagus bifasciatus*, *Crypticus quisquilius*, *Oodescelis polita*, *Tentyria nomas*.

Способность к фитофагии и вредоносность личинок чернотелок известны давно [14]. Личинки повреждают семена и подземную часть стеблей. Жуки могут вы-

едать семена до пропашных, активно питаются листьями и стеблями культурных растений. Важное место в питании имаго занимают пересохшие растительные остатки [14; 15; 16; 20].

Таблица 5

Численность личинок чернотелок (Tenebrionidae) в местообитаниях на плакоре (степная целина и искусственное акациевое насаждение) (в экз./м<sup>2</sup>)

Вид	Степная целина				Лесное насаждение
	май 95	май 97	июнь 97	сентябрь 97	июнь 95
<i>Alphitophagus bifasciatus</i> Say		1,00			
<i>Asida lutosa</i> Sol.	0,35	4,00	2,00		
<i>Crypticus quisquilius</i> L.	0,47				
<i>Cylindronotus brevicollis</i> Kust.			6,00	2,00	9,00
<i>Oodescelis polita</i> Sturm			2,00		
<i>Tenebrionidae</i> sp. sp.					2,00
<i>Tentyria nomas</i> Pall.	0,03				

По данным Кабанова В. А. [20], основную массу чернотелок разнотравно-типчачково-ковыльной степи составляют представители рода *Blaps* – степной, широкогрудый и подвальный медляки, а также грязная и бродячая чернотелки. Кукурузная чернотелка, песчаный, черный и малый медляки в количественном отношении в значительной степени уступают перечисленным выше видам. По данным Гилярова М. С. [6], из чернотелок в почве под лесопосадками в степи в личиночной стадии встречались как виды, распространенные в целинной степи (*Asida lutosa*, *Blaps galophila*, *Oodescelis polita*), так и виды, живущие на опушках и в зарослях кустарников (*Oodescelis melas*), а также встречающиеся во всех естественных биотопах, но особенно многочисленными в байрачных лесах *Cylindronotus brevicollis*.

В условиях целинной степи все без исключения Tenebrionidae концентрируются в напочвенном слое растительного опада. Подавляющее большинство жуков концентрируется в верхнем слое, где они интенсивно питаются сухими растительными остатками. В жаркие часы и дни они уходят в более глубокие слои подстилки. Основная масса личинок предпочитает нижний, пограничный с почвой слой. Очевидно, что в условиях целинной степи пересохшие растительные остатки занимают главное место в рационе чернотелок [14]. По типу трофических связей личинок чернотелок можно разделить на две группы: 1) всеядные, преимущественно фитофаги, со слабо выраженной сапрофагией, интенсивно питающиеся живыми растениями, в меньшей степени остатками сухих растений (песчаный и малый медляки, кукурузная чернотелка); 2) всеядные, преимущественно фитофаги, с сильно выраженной сапрофагией, предпочитающие живым растениям сухие растительные остатки (грязная и бродячая чернотелки) и даже навоз и гниющие трупы насекомых, выполняющие санитарную функцию (представители рода *Blaps*).

Своеобразие животному населению степных зональных сообществ придают личинки пилильщиков *Birrhidae* и жуков-усачей *Cerambycidae*. По всей видимости, личинки этих семейств, обитающие в почве, являются фитофагами. Обычными обитателями черноземных почв являются ещё одни представители растительоядных животных – личинки жуков-слоников *Curculionidae* и чешуекрылых *Lepidoptera*. Фитофагию и сапрофагию совмещают моллюски. В целом моллюски тяготеют к более увлажненным местообитаниям, поэтому численность этой группы животных увеличивается под пологом искусственных лесных насаждений. Однако при том, что моллюски являются мезо- и гигрофильной группой, среди них встре-

чаются виды, хорошо адаптированные к условиям сухости. Именно эти виды населяют плакор – *Chondrula tridens* (Mull.), *Cepga* (C.) *hortensis* (Mull.), *Cochlicopa lubrica* (Mull.), *Ena* (E.) *obscura* (Mull.). Эти виды являются общими как для степных, так и для искусственных лесных сообществ. Рост численности моллюсков в насаждении обусловлен увеличением плотности моллюска *Euomphalia strigella* (Drap.), который помимо поверхности почвы активно использует растительность как субстрат для передвижения.

