

ИНСТИТУТ  
ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ  
ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА АН СССР

И.В. Стебаев

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ  
И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА  
ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ  
КАШТАНОВЫХ И СОПУТСТВУЮЩИХ ИМ ПОЧВ  
ГОР ЮГА СИБИРИ

(03.097—зоология)

А в т о р е ф е р а т

диссертации, представленной на соискание  
ученой степени доктора  
биологических наук

МОСКВА 1971 г.

Работа выполнена на Кафедре общей биологии факультета естественных наук ( Декан-член-корреспондент АН СССР Д.Г. Кнорре) Новосибирского Государственного Университета (ректор - академик С.Т.Беляев)

Научный консультант - член-корреспондент АН СССР  
М.С.ГИЛЯРОВ

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Ф.Н.ПРАВДИН  
доктор биологических наук А.Г.ВОРОНОВ  
доктор биологических наук А.Г.ШАРОВ

Ведущее учреждение:

Московский Областной Педагогический институт им.п.к.Крупской

Автореферат разослан "24" декабря 1971 г.

Защита диссертации состоится . 8 февраля . 1972 г.  
на заседании Ученого Совета Института эволюционной морфологии  
и экологии животных им.А.Н.Северцова АН СССР.

С диссертацией можно ознакомиться в Библиотеке биологической литературы АН СССР.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу: Москва, В-71, Ленинский проспект 33, Ученому секретарю.

Ученый секретарь Совета  
кандидат биологических наук

В.М.Горбунов

## В В Е Д Е Н И Е

Отечественная почвенно-зоологическая школа внесла большой вклад в познание зональных биогеоценологических закономерностей (Гиляров, 1953; 1964). При этом широко использовался сравнительно-географический метод, лежащий и в основе данного исследования. Почти не изученной осталась лишь зона каштановых почв, лежащая на грани степей и пустынь (подзона мелкодерновинных и опустыненных степей). Эти почвы выступают как зональный тип наиболее полно в Азии и в частности на юге Сибири (Полынов, 1932; Ковда и Лобова, 1960), так как здесь, в отличие от Европейской части СССР, они не осложнены засолением. Почвенно-зоологические исследования комплексного характера были начаты в Сибири лишь в последние десятилетия и касались, главным образом, ее северных районов (Стебаев, 1959; Чернов, 1961 и другие работы этого автора; Козловская, 1963).

Благодаря тому, что юг Сибири занят горами, покрытыми тайгой, степные ландшафты с каштановыми почвами представлены здесь островными массивами в котловинах. Они группируются вокруг геометрического центра Азии (г. Кызыл), т.е. максимально удалены от океанов. Здесь находят самый северный на земном Шаре предел полупустыни (Юнатов, 1950)

В этих экстремных резко континентальных условиях общэкологический интерес представляет изучение адаптаций беспозвоночных и форм участия животных в биогеоценологических, в первую очередь, почвенных процессах.

Мы выделили как объект исследования так называемый почвенно-зоологический комплекс, т.е. набор таких систематических групп животных, которые оказывают в местных условиях наиболее существенное воздействие на процессы разложения остатков организмов и процессы почвообразования или могут служить показателями определенных гидротермических и биологических режимов. В каждом районе конкретный сос-

тав комплекса свой. Особенное значение придается связи насекомых с почвой, так как она сглаживает резкие колебания условий среды и так как, по В.И.Вернадскому (1960) эффективность участия вида в процессах круговорота и почвообразования в конечном счете определяет вопрос о его существовании.

Деятельность насекомых рассматривается в связи с функционированием почвенных микроорганизмов, так как известно, что на долю последних приходится около 90 % почвенного метаболизма (Макфедьен, 1965). Динамичность горных ландшафтов требовала постоянного внимания к сукцессионному развитию изучавшихся биогенотезов.

Работа облегчалась выходом в свет капитальных естественно-исторических исследований Алтая, Тувы и Забайкалья (Баранов и Бей-Биенко, 1926; Куминова, 1960; Носин, 1963; Алкучанский Говин, 1964; Ногина, 1964). Ее практическое значение состоит в выяснении общих закономерностей расположения мест концентрации хозяйственно важных групп беспозвоночных в интенсивно осваиваемых степных котловинах.

Общая цель исследования — выяснение особенностей количественного распределения и адаптаций беспозвоночных в безлесных ландшафтах центральноазиатской почвенной фации, а также значения беспозвоночных для почв разных стадий развития и форм рельефа.

При этом ставились следующие конкретные задачи:

1. Выяснить специфику условий существования каштановых почв и связанных с ними беспозвоночных, а также основные формы участия этих животных (совместно с микроорганизмами) в биогенотических и почвенных процессах (часть I).
2. Описать систему морфологических адаптаций и распределения беспозвоночных в системе ландшафтов в связи с распределением почв (часть II).
3. Выявить общие закономерности пространственной дифференциации почвенно-зоологических комплексов местных степей в системе широтно-меридиональных градиентов среды от Ю.-В.Алтая до Ю.-В.Забайкалья (часть III).
4. Проследить сукцессионные изменения почвенно-зоологических комплексов в ходе выветривания горных пород и развития почв (часть IV, глава IX).

5. Исследовать роль характерной для аридных ландшафтов мозаичности травостоя в жизни насекомых, а вместе с ними и всего биогеоценоза (часть IV, глава X).

6. Изучить роль рельефа в пространственной дифференциации почвенно-зоологических комплексов и в перераспределении тепла и влаги, дефицитных в данном районе (часть IV, глава XI).

7. Сформулировать общие закономерности пространственной дифференциации почвенно-зоологических комплексов котловин и их горного обрамления в зависимости от стадий развития макрорельефа (часть IV, глава XII).

Полевые работы в горно-степных районах проводились с 1960 по 1970 год, а в других районах Сибири - начиная с 1956 года.

Настоящее исследование было начато в лаборатории почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР, продолжено в Биологическом институте СО АН СССР и завершено на факультете естественных наук Новосибирского государственного университета. Полевые работы в Забайкалье проводились на стационаре Института Географии Сибири и Дальнего Востока. Руководству названных коллективов и их сотрудникам автор приносит самую сердечную благодарность. Особенно многим в отношении постоянных научных консультаций мы обязаны членам-корреспондентам АН СССР М.С. Гилярову и Г.Я. Бей-Биенко. Также приносим свою искреннюю благодарность за постоянную организационную помощь членам-корреспондентам АН СССР Д.К. Беляеву и Д.Г. Кнорре.

Большой помощью в определении зоологических материалов мы обязаны по прямокрылым насекомым - Г.Я. Бей-Биенко и Л.Л. Мищенко, по чернотелкам и жукелицам - К.В. Арнольди, О.Л. Крыжановскому, С.И. Келейниковой и И.Х. Шаровой, по личинкам хрущей - Г.Ф. Курчевой, по личинкам мертвоедов и чернотелок - Ю.Б. Бызовой, по личинкам ряда двукрылых - Н.П. Кривошеиной, по личинкам итонидид - Б.М. Мамаеву, по личинкам различных семейств жесткокрылых - Б.Р. Стригановой, по дождевым червям - Т.С. Перель, по личинкам сфаилинид - В.А. Потоцкой, по диплоподам - И.Е. Локшиной, по клещам - А.Б. Ланге и Е.М. Булановой-Захваткиной, по ногохвосткам - А.Р. Гринбергсу и Е.Ф. Мартыновсй. Консультациями в отношении почв мы обязаны М.А. Глазовской, В.А. Носину, С.А. Коляго и В.И. Волковинцеру, а в отношении микробисологии - сотрудникам ла-

боратории микробиологии почв Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР. Всем этим лицам мы выражаем свою самую глубокую благодарность.

Считаем особым долгом выразить сердечную благодарность своим товарищам по полевой работе, сотрудникам и соавторам: В.В.Волковинцер, В.Г.Мордковичу, С.К.Стебаевой и З.А.Жигульской, а также студентам Географического факультета Московского государственного университета и Факультета естественных наук Новосибирского государственного университета, принимавшим участие в экспедиционных работах.

Диссертация изложена на 1051 странице машинописного текста, снабжена 68 таблицами и 257 рисунками. Список использованной литературы включает 1126 названий, из них 310 на иностранных языках. По теме диссертационного исследования опубликовано 39 печатных работ (4 из них на иностранных языках), общим объемом - 32 печатных листа.

#### РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные участки каштановых и сопутствующих им почв располагаются на пространстве от Ю.-В.Алтая до Ю.-В.Забайкалья

Вертикальный диапазон высот - 600-3100 м над ур.м. Изучались: берега озер, солончаки, солонцы, полупустыни, сухие и злаково-разнотравные котловинные и горно-склоновые степи, высокогорные, альпийские степи, субальпийские луга, луговые горные тундры и гольцовые поднивальные, а также некоторые долинные речные и горно-лесные ландшафты.

Учеты проведены на троекратно посещавшихся за сезон профилях, каждый из которых пересекал серии элементарных ландшафтов на обширных подгорных равнинах котловин и на склонах окружающих гор. Общее число профилей - 11. Между профилями проводились маршрутные и полустационарные наблюдения в отдельных точках. Всего исследовано 160 элементарных ландшафтов.

Прямокрылые насекомые учитывались на транссектах и путем лова их в течении часа одним и тем же лицом. Общее число учетов около 1000. Биомасса определялась путем пересчета веса эталонных экземпляров. Имагинальные формы чернотелок и жукелиц, обитающие на поверхности почвы, учитывались в каждой точ-

ке двумя способами: на площадках в  $1/16 \text{ м}^2$  (обычно по 16 в каждой точке) и ловчими цилиндрами диаметром 10–12 см, закопанными в 10–15 м друг от друга. Последние данные пересчитывались на 24 цилиндра-суток. Общее число учетов этих животных – около 2400. Крупных почвообитающих беспозвоночных в каждом элементарном ландшафте учитывали при ручной разборке 8–16 проб, площадью  $0,25 \text{ м}^2$  каждая. Разборки проводились послойно:  $A_0$ , 0–5, 5–15, 15–25 см и т.д. Проведено около 2000 учетов. Ногохвосток извлекали с помощью термоэлектродов на искусственном подогреве. Время экспозиции – 3 суток. Использовали средние полевые пробы с 3–7-кратной повторностью общим объемом 1 л из каждого слоя. Общее число эклекторных проб – 2355.

### ЗООЛОГИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ И СОСТАВ ФАУНЫ

Большинство названных нами выше групп насекомых в очерченном районе до начала наших работ не исследовалось, если не считать упоминания частей этой территории в некоторых общих фаунистических списках. Исключение составляют саранчовые. Несмотря на это, 12 видов прямокрылых указываются для данной территории впервые. Всего обнаружено 56 видов, а вместе с подвидами – 59 форм саранчовых, 12 видов кузнечиков и 1 вид сверчков; 165 видов жулици, 36 видов чернотелок, 126 видов ногохвосток, 21 вид муравьев, а также 139 видов других таксонов крупных почвенных беспозвоночных (олигохет, многоножек и, главным образом, личинок насекомых), т.е. в общей сложности не менее 565 систематических форм.

Зоогеографически важными для центральноазиатского региона оказались находки своеобразного сверчка *Pteronemobius fascipes* Winkl., известного до сих пор только из Ю.-В. Азии и с юга Советского Дальнего Востока, а также *Sphingonotus salinus* (Fall.), свойственного югу Средней Азии и Казахстана. Ряд форм оказались новыми для науки: кузнечик *Bienkoxenus* (*Eulithoxenus*) *bei-bienkoi* I.Steb., новый подвиd *Bryodema orientale* B.-Bien.-Br. *orientale simulans* I.Steb., 4 вида чернотелок, один из которых *Penthiacus tannuolensis* описан Г.С.Медведевым и нашим сотрудником В.Г.Мордкивичем (1969), и 9 видов ногохвосток: *Tuvia prima* Grimb., *Entomobrya montana* S. Steb. и др., описанные А.Р.Гринбергсом (1962) и С.К.Стебаевой (1970, 1971 и др.).

## Глава I. ЭКОЛОГИЯ КАШТАНОВЫХ ПОЧВ И СОСТАВ ИХ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА.

Каштановые почвы<sup>1)</sup> — итог жизнедеятельности степных биогеоценозов южной периферии суббореального пояса почвообразования. В диссертации дается подробный анализ экологии этих почв в понимании В.Р.Волобуева (1959, 1963) и их биотического компонента. Эти почвы связаны с наиболее изолированными от влияния океанов, суровыми по климату и геологически относительно юными районами. Более всего они развиты в центральноазиатской почвенной фации. В ней континентальность климата выражена сильнее, чем в других районах суббореального пояса. Коэффициент континентальности 220–270, против 200–220 в западноазиатской фации (Казахстан). Амплитуда среднемесячных температур 35–46°С против 35–38°, а максимальных — 85–90°С против 65–75°С соответственно.

Главные лимитирующие факторы — малое суммарное количество влаги и тепла, краткость теплого периода, сильное зимнее промерзание и иссушение почв, отсутствие влагозарядки за счет таяния снега, а также засушливость весны и осени. В результате водный баланс почв почти полностью зависит от неглубоко просачивающейся и быстро испаряющейся влаги осадков середины лета. Постоянные ветры, удаляя опад и тонкую фракцию гумусо-аккумулятивного горизонта, уменьшают запас органических веществ, формируя так называемый щелнистый панцирь.

Все это определяет: во-первых, концентрацию корней в верхнем (0–10 см) слое почвы, приземистость и разреженность травостоя, его предельно малую для степей и полупустынь фитомассу (1–12 ц/га надземная и 200–300 ц/га корневая) и во-вторых, низкий уровень микробной активности почв весной и осенью, когда образуются новые порции опада. В итоге интенсивность разложения последнего и особенно корневой массы невелика (содержание гумуса 1–6%). Органическое вещество почв незрело, сильно фульватно и легко вымывается из верхнего горизонта. Значительная его часть зимой денатурируется в инертную массу гуминов. Профиль почв и вертикальная миграция веществ очень коротки.

1) Имеются в виду различные каштановые почвы, в особенности типичные и светло-каштановые, а также близкие к ним бурные пустынно-степные.



Из сказанного следует, что с биогеоценологической точки зрения в исследованном районе особенно важны животные — агенты ускоренного вовлечения растительной массы в опад, стимуляции микробного разложения опада на месте, до его уноса ветром, и вертикальной транспортировки веществ внутри самой почвы. В исследованных нами степях наиболее важными исполнителями первой функции являются прямокрылые насекомые, второй, на поверхности почвы, — жуки — чернотелки и жукелицы, а в самой почве — ногохвостки и крупные почвообитающие беспозвоночные; третьей функции — муравьи, особенно благодаря их роющей деятельности. Жизнедеятельность этих беспозвоночных, лимитируется вышеназванными факторами, но в то же время облегчается другими, а именно: 1) в середине лета наблюдается краткий, но экологически весьма благоприятный период совпадения максимальных температур с выпадением 60–80% годового количества осадков, что особенно важно для форм с коротким жизненным циклом, 2) нет типичного для других степей выгорания растений в середине лета, т.е. перерыва в обеспечении фитофагов сочным кормом, 3) верхний эологенный песчано-каменистый слой почвы предоставляет многочисленным убежища обитателям поверхности почвы и облегчает передвижение ряда почвенных форм. Это дает возможность насекомым названных систематических групп успешнее других ускорять круговорот и вертикальную миграцию веществ и тем самым обеспечивать пищевую базу для своих потомков. С такой точки зрения двойной детерминированности адаптаций, соответствующей второму биогеохимическому принципу В.И.Вернадского (1928), и рассматривается наш зоологический материал.

