

Е.П. БЕССОЛИЦЫНА*, **И.В. БАЛЯЗИН***, **Н.Н. ВОРОПАЙ***, **

*Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1, Россия, bessol@irigs.irk.ru, grave79@mail.ru, voropay_nn@mail.ru

**Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, 634055, Томск, Академический проспект, 10/3, Россия, voropay_nn@mail.ru

СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ ЗООЦЕНОЗОВ ПОЧВ ТУНКИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Дан ландшафтно-экологический анализ структуры зооценозов почв Тункинской котловины и предгорий хр. Хамар-Дабан. Рассмотрены закономерности изменения количественных характеристик и таксономического разнообразия сообществ беспозвоночных животных в ландшафтно-экологическом диапазоне под воздействием природных и антропогенных факторов. Таксономическое разнообразие и структура изменяются главным образом в градиенте эдафо-климатических и фитоценологических условий, которые варьируют в зависимости от местоположения биогеоценоза в ландшафте. В пределах таежных и лесных ландшафтов общей закономерностью распределения почвенных беспозвоночных является увеличение количества видов от остепненных сосновых и лиственничных лесов к темнохвойным кедрово-пихтовым и смешанным достаточно увлажненным биогеоценозам горно-лесного пояса. Относительно низкая теплообеспеченность корнеобитаемого слоя в сочетании с высокой влажностью, а также высокие температуры, способствующие иссушению почвы, отрицательно сказываются на таксономическом разнообразии мезонаселения. Главная тенденция изменения таксономического разнообразия сообществ педобионтов — уменьшение количества видов в градиенте нарастания аридности климата, усиления гипотермальности и антропогенного прессинга. На основе ландшафтно-экологического анализа выделены два главных типа структуры сообществ: мезотермогигрофильный (с относительно малой долей насекомых и большой — кольчатых червей) и ксерорезистентный (со значительным участием представителей класса насекомых). К первому типу относятся зоокомплексы таежных, лесных, луговых и заболоченных биогеоценозов, представленные преимущественно влаголюбивыми формами, ко второму — остепненных, степных и радикально антропогенно нарушенных, в составе которых преобладают беспозвоночные с относительно короткими циклами развития и в значительной степени адаптированные к дефициту влаги.

Ключевые слова: геосистема, почвообитающие беспозвоночные, биогеоценоз, тип сообщества, биоразнообразие.

E.P. BESSOLITSYNA*, **I.V. Balyazin***, **N.N. Voropay***, **

*V.B. Sochava Institute of Geography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 664033, Irkutsk, ul. Ulan-Batorskaya, 1, Russia, bessol@irigs.irk.ru, grave79@mail.ru, voropay_nn@mail.ru

**Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 634055, Tomsk, Akademicheskii pr., 10/3, Russia, voropay_nn@mail.ru

STRUCTURE AND DIVERSITY OF SOIL ZOOCENOSES IN THE TUNKA DEPRESSION

A landscape and ecological analysis is made of the structure of soil zoocenoses in the Tunka depression and the foothill area of Khamar-Daban. We examine the patterns of change in quantitative characteristics and taxonomic diversity of invertebrate communities in the landscape-ecological range under the influence of natural and anthropogenic factors. Taxonomic diversity and structure change mainly in the gradient of edapho-climatic and phytocenotic conditions which vary with the location of a biogeocenosis in the landscape. Within the taiga and forest landscapes, the general regularity of distribution of soil invertebrates is an increase in the number of species from steppified pine and larch forests to dark coniferous-fir and mixed sufficiently moist biogeocenoses of the mountain forest belt. The relatively low heat availability of the root layer, combined with high humidity, and also the high temperatures that lead to drying of the soil, negatively affect on the taxonomic diversity of the mesopopulation. The main trend of change in taxonomic diversity of pedobiont communities is a decrease of the number of species in the gradient of increasing climate aridity, and an enhancement in hypothermia and anthropogenic pressure. A structural and dynamical analysis identified two main types of structure of the communities: mesothermohygrophile (with a relatively small contribution from insects and a large contribution from annelids), and xeroresistant (with a significant involvement of representatives of the insecta class. The first type includes zoocomplexes of taiga, forest, meadow and wetland biogeocenoses represented mainly by moisture-loving forms; the second type includes steppified, steppe and radically anthropogenically disturbed biogeocenoses, the composition of which is dominated by invertebrates with relatively short development cycles and largely adapted to moisture deficit.

Keywords: geosystem, soil invertebrates, biogeocenosis, type of community, biodiversity.

