

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

Б. Р. СТРИГАНОВА

ПИТАНИЕ  
ПОЧВЕННЫХ  
САПРОФАГОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
Москва 1980

Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980.

Рассматриваются пищевая специализация и трофические связи беспозвоночных-сапрофагов в почве. Освещаются современные данные, характеризующие роль животных в разложении растительных остатков, их гумификации и минерализации. На основании многолетних исследований дается анализ особенностей пищеварения почвенных беспозвоночных и количественная оценка пищевой активности ряда групп сапрофагов в почвах широколиственных лесов. Предлагается классификация беспозвоночных-сапрофагов применительно к их функциям в трансформации органического вещества в почве, описаны методы определения пищевых режимов и усвояемости пищи у сапрофагов, вводятся новые показатели для характеристики их активности в процессах деструкции.

Книга предназначена для зоологов, энтомологов, экологов.

Ил. 38, табл. 46, библи. 610 назв.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Книга посвящена одной из важных и еще недостаточно разработанных проблем почвенной зоологии – трофическим отношениям беспозвоночных-сапрофагов, непосредственно участвующих в разложении и гумификации растительных остатков, в биологическом круговороте и в формировании плодородия почвы.

Роль почвенных животных в почвообразовании давно привлекала внимание исследователей. Еще в прошлом веке формирование почвенного гумуса рассматривалось как биологический процесс, в котором животные играют большую и многогранную роль. Однако долгие годы оставался дискуссионным вопрос о том, имеют ли почвенные беспозвоночные самостоятельное значение в этом процессе или их участие сводится к активизации деятельности микроорганизмов.

Представители советской почвенно-зоологической школы рассматривают почвообитающих животных как важных агентов минерализации и гумификации растительных остатков. Работа Б.Р. Стригановой убедительно доказывает, что беспозвоночные-сапрофаги принимают непосредственное участие в трансформации органического вещества в почве. В книге обобщены результаты многолетних экспериментальных исследований автора по определению величины пищевых рационов и усвояемости пищи у представителей важнейших групп почвенных сапрофагов (мокриц, диплопод, личинок ряда насекомых и др.), что дает возможность количественной оценки роли животных в процессах разложения растительных остатков. Показаны зависимость пищевого рациона от гидротермических факторов и возрастные особенности пищевой активности сапрофагов.

Б.Р. Стригановой специально изучены те процессы трансформации растительных остатков, которые осуществляются в кишечнике животных. Она установила, что уже в кишечнике некоторых групп (дождевые черви, личинки длинноусых двукрылых и др.) осуществляются начальные стадии гумификации растительных остатков, а у представителей других групп (панцирные клещи, мокрицы, диплоподы) ресинтез гумусовых веществ не наблюдается, а, наоборот, интенсифицируются процессы минерализации.

Автором книги обобщены данные мировой литературы по пищевым связям сапрофагов и роли отдельных групп почвенных беспозвоночных в деструкции растительного опада и подземных частей растений, предложена новая дифференцированная схема пищевой

цепи разложения для наземных экосистем, отличающая современным представлениям о характере взаимоотношений между почвообитающими микроорганизмами и животными. Эти схемы могут использоваться для моделирования пищевых цепей при организации экологического мониторинга и для целей биоиндикации нарушений почвенной среды. На основе собственного материала и многочисленных данных лаборатории почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР показано, что в разных природных зонах в естественных биогеоценозах удельная роль почвенных сапрофагов, микрофитофагов и детритофагов неодинакова, что позволяет показать специфику участия животных в процессах разложения растительных остатков в разных условиях.

Книга Б.Р. Стригановой представляет не только теоретический интерес. Приведенные в работе материалы имеют значение и при разработке методов биологической мелиорации почв путем интродукции новых активных форм почвообразователей и дополнительных видов пищевых ресурсов сапрофагов с целью ускорения биологического круговорота и повышения почвенной продуктивности. Особую актуальность приобретает это направление в свете современных задач охраны природных ресурсов, среди которых один из важнейших — почвенный покров, и повышения продуктивности естественных и культурных ландшафтов.

Академик М.С. ГИЛЯРОВ

## ВВЕДЕНИЕ

Исследования питания и трофических связей почвообитающих беспозвоночных начались в прошлом столетии. С самого начала они были ориентированы на выяснение роли животных в процессе разложения растительных остатков в почве и почвообразовании. На ранних этапах развития этого направления большую роль сыграли работы почвоведов, связавших формирование почвенного гумуса с деятельностью животных [Высоцкий, 1889; Костычев, 1884, 1890; Докучаев, 1883, 1899; Тюрин, 1937; Кононова, 1944, 1951, 1963; Димо, 1905, 1916]. В первой же классификации типов гумуса, предложенной П. Мюллером [Müller, 1887], их биологическая характеристика включала данные по количеству и составу почвенных беспозвоночных.

Непосредственное участие в трансформации органического материала в почве принимают беспозвоночные-сапрофаги, питающиеся растительными остатками. Пропуская через свой кишечник большую массу отмерших растительных тканей, сапрофаги осуществляют их механическое разрушение и перемешивают с минеральной массой. Эти функции животных не дублируются никакими другими группами живых организмов. Деятельность почвенных животных является одним из основных факторов формирования почвенного покрова на Земле.