Все виды местного почвенно-зоологического комплекса по характеру их участия в биогеоценологических процессах и по типам адаптаций, могут быть объединены в группы. Набор и количественные соотношения этих групп могут с разных сторон характеризовать ландшафтные сообщества насекомых. В следующих четырех главах дается детальная характеристика трофических, морфо-адаптационных и ландшафтно-экологических групп.

## Глава II. ЯРУСНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ, ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ, СВЯЗЬ С МИКРООРГАНИЗМАМИ И ПОЧВЕННЫМИ ПРОЦЕССАМИ.

Выделенные выше компоненты почвенно-зоологического комплекса образуют ярусную серию. Они входят в состав не только функциональных, но и главных морфологических частей биогеоценоза в его вертикальном разрезе.

Прямокрылые насекомые (обитатели надпочвенного яруса) на основе анализа содержимого их кишечных трактов делятся нами на 6 трофических групп: сапрофитофагов (все *Tetrigidae*), фитозоофагов (все *Tettigonidae*) и 4 группы фитофагов: а) потребителей мезофитных злаков (большая часть видов рода *Chorthippus* и др.), б) потребителей ксерофитных дерновинных злаков (местные виды родов *Pararcyptera*, *Stenobothrus*, *Oedaleus*), в) потребителей ксерофитных полкустарничков (местные виды родов *Bryodema*, *Sphingonotus*, *Eremippus*) и г) потребителей мезофитного разнотравья (*Melanoplus frigidus* Boh., *Chorthippus fallax* (Zub) и др.).

Отчуждая зеленую массу задолго до превращения ее в обычный опад, они переводят ее в виде экскрементов в зону действия почвенной микрофлоры. В местных условиях эта роль прямокрылых особенно велика: во-первых, их численность достигает максимума в теплую и относительно влажную середину лета, когда микрофлора почв активизируется, а поступления свежего растительного опада еще нет; во-вторых, в погоне за водой прямокрылые потребляют в исследованных степях более четверти фитомассы; в третьих, благодаря низкому коэффициенту усвоения пищи (менее 30%), в их экскрементах сохраняется много питательных веществ, доступных микроорганизмам. (рис. I)

Сопоставление микрофлоры поверхности трав, содержимого кишечных трактов прямокрылых (химуса) и экскрементов разной давности показало: в химусе количество аммонификаторов сокращается на 1/3, но резко возрастает численность пектиноразрушающих форм, мацерирующих растительные ткани, целлюлозоразрушающих форм, вскрывающих клеточные оболочки и открывающих путь к азоту остальным микроорганизмам, и флюоресцентом, начинающих разложение растительной массы. В химусе в течении 2-3-х часов совершаются начальные процессы микробной сукцессии, протекающие в поч-

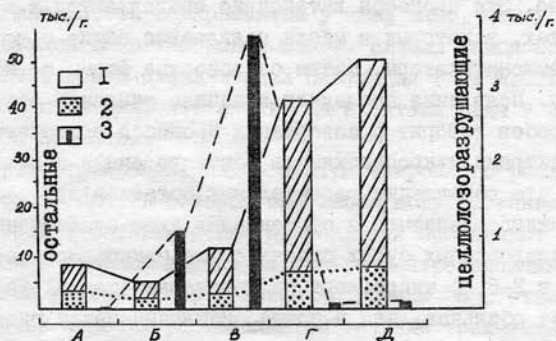


Рис. 1 Изменение микробного населения в цепи: растительная пища—кишечные тракты — экскременты саранчовых. А—численность микроорганизмов на поверхности поедаемых трав. Б—в содержимом кишечных трактов местных саранчовых, В—в свежих экскрементах Г—в экскрементах, пролежавших на поверхности почвы 5 дней, Д—в экскрементах, пролежавших на поверхности почвы 10 дней. 1— общее количество микроорганизмов при посеве на МПА и КАА, 2— среди них неспорообразующих. 3— количество целлюлозоразрушающих форм на среде Гетчинсона.



Рис. 2 Расположение гранул экскрементов саранчовых на поверхности каштановых почв Курайской котловины. Жирной линией отмечены дерновинные злаки. Площадь каждой палетки — 1/16 м.<sup>2</sup> Видна концентрация экскрементов возле растений.

ве медленно. Эти процессы интенсивно продолжаются и в свежих экскрементах, в которых в массе появляются общие с почвой неспороносные аммонификаторы, затем спороносные формы и, наконец, актиномицеты. Появление последних и начало снижения общей численности микробов говорит о завершении процесса разложения. Сравнение со спектрами микроорганизмов обычного опада и подстилки показывает, что разрушение растительных остатков при совместном действии микроорганизмов и прямокрылых идет существенно быстрее.

В исследованных сухих степях общая микрофлора свежих экскрементов в 2-6, а микрофлора целлюлозоразрушающих форм в 3-10 и более раз обильнее, чем в почве. Различия между видами прямокрылых по количеству флюоресцирующих и целлюлозоразрушающих форм в их экскрементах определяются прежде всего типом питания. Наиболее велик процент этих форм и общая численность микроорганизмов у потребителей ксерофитных дерновинных злаков, особенно ковылей ( у *Murmeletettix palpalis* (Zub.), *Pararcyptera microptera* (F.-W.).

Чем больше в пище листьев полкустарничков ( у *Calliptamus abbreviatus* Иконн. и у видов рода *Bryodema* ) или мезофитных злаков ( у *Chorthippus biguttulus* L., *Ch. fallax* (Zub. ), которые легко перевариваются, а следовательно и меньше сохраняют питательных веществ для микроорганизмов, тем ниже эти показатели.

Активизация почвенной микрофлоры, а следовательно более глубокое вмешательство в круговорот веществ, видимо, особенно характерно для типичных обитателей сухих степей.

В то же время у прямокрылых каждого конкретного ландшафта наиболее активна микрофлора экскрементов тех видов, которые питаются растениями - эдификаторами этого ландшафта. Вместе с ней, а также с растениями насекомые образуют элементарные зоомикробиотические системы надпочвенного яруса. Например, в степях такова система: ковыль, *Pararcyptera microptera* (F.-W.) и ее микрофлора, в полупустынях - полынь и *Bryodema gebleri* (F.-W.). У одного вида из разных ландшафтов микробное население экскрементов отличается численностью спороносных и целлюлозоразрушающих форм. Оно определяется характером микробного населения почв ландшафта и функциональным состоянием самих насекомых. В плотных популяциях микробная активность экскрементов выше, чем в угнетенных малочисленных. Внутри одной ландшафтной популяции

микробная активность экскрементов у нимфы выше, чем у имаго, а у взрослых самцов выше таковой у самок. Видимо самцы особенно важны для генетической стабилизации популяции ( по М.С.Гилярову, 1966) и являются наиболее активными агентами вида в поддержании круговорота веществ.

Экскременты прямокрылых – центры микробного разложения веществ до состояния, в котором они вновь могут усваиваться растениями. Вместе с экскрементами прямокрылые поставляют непосредственно в точки кушения злаков не только минерализованные питательные вещества растений, но и витамины группы "В", стимулирующие усвоение этих веществ растениями. В течение трех-четырех часов пребывания растительной массы в кишечном тракте насекомых, количество этих витаминов возрастает в 7-12 раз. В диссертации рассматривается представление об эволюционно сложившейся системе: растения – полифаги – микрофлора почвы – растения. Она существует благодаря большой продукции листовой массы и так называемому "избыточному" питанию фитофагов при небольшом коэффициенте усвоения ими пищи. Эффективность экскрементов, как своеобразного "удобрения" растений, усиливается и особенностями поведения саранчовых. Прячась в жаркие часы внутри дернинок, они концентрируют свои экскременты у самых корневых шеек растений. <sup>(рис.)</sup><sub>2</sub>

Чем разреженнее растительная ассоциация и чем сильнее выражены у насекомых морфологические признаки фитофилов, тем ярче проявляется этот эффект. Стимуляция деятельности микроорганизмов-минерализаторов и витаминообразование создает предпосылки для регенерации фитомассы и обеспечения ею нового поколения насекомых.

Так замыкается цепь обратной биогеоценотической связи популяции и вида ( по И.И.Шмальгаузену, 1968). В экстремных условиях центральноазиатских степей такая система (растение-полифаги-микрофлора) способна, в известной мере, брать на себя роль регулятора круговорота некоторых веществ, как бы компенсируя соответствующие недостатки местных почв.

Имагинальные стадии чернотелок образуют напочвенный зоомиробиотический аппарат, ускоряющий разложение обычного растительного опада. В отличие от прямокрылых, чернотелки выступают в роли начинателей микробной сукцессии, а лишь как ее продолжатели. Состав микрофлоры их экскрементов близок к таковому подстилки, обеднен флуоресцентами и другими формами начальных

стадий разложения, но сравнительно обогащен микроорганизмами-минерализаторами. Вероятно, это является результатом более полной, чем у прямокрылых, переработки пищи и питания растительной массой, уже начавшей разлагаться. В то же время систематический состав целлюлозоразрушающих микроорганизмов в экскрементах чернотелок несравненно богаче, чем у прямокрылых. Наиболее активные стимуляторы микроорганизмов — чернотелки трибы *Tentyriini*.

Жужелицы, особенно склонные к сапрофагии (виды подродов *Cyrtocetus*, *Amathitis* — всего 9) и фитозоофагии (виды родов *Harpalus*, *Amara*, *Ophonus* и др. — всего 63 в нашем материале), принимают небольшое участие в разложении опада. Главная их "роль" в этих процессах негативна — уничтожение животных-минерализаторов, легко доступных им благодаря рыхлости верхнего слоя местных почв. Только на берегах озер в скоплениях волновых выбросов, изобилующих телами водных животных, даже облигатные зоофаги выступают как важные минерализаторы.

Крупные почвенные беспозвоночные. В отличие от прямокрылых и чернотелок, отношение их массы к массе пищи (корней) ничтожно мало. Условия питания облигатных сапрофагов (*Enchytraeidae*, личинок *Byrrhidae*, *Tipulidae* и др., всего 20 систематических групп) и фитосапрофагов (личинок *Scarabaeidae* и др.) неблагоприятны, так как разложение корней, из-за недостатка влаги в почве, идет медленно. Даже в экскрементах таких сапрофагов, как личинки типулид, мало целлюлозоразрушающих микроорганизмов (Стебаев, 1958). Почвенные фитофаги (личинки *Circulionidae*, *Cerambycidae* и др.) способствуют только продолжению микробной сукцессии и играют в ней сравнительно малую роль, тем более, что у них весьма высок коэффициент усвоения пищи. Главное положительное значение крупных почвообитающих беспозвоночных — образование водопрочных агрегатов. Вследствие колебания влажности и периодов активности почвенной микрофлоры, в исследованном районе необлигатные сапрофаги (личинки трибы *Tentyriini*, родов *Platynoscelis*, *Hypnoidus*, *Orithales* и др.), способные питаться разнообразной пищей, численно преобладают над облигатными сапрофагами.

Ногохвостки в местных степях — репрезентативная часть почвенных микроартропод. Отношение их численности к таковой орибатид 0,4–4 : 1 (в лесах Западной Европы 1–4 : 16). Совершая миграции из подстилки в почву, они способствуют вертикаль-

ной транспортировке веществ и микроорганизмов ( Stebaeva , 1968). Поедая мицелий микроскопических почвенных грибов, они участвуют в освобождении азота.

Муравьи в исследованных степях (в первую очередь наиболее массовый вид *Formica picea* Nyl. ), собирая в свои подземные камеры трупы насекомых и выделения тлей ( до 2 мг на I особь в день), способствуют нисходящей миграции веществ. Слабая восходящая миграция веществ в почве также дополняется муравьями, путем выноса почвенной массы и, особенно карбонатных частиц, из гнезд на поверхность. В степях Ю.-В. Забайкалья сезонный объем такой массы больше ежегодного делювиального сноса и обеспечивает полный оборот дернового горизонта за несколько лет, что при медленном местном почвообразовании имеет большее значение, чем в умеренно-континентальных районах (Димо, 1905; Воронов, 1950). Для сравнения размеров этой деятельности в разных ландшафтах может служить суммарный объем подземных камер.

Взаимовлияние ярусных компонентов и его зональная специфичность в исследованных степях. Обитатели надпочвенного яруса, направляя часть растительной массы по пути минерализации еще до поступления ее в опад, могут ухудшать условия жизнедеятельности потребителей опада, обитающих на поверхности почвы. Зоомикробиотические аппараты этих двух внепочвенных ярусов могут существенно ограничивать деятельность почвенных сапрофагов, наиболее тесно связанную с гумусообразованием.

В биогеоценозах типичных каштановых почв ( например в Курайской котловине) эти отношения более или менее уравновешены. Зона значительной зоомикробиотической активности охватывает все 3 яруса, все же тяготея к внепочвенным. Процент фитомассы, перерабатываемой прямокрылыми, не менее 30-40%, а продукция экскрементов - 120-200 кг/га. Микробная активность их экскрементов, как и у чернотелок, здесь выше, чем во всех других исследованных зонах. К югу (светло-каштановые и бурые пустынно-степные почвы) она снижается мало. Отношение массы насекомых к фитомассе в надземных ярусах возрастает, а в подземных, наоборот, резко снижается. Уменьшается численность почвенных сапрофагов и гумусность почв. К северу - на темно-каштановых почвах - эта зона охватывает только напочвенный и почвенный ярусы, на

черноземах - в основном весь почвенный, в тундрах сосредоточена в самом верхнем слое почвы, где, однако, концентрация обитателей почвы на единицу ее объема не меньше, чем в лесной зоне (Стебаев, 1958, 1959, 1962).

## ЧАСТЬ II. ЭКОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

### Глава III. МОРФО-АДАПТАЦИОННЫЕ ТИПЫ НАСЕКОМЫХ

Эти типы (менее строго - жизненные формы) можно рассматривать как отражение в морфологии животных специфики их непосредственной среды обитания, для насекомых - "микростаций" внутри элементарного биотопа, т.е. мест их постоянного пребывания и включения в общебиогеоэценотические процессы. Роль микростациональных вариантов среды особенно важна в жестких условиях резко континентального климата ( Stebaev , 1970).