ВВЕДЕНИЕ

Высокое разнообразие биотических сообществ Тункинской котловины обусловлено ее географическим положением на стыке лесной и степной зон, особенностями формирования рифтовой зоны, способствовавшими образованию своеобразной ландшафтной структуры, мозаичностью и многообразием климатических и эдафических условий. Здесь проходят важные физико-географические и биогеографические рубежи субконтинента Северной Азии, определившие специфику развития природной среды этого региона [1].

Биологическое разнообразие является потенциалом самоорганизации биосферы, обеспечивает ее регенерацию, устойчивость к воздействиям различных экологических факторов, включая антропогенный, служит ресурсом для компенсации потерь отдельных биотических элементов [2]. Повышение разнообразия на разных иерархических уровнях приводит также к увеличению стабильности, продуктивности и устойчивости сообществ к инвазии чужеродных видов [3].

Важный аспект географии биологического разнообразия — представление об уровнях пространственной размерности геосистем [1], которые относятся к фундаментальным свойствам организации биосферы. Уровни размерности взаимосвязаны, и на каждом из них действуют определенные временные и пространственные закономерности в зависимости от физико-химических и биологических параметров почв, физико-географических, исторических и экологических условий среды [4].

Для расширения возможностей использования информации о состоянии почвенной биоты в решении эколого-географических проблем актуально изучение локальных и региональных спектров зооценозов, дифференциации структуры в связи с климатическими, эдафическими и биотическими факторами, определение пространственных особенностей таксономического разнообразия и закономерностей реакции на антропогенные воздействия [5, 6].

Особенности пространственной дифференциации комплексов живых организмов, связанных общностью исторического происхождения и географического пространства, определяются многогранным действием абиотических и биотических факторов. Взаимосвязь и взаимообусловленность организмов и среды весьма отчетливо проявляется в корнеобитаемом слое почвы, который, будучи местом обитания многочисленных групп животных, в то же время представляет собой одно из самых важных ландшафтно-экологических образований, обязанное своим существованием совместной работе биоты и абиотических факторов [7]. Свойства почв, уменьшающие зависимость ее обитателей от прямого воздействия экологических факторов, имеют важное значение для распространения животных в ландшафтах.

Биотические сообщества Тункинской долины, сформировавшиеся в контрастных микроклиматических условиях, представляют собой уникальные природные комплексы для исследования фундаментальных проблем биогеографии, экологии и зоогеографии.

Цель данной работы — изучить структурно-функциональную организацию мезонаселения почв в экологических градиентах геосистем Тункинской котловины и оценить влияние современных физико-географических условий исследуемой территории на структуру зооценозов на локальном и ландшафтном уровнях. Объект анализа — видовое (таксономическое) разнообразие беспозвоночных животных, обитающих в почве и на ее поверхности, сообщества которых обладают системными и функциональными взаимосвязями.

Концептуальные и методологические основы ландшафтно-экологического изучения почвенной биоты базируются на представлениях о системной природе ее организации как важнейшего компонента геосистем и фундаментальных работах в области географии [1, 8, 9] и экологии сообществ почвообитающих организмов [10–14].

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Резко континентальный климат и горно-котловинные условия Тункинской котловины способствуют формированию ландшафтов со сложной пространственной организацией, длительной историей развития и специфическими механизмами взаимодействия. Амплитуда высот между днищем и высотой хребтов составляет 1300–2300 м. Благодаря большому градиенту высот в котловине, закономерности высотной поясности выражены четко и заметно отличаются на различных по высоте и экспозиции склонах [15]. В нижних и средних частях склонов распространена горно-таежная растительность, представленная лиственными, лиственнично-кедровыми и кедровыми лесами на горных подзолистых и дерново-подзолистых глубокопромерзающих почвах. Выше 1000 м преобладают тем-

нохвойные, преимущественно кедровые, кедрово-лиственничные с густым моховым покровом леса, распространены кустарничково-зеленомошные и бадановые кедровники с участием пихты сибирской [16]. Высокогорный пояс (выше 1700 м) характеризуется развитием субальпийских кустарников с небольшими по площади альпийскими лугами. На скалистых гребнях распространены мохово-лишайниковые тундры и каменистые пустоши.

Под ельниками, приуроченными к хорошо дренируемым участкам речных долин, формируются дерново-лесные и дерново-подзолистые остаточнок-карбонатные почвы. В долинах рек на аллювиальных дерновых и лугово-болотных почвах распространены заболоченные луга и заросли ив, на приподнятых участках речных долин на лугово-черноземных почвах — настоящие и остепненные луга.

Светлохвойные комплексы, расположенные в нижних частях склонов и на речных террасах на дерновых слабоподзолистых и супесчаных почвах, представлены сосново-лиственничными и сосновыми бруснично-разнотравными (с участием мелколиственных пород) лесами. В пределах Тункинской котловины в межгорных понижениях развиты степные и лесостепные комплексы, представленные в основном кобрезиево-злаковыми степями. Под степями в различных экологических условиях формируются чернозёмы и каштановые почвы [16].