К числу важных облигатных хищников среди почвенных животных относятся пауки и губоногие многоножки. Губоногие многоножки представлены костянками (*Lithobiomorpha*) и землянками (*Geophilomorpha*). Видовой состав этих групп в плакорных местообитаниях представлен в табл. 6. Землянки имеют более удлиненное тело, большее число пар ходных ног, чем костянки. Геофилиды в большей степени предпочитают глубокие почвенные горизонты, а костянки – верхние почвенные горизонты и подстилку. Относительно высокая доля костянок характерна для тех экосистем, где более развит подстилочный блок. Эта зависимость четко наблюдается при сравнении степи и искусственного лесного насаждения. Доля костянок в комплексе губоногих многоножек в лесном насаждении выше, чем в открытой степи.

Таблица 6

Численность губоногих многоножек в местообитаниях на плакоре (степная целина и искусственное акациевое насаждение) (в экз./м<sup>2</sup>)

Вид	Степная целина					Лесное насаждение		
	июнь 91	май 95	май 97	июнь 97	сентябрь 97	июнь 91	июнь 95	июнь 97
<i>A. macrocephalus</i>				3				
<i>G. proximus</i>	2,4	0,3		2		4	5	3
<i>P. ferrugineum</i>			3		3			
<i>Sch. nemorensis</i>			5	3				
<i>M. aeruginosus</i>			2	1				
<i>M. curtipes</i>				5	5	7	7	8

В состав комплекса землянок в плакорных местообитаниях входят *Arctogeophilus macrocephalus* Folkmanova, Dobroruka, 1960, *Geophilus proximus* C.L. Koch и *Pachimerium ferrugineum* C.L. Koch. Вид *A. macrocephalus* широко распространен и известен только в пределах бывшего СССР. Обитает преимущественно в полосе широколиственных лесов с преобладанием дуба и липы, в островных дубравах лесостепи, где численность его особенно высока, но встречается и в открытых местностях. Южнее, в степной зоне, *A. macrocephalus* населяет байрачные леса. Очевидно, проникновение этого вида в некоторые степные биотопы обусловлено близостью естественных байрачных лесов, так как в искусственном насаждении акации на плакоре этот вид обнаружен не был. Многоножка *Geophilus proximus* C.L. Koch – североевропейский эвритопный относительно влаголюбивый вид. Был описан из байрачного леса в Ростовской области [9]. Часто встречается в степных биогеоценозах. В искусственном лесном насаждении на плакоре его численность выше, чем в степи. Землянка *Pachimerium ferrugineum* C.L. Koch была обнаружена в степи, но не найдена в искусственном насаждении, однако в других лесных биогеоценозах степной зоны этот вид встречается достаточно часто. *P. ferrugineum* – широко распространенный эвритопный вид, в северной Европе особенно обилен на лугах и обрабатываемых полях, а также тяготеет к морской береговой зоне. В лесной зоне предпочитает сухие сосновые леса.

На границе леса и степи происходит количественное перераспределение подстилочных форм и обитателей минеральных слоёв почвы [9]. В степи преобладают геофилломорфные многоножки над литобиоморфными, а в лесных ценозах наблюдается обратное соотношение. Так, в степи в среднем за период исследований отношение плотности населения подстилочных косянок к собственно почвенным землянкам составило 0,6, а в искусственном акациевом насаждении этот показатель составил 1,8.

Комплекс косянок в местообитаниях на плакоре представлен двумя видами – *Monotarsobius aeruginosus* L.K. и *Monotarsobius curtipes* C.K. Вид *M. aeruginosus* имеет сравнительно маленькие размеры – 6–9 мм, светлую окраску. Он является обитателем мелких почвенных скважин и его можно отнести к собственно-почвенным формам. Широко распространен в Европе [13]. Косянка *M. curtipes* имеет несколько большие размеры – 8–12 мм – и пигментирована в темно-коричневый цвет. Является типичным обитателем подстилки и верхнего почвенного горизонта. Панпалеарктический вид с преимущественным распространением в Европе [13].

Хищничество является ведущим трофическим режимом среди почвенных личинок двукрылых в черноземных почвах на плакоре. Многочисленными являются представители семейств *Asilidae*, *Dolichopodidae*, *Rhagionidae*, *Petauristidae*, *Scatopsidae*, *Tabanidae*. В искусственном лесном насаждении появляются обитатели подстилочного яруса *Stratiomyidae* и *Therevidae*.