Сильное давление общих лимитирующих факторов местной среды определяет небольшое число морфо-адаптационных типов и их сходство у разных групп насекомых. Среди обитателей внепочвенных ярусов преобладают насекомые, морфологически приспособленные к жизни на поверхности почвы, а среди обитателей почвы к жизни в ее самом верхнем слое. Это отражает длительность приспособления насекомых к жизни в гидротермически благоприятной узкой приповерхностной зоне. При построении общей системы морфо-адаптационных типов насекомых исследованной фауны использованы элементы частных систем: прямокрылых (Стебаев, 1968), чернотелок и жужелиц (Мордкович, 1970) и ногохвосток (Стебаева, 1970).

Прямокрылые насекомые анализировались нами на основе принципов классификации жизненных форм по Б.П.Уварову (1938) и Г.Я. Бей-Биенко (1950) с помощью скаттер-диаграмм по трем категориям признаков, характеризующих: 1) контакт насекомого с субстратом (отношение ширины тела к его высоте, величина лицевого угла), 2) ориентацию в субстрате и передвижение по нему ( длина усиков, толщина бедер) и 3) полёт ( длина крыла, длина тела). По направлению и длине линий, соединяющих на скаттер-диаграммах точки самцов и самок и отражающих величину полового диморфизма (рис.3 ), виды хорошо группируются на диаграммах в четыре главные морфо-адаптационные типа:

I. Подвижные формы, живущие на обнаженной поверхности по-



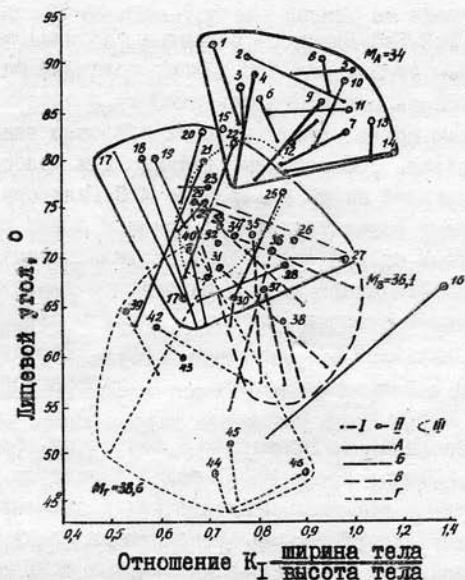


Рис. 3 Соотношение признаков, отражающих характер контакта саранчовых с субстратом. I-точка самца, II-точка самки, III-область наибольшей густоты координатных точек из разных морфо-адаптационных типов.

A (I-16)-открытые геофилы: 1-Angaracris rhodopa (F.-W.), 2-Zubovskia koeppeni Zub., 3-Calliptamus abbreviatus Ikonn., 4-Bryodema tuberculatum dilutum (Stoll.), 5-Compsorhipus davidiana (Sauss.), 6-Sphingonotus bei-bienkoi Mistsh., 7-Bryodema orientale simulans Steb., 8-Psophus stridulus (L.), 9-Celes skalozubovi Adel., 10-Melanoplus frigidus (Boh.), 11-Bryodema gebleri gebleri (F.-W.), 12-Angaracris barabensis (Pall.), 13-Epacromius tergestinus (Charp.), 14-Bryodema holdereri occidentale B.-Bien 15-Sphingonotus salinus (Pall.), 16-Stenobothrus nevskii Zub., B (17-28)-поднокровные геофилы: 17-Arcyptera fusca Pall., 18-Eirenephilus longipennis (Shir.), 19-Chorthippus montanus (Charp.), 20-Oedaleus asiaticus B.-Bien., 21-Aeropedellus variegatus F.-W., 22-Myzmeleotettix palpalis (Zub.), 23-Chorthippus dubius (Zub.), 24-Ch.intermedius (B.-Bien.), 25-Podismopsis poppiusi (Mir.), 26-Pararcyptera microptera meridionalis (Ikonn.), 27-P.microptera microptera (F.-W.), 28-P.microptera altaica Mistsh., B (29-38)-факультативные фитофилы (хортобионты): 29-Gomphocerus sibiricus (L.), 30-Stenobothrus eurasius eurasius Zub., 31-Dasyhippus barbipes (F.-W.), 32-Podismopsis altaica (Zub.), 33-Stauroderus scalaris (F.-W.), 34-Omocestus haemorrhoidalis (Charp.), 35-Chorthippus dorsatus (Zett.), 36-Ch.hammarstroemi hammarstroemi (Mir.), 37-Ch.biguttulus biguttulus (L.), 38-Ch.apricarius apricarius (L.), Г- (39-46)-различные облигатные фитофилы: 39-Eremippus mistshenкой Steb.sp.n., 40-Omocestus viridulus (L.), 41-Chorthippus albomarginatus (De G) 42-Mecostethus grossus (L.), 43-Chorthippus fallax (Zub.), 44-Euthystira brachyptera (Ocsk), 45-Mongolotettix japonicus (I.Bol.) 46-Chrysochraon dispar (Germ.); M-средняя арифметическая длин линий полового диморфизма в каждом из типов.

чвы ( по терминологии Г.Я.Бей-Биенко - открытие геофилы) характеризуются малым лицевым углом, широким телом, толстыми бедрами. Все это дает им возможность сокращать поверхность испарения, сливаться с поверхностью почвы, скрадывать на ней свою тень и быстро по ней перемещаться. Это особенно типично для малоподвижных самок как "хранителей массы вида" ( по М.С.Гилярову, 1966). Связь между полами осуществляется с помощью ярких цветковых сигналов. Для местных степей характерны геофилы открытых каменистых поверхностей гамадного типа ( виды родов *Bryodema*, *Angaracris* ), в меньшей степени - степные геофилы землистых поверхностей ( *Celes skalozubovi* Adel. и др.). Геофилы глинистых поверхностей ( *Sphingonotus* sp. ) отклоняются в сторону подпокровных.

2. Подпокровные геофилы, по сравнению с открытыми, более узкотелы и тонкобедры. Самцы, кроме того, более длинноусы. Все направлено на ориентацию в закрытых микростациях и движение среди стеблей и по подстилке. Цветовая сигнализация между полами заменяется звуковой. Для ландшафтов каштановых почв наиболее типичны степные подпокровные геофилы ( *Murmeletettix palpalis* (Zub.), *Paracryptera microptera* (F.-W.), имеющие солоmistый рисунок, и лугово-степные ( *Arcyptera fusca* Pall., *Chorthippus intermedius* (B.-Bien. ), по окраске близкие к фитофилам.

3. Факультативные фитофилы. Самки обитают в нижней части травостоя и в целом менее самцов отличаются от геофилов. Самцы в поисках самок двигаются в толще травостоя, и характерные признаки фитофилов выражены у них полнее. У степных факультативных фитофилов ( *Stenobothrus eurasius* Zub., *Gomphocerus sibiricus* (L.) и др.) и у лугово-степных ( *Stauroderus skalaris* (F.-W.), *Omoscestus haemorrhoidalis* (Sharp. ) самцы еще несут признаки геофилов и пользуются цветовой сигнализацией.

4. Облигатные фитофилы. Самцы лишены признаков, характерных для геофилов и используют только звуковую сигнализацию. Таковы обитатели рыхлокустовых злаков - *Chorthippus albomarginatus* ( De G. ), обитатель крон полкустарничков - *Erethippus mistshenkoi* I.Steb.sp.n.. Факультативный фитофил - саранчовое *Chorthippus hammarstroemi* (Mir.) выделен нами как потенциальный тамнобионт. Он резко отличается от всех остальных видов этого рода признаками, свойственными кузне-

чикам, что объясняется его жизнью на кустах караганы. Об эволюционной давности его своеобразного адаптогенеза свидетельствует резкое отличие его кариотипа от такового других видов этого рода (Кикнадзе, Высоцкая, 1970). Связь названного вида с кустами, в порядке зональной смены микростадий, растет по мере увеличения засушливости ландшафтов.

Чернотелки и жужелицы (жуки), обитающие на поверхности почвы, представлены рядом морфо-адаптационных типов, образующих переход к педобиянтам, но наибольшее число степных форм принадлежит к не проникающим в почву открыто живущим геофилам (виды родов *Anatolica*, *Carabus* и др.) и к так называемым "подстилочным геофилам" (*Crypticus*, *Harpalus* и др.), аналогичным открытым и подпокровным геофилам саранчовых. Они отличаются среди прочих признаков большой длиной ног. "Зарывающиеся" геофильные чернотелки (из рода *Melanesthes*) коротконоги, а подстилочно-почвенные (*Cymindis binotata* F.-W. и др.) и почвенные (*Dyschirius pusillus* Dej. и др.) жужелицы, помимо прочего, имеют и малые размеры.

Ногохвостки представляют ряд форм, все более полно адаптированных к жизни в глубине почвы (глубокопочвенные - *Tullbergiinae*), но начинается их ряд с хортобионтно-подстилочных (виды родов *Bourletiella*, *Drepanura* и др.) и особенно многочисленных подстилочных форм, которые по форме тела, пигментации и строению сенсорных аппаратов адаптированы к полукрытому существованию (*Xenylla erzinica* S.Steb.sp.n., *Tuvia prima* Grinb. sp. n.). Менее типичны для местной фауны подстилочно-почвенные формы (виды из родов *Folsomia*, *Isotoma*), обычно обильные в лесах.

Крупные почвенные личинки насекомых исследованных степных ландшафтов характеризуются численным преобладанием т.н. "подвижных форм", способных быстро двигаться в рыхлом субстрате верхнего слоя почвы (*Therevidae* и др.), а также личинок чернотелок из трибы *Tentyriinae*, сочетающих признаки форм, выходящих на поверхность (строение ног и переднего отдела тела), с признаками форм, способных мигрировать вглубь почвы (элементы С-образной формы тела). Мы условно называем их "сложно-организованными формами". Преобладание форм, адаптированных к жизни в поверхностных слоях, соответствует укороченному профилю местных почв.

Муравьи. Функциональная единица в биогеоценозе — гнездо, отражающее в своей морфологии наиболее важную в местных условиях роющую деятельность муравьев и специфику гидротермического режима почв. В зависимости от условий один вид может сооружать несколько типов построек, отличающихся по своему строению. В местных степях редки гнезда с насыпным куполом и глубокими подземными ходами (до 80–100 см). Наоборот, широко распространены гнезда без купола: гнезда *Formica picea* Nyl. под камнями, играющими роль обогревателей, а также гнезда с земляным кратером и поверхностно (10–30 см), но широко ветвящимися подземными галереями, видимо удобными для перехвата влаги небольших дождей (*Formica picea* Nyl., *Cataglyphis aenescens* Nyl.), успевающих увлажнить только верхний слой почвы. Штольневидные гнезда (*Proformica mongolica* Ruzs. и др.) лучше других служат муравьям для предохранения от перегрева, но характерны только для некоторых ландшафтов.

#### Глава IV. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВИДОВ.

Географические группы видов выяснены только для лучше изученных в Сибири прямокрылых, жукелиц, чернотелок и муравьев. Эти группы объединяют виды по их отношению к широтному и к меридиональному градиентам факторов исследованной территории. Первый градиент касается, главным образом, баланса тепла и влаги, второй в местных условиях характеризует распределение этих величин по сезону, т.е. степень континентальности климата.

Мы выделяем зональные группы северо-лесных, южно-лесных, северо-степных, южно-степных и полупустынно-пустынных видов. Каждая зональная группа поделена на меридиональные подгруппы: 1) центральную, виды которой на исследованной территории не выходят за пределы Алтая и Тувы, но распространяются к югу, в Центральную Азию, 2–3) две группы видов ограниченного западного или ограниченного восточного распространения, заселяющих прилегающие умеренно континентальные районы и 4–5) две группы видов широкого западного или широкого восточного распространения, заселяющие, помимо исследованной территории, также и области с субокеаническим циклональным или муссонным климатами. Чем южнее зона, с которой связана группа, тем большую роль играют виды, ведущие открытый образ жизни, тем большая доля при-

ходится на виды континентальных областей, а среди них — на виды центральной подгруппы.

#### Глава V. ТИПЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ИЛИ ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ.

Для экологической оценки сообществ и для зоологической диагностики почв необходима классификация видов, отражающая их отношение не к отдельным факторам, а к их ландшафтным гаммам. Примеры такого ландшафтно-экологического подхода даны Б.П.Уваровым (1910), Г.Я.Бей-Биенко (1926-1949) и М.С.Гиляровым (1954).

Роль критерия в такой классификации могут играть типы количественного распределения видов в местной системе ландшафтов. Для их выяснения построена ландшафтная схема (Stebaev, 1968). В ней 15 следующих друг за другом слева направо граф соответствуют ряду районов с нарастающей аридностью и континентальностью общих условий, от черноземных котловин Центрального Алтая до полупустынных западных секторов котловин Тувы. В каждом районе прослеживается распределение по 18 высотно-геоморфологическим уровням, соответствующим высотным поясам в горах и на подгорной равнине прилежащих котловин. В результате получается сетка из 270 ячеек (рис. 4). В одну ячейку сетки (высотно-поясной тип ландшафта в конкретном районе) вносился показатель обилия вида, т.е. численность, выраженная в процентах от максимальной (принята за 100%) на всей территории. Перепады обилия сведены к 5 баллам. Ячейки сетки с одинаковыми баллами оконтуриваются одной изолинией. Внешняя изолиния ограничивает группу районов и ландшафтов, заселенных данным видом. Этот контур назван ландшафтно-экологическим "ареалом" вида. Всего проанализировано таких ареалов: у прямокрылых насекомых — 62, чернотелок — 34, жуков — 67, крупных почвенных беспозвоночных — 50, ногохвосток — 65, муравьев — 18.