Климат характеризуется значительными суточными и годовыми амплитудами температур, небольшим количеством годовых сумм осадков. В холодное время года здесь господствует Азиатский антициклон, ему соответствует ясная, безветренная, морозная погода. Период с отрицательными средними суточными температурами начинается в середине ноября и длится около семи месяцев. Летом преобладает циклоническая погода. Среднегодовая норма осадков на исследуемой территории минимальная по всему Восточному и Центральному Саяну и составляет 350–400 мм в долинах, в Тункинских Гольцах — 500–600 мм, на склонах Хамар-Дабана — до 1000 мм. При этом основная масса осадков выпадает летом. Распределение снежного покрова очень неравномерно. На высоту и плотность снежного покрова влияют пересеченность рельефа и перенос снега сильными западными и северо-западными ветрами. Глубоко в долинах, как правило, высота снежного покрова не превышает 0,5 м. Ближе к границе леса — 1–1,5 м. Снег здесь рыхлый, на склонах северной экспозиции его больше, чем на южных. Выше зоны леса под действием ветра снег уплотняется.

Своеобразие экологических условий Тункинской котловины способствовало развитию мозаичности почвенного покрова и многочисленных по составу биотических сообществ с высокой степенью разнообразия фауны.

Изучение почвенной биоты в ландшафтах Тункинской котловины проводилось с использованием методов комплексных физико-географических исследований, стационарных и маршрутных наблюдений на ключевых участках, охватывающих основной региональный спектр таежных и степных геосистем в течение полевых сезонов 2013–2017 гг. В работе использованы материалы, собранные в июне–июле 2013–2014 гг.

В качестве основной модельной территории был взят ключевой участок, расположенный на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан, где ведутся многолетние наблюдения за изменением температурного режима, растительности и почвенного покрова. Пробные площади расположены в интервале высот 818–1405 м над ур. моря.

На каждой пробной площади профиля измеряли температуру верхних обитаемых горизонтов почвы (0–40 см) с помощью программируемых электронных термографов (Thermochron I-Button DS1922L-F5, Dallas Semiconductors, USA). Обследованы наиболее типичные для данной территории горно-таежные лиственничные, подгорные лиственнично-кедровые и сосновые, лугово-болотные и лугово-степные ландшафты, а также антропогенно нарушенные участки.

Сбор материала проводился по методикам, рекомендованным для биогеоэкологических [17] и почвенно-зоологических исследований [18]. На каждой площади с применением монолитореза размером 25 × 25 см отбирали 4–8 проб на глубине 25–40 см (в зависимости от глубины встречаемости беспозвоночных). Количественные характеристики — численность (экз.) и биомасса (мг/м²) педобионтов представлены графически с использованием методов математической статистики и пакетов программ Microsoft Excel и Photoshop CS.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ данных по распространению сообществ и экосистем свидетельствует о том, что их структура и пространственное размещение находятся в теснейшей зависимости от абиотических параметров биосферы, среди которых выделяются географические, действующие прямо или опосредованно через

экологические процессы [19, 20]. Именно географические факторы определяют уровень дифференциации биоты во времени и пространстве, включая влияние факторов эволюции живых организмов и их катастрофическое вымирание на рубежах геологических эпох и периодов.

Теплообеспеченность верхнего слоя почвы служит интегрально-ключевым показателем и контролирует жизнеспособность почвенных организмов, структуру и развитие биотических сообществ. Для горно-таежных ландшафтов температурный режим приобретает особое биогеографическое и экологическое значение: с ростом дефицита тепла он становится основным лимитирующим фактором в распространении многих видов животных. От характера адаптаций к гидротермическим условиям среды зависят не только количественные соотношения отдельных групп беспозвоночных, но и активность их взаимодействия с другими компонентами геосистемы и участие в почвенно-биологических процессах.

Высокая степень зависимости пойкилотермных животных от абиотических условий среды детерминирована отсутствием автономии по отношению к термическому фактору. При этом значимы не только среднесуточные температуры, но и конкретные границы, в которых протекают жизненные циклы беспозвоночных, — абсолютные суточные минимумы в холодное время и максимумы в теплый период. Для типичных таежных форм максимальные летние температуры не выступают как ограничивающий биотические процессы фактор. Для живых организмов более важен нижний предел температуры, отражающий экстремальность зимнего периода и достигающий в отдельные годы на глубине 20 см значения $-16,9\text{ }^{\circ}\text{C}$.