Большинству личинок слепней *Tabanidae*, обитающих в почве, свойственно смешанное питание – хищничество и сапрофагия. Сапрофагия, и в частности детритофагия, более характерны для личинок младших возрастов и видов, обитающих в избыточно увлажненных гумифицированных субстратах. В естественных условиях личинки слепней питаются дождевыми червями, энхитреидами, моллюсками, личинками представителей своего семейства и других насекомых. Активность, значительная упругость тела, в сочетании с парализующим действием секрета мандибулярных желез, помогают личинкам слепней преодолевать сопротивление жертв, часто превосходящих их по размеру [1].

Таблица 7

Численность личинок пластинчатоусых жуков (*Scarabaeidae*) в местообитаниях на плакоре (степная целина и искусственное акациевое насаждение) (в экз./м<sup>2</sup>)

Таксономическая группа	Степная целина					Лесное насаждение		
	июнь 91	май 95	май 97	июнь 97	сентябрь 97	июнь 91	июнь 95	июнь 97
<i>A. solstitialis</i>	0,8					4,0		
<i>L. apterus</i>			2,0					
<i>M. aequinoctialis</i>		0,6					3,0	
<i>M. vernus</i>			5,0	2,0	10,0			14,0
<i>Onthophagus sp.</i>				2,0				
<i>Rh. aestivus</i>				2,0			5,0	
<i>S. brunnea</i>					5,0			

Важным компонентом животного населения почв на плакоре является комплекс личинок пластинчатоусых жуков. Видовой состав личинок *Scarabaeidae*, обнаруженных за период исследований, представлен в табл. 7. Наиболее часто в степи встречаются личинки весеннего корнегрыза *Miltotrogus vernus* Germ. Распространен на черноземных почвах, встречается в степях и байрачных лесах [19]. Образ жизни и продолжительность генераций *M. vernus* такие же, как у апрельского хруща

*Miltotrogus aequinoctialis* Hrbst. Апрельский хрущ предпочитает задерненные участки на черноземе, особенно на склонах балок. Встречается также на солонцах, лёссовых обрывах и мергелях. Избегает песков и речных пойм. Оба вида питаются корнями растений.

К фитофагам относится личинка обыкновенного корнегрыза *Rhizotrogus aestivus* Ol. Этот вид распространен на черноземных почвах, может встречаться на луговых и надлуговых террасах в черноземовидной супесчаной почве, в лёссовых склонах и на солончаках [19].

Личинка июньского хруща *Amphimalon solstitialis* Hrbst. живет в очень различных почвенных условиях. Предпочитает сухие и открытые пространства, но встречается и в лесах – по опушкам и вырубкам. На севере предпочитает пески, в более южных районах встречается на черноземе, на песках надлуговых речных террас, где заселяет хорошо заросшие участки с темноцветной почвой, преимущественно в котловинах. Не избегает также солонцов, но на избыточно увлажненных участках отсутствует [19]. В степной зоне характерна для целинной степи [6].

Обнаружение личинки рыжего ночного хрущика *Serica brunnea* L. обусловлено близостью к месту отбора пробы байрачной лесной растительности. Личинки этого вида живут в почве и питаются мелкими корешками растений. Встречается на черноземе, суглинках, подзоле, на песках предпочитает участки с гумусовыми почвами, под древесным пологом. В более северных регионах встречается на песках в сосновых борах [19].

Личинки кравчика-головача *Lethrus apterus* Laxm. развиваются в земле в особых ячейках, питаются массой из срезанных стеблей и листьев растений, заготовленных для них родителями. Предпочитает сухие открытые пространства с плотной почвой (чернозем, лёссовые, глинистые и меловые обнажения). Особенно многочислен по склонам балок, целинам, залежам, обочинам дорог [2; 19]. По данным Н. Ю. Андриевской [2], собранным в 1937–1938 гг. в Днепропетровской области, количество нор кравчика в степи находится на уровне 2,3 на м<sup>2</sup>. Автор указывает, что микрорельеф сильно влияет на плотность нор кравчика. Там, где встречаются небольшие ухабинки, канавки, выемки норок всегда больше, чем на ровном месте. После появления из мест зимовки жуки снова зарываются в землю, причём самец и самка строят себе отдельные норки глубиной в 6–20 см. Типичными формами временных нор являются одноколенчатая и прямая, причём в большинстве случаев первая характерна для самок, а вторая – для самцов. После спаривания пары строят семейную нору. Она может строиться на основе норки самки, или это может быть новая нора. Типичной семейной норкой жуков-кравчиков является двуколенчатая. Кроме типичной семейной норки встречаются так называемые многоколнчатые – обычно на участках с густыми корневыми системами растений. Толстые корни, различные камни и пр., которые встречаются при рытье, мешают устройству обычной норки, и тогда жук вынужден изменить направление хода и уклониться от рытья обычной норки. Глубина семейных норок колеблется в пределах 25–65 см, значительно реже встречаются норки глубиной до одного метра. Личинка питается только заготовленным родителями кормом. В состав пищевого комка, хранящегося в норке, могут входить разнообразные растения – травянистые, кустарниковые или древесные. При хранении комка происходит его силосование – брожение без доступа кислорода. Сырой вес пищевого комка варьирует в пределах 2,5–4,01 г, влажность комка изменяется в пределах 44,5–73,1% [2]. Масштабы изъятия жуками-кравчиками фитомассы превышают реально потребляемое количество, так как большинство срезанных фрагментов растений жуками не используется. Личинок