Все 296 ареалов имеют некоторые общие особенности внешней формы и распределения изолиний численности видов, которые отражают специфику использования животными характерных для региона ландшафтных градиентов условий. Все разнообразие форм ареалов может быть сведено к вариантам **I**-образной фигуры (рис.4). Для каждого вида насекомых выделяется область, где он заселяет наибольшее число вертикально-поясных ландшафтов при относитель-

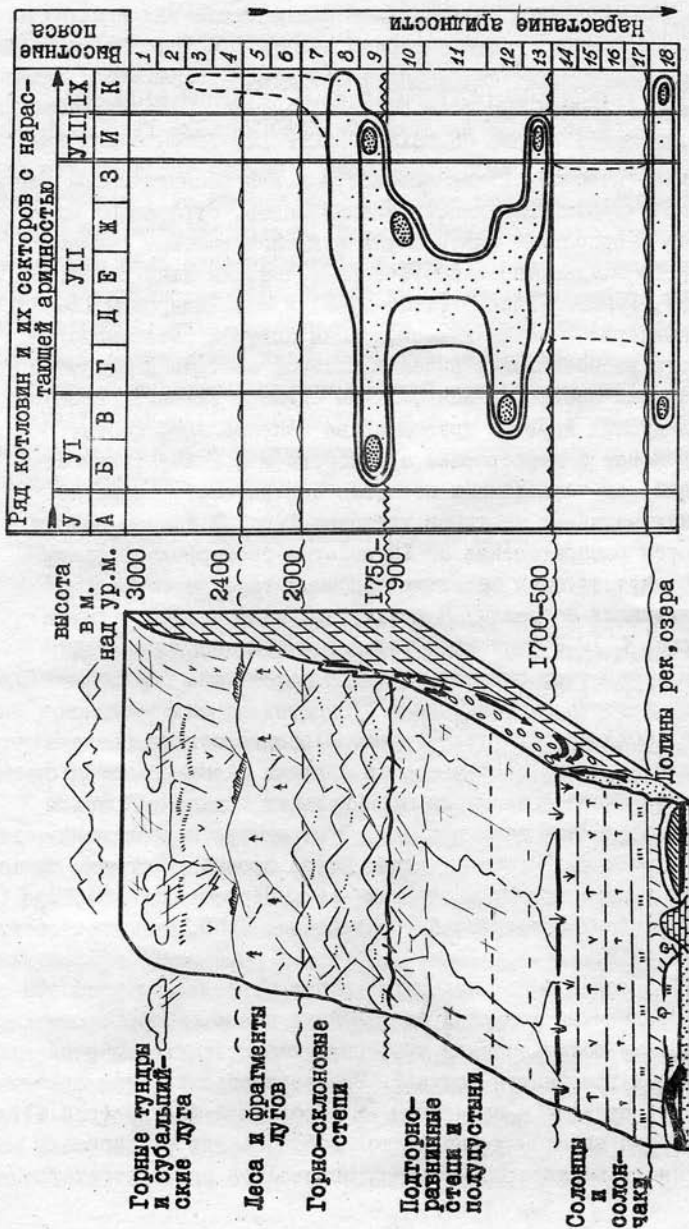


Рис. 4. Вертикально-поясная система ландшафтов межгорных котловин и их горного обрамления и обобщенная картина количественного распределения беспозвоночных животных. В правой части приведены лишь некоторые из изученных котловин. Изображенная схема "ландшафтно-экологического ареала" характерна для видов, связанных в основном с собственно котловинными ландшафтами. (Пояснения в тексте).

но высокой численности ( не менее 3-4 баллов). Эта область охватывает обычно I или несколько смежных районов и образует как бы "стволовую" часть названной условной I-образной фигуры ареала. В более и в менее засушливых районах ( на схеме соответственно вправо и влево от этой области) вид сохраняется, с одной стороны, только на горных склонах или у подножия гор, а с другой, - на самом дне котловин, а в средней части подгорных равнин исчезает. Образуются разобщенные популяции видов в горах и на дне котловин, т.е. происходит как бы "раздвоение" ландшафтно-экологического ареала. Еще далее вглубь засушливой области все большая часть особей популяции вида в горах переходит со склонов южной экспозиции на склоны северной, а в котловинах - с основной поверхности подгорных равнин в ложбины и речные долины. Происходит сначала частичная, а затем и полная смена мест обитания, в данном случае - смена элементов горного мезорельефа.

Симметрия правой и левой частей I-образной фигуры ареала - результат использования видом в различных районах разных сторон одинаковых ландшафтов. Верхние части ареала связаны обычно с горами. Горы в засушливой для вида области (на схеме вправо от стволовой части ареала) обеспечивают получение большего количества осадков, а в недостаточно теплой области (влево) - большую инсоляцию склонов. Нижние части ареала охватывают ландшафты на дне котловин. Здесь сказывается увлажнение грунтовыми водами (вправо) и меньшая, чем вблизи гор, облачность, а следовательно и большая инсолированность (влево).

Внутри каждого ландшафтного ареала располагаются локальные очаги особенно высокой численности. Обычно они вытягиваются цепочками вдоль наиболее существенных линий раздела экологической среды: вдоль окраин долин, подножия гор, границы горных степей и высокогорных тундр. Это обусловлено благоприятным сочетанием здесь достаточно высокого для этого пояса количества тепла с подтоком влаги из соседних ландшафтов. Сходные причины объясняют то, что очаги тяготеют к границам климатических районов, идущим на схеме друг за другом по горизонтали. В результате эти очаги занимают в каждом из экологических ареалов периферийное положение. В этом они подобны периферийным очагам географических ареалов (К.В. Арнольди, 1967). Их можно рассматривать как реакцию популяций на максимальное суммарное ослабление дейст-

вия общих лимитирующих факторов. Связанные с такими местами популяции могут иметь ведущую роль в расселении видов (Lindroth, 1945-1949).

Изолинии, очерчивающие ландшафтно-экологический ареал, лишь иногда совпадают с границами высотных поясов или отдельных районов. Полнее всего их направление коррелирует с направлением границ почвенных контуров. "Верность" почвам выражена даже яснее, чем "верность" растительным ассоциациям, вероятно потому, что почвы более устойчивы к кратковременным изменениям среды и к воздействию антропогенных факторов и лучше отражают многолетний баланс тепла и влаги. Здесь имеет место и прямая зависимость от почвы и совпадение экологических стандартов почвы и видов животных. Это явление лежит в основе зоологической диагностики почв (М.С.Гиляров, 1964). Однако, совпадение это неполное. Это позволяет говорить о разной степени верности животных почвам. Разные степени верности одного вида двум, только частично сходным почвам дают возможность применять в этих почвах зоологическую индикацию степени выраженности отдельных режимов и элементарных почвенных процессов (в понимании Неуструева, 1931; Глазовской, 1965; Орловского, 1967).

Локальные нарушения "верности" границам почв обычно связаны с местами дополнительного грунтового увлажнения, даже тогда, когда оно не отражается в морфологии почв.

Экологическая классификация видов местной фауны. Использование перечисленных общих свойств ландшафтно-экологических ареалов позволило сопоставить внешне различные ареалы, представляющие как бы части **I**-образной фигуры, выявить объективную меру сходства экологии видов и построить иерархическую систему экологических комплексов видов. Анализ частных особенностей ареалов и их связей с природными рубежами позволил выявить отношение видов каждого комплекса и к ландшафтным гаммам факторов, и к отдельным экологическим факторам. Просмотр состава комплексов показал, что каждый из них характеризуется господством определенных морфо-адаптационных и трофических типов, что указывает на соответствие характера ландшафтного распределения этих видов характеру их распределения по микростанциям внутри ландшафтов. Оказалось, что виды в пределах выделенных экологических групп также однородны и по характеру их географического



распространения. Такое совпадение естественно, так как ландшафтно-экологический ареал — это предельно детализированная часть "внутреннего кружева географического ареала" (по К.В. Арнольди, 1957). Всего выделено 17 элементарных экологических комплексов, объединенных в 6 групп. В реферате приводится краткая характеристика только групп комплексов и указываются те виды основных компонентов почвенно-зоологического комплекса, которые могут служить индикаторами в своей группе.

Высокогорная группа комплексов включает 42 вида ногохвосток и 34 вида других насекомых (*Zubovskia koeppenii* Zub., *Harpalus nigritarsis* Schaub., *Corymbites pectinicornis* L., *Folsomia diplophthalma* Axels. и др.). На исследованной территории они чаще всего не опускаются ниже нижней границы леса. Центральные области экологических ареалов видов этих комплексов, т.е. области, где эти виды обитают в широком диапазоне высот, приходятся на горные ландшафты с черноземами или даже темно-цветными лесными почвами. Проявляется связь с ландшафтами очень широкой термической нормы, но с количеством осадков не менее 300 мм в год и с почвами разных высотных поясов, но характеризующихся преобладанием гумусонакопительных процессов.

Группа комплексов, состоящих из видов, численно тяготеющих к горным степям, включает 39 видов (*Podismopsis altaica* (Zub.), *Bryodemus tuberculatus* (Stoll.), *Oodescelis polita* Sturm., *Tipula* группы *scripta* Meig., *Xenylla acauda* Gisin. и др.). Виды этой группы связаны с ландшафтами засушливыми, но зимой не очень холодными. Степи центральных частей котловин ими также почти не заселяются, так как эти степи зимой лишены снега и очень сильно охлаждаются.

Группа комплексов, состоящих из видов, связанных главным образом с различными злаково-разнотравными степями котловин на черноземах и на темно-каштановых почвах, включает 44 вида (*Omocestus haemorrhoidalis* (Chap.), *Crypticus quisquilius* Pk., *Harpalus optabilis* Dej., *Byrrhus pilula* L., *Proisotoma stebayevae* Grinb., *Formica uralensis* Ruzs. и др.)

Преобладают виды с полными **II**-образными фигурами ландшафтных ареалов, или с ареалами, представляющими только правую часть этой фигуры, т.е. **C**-образными. Хорошо выраженные центральные области этих ареалов лежат в умеренно теплых ландшафтах, полу-

чающих 350–400 мм осадков в год при узкой термической норме. Эта норма соответствует сочетанию гумусоаккумулятивного процесса со степным. Ограниченный характер распределения этих видов в горах свидетельствует о их чувствительности к недостатку тепла.

Группа комплексов видов, связанных с подгорно-равнинными мелкодерновинно-полянными степями на каштановых и светло-каштановых почвах, включает 59 видов (*Paracryptera microptera* (F.-W.), *Melanesthes faldermanni* Muls., *Harpalus amplicollis* Mén., *Tuvia prima* Grinb., *Cataglyphis aenescens* Nyl. и др.). Преимущественно это виды ограниченного западного распространения или центральной группы, т.е. связанные с географическими районами континентального климата. Еще более слабое проникновение этих видов в горы говорит о их чувствительности к теплу летнего периода, в то же время они чутко реагируют на малейшее улучшение грунтового увлажнения. В целом, они верны почвам центральноазиатской фации, в которых сочетается степной элементарный почвообразовательный процесс с пустынным.

Группа комплексов полупустынных и пустынных видов включает 8 видов (*Deracanthina deracanthoides* B.-Bien., *Scythodonta humeridens* Reitt., *Proformica mongolica* Ruzs. и др.). В горы эти виды совсем не проникают и связаны с разными бурями пустынно-степными почвами котловин. Судя по формам экологических ареалов, их основные части лежат в районах еще более засушливых и континентальных, чем исследованные нами.

#### Специфика экологических ареалов крупных систематических групп.

Ногохвостки. Сильная зависимость от влаги объясняет распространенность у этих насекомых разорванных экологических ареалов, участки которых локализуются, с одной стороны, в высокогорьях, а с другой, в долинах рек на дне котловин. Контакт между такими разобщенными популяциями может часто осуществляться с помощью временного стока вод по ложбинам (например, у *Pseudachorutes subcrassus* Tullb. ), подобно тому, как это имеет место для речных бассейнов (Беккер и Бочарова, 1948). В то же время, способность ногохвосток удовлетворяться миниатюрными участками с благоприятными условиями объясняет широкий диапазон заселяемых ими высот. Например, *Uzelia furcata* Grinb. встречается не только в горных лугах, но и у нижнего предела

горных степей, но только в более влажных микростациях под кустами караган и в трещинах скал. Благодаря смене местообитаний, ногохвостки довольно легко пересекают границы почвенных типов. Однако, это наблюдается только в местах с повышенным грунтовым увлажнением, что делает эту группу насекомых хорошим указателем своеобразия водного режима почв.

Крупные почвенные беспозвоночные (из-за значительности их размеров) не могут использовать в качестве средства расселения временный сток, направленный в крест высотных поясов, но зато в имагинальном состоянии легко расселяются с помощью полета вдоль некоторых из этих поясов, нередко используя локальные участки дополнительного грунтового увлажнения. В результате их ландшафтные ареалы имеют меньший, чем у ногохвосток высотный диапазон, но более вытянуты в горизонтальном направлении. Это особенно хорошо выражено у форм, имеющих сумеречную летную активность ( *Tipulidae* ).

Жулици и чернотелки в целом обладают ограниченными возможностями полета. Их ландшафтные ареалы оказываются большей частью укороченными не только в высотном, но и в горизонтальном направлении. Особенно это относится к менее подвижным и имеющим в районе наших исследований в значительной мере дневную активность чернотелкам (некоторые виды рода *Anatolica* и *Platyscelis rugifrons* Germ. ).

Прямokрылые насекомые. Термофильность саранчовых определяет малый вертикальный диапазон их ландшафтных ареалов в горах, но подвижный образ жизни, легкость смены элементов мезорельефа и регулирование водного баланса за счет влаги поедаемых растений обуславливают возможности их широкого расселения из района в район по контуру того или иного типа почв, при характерной для этих насекомых смене растительных ассоциаций (Бей-Биенко, 1966). Этим объясняется параллелизм и прямое совпадение изолиний ландшафтных ареалов этих видов и границ почв. Особенно это относится к подпокровным геофилам (например, *Mutemeleotettix palpalis* (Zub. )), достаточно подвижным и способным использовать гидротермическую защиту травостоя.

Муравьи. Наиболее уязвимые этапы жизни этих насекомых протекают под защитой их гнезд. Это дает им возможность в большей степени, чем ногохвосткам и фитофильным прямokрылым,

игнорировать некоторые местные особенности среды и оставаться верными крупным типам ландшафтов и почв. В основном это относится к видам, способным менять типы построек, в зависимости от условий ландшафта. Например, *Formica picea* Nyl., строящий разные типы подземных и надземных гнезд, по сравнению с *Proformica mongolica* Ruzs., строящим в исследованном районе только штольневидные гнезда. Видимо изменение типа гнезд — достаточная мера для адаптации при переходе к более прохладным районам. При переходе же к более теплым и засушливым районам она всегда сопровождается еще и сменой места обитания.

### ЧАСТЬ III. ГЛАВНЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ТИПЫ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ В СИСТЕМЕ ШИРОТНЫХ И МЕРИДИОНАЛЬНЫХ ГРАДИЕНТОВ СРЕДЫ (главы VI—VIII)

В этой части работы предпринята попытка установить зависимость состава и потенциальной почвообразовательной активности или деятельности степных зоологических комплексов от широтных и меридиональных климатических градиентов Евразии. Для автоморфных ландшафтов, зависящих только от атмосферного прихода влаги и лишенных приноса веществ извне (в данном случае для ландшафтов обширных средних частей подгорных равнин в котловинах), удастся выделить четыре зональных типа почвенно-зоологических комплексов, подразделяемых еще на меридиональные варианты.

Северный тип<sup>I)</sup> характерен для темно-каштановых и близких к ним почв. По числу видов и особей господствуют северо-степные и лесостепные формы, а среди жукелиц более 50% видов приходится на долю южно-лесных форм. Малая доля южно-степных видов центральной меридиональной группы объясняется, помимо климата, отделенностью этих территорий от Центральной Азии высокими водораздельными хребтами южно-сибирских гор. Характерно очень малое отношение массы прямокрылых насекомых к фитомассе ( $\frac{0,8 - 1,5 \text{ кг/га}}{6 - 39 \text{ т/га}}$ ) при низкой микробной активности экскрементов этих насекомых, даже у тех же видов, что и в более южных зональных типах (*Stenobothrus eurasius* Zub. ). Низка и численность герпетобионтов, но зато велико

I) Этот тип прослеживается в северной части Курайской котловины Ю.-В.Алтая, в Южно-Минусинской и в Онон-Аргунской степи (последняя в Ю.-В.Забайкалье).