В отличие от температуры воздуха, максимальные и минимальные в годовом ходе температуры почвы наблюдаются не в июле и январе, а в августе и феврале соответственно. С увеличением высоты годовые экстремумы уменьшаются по модулю, как следствие, уменьшается и годовая амплитуда температуры почвы — от $27\text{ }^{\circ}\text{C}$ (820 м над ур. моря) до $2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (1400 м над ур. моря). Основным фактором таких различий температурного режима является изменение с высотой напочвенного растительного покрова — от старой залежи до лиственнично-кедрового леса с ерником, багульников и бруснично-зеленомошным покровом в верхней части склона.

К экстремальным факторам горных областей, влияющим на численность, разнообразие и сезонную активность животных, относятся крутизна склонов, с которой связана величина обитаемого слоя, короткий период с положительными температурами воздуха и почвы; нестабильный гидротермический режим. Существующий в горах в летний период градиент температуры меняется в зависимости от экспозиции склона и положения над уровнем моря и в среднем составляет около 1° на 200 м высоты. В зимний период наблюдается температурная инверсия, так называемый котловинный эффект, при которой температура воздуха с высотой увеличивается. Это определяет соответствующие изменения климатических условий — от жарких и умеренно теплых у подножия склонов до холодных в нивально-гляциальной зоне. Вдоль высотных градиентов изменяются факторы увлажнения: количество осадков, облачность, влажность воздуха. Наблюдается увеличение амплитуды сезонных колебаний длительности фазы и вегетационного периода, что в конечном итоге ведет к уменьшению величины тела беспозвоночных, снижению биоразнообразия, изменению трофической структуры сообществ, специфики размножения [21]. Почвы и биотические сообщества в горах в зависимости от высоты могут меняться от ультрагумидных до семиаридных.

Таксономическое разнообразие сообществ беспозвоночных в почвах Тункинской котловины в высотном градиенте уменьшается от пойменных светло- и темнохвойных лесов к горным тундрам и биогеоценозам относительно крутых склонов с разреженной растительностью. Самое низкое таксономическое разнообразие наблюдается на скальных водоразделах и обвально-осыпных горных склонах. Мезонаселение горно-лесного пояса сохраняет ядро доминантов, характерных для почв зональных таежных геосистем: энхитреиды, люмбрициды, пауки, многоножки, жесткокрылые, двукрылые, что свидетельствует о достаточной мягкости почвенно-климатических условий на обследованных площадях (рис. 1) в течение как зимнего, так и летнего периодов.

Воздействие температуры на количественные характеристики мезонаселения тесно связано с влажностью почвы. Для зооценозов с преобладанием мезотермогигрофильных почвенных сапрофагов влажность наиболее существенна. Высокое разнообразие сообществ, как правило, свойственно биогеоценозам со средней влажностью почвы, а невысокое — наиболее сухим и самым влажным. При этом в лесах биомасса несколько увеличивается от наиболее обеспеченных влагой к менее увлажненным биогеоценозам, а на безлесных площадях — от сухих к влажным.

Численность беспозвоночных на пробных площадях профиля меняется в пределах от 30 до 160 экз./м², таксономическое разнообразие групп — от 4 до 17 (рис. 2). Присутствие многих групп беспозвоночных, и в первую очередь крупных сапрофагов, зависит от эдафических условий в течение