кравчикув поїдають хищные личинки двукрылых семейства *Asilidae* и ухвертки. Взрослые жуки могут становиться жертвами жужелиц, жуков-карапузиков, а также птиц – ракша, красноногий кобчик, чернолобый сорокопуд, сорокопуд-жулан, пустельга и грач. Из млекопитающих кравчикуми питаются кроты, лисицы, барсуки, тушканчики. Личинки проволочников и июньского хруща могут потреблять заготовленный в семейных норах корм кравчикув. Нежилые норки кравчикув заселяются мокрицами, кивсяками, муравьями, чернотелками, усачами и т.д.

Личинки калоедов *Onthophagus sp.* живут в помете рогатого скота и других животных, норках под пометом, в колбасках из помета, заготовленных для личинок взрослыми жуками.

### Библиографические ссылки

1. Андреева Р. В. Определитель личинок слепней. – К.: Наукова думка, 1990. – 172 с.
2. Андриевская Н. Ю. К экологии жука-кравчикув (*Lethrus apterus* Laxm) в условиях Днепропетровской области УССР // Праці Одеського державного університету ім. Мечнікова. – 1946. – Т. 3, вип. 3 (64). – С. 33–53.
3. Атлавініте О. П. Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР. – Вильнюс: Моклас, 1975.
4. Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлев. – Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1999.
5. Белова Н. А. Ноосферология и динамика взглядов на лесное почвообразование в степи / Н. А. Белова, А. П. Травлев // Экология и ноосферология. – 2000. – Т. 9, № 1–2. – С. 35–43.
6. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. – М.: Наука, 1965.
7. Гиляров М. С. Кивсяки и их роль в почвообразовании // Почвоведение. – 1957. – № 6. – С. 74–78.
8. Гиляров М. С. Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей // Почвоведение. – 1939. – № 6. – С. 121–138.
9. Гиляров М. С. Губоногие многоножки (*Chilopoda*) степной зоны юго-востока Европейской части СССР как показатели почвенных условий в лесонасаждениях / М. С. Гиляров, Б. Фолкманова // Известия АН СССР, сер. Биология. – 1957. – № 2. – С. 211–219.
10. Долин В. Г. Жуки-щелкуны *Elateridae* // Вредители сельскохозяйственных культур и насаждений. – К.: Урожай, 1987. – Т. 1. – С. 364–383.
11. Долин В. Г. Личинки жуков-щелкунов (*Elateridae*) Украинской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – К., 1961.
12. Жуков А. В. Зоологическая диагностика почв на основе анализа трофической структуры почвенной мезофауны степного Приднєпровья // Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 104–112.
13. Залесская Н. Т. Определитель многоножек-костянок СССР. – М.: Наука, 1978.
14. Кабанов В. А. О трофических связях полевых видов жуков-чернотелок (*Tenebrionidae*) // Вестник зоологии. – 1981. – № 4. – С. 82–85.
15. Кабанов В. А. Биология *Oodescelis polita* Sturm в лесостепи и степи Европейской части СССР // Вестник Зоологии. – 1978. – № 1. – С. 47–51.
16. Кабанов В. А. Биология песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L.) в лесостепной и степной зонах европейской части СССР // Биологические науки. – 1977. – № 9. – С. 47–53.
17. Кисенко Т. И. Биотопическое распределение и фауна двупарноногих многоножек лесов степной зоны Украины / Т. И. Кисенко, А. В. Жуков // Вестник Днепрпет. ун-та. – Днепропетровск, 1998. – Вып. 4. – С. 90–94.
18. Козловская Л. С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. – Л.: Наука, 1976.
19. Медведев С. И. Личинки пластинчатоусых жуков. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952.

Надійшла до редколегії 21.02.05