обилие педобионтов (сотни экземпляров на  $1 \text{ м}^2$  крупных почвенных беспозвоночных и до 24 тыс. ногохвосток). Среди них около 50% сапрофагов (личинки типулид, энхитреиды, онихиуриды). Подземные ходы муравьев (*Formica pisarskii* Dluss. и др.) доходят до 80 см, разовый объем их подземных камер достигает  $2,5 \text{ м}^3/\text{га}$ . Ежегодный вынос почвы на поверхность около 4–5 т/га. Большая вертикальная мощность зоологически активного горизонта, соответствуя большой глубине промачивания почв, отражается и в большом наборе морфо-адаптационных типов насекомых. Преобладают относительно скрыто живущие формы – факультативные фитофилы среди прямокрылых (*Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.) и др.), зарывающиеся геофилы среди герпетобионтов (*Opatrini*, *Amarini*, *Platyscelini*) и глубокопочвенные формы среди педобионтов.

Подъем численности почти всех групп организмов в середине лета выражен хорошо. Его сопровождает миграция обитателей почвы к ее поверхности.

Средний тип<sup>1)</sup> почвенно-зоологических комплексов характерен для типичных каштановых и светло-каштановых почв, в области распространения которых хорошо выражен дефицит влаги. Подъем численности беспозвоночных в середине лета мал и наблюдается только у организмов с коротким жизненным циклом. Надземная фитомасса вдвое меньше, чем в северном типе, а масса прямокрылых вдвое больше. Резкое уменьшение надземной фитомассы и увеличение массы прямокрылых, при возрастании микробной активности экскрементов этих насекомых выдвигает надпочвенный ярус по его воздействию на биогеоценоз на первый план. Численность ногохвосток под отдельными растениями остается очень высокой. Численность крупных почвенных беспозвоночных сокращается до десятков экземпляров на  $1 \text{ м}^2$ . Обязательные сапрофаги среди них исчезают. Господствуют формы, способные обитать вблизи поверхности раздела почва-воздух. Таковы "подвижные" обитатели почв – личинки *Therevidae* и *Asilidae*, а во внепочвенных ярусах – геофилы (*Myrmeleotettix palpalis* (Zub.), *Bryodemis gebleri* (F.-W.), жуки чернотелок трибы *Tentyriini*). Глубина прони-

1) Тип характерен для основной части Курайской котловины, для всей Улугхемской, а также для восточного и центрального секторов Убсунурской котловины Тувы.

кновения насекомых в почву сокращается, в частности у муравьев в основном до 10-15 см. Преобладают гнезда *Formica picea* Nyl. с поверхностно-ветвящимися ходами. Зонально лесные виды сохраняются только в ложбинах. Обильны южно-степные виды, особенно центральной меридиональной подгруппы.

Южный тип связан с бурными пустынно-степными почвами Убсунурской и с близкими к ним светло-каштановыми почвами Чуйской котловины Ю.-В.Алтая. Обилие всех ярусных компонентов, по сравнению с предыдущим типом, снижено не менее чем в два раза. Среди них наиболее велика роль прямокрылых, так как их биомасса уменьшается значительно слабее, чем надземная фитомасса, а микробная активность экскрементов в общем остается той же, что и в предыдущем географическом типе комплексов. Во внепочвенных ярусах господствуют открытые геофилы (виды рода *Anatolica*, *Comptoshipus davidiana* (Sauss.)), а среди обитателей почвы "подвижные" и так называемые "сложноорганизованные формы" (стр. 17).

Комплекс бурых лугово-пустынно-степных почв прослеживается узкой полосой вдоль дна Убсунурской котловины. Сочетание высоких температур летом с грунтовым увлажнением - причина сохранения здесь *Belopus procerus* Muls., *Eremippus mistshenkoi* Steb., *Sphingonotus salinus* Pall., распространявшихся еще, видимо, по берегам древнего Тетиса - единственных на всей исследованной территории свидетелей былой связи с южными частями Средней Азии.

Меридиональная дифференциация зональных типов почвенно-зоологических комплексов. В каждом названном зональном типе почвенно-зоологических комплексов может быть выделено три меридиональных варианта: центральный, западный и восточный. Северный тип почвенно-зоологических комплексов, связанный с относительно глубоко промачиваемыми почвами, полнее всего выражен в восточном и в западном вариантах, испытывающих на себе частичное влияние океанических воздушных масс. Средний и южный типы в их центральных вариантах, наиболее удаленных от обоих океанов и наиболее защищенных горами от вторжения влажных воздушных масс. Поскольку исследованная территория вытянута в меридиональном направлении более чем на 2,5 тыс. км, то естественно, что направление меридиональных перестроек почвенно-зоологических комплексов в ее восточной и западной частях различны. На

Главные географические типы почвенно-зоологических комплексов вселенной территории.  
Общая количественная характеристика групповых компонентов.

Группы компонентов почвенно-зоологических комплексов	Темно-каштановые и каштановые почвы										Каштановые и светло-каштановые почвы										Бур. пустынно-степных почв	Бур. пустынно-степных почв	Пес.-ков.
	западный		центральный		восточный		западный		центральный		восточный		западный		центральный		восточный						
Географические названия	Курбаская		Имугульская		Хакасия		Засайкальде		Д.-В. Алтай		Курай-Саян		Д.-В. Алтай		Убунуrowsкая		Убунуrowsкая		Убунуrowsкая		Убунуrowsкая		
	ТК-К	ТК	К	ТК	К-К	ТК	ТК	К-К	ТК	Чр	К	К	СК	К	К	Чр	К	К	СК-Б	Б	Б	КП	
Промысловые	7691	14489	5810	3973	6010	8940	-	25860	6870	5020	3890	3740	12530	7980	1000	3990	2088	320					
Хулуцкие	2,59	1,57	1,33	1,57	0,34	0,88	-	4,54	1,55	3,72	0,5	0,91	3,15	1,19	0,34	3,82	1,25	0,05					
Численность экз/га	15	10	+	17	13	23	-	5	18	-	17	10	2	12	1	5	3	-					
Численность экз/м <sup>2</sup>	7	0	0	8	9	34	-	4	18	-	4	0	0	6	11	20	11	-					
Численность экз/м <sup>2</sup>	7	8	+	+	10	7	-	2	9	-	29	+	8	11	1,2	+	46	11					
Численность экз/га	3	0	0	8	91	17	-	5	9	-	30	4	0	120	380	12	19	29					
Численность экз/м <sup>2</sup>	69,6	191	361	295	289	1332	573	53	39	30	51	151	25	29,6	28,2	11	42,2	12,3					
Численность экз/м <sup>2</sup>	23866	-	460	-	-	-	-	2100	2150	-	950	820	130	700	150	415	1380						
Количество гнезд на 1 га	4030	6020	6000	2530	16245	16186	-	7101	400	300	1200	-	251	1000	110	110	600						
Объем подземных камер в м <sup>3</sup> на 1 га	0,55	0,81	1,19	0,32	2,15	2,61	-	0,91	0,078	0,006	0,14	-	0,029	1,09	1,015	0,015	0,015	0,6					

Условные обозначения:

0 - означает присутствие, + - отсутствие группы, - отсутствие данных. Почвы: Чр - черноземы, СК - каштановые, К - каштановые, К-К - светло-каштановые, СК-Б - луговые к бурям пустынно-степных почв, Б - бурые пустынно-степные почвы, Б1 - бурые пустынные лугово-степные, КП - каштановые пески.

Примечания: 1) В качестве единиц использовались квадратные милиции. В большинстве случаев в каждой точке использовались 4 суточных или 12 милиционов на 2-е суток. 2) Для полных групп (серых, бурых) с относительно большим индивидуальным ареалом особей или семей приводятся численность в пересчете на 1 га, для остальных групп - на 1 м<sup>2</sup>.

западе они направлены с С-З на Ю-В, как в Европейской части СССР, а на востоке с Ю-В на Ю-З. Их мысленная общая равнодействующая как бы направлена к центру Таримской впадины. Остается заметить, что западный и восточный варианты любого зонального типа почвенно-зоологических комплексов сильно отличаются по видовому составу, что является результатом разных путей формирования их фауны. В то же время они сближаются по набору морфо-адаптационных типов насекомых, трофических групп и по другим признакам, отражающим отношение животных к почвам. Все центральные варианты комплексов характеризуются наибольшей ролью видов, распространенных главным образом в Центральной Азии и в непосредственно прилегающих к ней районах.

В диссертации обосновываются границы территорий, на которых могут обнаруживаться выделенные зональные типы и их меридиональные варианты, а также дается система видов-индикаторов этих комплексов.

#### ЧАСТЬ IV. ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ, ИХ ВОЗНИКНОВЕНИЕ, ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ И ЛАНДШАФТНЫЕ ТИПЫ

Помимо крупных широтных и меридиональных типов почвенно-зоологических комплексов существуют их многочисленные варианты низшего ранга: а) отражающие стадии индивидуального развития ландшафта, б) связанные со средообразующей деятельностью отдельных растений, в) зависящие от высотной поясности и эрозионного расчленения рельефа. Почвенно-зоологические комплексы каждого конкретного района складываются из этих комплексов низшего ранга. Для сравнения удобно называть их почвенно-зоологическими горизонтальными отдельностями или структурами разного масштаба. Например, мелкие почвенно-зоологические комплексы, связанные со средообразующей деятельностью отдельных экземпляров растений и отражающие различия микростациональных условий, целесообразно называть микроструктурами, более крупные почвенно-зоологические комплексы отдельных элементарных ландшафтов (индицируемых по растительным ассоциациям) именовать мезоструктурами; еще более крупные почвенно-зоологические комплексы целых серий связанных друг с другом ландшафтов, например, всего горного склона или всей подгорной равнины — макроструктурами, а сочетание макро-



структур первого и второго типов – мегаструктурами почвенно-зоологических комплексов.

## Глава IX. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГОРИЗОНТАЛЬНЫХ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР.

В главе рассматривается вопрос о возникновении почвенно-зоологических комплексов (их структур разного масштаба) в результате сукцессионного развития ландшафтов.

В любой горно-котловинной аридной стране новые биогеоценозы и соответствующие им почвенно-зоологические комплексы, или структуры, возникают на вершинах гор за счет выветривания скал и в котловинах – в прибрежной части соленых озер на участках, освобождающихся от их вод. От этих двух "центров" навстречу друг другу распространяются сукцессионные ряды биогеоценозов: элювиального и галогидроморфного. Они смыкаются в средних частях подгорных равнин.

Анализ сукцессионных смен почвенно-зоологических комплексов показал, что их развитие в обоих рядах идет хотя и своеобразно, но через три аналогичные этапа: 1) этап поверхностно обитающих хищников и сапрофагов, 2) этап преобразователей почвенно-грунтовой массы, 3) этап включения в сукцессию всех ярусных компонентов, в том числе надпочвенного. В обоих рядах систематическое и экологическое разнообразие групп растет неуклонно, но численность беспозвоночных и микроорганизмов претерпевает закономерно чередующиеся подъемы и спады.

### 1. Общие закономерности сукцессионного развития животного населения почв элювиального ряда

Этот ряд может просматриваться даже в микромасштабе – на примере изолированной скалы как в степях, так и в лесах, а в макромасштабе – на примере всего горного склона от вершины хребта до его подножия.

Как показали наши исследования в степях Тувы и Хакасии, а также в горных лесах Южного Урала элювиальный сукцессионный ряд делится на 3 этапа, каждый из которых в свою очередь трехчленен. Каждый этап начинается с фазы, лучше всего выраженной на возвышенных средненаселенных беспозвоночными элювиальных участках, лишенных стокового приноса материала, продолжается

в средней фазе, фиксирующейся на крутопадающих очень бедно населенных трансэловиальных участках и заканчивается в фазе уже относительно выравненных нижних участков с трансэловиально-аккумулятивным режимом. Здесь животное население наиболее разнообразно и обильно.

1. Этап развития, связанный с литофильными бессосудистыми растениями на скалах как в лесах, так и в степях выражен одинаково. Свойственные ему членистоногие экологически очень специфичны и за пределами участков первичного почвообразования быстро исчезают, сохраняясь в развитых биогеоценозах лишь на стволах или на отдельных камнях, поросших лишайниками. Это небольшое количество весьма обильных видов ногохвосток (*Xenylla maritima* Tullb., *X. schillei* Börn., *Willowsia buski* Lubb. ), орibatид из родов *Eporibatula*, *Epidamaeus*, *Eremaeus*, *Carabodes* и некоторых других клещей (*Bdella*, *Eupodes* ) – в среднем более 2,5 тыс. экз. микроартропод на 1 л субстрата. Все они не зависят непосредственно от видов растений – литофилов, а тяготеют просто к тонким почвенным пленкам, даже если они образовались не под литофитами, а лишь под слоем опавшей хвои. Имея плотные синие, фиолетовые, красные и бордовые покровы и хорошо развитые глаза, эти совершенно особые подстилочные формы адаптированы к сухости, обилию света и к теплу. Подстилично-почвенные и почвенные формы (*Folsomia 4-oculata* Tullb., *Schelori-bates*, *Tendipedidae* и др.) появляются лишь на заключительных фазах этапа, под мощными ковриками мха *Hedwigia ciliata* (Web.). Пищевая цепь очень проста: сапрофаги – хищники. Общая экстремность условий еще так велика, что экспозиционные варианты животного населения еще не возникают. На начальных фазах этапа беспозвоночные сосредотачиваются в отдельных центрах, особенно под обособленными круговинками лишайников, где только и начинается накопление гумуса. Поселения беспозвоночных, аналогичные описанным, обнаруживаются на ранних стадиях сукцессии шахтных отвалов (Dunger, 1968).

2. Этап развития под ковром гниловых мхов и сосудистых растений. В первой фазе этого этапа при поселении зеленых мхов и корневищных растений, несмотря на относительную стабилизацию гидротермических условий под этими растениями, общая численность обитателей почвы снижается в 6–7 раз по сравнению с предыдущим этапом, но количественное соотношение трофических и морфо-адап-

тационных групп членистоногих меняется мало. В фазе бескорневищных растений начинается разрушение скального субстрата и возникает новая фитогенная мозаичность населения. Численность обитателей почвы, особенно крупных, вновь сильно возрастает, но уже за счет выходцев из окружающих развитых почв. Обилие глубокопочвенных форм (*Onychiurus armatus* Tullb., *Oppia* sp., *Geophilidae*, *Allolobophora kazanensis* ( Mich. ) и сапрофагов, в сочетании с подъемом численности микроорганизмов, создает почвенно-зоологический комплекс, способный оказать на почву более активное воздействие, чем тот, который связан с рыхлыми продуктами разрушения скал, лежащими у их подножия. Важнейшая форма почвообразовательной деятельности беспозвоночных на этом этапе — создание копрогенных агрегатов, устойчивых к разрушению и выносу водой и составляющих 60–80% от веса почвы.