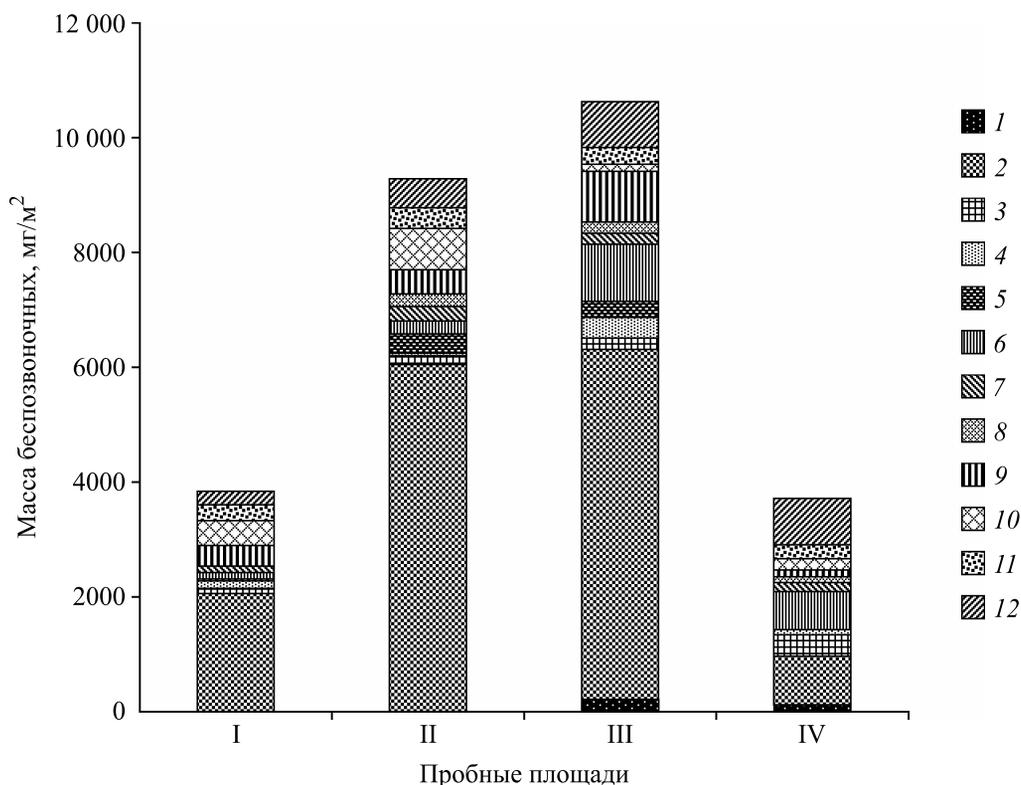


Рис. 1. Структура мезонаселения и масса почвенных беспозвоночных в биогеоценозах ландшафтно-экологического профиля (в среднем за два года).

Систематические группы: 1 — Enchytraeidae, 2 — Lumbricidae, 3 — Aranei, 4 — Chilopoda, 5 — Diplopoda, 6 — Carabidae (i, l), 7 — Staphilynidae (i, l), 8 — Scarabeidae (i, l), 9 — Elateridae (l), 10 — Curculionidae (i, l), 11 — Formicidae, 12 — прочие. Пробные площади: I — разреженный лиственнично-кедровый лес с ерником и багульником бруснично-зеленомошный на водоразделе хр. Хамар-Дабан (1405 м над ур. моря); II — березово-кедровый багульниково-бруснично-сфагновый лес на склоне хр. Хамар-Дабан (1192 м над ур. моря); III — осиново-березовый лес папоротниково-разнотравный на склоне хр. Хамар-Дабан (980 м над ур. моря); IV — остепненный луг с подростом березы плосколистной на залежи, у подножия склона (818 м над ур. моря).

летнего и зимнего периодов и глубины залегания мерзлоты. Отмеченные минимальные температуры почвы на глубине 20 см варьируют от -7 до $-16,9$ °С, на глубине 40 см температура в зимний период опускается до -1 до $-14,7$ °С. Максимальные температуры в летний период на глубине 20 см достигали $16,9$ °С, на глубине 40 см — $14,2$ °С. Наиболее уязвимы к воздействию как низких температур, так и недостатка влаги крупноразмерные тонкопокровные беспозвоночные — дождевые черви, численность которых составляет на пробных площадях от 4 до 18 экз./м². Масса педобионтов в почвах ненарушенных таежных биогеоценозов варьирует от 4,7 до 14,9 г/м². Доминирующее положение занимают дождевые черви эйзеня Норденшельда (*Eisenia nordenskioldi*), максимальная численность которых наблюдается в осиново-березовом лесу (пробная площадь 3). Прогревание почвы в летний период на глубине 20 см до $16,9$ °С и наличие достаточного количества органики способствуют накоплению массы лумбрицид.

Биогеоценозы с длительно-мерзлотными торфянисто-глеевыми влажными почвами (пробная площадь 1) представляют пессимальные для беспозвоночных условия. Плотный моховой покров (до 35–40 см высотой), будучи теплоизолятором, препятствует прогреванию почвы в летний период. Максимальная температура на глубине 20 см составляет всего $1,5$ °С, что обуславливает низкую массу и численность беспозвоночных в почве, а соответственно, и невысокое разнообразие сообществ.

Повышенное разнообразие сообществ педобионтов характерно для биогеоценозов со средними температурами почвы. Как в более теплых, так и в более прохладных почвах отмечено пониженное количество таксонов. При этом в таежных и горно-таежных биогеоценозах, где максимальная температура почвы варьирует от $1,5$ до 13 °С, видовое разнообразие и биомасса тем выше, чем сильнее прогрета почва.