3. Этап развития на рыхлых продуктах разрушения скал. В начальной фазе у подножия скал (на ортоэлювии) наблюдается новое снижение микробной активности почв и численности макропедобионтов при сохранении того же экологического состава населения, что и на предыдущем этапе. Принадлежность к новому этапу сказывается в полноте набора морфо-адаптационных типов, при господстве почвенных форм. В то же время восстанавливается господство хищников и сапрофагов, свойственных ранним фазам развития.

## 2. Возникновение и развитие сообществ наземных беспозвоночных в сукцессионном ряду приводно-аккумулятивных засоленных ландшафтов

Развитие этого галогидроморфного ряда идет в отличие от скального не только в сторону накопления автохтонного органического вещества, но и в сторону разрушения веществ, доставляемых волнами из озера и очень обильных на самых ранних стадиях. В связи с этим наиболее развитые почвенно-зоологические комплексы обнаруживаются не в конце, а в начале каждого этапа. Этапы в целом аналогичны таковым на скалах. В реферате мы обращаем внимание именно на эту аналогию.

Амфибиотический этап отдаленно аналогичен этапу литофитов на скалах. Характерны большая специфичность состава (особенно виды родов *Cercyon*, *Heterocerus*, *Heleidae*), малое число видов и огромная численность обитателей почвы (до 1200 экз/м<sup>2</sup>) и особенно герпетобия (до 9 тыс. экз/м<sup>2</sup>); господство мелких по-

верхностных жукелиц (главным образом из рода *Bembidion* ), количественное господство сапрофагов и хищников, наконец, мозаичность, связанная с кучками волновых выбросов. Отличие от начального этапа на скалах — быстро начинающееся проникновение насекомых в подстилающий субстрат. В особых норках живут *Heterocerus parallelus* Gebl. и *Amara marcida* Tschitsch., выбрасывающие на поверхность до 15 г сухой почвы на 1 га в день, а в трещинах почвы — жукелицы (*Pogonus iridipennis* Nic. ).

2. Этап стабилизации наземных сообществ насекомых на солончаках. Смена видового состава в начале этого этапа более значительна, чем на аналогичном этапе зеленых мхов на скалах. Формируется полный спектр морфо-адаптационных типов от фитофильных саранчовых до глубокопочвенных личинок жуков и мух, при сокращении численности господствовавших до этого подстилочных форм. Сапрофаги в значительной мере замещаются фитозоофагами и зоофагами. Роящая деятельность видов родов *Heterocerus* и *Amara*, уже не дорывающихся до воды, сменяется таковой муравьев *Formica picea* Nyl. (4-5 гнезд и 0,5 кг выброшенной земли за лето на 1 м<sup>2</sup>). Аэрирование почвы ходами муравьев ускоряет отступление глеевого горизонта, накопление земляных выбросов на поверхности обуславливает разрастание злаков. Мозаичность, почти исчезающая в конце предыдущего этапа, опять увеличивается, но к концу этапа мелкие пятна с обильной флорой и фауной, как и на скалах, вновь сливаются.

3. Этап остепнения солонцов. Процесс остепнения солонцов начинается в отдельных точках — под дерновинами чия (*Lasiagrostis splendens* Künth. ). В них численность крупных почвенных беспозвоночных в 5-7 раз выше, чем между ними. Обильны глубокопочвенные формы, в их числе появляются почвенные ногохвостки (*Onychiurus armatus* Tullb., *Tullbergia krausbaueri* (Börn.)).

На высоких террасах, т.е. в конце этапа, на смену биоцено- тическим микроструктурам под чием приходят почвенно-зоологические комплексы, создаваемые кустами караган и содержащие почвенное население из степных форм. Этот этап дегенерирующих солонцов отдаленно аналогичен этапу разрушения скал и началу сукцессии на рыхлых продуктах выветривания.

Глава X. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ ФИТОГЕННЫХ  
МИКРОСТАЦИЙ И ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ МИКРОСТРУКТУРЫ  
В СТЕПНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ.

В условиях резко континентального климата средообразующий эффект даже отдельных экземпляров растений достаточно сильно смягчает действие лимитирующих факторов среды ( стр. 8 ) и создает внутри одной ассоциации своеобразные миниатюрные биотопы или "микростации", вызывая к жизни комплексные агрегации гетеротрофов, отражающие мозаичность, свойственную в этих условиях не только юным, но и зрелым степным биогеоценозам (Стебаев и др., 1968).

Характер агрегаций животных определяется во многом жизненной формой растений. Наибольшее увеличение численности и экологического разнообразия беспозвоночных наблюдается под кустами караганы, имеющими мощную ветвящуюся корневую систему. Дерновинные злаки отличаются большой концентрацией многих общих для всего ландшафта видов (особенно ногохвосток). Стержне-корневые полкустарнички не дают такого количественного эффекта, но их прижатая к земле крона обеспечивает в степях приток экологически чуждых им видов ногохвосток, например, горно-тундровой *Friesea claviseta* Axels. под нанофитом в опустыненной степи.

Из крупных почвенных беспозвоночных в первую очередь агрегируются сапрофаги (*Enchytraeidae*, личинки *Byrrhidae*) и фитосапрофаги (*Platyscelis rugifrons* Germ.), т.е. формы, не имеющие специфической трофической связи с живым растением. Подвижные обитатели внепочвенных ярусов обеспечивают через экскременты концентрацию под кроной растений веществ, собранных ими на всем окружающем растении пространстве. Жужелицы (из родов *Carabus* и *Harpalus*) и особенно чернотелки - тентириины сосредотачиваются под более удобными, как убежища, кустарниками и полкустарничками. Используя растения не только как источник пищи, но и как теневые убежища, саранчовые концентрируют свои экскременты в зоне кушения дерновинных злаков. Чем к более фитофильному морфо-адаптационному типу принадлежит саранчовое, тем полнее топографическая связь его экскрементов с растением. От района к району общий состав фитогенных агрегаций беспозвоночных меняется параллельно с общим изменением населения ландшафтов, но степень и характер отличий комплексов агрегаций от

населения окружающих пространств в зоне действия одного экземпляра вида растений остается постоянным. Эффект агрегации экскрементов саранчовых тем яснее, чем разреженнее растительная ассоциация и чем засушливее климат ландшафта.

Распределение беспозвоночных вблизи растения закономерно. В вертикальном разрезе область наибольшего сгущения жизни приходится на поверхность почвы и на ее приповерхностные слои. Уже на глубине 25 см эффект агрегации выражен слабо. Видимо в его создании наибольшую роль играют представители тех морфо-адапционных типов почвенных беспозвоночных, которые способны обитать в поверхностных слоях. Отмечено, что вокруг полдугустарничков область наиболее высокой численности почвообитающих форм располагается не у корневой шейки растения, а в 10–25 см к северо-западу от нее, там, где по данным микроклиматической съемки, является область наименьшей суточной амплитуды колебания температуры и влажности. По мере удаления от растения численность почвообитающих беспозвоночных быстро снижается. На расстоянии 70–100 см она оказывается более низкой, чем под окружающим растительным фоном. То же отмечено и для микроорганизмов. Видимо, это – зона иссушения почвы корнями и относительного накопления метаболитов. Она резко делит все население степей на перемежающиеся микроструктуры двух типов, лежащие вокруг крупных растений и между ними. При сближенности расположения крупных растений отмечено слияние депрессивных периферийных зон и исчезновение второго компонента мозаики. Комплексное воздействие всех элементов такой микроструктуры таково, что под ней образуется особый вариант почв, выявляющийся по морфологии и химико-аналитическим данным.

#### Глава XI. РЕЛЬЕФ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ.

В условиях общего недостатка тепла и влаги их перераспределение рельефом способно в одних местах почти полностью снимать этот недостаток, а в других – до крайности его обострять. Это проявляется и в пространственной дифференциации почвенно-зоологических комплексов исследованных районов.

#### Почвенно-зоологические комплексы безлесных горных склонов

В диссертации детально проанализированы почвенно-зоологи-

ческие комплексы горно-склоновых степей, лугов и тундр в диапазоне высот от 500 до 3100 м над ур.м. в отрогах Саян, на хр. Танну-Ола (Тува) и на Курайском хребте (Ю.-В.Алтай). Рассмотрена специфика почвенно-зоологических комплексов на склонах разной экспозиции и различной крутизны.

Роль экспозиции склонов. Почти на всем протяжении горно-степного пояса склоны северной экспозиции оказались гораздо менее населенными беспозвоночными, чем склоны южной. Сказывается сочетание обостренного недостатка тепла с общим для всего района недостатком влаги. В результате здесь гипертрофируются некоторые черты, характерные для почвенно-зоологических комплексов зональных степей центральноазиатского типа. Из прямокрылых на северных степных склонах в основном сохраняются геофилы (*Mut-meletettix palpalis* (Zub.), *Melanoplus frigidus* (Boh.)); в почве (при исчезновении глубокопочвенных форм, например, *Scarabaeidae*) сохраняются формы, способные обитать в верхнем слое, вероятно в погоне за теплом и влагой (*Lithobiidae*, *Asilidae* и др.). Муравьи *Formica picea* Nyl. широко используют на северных склонах в качестве обогревателей т.н. "солярии", сооружаемые под камнями. Более свойственная обычным степям большая населенность и большая вертикальная мощность зоологически активного горизонта на северных склонах, по сравнению с южными, проявляется лишь у части компонентов почвенно-зоологического комплекса и только в менее засушливых районах. Таковы горные степи самых восточных частей котловин, степи у самого верхнего их предела, уже в поясе господства горных тундр. В западных наиболее сухих частях котловин достоверный экспозиционный эффект в горных степях исчезает вообще.

Почвенно-зоологические комплексы южных склонов разной крутизны. Как показали детальные исследования модельного профиля на склонах Курайского хребта, все высотно-поясные особенности почвенно-зоологических комплексов лучше всего проявляются при крутизне порядка 20°.

Увеличение крутизны до 25-35° ведет к нарушению целостности почвенно-растительного покрова. Населенность всех ярусов биогеоценоза уменьшается в 2-3 раза. В почве полнее сохраняются формы, способные обитать глубже сильно эродированного верхнего слоя. Среди саранчовых и чернотелок преобладают геофилы, в том числе ряд форм, связанных не с горными, а с эристовым с

котловинными степями не только каштановых, но и светло-каштановых почв (*Bryodema holdereri* В.-Вien., *Anatolica strigosa* Germ. ). С другой стороны, уменьшение угла падения солнечных лучей на поверхность почвы, происходящее летом, ведет к снижению температуры почвы и создает предпосылки для проникновения на крутые степные склоны некоторых ногохвосток, свойственных в основном поднивальным гольцовым ландшафтам (*Prodrepanura* sp. и др.). Действие этих специфических факторов повсюду настолько сильно, что высотные различия условий скрадываются. В итоге на крутых склонах в большом диапазоне высот формируются непосредственно смыкаясь друг с другом, однотипные почвенно-зоологические комплексы. В совокупности они играют роль своеобразного экологического моста, соединяющего высокогорные и низкогорные почвенно-зоологические комплексы. По нему сквозь зону максимального выпадения осадков расселение видов идет в обоих направлениях. Эти комплексы не имеют зональных аналогов и включают большое количество экологически своеобразных альпийско-степных форм (*Podismopsis altaica* (Zub.) и др.).

Уменьшение крутизны склонов до 2-3° ведет к формированию почвенно-зоологических комплексов, аналогичных северным зональным. Как и на склонах северной экспозиции, вследствие уменьшения прихода солнечного тепла, здесь происходит обеднение населения прямокрылых, а также и муравьев, однако оно не сопровождается обеднением населения почв. Напротив, благодаря накоплению стоковой влаги, оно делается несравненно более обильным, чем на южных склонах, более богатым сапрофитами (*Enchytraeidae*, *Lumbricidae*), а по составу морфо-адаптационных типов — способным заселять почву, при ее оттаивании на всю глубину. Та же причина обуславливает новое сглаживание различий между разновысотными мезоструктурами почвенно-зоологических комплексов. Их система создает новый экологический канал проникновения высокогорных, но на этот раз влаголюбивых форм, в нижний пояс гор.

Как видно из сказанного, группы почвенно-зоологических мезоструктур на очень крутых и на очень пологих склонах, несмотря на всю их противоположность друг другу, по ряду свойств оказываются аналогичными.

Общая система высотной поясности почвенно-зоологических комплексов на безлесных южных склонах рассматривается в диссертации как система сочетаний взаимосвязанных стоком почвенно-



зоологических мезоструктур разнотипных склонов. Вся система сукцессионно связана с таковой на скалах. Выделено три основных типа таких сочетаний или почвенно-зоологических макроструктур.

1. Привершинные макроструктуры (2700-3000 и более м над ур. м.) во многом подобны миниатюрной группе структур на самых вершинах скал (стр. 30). Как и там здесь преобладают структуры элювиальных и трансэлювиальных позиций, характеризующиеся малым видовым разнообразием всех форм и огромной численностью некоторых видов ногохвосток (до 75 тыс./м<sup>2</sup>), среди которых наиболее заметную роль играют представители поверхностных морфо-адаптационных типов (*Hypogastrura sp. pr. sahlbergi* Tullb.), а также концентрацией подавляющего большинства почвенных форм под отдельными растениями и микроассоциациями, т.е. микроструктурностью. Выясняется, что такой характер распределения обусловлен в первую очередь не недостатком тепла, как в высокоширотных тундрах (Чернов, 1962), а недостатком влаги, что, видимо, характерно для резко континентальных районов. Есть основание думать, что этот тип населения является фрагментом особой биологической формации, характерной для больших абсолютных высот и очень высоких широт, которая выделяется Х. Янечекком (*Janetschek*, 1964) под названием "микрофитной ступени".

2. Высокогорная макроструктура (1800-2800 м над ур. м) лежит в зоне максимальной конденсации конвекционных воздушных масс и развития горных лугов и луговых тундр. Обилие глубокопочвенных форм и сапрофагов, слабая дифференциация на фитогенные микроструктуры и на мезоструктуры, связанные с позицией рельефе, и распределением влаги, а также ряд других признаков позволяют сближать эту почвенно-зоологическую макроструктуру с группой мезоструктур на бортах скал, поросших гипновыми мхами и сосудистыми растениями. Ниже этой макроструктуры признаки пространственной дифференциации почвенно-зоологических комплексов вновь усиливаются.

3. Средне- и низкогорные макроструктуры горных степей (500-1000 м над ур. м) характеризуются резкой дифференциацией почвенно-зоологических комплексов по фитогенным микростациям и элементам мезорельефа - склонам разной крутизны и экспозиции. Наибольшая количественная концентрация всех групп животных отмечается в фокусах вторичного скопления стоковой влаги, в трансэлювиально-акку улятивных микроландшафтах на очень пологих склонах. По всем

этим признакам почвенно-зоологические комплексы средне- и низкогорий подобны комплексам на бортах скал в степной зоне. Местные почвенно-зоологические комплексы состоят в основном из экологически достаточно специфичных горно-степных видов, но по остальным признакам (составу морфо-адаптационных, трофических и других форм) они близки к зональным почвенно-зоологическим комплексам степей в котловинах. Они резко отличаются от последних наличием депрессии численностей короткоживущих форм (ногохвосток и микроорганизмов) в середине лета, что видимо связано с преобладающей ролью в увлажнении почвы не средне-летних дождей, а относительно мощного снежного покрова.

#### Почвенно-зоологические комплексы подгорных равнин в котловинах

Эти комплексы подвержены региональным видоизменениям, происходящим под воздействием общеклиматических градиентов в большей степени, чем комплексы горных и приозерно-долинных ландшафтов. В то же время, в каждом из районов в отдельности, они больше, чем все остальные, видоизменяются под влиянием стоковых градиентов среды. В узких полосах по верхнему и нижнему краю подгорных равнин, в местах приноса воды и растворенных веществ из соседних ландшафтов, складываются почвенно-зоологические комплексы, отличающиеся повышенным обилием и разнообразием всех компонентов. Анализ этого "краевого эффекта", в разных районах показал, что он выражен тем лучше, чем больше засушливость и континентальность климата, т.е. чем большей должна быть относительная роль различных смягчающих факторов среды. На каждой подгорной равнине выделяется три основных варианта почвенно-зоологических комплексов или три основных типа мезоструктур, соответствующих трем частям подгорной равнины: средний, верхний и нижний. Показано, что почвенно-зоологические комплексы двух последних типов в известной мере являются приемниками предклимаксовых комплексов элювиального и галогидроморфного сукцессионных рядов (стр. 31, 32). Средние части подгорных равнин занимают в котловинах наибольшие площади. Свойственные им почвенно-зоологические комплексы наиболее соответствуют климатическому состоянию и общему характеру условий района. Для этих комплексов характерно максимальное преобладание приповерхностных морфо-адаптационных типов и наиболее ксеротолерантных в данном районе групп насеко-

ных. Нет ни одной группы и почти ни одного вида, которые были бы здесь более обильны, чем в краевых частях равнин.

В верхней части подгорных равнин численность всех исследованных групп насекомых в несколько раз выше, чем в средней части, а за вычетом ногохвосток, в 1,25-3 раза больше, чем и в прилежащих частях гор. Здесь возрастает численность многих подчас противоположных экологических групп видов, способных при колебании условий функционально замещать друг друга в той общей деятельности, которую они совершают в биогеоценозе. Например, в районе развития каштановых почв в верхней части подгорной равнины, где улучшаются условия увлажнения, увеличивается численность не только видов, связанных именно с этими почвами, и тех, которые связаны в основном с темно-каштановыми почвами. Такие формы в данном районе могут рассматриваться как относительно мезофильные (*Anatolica paradoxa* Rtt., *Formica pisar-skii* Dluss. и др.). Увеличивается и численность видов, тяготеющих к светло-каштановым почвам (*Bryodemus gebleri* (F.-W.), *Harpalus salinus* Dej., *Penthius altaica* Gebl. и др.), т.е. для данного района относительно "ксерофильных" форм. Такое разнообразие экологического состава обусловлено в первую очередь снятием общих лимитов по влаге, что благоприятно для широкого круга экологических форм. Появляются в верхней части подгорной равнины и горно-степные виды, но они всюду играют подчиненную роль, не ставя тем самым под вопрос принадлежность верхнеподгорноравнинных почвенно-зоологических комплексов к группе котловинных.

Вертикальная мощность зоологически активного горизонта здесь существенно больше, чем во всех других частях котловин. Представлены прямокрылые, обитающие во всех частях травостоя, различные группы чернотелок и жукелиц, связанные в той или иной мере и с открытыми участками поверхности почв, и с подстилкой, и с самой почвой. Велик процент гнезд муравьев с глубоководными ходами, причем даже у видов, обычно сооружающих мелкие гнезда, а также процент глубокопочвенных педобионтов. Общая численность обитателей почв с глубиной убывает постепенно. Воздействие всего комплекса подобного типа на почву усиливается наличием в нем, даже в светло-каштановых почвах, облигатных сапрофагов, в том числе *Enchytraeidae*, отсутствующих в остальных частях котловин, а также видов саранчовых,

которые в каждом отдельном районе наиболее активно стимулируют с помощью своих экскрементов почвенную микрофлору. Виды, проникающие и на средние части подгорных равнин, здесь часто представлены особо активными в этом отношении популяциями (стр.20-).

Сравнение ландшафтно-экологических ареалов (стр. 20 ) обитателей подгорных равнин показало, что именно на верхние их части в большинстве случаев приходится очаги наиболее высокой численности насекомых. Это относится более чем к половине видов, встречающихся на подгорных равнинах и означает, что своеобразный "барьерный" (в понимании А.Н.Тюрюканова,1964) биогеоценоз на границе равнин и гор является важнейшей резервацией обитателей котловин и отчасти гор. Кроме прочих причин, связанных с трансэкваториально-аккумулятивным режимом, это объясняется здесь пестротой растительных ассоциаций (Рубцов,1933) и флуктуацией притока элементов минерального питания растений (Ляпунов и Стебаев, 1964). Аналогичные явления описывались для растительности гор еще А.Н.Красновым (1888), а на равнинах - Г.Н.Высоцким (1933). Отдаленные аналоги отмечены в дельтах рек (Мордухай-Болтовской,1948) и в морях (Броцкая и Зенкевич,1933).

В нижней части подгорной равнины наблюдаются явления того же порядка, но подъем численности, особенно у прямокрылых и муравьев, меньше, чем у подножия гор. В большей степени он проявляется у обитателей почв, как бы "ближе стоящих" к подпитным водам.

Все вытянутые параллельно горам ландшафты котловин пересекаются ложбинами. Вследствие эродированности почв, они не отличаются повышенной населенностью животными, но играют роль каналов расселения относительно подвижных прямокрылых и легко транспортируемых стоком ногохвосток через наиболее суровые по условиям средние части подгорных равнин, образуя как бы мосты, соединяющие между собой верхне- и нижнеподгорноравнинные почвенно-зоологические комплексы, или их мезоструктуры.

Вся система взаимосвязанных почвенно-зоологических комплексов всего профиля подгорной равнины образует катенную серию или стоково-геохимическую макроструктуру почвенно-зоологических комплексов.

## Глава XII. СИСТЕМЫ ПОЧВЕННО-ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ КОТЛОВИН И ИХ ГОРНОГО ОБРАМЛЕНИЯ В ЦЕЛОМ.

На основании всего выше охарактеризованного материала в данной главе в качестве мегаструктур рассматриваются типы сочетаний горных и подгорно-равнинных почвенно-зоологических макроструктур, определяемые в значительной мере этапами развития рельефа в целом. Исследованные котловины составляют ряд от молодых, со слабым расчленением гор и малым заполнением котловин рыхлыми продуктами, до древних обширных, как бы переполненных этими продуктами.

Курайская котловина — пример первого типа. Горные склоны ее обрамления слабо расчленены и еще несут признаки обросовой тектонической структуры. Их уступы обеспечивают опускание вплотную к равнине почвенно-зоологических комплексов, состоящих из высокогорных экологических групп, обитателей глубоких слоев почвы и сапрофагов, а нерасчлененные откосы — подъем в горы степных открытых геофитов. Разграниченность животного населения гор и котловин в данном случае слаба. Подгорные равнины состоят из располагающихся друг над другом проловиальных шлейфов. Каждый из них несет свои почвенно-зоологические комплексы "верхнеподгорноравнинного типа", но "укомплектованные" в данном случае не всеми ярусными компонентами в одинаковой мере.

В зрелых по рельефу котловинах Тувы сильная расчлененность горного обрамления ликвидирует резервации высокогорных видов на уступообразных склонах и разрывает экологические каналы по крутым смыкающимся склонам. Все это изолирует высокогорное население от котловинного. Почвенно-зоологические комплексы на склонах северной экспозиции в нижней части гор чрезвычайно бедны. В котловинах, примыкающих к горам, такие же бедные комплексы развиваются на обширных средних частях подгорных равнин, как бы частично тесня нижне- и верхнеподгорноравнинные. Снижение передовых хребтов в результате эрозии делает котловины обширными и обеспечивает проявление восточно-западной внутрикотловинной зональности, связанной с так называемым "климатическим эффектом дождевой тени". В наименьшей степени под действием этого нового градиента среды изменяются почвенно-зоологические комплексы верхней и концевой частей подгорных равнин, так как

они находятся на водном балансе, мало зависящем от местных атмосферных осадков.

Рельеф Торейской котловины в Онон-Аргунских степях Ю.-В. Забайкалья в прошлом складывался преимущественно под воздействием озерной аккумуляции. Невысокие останцы не обеспечивают получения достаточного количества осадков, способного создавать повышенное увлажнение в непосредственно прилежащих к ним частях равнин. Почвенно-зоологические комплексы верхнеподгорноравнинного типа у их подножия не формировались. Главный биогеоценотический барьер на пути сноса в озера образуют только почвенно-зоологические структуры гидроморфного сукцессионного ряда в полосах остепняющихся солонцов и береговых отмелей. В целом это наиболее однородный тип почвенно-зоологических мегаструктур.

## В В О Д Ы

Каштановые почвы - обязательное звено общего зонального ряда почв, но наиболее типичное для районов с резко континентальным климатом, к которым и относятся горно-котловинные ландшафты юга Сибири.

Путем прямых и опосредованных влияний континентальный климат обуславливает своеобразие: форм участия беспозвоночных в биогеоценологических и в первую очередь почвенных процессах (I); экологических типов этих животных (II); специфику перестройки их сообществ в системе общеклиматических градиентов (III) и в сложной системе ландшафтной и внутриландшафтной дифференцировки среды (IV, V).

Жесткость условий существования определяется малым суммарным количеством тепла и влаги, краткостью теплого периода и исключительно малой продуктивностью растительного покрова.

I. Набор групп беспозвоночных, наиболее активно влияющих на самые ответственные в данных условиях звенья круговорота веществ и почвообразования, может быть описан как почвенно-зоологический комплекс.

1. Сочетание малого количества тепла и влаги в период образования надземного растительного опада существенно затрудняет его минерализацию. Этот недостаток восполняется деятельностью прямокрылых насекомых, которые благодаря отсутствию выгорания растительности летом постоянно имеют хорошую пищевую базу. Уже

в середине лета, когда имеется благоприятное сочетание тепла и влаги, они образуют в виде экскрементов своеобразный опад и стимулируют развитие микробных минерализационных процессов в этих экскрементах. Это способствует также и восстановлению пищевой базы насекомых для их следующего поколения. а) Стимулируются все стадии микробной сукцессии и все группы почвенной микрофлоры, особенно целлюлозоразрушающей. Эти процессы начинаются еще в кишечных трактах и достигают максимума вскоре после дефекации. б) Состав микрофлоры в экскрементах обусловлен таковым в почве, но зависит и от видовой и половой специфики насекомых, а также от функционального состояния популяции. в) В каждой природной зоне микробная активность наиболее велика в экскрементах саранчовых, питающихся местными растениями — эдификаторами. г) Положительное значение экскрементов для растений усиливается образованием в них стимулятора роста—биотина и концентрацией экскрементов вблизи корневых шеек растений, что обусловлено терморегуляционным поведением насекомых.

2. Чернотелки способствуют летнему разложению обычного опада. В их экскрементах микробные сукцессии начинаются уже со средней стадии. Степень стимулирования микрофлоры меньше, чем у прямокрылых, но целлюлозоразрушающих форм часто больше.

3. Среди местных крупных почвообитающих беспозвоночных мало настоящих сапрофагов. Роль других трофических групп в разрушении отмерших корней и в стимуляции почвенной микрофлоры невелика. Ногохвостки играют важную роль в распространении микроорганизмов в почве.

4. Чрезвычайно обильные муравьи, затаскивая под землю свою пищу, а при рытье ходов вынося на поверхность грунт, компенсируют исключительно малую глубину миграции веществ с вертикальным стоком.

5. Сравнительный географический анализ показывает, что для ландшафтов центральноазиатской фации с каштановыми почвами типично относительно пропорциональное соотношение ролей всех трех описанных "зоомикробиотических ярусных аппаратов" (почвенного, напочвенного и надпочвенного). К северу, в зоне черноземов, ведущая роль переходит к почвенному, к югу, вглубь центральноазиатской области — к надпочвенному аппарату (прямокрылые насекомые).

II. В районах с резко континентальным климатом существование беспозвоночных возможно лишь при их локализации в местах, где эти неблагоприятные влияния ослаблены.

1. Во всех исследованных степях для беспозвоночных наиболее благоприятна микрizona, лежащая у поверхности почвы. К ней тяготеют как животные, живущие вне почвы, так и внутри нее. Длительность адаптаций насекомых к жизни в этой зоне зафиксирована в системах их морфо-адаптационных типов (жизненных форм). Сходство подобных систем у эволюционно далеких групп свидетельствует о жесткости и однотипности действия отбора. а) Во внепочвенных ярусах преобладают подвижные геофилы открытых пространств с относительно малой степенью полового диморфизма (у саранчовых). На участках с более густым травостоем господствуют подпочвенные геофилы с большим диапазоном диморфизма (вследствие которого они заселяют более высокий приземный слой) и подстилочные геофилы (среди жуков). б) Среди крупных почвообитающих беспозвоночных преобладают верхнепочвенные формы, а среди последних так называемые "подвижные", приспособленные к движению в верхнем эологенном песчанистом слое почвы. Некоторые формы, способные к глубокому опусканию в почву, несут и признаки адаптации к движению у ее поверхности. Среди ногохвосток господствуют верхнеподстилочные формы, а подстильно-почвенные и глубокопочвенные — малочисленны. в) У муравьев тяготение к поверхности почвы выражается в преобладании гнезд с поверхностно ветвящимися подземными галереями и в то же время лишенных высокой надземной постройки.

2. В совокупности ландшафтов котловин и окружающих гор обнаруживается система таких мест обитания, в которых за счет подтока грунтовых вод и других факторов общие неблагоприятные условия несколько смягчаются. Эта система определяет набор занимаемых каждым видом ландшафтов — его ландшафтно-экологический ареал. Ареалы всех видов имеют в условиях горно-аридной страны некоторые общие свойства. а) Все типы ландшафтных ареалов представляют собой как бы видоизменение такого, который, помимо центральной области, где вид заселяет несколько высотных поясов, имеет две пары боковых "отрогов", углубляющихся по определенным высотным уровням как в слишком сухую, так и в слишком прохладную для данного вида области, причем именно в этих отрогах и обнаруживаются очаги наиболее высокой численно-



сти вида. Как правило, такие участки ареалов приходятся на ландшафты, получающие дополнительное количество тепла и влаги по сравнению с зональной нормой. б) Границы ландшафтных ареалов пересекают многие природные рубежи, но довольно полно следуют за границами почв, указывая на связь насекомых не только с самими почвами, но и с комплексом экологических факторов, обуславливающих развитие этих почв. Такое явление позволяет индцировать с помощью насекомых элементарные почвенные процессы или хотя бы наличие условий их протекания.