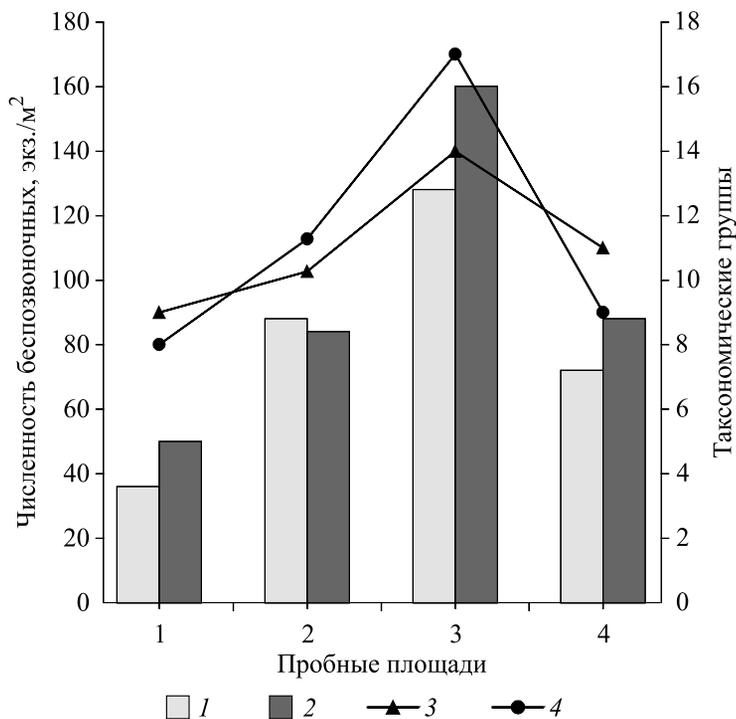


Рис. 2. Численность и разнообразие беспозвоночных в почвах пробных площадей ландшафтно-экологического профиля.

Численность беспозвоночных: 1 — 2013 г., 2 — 2014 г. Таксономическое разнообразие: 3 — 2013 г., 4 — 2014 г. I–IV — см. рис. 1.

В более широком диапазоне экологических условий Тункинской котловины и ее горного обрамления таксономическое разнообразие сообществ почвенных беспозвоночных уменьшается от пойменных светло- и темнохвойных лесов к мохово-лишайниковым горным тундрам и биогеоценозам относительно крутых склонов с разреженной растительностью. Самое низкое таксономическое разнообразие характерно для скальных водоразделов и обвально-осыпных горных склонов.

Лесные биогеоценозы на песчаных и супесчаных почвах, в древостое которых преобладает сосна, по структуре мезонаселения значительно отличаются от остальных сообществ (рис. 3). Среди жесткокрылых в составе геобия, как правило, преобладают ризофаги, преимущественно личинки долгоносиков, пластинчатоусых: восточного майского хруща (*Melolontha hippocastani* F.), рыжего ночного хрущика (*Serica brunnea* L.) и элатерид *Selatosomus aeneus* (L.), *Dalopius marginatus* (L.). Хорошо развитый герпетобионтный комплекс представлен в основном хищными членистоногими — до 70 % обитателей почвы. Доминируют литобииды, пауки, стафилиниды и муравьи. Низкая численность люмбрицид обусловлена прежде всего бедностью субстрата органическим веществом и нестабильным гидротермическим режимом.

Дефицит влаги в почвах степных геосистем сказывается на структуре и количественных характеристиках мезонаселения. В остепненных и степных биогеоценозах, для которых типично сильное летнее прогревание почвы, масса педобионтов, как правило, уменьшается от менее теплых к наиболее обеспеченным теплом почвам. Степной элемент фауны, для которого характерны прямокрылые, чернотелки, формициды и мезоксерофильные виды элатерид, долгоносиков и пластинчатоусых, хорошо выражен в структуре зооценозов дерновых лугово-черноземных почв. Основное ядро мезонаселения устойчиво сохраняется в большинстве степных биогеоценозов, исключая отдельные, где обеднение видового состава происходит из-за своеобразия гидротермических условий, сложившихся в результате особого положения в ландшафте (литоморфные скелетные почвы на крутых каменистых склонах) либо антропогенного воздействия (высокая пастбищная или рекреационная нагрузка).

Общая зоомасса уменьшается от луговых степей межгорных понижений и пологих склонов к умеренно засушливым кустарничковым биогеоценозам, настоящим и очень сухим степным ассоциациям в направлении усиления жесткости гидротермического режима почв. В составе населения возрастает

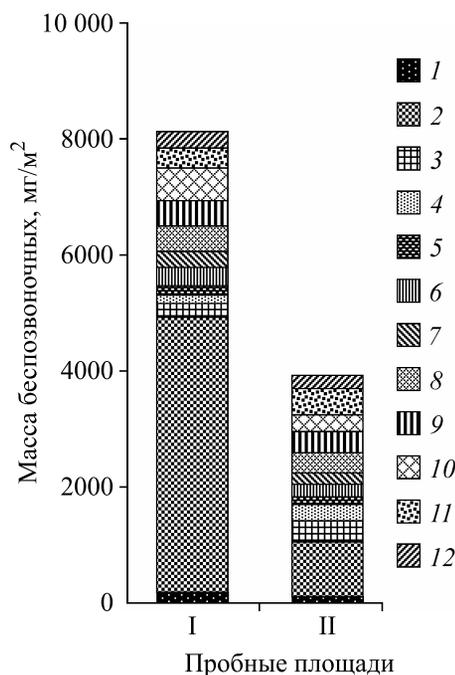


Рис. 3. Структура мезонаселения и масса беспозвоночных в почвах сосновых лесов (в среднем за два года).

1–12 — см. рис. 1. Пробные площади: I — березово-сосновый лес с подлеском из рододендрона даурского разнотравно-брусничный на террасе р. Кынгарга (860 м над ур. моря); II — сосновый лес с подлеском из кизильника черноплодного овсяницево-разнотравный на склоне юго-западной экспозиции Тункинских Гольцов (1210 м над ур. моря).

удельный вес мезоартропод, среди которых по числу видов и жизненных форм преобладают насекомые. На их долю приходится до 97 % численности и до 80–90 % массы педобионтов.

Обособленное место занимают комплексы беспозвоночных заболоченных почв, где переувлажненность в сочетании с низкой теплообеспеченностью отрицательно сказывается на состоянии сообществ. Присутствие многих групп беспозвоночных, и в первую очередь крупных сапрофагов, зависит от глубины залегания мерзлоты и степени заболоченности почвы. В интразональных заболоченных биогеоценозах возрастает количество герпетобионтов беспозвоночных.

Таксономическое разнообразие, как правило, увеличивается с ростом теплообеспеченности почвы при нелимитирующем увлажнении, но значительно падает при недостатке влажности. Повышенное разнообразие сообществ характерно для биогеоценозов со средними температурами почвы в летний период. Как в более прогретых, так и в более холодных почвах снижается разнообразие и количественные характеристики. На фоне уменьшения количества почвенных беспозвоночных в градиенте усиления гипотермальности снижается таксономическое разнообразие сообществ в целом (см. рис. 2).

На безлесных площадях самое высокое разнообразие наблюдалось в луговых биогеоценозах, заметно ниже — в остепненно-луговых и степных, а самое низкое — на деградированных от перевыпаса участках степи и обрабатываемых полях. Таким образом, экологический оптимум высокого разнообразия сообществ — это сбалансированное соотношение тепла и влаги в почве, особенно в летний период.

Антропогенные воздействия на биотические сообщества: изъятие древесины, пожары, нерациональное использование пастбищ, техногенное загрязнение, рекреация и др., разрушая растительный и почвенный покров, нивелируют различия между отдельными биогеоценозами и ландшафтными единицами, наносят вред целостности и жизнеспособности коренных сообществ.

Влияние человека в большинстве случаев вызывает изменение структуры зооценозов почв в сторону уменьшения разнообразия видов, снижения численности и биомассы крупных сапрофагов и увеличения количества более адаптационно-способных и широко распространенных представителей фауны. Это проявляется в сходстве физиономических, флористических, фаунистических и структурных свойств ценозов и обусловлено широкой эколого-ценотической амплитудой эвритопных и космополитных видов [22].

Изменения количественных характеристик и разнообразия мезонаселения от ненарушенных биогеоценозов к пахотным землям связаны главным образом с изменением массы и качественного состава фитокомпонента и повышением жесткости гидротермического режима почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таксономическое разнообразие и структура сообществ почвенных беспозвоночных определяются воздействием различных факторов, проявляющихся как на макрогеографическом, так и на внутриландшафтном фоне. Пространственные закономерности изменения количественных характеристик зооценозов связаны прежде всего с широтно-зональными особенностями климата. Дифференцирующими факторами второго порядка являются локальные соотношения тепло- и влагообеспеченности, обусловленные строением ландшафта, составом фитоценоза, экспозиционными особенностями, мезо- и микрорельефом.

На количественных характеристиках мезонаселения и его структуре сказывается гидротермический режим почв. Повышенное разнообразие сообществ педобионтов характерно для биогеоценозов со средними температурами почвы. Как в наиболее теплых, так и в более прохладных почвах отмечено пониженное количество таксонов. При этом в лесных биогеоценозах таежных и горно-таежных ландшафтов, где температура почвы варьирует от низких до средних значений, видовое разнообразие и биомасса тем выше, чем сильнее прогрета почва.