Ш. С почвенно-зоологической точки зрения островные массивы каштановых почв среди гор юга Сибири имеют зональную природу. Только один тип почвенно-зоологических комплексов ( на бурых лугово-пустынно-степных почвах) поддерживается местным притоком вод и носит реликтовый характер.

I. В условиях внутриконтинентальной области перестройки почвенно-зоологических комплексов в меридиональном направлении по масштабу почти равны широтным перестройкам. Западные и восточные варианты каждого из зональных типов складываются из разных видов, но имеют сходные спектры морфо-адаптационных, трофических и других групп беспозвоночных, т.е. могут оказывать на почвы сходные воздействия.

2. Общая равнодействующая всех линий зональных перестроек направлена с С-В на Ю-З и с С-З на юг. В этом направлении происходит уменьшение вертикальной мощности зоологически активного горизонта и все больший переход фокуса активной зоомикроботической деятельности во внепочвенные ярусы, при уменьшении глубины проникновения почвообитающих животных в почву.

IV. В пределах каждого зонально-меридионального типа почвенно-зоологических комплексов он дифференцируется в зависимости от сложной системы местных градиентов среды.

I. Стадии выветривания скал и трансформации донных отложений озер создают сукцессионные ряды мест обитания и соответствующие им ряды почвенно-зоологических комплексов. а) Видовое разнообразие животных в этих рядах растет постепенно, а общее развитие комплексов в них циклично. На скалах начальные фазы каждого цикла населены обильнее конечных. Наиболее активные, по их возможному воздействию на почвы, экологические комплексы складываются не на климаксовой, а на предклимаксовой стадии. б) В элювиаль-

ном ряду ведущую роль играют ногохвостики, в галогидроморфном — жуелицы, но набор морфо-адаптационных типов на аналогичных стадиях весьма сходен.

2. Средообразующее действие отдельных экземпляров растений оказывается достаточным для поселения комплексов животных и микроорганизмов, что особенно типично для ранних сукцессионных стадий. а) Такие скопления лучше всего выражены в приповерхностном зоологически активном горизонте, но захватывают все ярусы. Подвижные формы концентрируют под растениями свои экскременты. Образуются комплексные микроструктуры биогеоценотического типа. Ядро такой структуры окружено зоной резко пониженной численности, которая отделяет одну почвенно-зоологическую микроструктуру от подобных соседних. б) Микроструктуры вызывают сдвиг в почвообразовании, представляя собою активные детали биогеохимического ландшафта ( по Б.Б.Полынову) и играют в биогеоценозе роль активных центров, через которые в первую очередь и проявляются сукцессионно юные элементы фауны и процессы.

3. Рельеф выступает как наиболее сильный местный преобразователь гидротермических условий. а) В горах почвенно-зоологические комплексы, с наиболее пропорционально развитыми ярусными частями и наиболее отчетливо реагирующие изменением состава на высотно-поясной градиент условий, развиваются на южных склонах крутизной около  $20-30^{\circ}$ . И уменьшение, и увеличение этой крутизны, а тем более смена экспозиции с южной на северную, вызывает резкое сокращение количества тепла. На очень пологих склонах это сопровождается накоплением влаги и приводит к формированию почвенно-зоологического комплекса с очень сильно развитым животным населением почв, близким к северным зональным типам. На очень крутых склонах сокращение количества тепла и влаги приводит к резкому обеднению всех ярусных компонентов и к формированию комплексов, не имеющих зональных аналогов.

Почвенно-зоологические комплексы разнотипных склонов образуют вертикально-поясные сочетания, общий характер которых определяется системой стока. Эти комплексы в известной мере подобны таковым на разных стадиях сукцессионного развития на скалах. Всего выделено 3 типа таких высотно-поясных комплек-

сов: привершинный, высокогорный и низкогорный, из которых второй наименее дифференцирован. б) На подгорных равнинах решающий фактор – принос влаги из соседних ландшафтов. Вследствие этого, именно в пограничных зонах формируются комплексы, характеризующиеся чрезвычайно большим разнообразием состава, глубоким проникновением животных в почву и многообразными формами воздействия на почвенную микрофлору. Именно они и являются предклимаксальными комплексами элювиального и галогидроморфного сукцессионных рядов.

У. Облик почвенно-зоологического комплекса высшего ранга ( или мегаструктуры ) всей котловины с ее горным обрамлением в целом зависит от стадии развития рельефа. Чем древнее и расчлененнее первичный рельеф, тем сильнее различаются почвенно-зоологические комплексы гор и котловин, тем более однородны эти комплексы в котловинах, тем меньше среди них "активных" комплексов краевого типа, тем меньше занимаемая ими площадь, но тем "сильнее" по своему возможному воздействию на почвы каждый из остающихся. В то же время, чем более развита, более обширна котловина, тем сильнее проявляется дифференциация ее почвенно-зоологических комплексов в меридиональном направлении под воздействием так называемой "дождевой тени гор". Примером "молодой" котловины служит Курайская, "зрелой" – Убсунурская.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- СТЕБАЕВ И.В., 1958. Роль почвенных беспозвоночных в развитии микрофлоры почв Субарктики (на примере личинок *Tipulidae*) – Докл.АН СССР, т.122, № 4: 720-722.
- СТЕБАЕВ И.В., 1958. Животное население первичных наскальных почв и его роль в почвообразовании. – Зоол.ж. т. 37, вып.10: 1433-1447.
- СТЕБАЕВ И.В., ВОРОНОВА Л.Д., ТАРСИС Г.Б., 1958. Животное население почв интразональных биотопов на хребтах Ильменском и Таганай (Южный Урал): – Всесоюз.совещ.по почвенной зоологии. Тезисы докл., М.: 23-24.

- СТЕБАЕВ И.В., 1959. Почвенные беспозвоночные салехардских тундр и их изменение под влиянием земледелия. - Зоол. ж. т.38, вып.10: 1559-1572.
- СТЕБАЕВ И.В., 1959. Развитие комплекса почвообитающих насекомых и других беспозвоночных в ходе первичного почвообразовательного процесса. - IV-й съезд Всесоюзного Энтомологического общества. Тезисы докл. М.-Л., т.1.
- СТЕБАЕВ И.В. и Е.Н.ПОЛИВАНОВА, 1959. Повреждение ильмовых пород берестовым листоедом и ильмовым ногохвостом в окрестностях г.Сталинграда. - Учен.записки Моск. гос. ун-та, Биogeография, вып.189, М.
- КУРКИН К.А. и СТЕБАЕВ И.В., 1959. Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность. - Бюлл.МОИП. отд.биологии, т.64(1): 51-60.
- СТЕБАЕВ И.В., 1962. Зоологическая характеристика тундровых почв. - Зоол.ж. т.41, вып.6: 816-825.
- СТЕБАЕВ И.В., 1962. Фауна и экология прямокрылых насекомых южной Тувы. - Тезисы докладов Совещания зоологов Сибири, Новосибирск.
- СТЕБАЕВ И.В., В.В.ВОЛКОВИЦЕР, 1962. Зоологическая характеристика почв Северной подзоны Барабинской лесостепи. - Тезисы докл.к конференции почвоведов Сибири и Дальнего Востока. Горно-Алтайск: 175-177.
- СТЕБАЕВ И.В., А.Б.ГУКАСЯН, 1962. Микрофлора кишечника и экскрементов прямокрылых насекомых в связи с их почвообразовательной деятельностью в луговых степях Западной Сибири. - Тезисы докладов к конференции почвоведов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск.
- СТЕБАЕВ И.В., 1963. Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и на рыхлых продуктах выветривания в лесо-луговых ландшафтах Южного Урала. - Pedobiologia, Bd. 2, №. 4: 265-309.
- СТЕБАЕВ И.В., С.К.БУЙНОВА, А.Р.ГРИНБЕРГС, 1963. Экологическое и географическое распространение ногохвосток (*Collembola*) в основных ландшафтах южного Урала. - Энтомол. обзор., т.42, вып.2.

- СТЕБАЕВ И.В., А.Б.ГУКАСЯН, 1963. Прямокрылые насекомые (*Tettigoniidae* и *Acrididae*), как стимуляторы микробиологических процессов распада и минерализации растительной массы в луговых степях Западной Сибири. - Зоол. ж., т.42, вып.2: 216-221.
- СТЕБАЕВ И.В., 1964. Новые данные о прямокрылых насекомых (*Orthoptera*) Тувинской АССР и их возможное зоогеографическое значение. - Энтомологический обзор., т.43, вып.3: 614-621.
- СТЕБАЕВ И.В., В.В.ВОЛКОВИЦЕР, 1964. Животное население почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв. - Зоол. ж., т.43, вып.10: 1425-1439.
- СТЕБАЕВ И.В., Н.И.НАШЛЕКОВА, А.Б.ГУКАСЯН, 1964. Саранчовые (*Acrididae*) и чернотелки (*Tenebrionidae*) как стимуляторы микробиологических процессов в почвах сухих степей Тувинской автономной республики. - Почвоведение, № 9: 89-95.
- ЛЯШУНОВ А.А., И.В.СТЕБАЕВ, 1964. О биогеоценологическом уровне управления в рамках биосферы. - Проблемы кибернетики, вып. II, IV. Процессы управления в живых организмах: 147-152.
- СТЕБАЕВ И.В., 1965. Новый вид рода *Eremippus* Uv. (*Orthoptera*, *Acrididae*) из южной Тувы. - В сб. "Новые и малоизвестные виды фауны Сибири". Сибирское отд. АН СССР, Новосибирск: 53-58.
- СТЕБАЕВ И.В., 1966. Зоологическая характеристика каштановых и сопутствующих им почв на территории Сибири. - "Проблемы почвенной зоологии". Тезисы докладов. М.
- СТЕБАЕВ И.В. В.В.ВОЛКОВИЦЕР, 1966. Закономерности вертикально-поясной и региональной дифференциации животного населения почв межгорных котловин Тувы. - Сб. "Проблемы почв. зоол." Материалы 2-го Всес. совещ. Изд-во "Наука", М.: 122-124.
- СТЕБАЕВ И.В., 1967. Функциональная оценка сообществ прямокрылых в вертикально-поясных ландшафтах юго-восточного Алтая. - Сб. "Структура и функционально-биогеоценологическая роль животного населения суши". Тезисы докладов. М.

- СТЕБАЕВ И.В., С.Н.РОДИН, А.С.ЯРОСЛАВЦЕВА, В.Н.БАХТИНОВА, С.Н.НИКОНОВА, Л.М.КАЯНДЕР, 1967. Структура и организация охотничьей территории лугового и черноголового муравья в степных ландшафтах Западной и Восточной Сибири. - Сб. "Муравьи и защита леса". (Материалы 3-го Всесоюзного Симпозиума по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса). Москва: 42-45.
- СТЕБАЕВ И.В., А.А.ТИТЛЯНОВА, В.Г.МОРДКОВИЧ, З.Ф.ПАВЛОВА, В.В.ВОЛКОВИЦЕР, С.К.СТЕБАЕВА, 1967. Узловая морфо-функциональная структура животного населения биогеоценозов горно-котловинных степей Сибири. - Сб. "Структура и функционально-биогеоценозическая роль животного населения суши". Тезисы докладов. М.
- СТЕБАЕВ И.В., В.И.ЯМКОВОЙ, В.В.СТЕПАНОВА, И.М.МИЛОВИДОВА, А.В.ТАРАСЕНКО, 1967. Некоторые особенности взаимодействия муравьев одного и разных видов рода *Формика* в степных ландшафтах Сибири. - Сб. "Муравьи и защита леса". (Материалы 3-го Всесоюз. симпозиума по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса). М.: 45-48.
- СТЕБАЕВ И.В., 1968. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири. - Зоол.ж. т.47, вып.5: 661-675.
- СТЕБАЕВ И.В., 1968. Пространственная структура населения беспозвоночных степных котловин юга Сибири в связи с особенностями структуры их почвенного покрова. - Докл. сибирских почвоведов к IX Международному конгрессу. Новосибирск: 99-109.
- СТЕБАЕВ И.В., 1968. Введение к сборнику "Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы". Новосибирск: 1-4.
- СТЕБАЕВ И.В., В.В.ВОЛКОВИЦЕР, 1968. Животное население каштановых и сопутствующих им почв Тувы и южной части Хакасии. Сб. "Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы". Новосибирск: 7-78.
- СТЕБАЕВ И.В., А.А.ТИТЛЯНОВА, В.Г.МОРДКОВИЧ, В.В.ВОЛКОВИЦЕР, З.Ф.ПАВЛОВА, С.К.СТЕБАЕВА, 1968. Животное население и узловая морфо-функциональная структура биогеоценозов

- горно-котловинных степей юга Сибири. - Зоол.ж., т.47, вып. II: 1603-1620.
- СТЕБАЕВ И.В., С.К.СТЕБАЕВА, 1969. Зональные спектры жизненных форм ногохвосток и эволюция почв. - Проблемы почвенной зоологии. Материалы Третьего Всесоюзного совещания. М.: 154-156.
- СТЕБАЕВ И.В., 1970. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая. - Зоол.ж., т.49, вып.3: 325-338.
- СТЕБАЕВ И.В., 1970. Основные формы неравномерного распределения насекомых в степных котловинах юга Сибири и его биогеоценологическое значение. - Тезисы докладов Всесоюзного Энтомологического съезда. Воронеж.
- СТЕБАЕВ И.В., 1971. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* и взаимодействие муравьев одного и разных видов. - Зоол.ж., т.50, вып.10.
- ТИТЛЯНОВА А.А. и И.В.СТЕБАЕВ, 1971. Фитогенный узел как микро-структурная единица биогеоценоза и его влияние на почвенные процессы. - В сб. "Топологические исследования степного ландшафта". Иркутск, 143-148.
- STEBAYEV I.V., 1968. The changes of habitats and constancy in insects to them of the mountain-arid regions in connection with zoological indication of the soils (Orthoptera, Tenebrionidae, Collembola and Formicidae of Tuva). -Separat. К XIII Международному энтомологическому Конгрессу. Новосибирск, 20 стр.
- STEBAYEV I.V., 1968. Epigäische Zoo-Mikrobionten Komplexe mit Orthopteren und Tenebrioniden im südöstlichen Altaj-Gebirge und ihre Beziehungen zu bodenbildenden Prozessen. - Pedobiologia, Bd. 8, Hf. 3 : 345-386.
- STEBAYEV I.V., 1970. Seasonal changes in the ecological distribution of grasshoppers in the asiatic steppes with different climates and their importance for the ecosystems.- International study Conference on the Current & Future problems of Acridology.-London.
- STEBAYEV I.V., NAPLEKOVA N.N., GUKASYAN A.B., 1964. Acrididae and Tenebrionidae as stimulants of microbiological processes in dry-steppe soils of Tuva.-Transactions. VIII International Congress of soil science. Bucharest-Romania : 1061-1066.