Таксономическое разнообразие сообществ беспозвоночных в мезомасштабе пространства (на уровне групп фаций) изменяется главным образом в градиенте эдафоклиматических и фитоценологических факторов, которые варьируют в зависимости от местоположения биогеоценоза в ландшафте. В пределах таежных и лесных ландшафтов общей закономерностью распределения почвенных беспозвоночных является увеличение количества видов от остепненных сосновых и лиственничных лесов к темнохвойным кедрово-пихтовым и смешанным пойменным достаточно увлажненным ассоциациям горно-лесного пояса. Относительно низкая теплообеспеченность обитаемого слоя в сочетании с высокой влажностью, как и высокие температуры, приводящие к иссушению почвы, отрицательно сказываются на таксономическом разнообразии.

Региональный природно-зональный спектр сообществ беспозвоночных отражает сложность и уникальность ландшафтной структуры Тункинской котловины. Локальные климатические условия степных геосистем способствуют сохранению экстразональных биотических сообществ центрально-азиатского степного типа.

На основе структурно-динамического анализа различий мест обитания и соответствующих им комплексов беспозвоночных на макрогеографическом уровне выделены два преобладающих типа структуры сообщества — мезотермогигрофильный, с относительно малой долей насекомых и большой — кольчатых червей, и ксерорезистентный, со значительным участием представителей класса насекомых.

К первому типу относятся зоокомплексы таежных, лесных, луговых и заболоченных биогеоценозов, представленные преимущественно влаголюбивыми формами, ко второму — остепненных, степных и радикально антропогенно нарушенных, в составе которых преобладают беспозвоночные с относительно короткими циклами развития и в значительной степени адаптированные к дефициту влаги. Это соответствует двум основным типам природной среды — таежному, с гумидным климатом и достаточным (а иногда — и избыточным) увлажнением, и степному, с семигумидным климатом и недостаточным увлажнением.

Работа выполнена по плану НИР «Структурное разнообразие и развитие геосистем Сибири в позднем голоцене в условиях глобальных изменений климата и антропогенного прессинга» (0347-2016-0003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. — Новосибирск: Наука, 1978. — 318 с.
2. Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. — М.: Наука, 2005. — 309 с.
3. Tilman D.D. The ecological consequences of change in biodiversity: A search for general principles // Ecology. — 1999. — Vol. 80. — P. 1455–1474.
4. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных. — М.: Товарищество научных изданий «КМК», 2007. — 175 с.
5. Бессолицына Е.П. Ландшафтно-экологический анализ структуры зооценозов почв юга Сибири. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2001. — 166 с.
6. Ганин Г.Н. Структурно-функциональная организация сообществ мезопедобионтов юга Дальнего Востока России. — Владивосток: Дальнаука, 2011. — 379 с.
7. Чеснова Л.В., Стриганова Б.Р. Почвенная зоология — наука XX века. — М.: Янус-К, 1999. — 154 с.
8. Сочава В.Б. География и экология. — Л.: Изд-во Геогр. общества СССР, 1970. — 22 с.
9. Крауклис А.А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. — Новосибирск: Наука, 1979. — 231 с.
10. Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 279 с.
11. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. — М.: Наука, 1965. — 278 с.
12. Wallwork J.A. Ecology of soil animals. — London: McGraw-Hill, 1970. — 283 p.
13. Wallwork J.A. The distribution and diversity of soil fauna. — London; New York: Academic Press, 1976. — 355 p.
14. Мордкович В.Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. — Новосибирск: Наука, 1977. — 110 с.

15. **Сочава В.Б., Михеев В.С., Ряшин В.А.** Обзорное ландшафтное картографирование на основе интеграции элементарных геосистем // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. — 1965. — Вып. 10. — С. 9–22.
16. **Холбоева С.А., Намзалов Б.Б.** Степи Тункинской котловины (Юго-Западное Прибайкалье). — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та, 2000. — 116 с.
17. **Программа** и методика биогеоценологических исследований / Отв. ред. Н.В. Дылис. — М.: Наука, 1974. — 404 с.
18. **Количественные** методы в почвенной зоологии / Ред. М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова. — М.: Наука, 1987. — 288 с.
19. **Бессолицына Е.П.** Пространственный анализ изменения ценотического разнообразия почвенной биоты таежных геосистем // География и природ. ресурсы. — 2005. — № 2. — С. 123–131.
20. **Бессолицына Е.П.** Закономерности распределения мезонаселения почв в геосистемах юга Восточной Сибири // Проблемы региональной экологии. — 2013. — № 1. — С. 22–27.
21. **Levy R.A., Nufio C.R.** Dispersal potential impacts size clines of grasshoppers across an elevation gradient // Oikos. — 2015. — Vol. 124, Issue 5. — P. 610–619.
22. **Бессолицына Е.П.** Ландшафтно-экологический анализ организации почвенно-биотических сообществ в геосистемах юга Сибири. — Саарбрюккен: Изд-во Lambert Academic Publishing, 2016. — 140 с.

Поступила в редакцию 11 апреля 2018 г.