М.С. Гиляровым [1949, 1965] была сформулирована концепция формирования в почвах разных природных районов специфических комплексов животного населения, определяющих в свою очередь тип почвообразования. Анализу роли отдельных групп животных в гумификации и минерализации растительных остатков, создании водопрочной структуры почвы, а также проблеме взаимоотношений почвенных животных и микроорганизмов посвящена обширная литература [Архангельский, 1929; Гиляров, 1947а; 1951, 1965, 1970б; Пономарева, 1953; Димо, 1938, 1945; Зражевский, 1957; Курчева, 1960, 1971; Гаврилов, 1963; Карпачевский, Перель, 1966; Чернова, 1966, 1977; Перель, Карпачевский, 1968; Стриганова, 1968, 1971; Атламинте, 1975; Гиляров, Стриганова, 1978; Jacot, 1939; Meyer, 1943; Franz, 1950; Kühnelt, 1950; Gere, 1956, 1962; Edwards, Heath, 1963; Madge, 1965; Naglitsch, 1965, 1966; Heath et al., 1966; Witkamp, Crossley, 1966; Naglitsch et al., 1968; Edwards et al., 1970].

Исследования трофической структуры комплексов почвообитающих животных и количественная оценка их роли в потоке энергии долгие

годы тормозились из-за относительно слабой изученности видового состава и экологии ряда групп, в первую очередь мелких беспозвоночных, относящихся к микрофауне. Недостаток сведений по питанию почвенных сапрофагов и отсутствие адекватных методов исследования привели к противоречивой оценке роли почвенных животных в цепях разложения.

До недавнего времени беспозвоночные рассматривались как преимущественно механические разрушители растительных остатков [Drift van der, 1951; Dunger, 1958a, 1963]. Поэтому в 60-х годах количественная оценка деятельности животных-сапрофагов базировалась лишь на изучении механического разрушения растительных тканей и стимуляции микробической активности в почве. Эти работы оказали влияние на представление экологов о структуре детритной пищевой цепи в наземных экосистемах. В частности, Ю. Одум [1975] рассматривает почвенную микрофлору как основное звено детритной цепи, а всех беспозвоночных животных относит к более высоким трофическим уровням.

Между тем в 60-х и 70-х годах в почвенной зоологии проводилось интенсивное изучение пищевой активности отдельных групп и видов почвенных беспозвоночных-сапрофагов, и в настоящее время накоплен огромный фактический материал, позволяющий по-новому подойти к проблеме взаимоотношений почвенных животных с другими почвенными организмами и пересмотреть их роль в процессах деструкции. Исследования питания сапрофагов выявили глубокие различия пищевой специализации и характера пищеварения отдельных видов и групп почвенных беспозвоночных, определяемые уровнем их организации, размерами, характером освоения почвенной среды в процессе эволюции и экологическими особенностями современных форм. В состав комплекса почвенных сапрофагов входят представители нескольких типов беспозвоночных, имеющие кардинальные различия в строении и функциях пищеварительной и выделительной систем. Этот комплекс неоднороден по характеру питания входящих в его состав животных. Резкие расхождения разных авторов в трактовке роли животных в процессах разложения отчасти возникли из-за того, что данные экспериментальных исследований, проведенных на отдельных модельных объектах, экстраполировались на весь комплекс сапрофагов. Это приводило к одностороннему и нередко неверному освещению деятельности животных в почве.

Исследования питания сапрофагов имеют большое значение для оценки продуктивности наземных экосистем, в которых основная часть потока энергии направлена по детритной пищевой цепи и сосредоточена в почвенном ярусе. В высокопродуктивных природных экосистемах (лиственные леса, луга умеренной зоны) животные, потребляющие живые растительные ткани, утилизируют не более 10% первичной продукции. Остальная ее часть поступает в почву в виде растительных остатков и является источником энергии для сапро-трофных микроорганизмов и животных. Как правило, биомасса почвенных животных во много раз выше, чем в наземном ярусе. На-

пример, в широколиственных лесах Европы это соотношение достигает 120:1. В комплексах почвообитающих беспозвоночных таких экосистем доминируют сапрофаги, составляющие 80% и выше от общей зоомассы. Изучение функционирования комплекса сапрофагов, взаимосвязи животных и сапрофильных микроорганизмов открывает перспективы активной регуляции процессов деструкции в почве с целью повышения ее плодородия продуктивности экосистем в целом.

В настоящей монографии дается обзор трофических связей отдельных групп почвенных беспозвоночных-сапрофагов, на основании которого предлагается схема взаимосвязей между отдельными компонентами детритной пищевой цепи в наземных экосистемах. Основное внимание уделяется количественным исследованиям питания фитосапрофагов, которые непосредственно участвуют в разложении структурных элементов растительных тканей. На основании этого разработаны методические подходы к оценке трофической активности популяций почвенных беспозвоночных и их роли в процессах деструкции. Анализ особенностей пищеварения почвенных сапрофагов позволил определить место отдельных групп животных в цепях разложения и дать их функциональную классификацию.

Данная работа является результатом собственных исследований питания почвообитающих беспозвоночных-сапрофагов, а также анализа доступной литературы, позволивших сделать ряд обобщений, касающихся количественных закономерностей пищевой активности почвенных животных. Сбор материала и полевые наблюдения проведены в разных природных зонах нашей страны (полярная пустыня, тундра, тайга, смешанные и широколиственные леса, степь, полупустыня, субтропики). Работа выполнена в 1966-1976 гг. в лаборатории почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова под руководством академика М.С. Гилярова, которому автор выражает глубокую благодарность.

## САПРОФАГИЯ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Сапрофагия обычно определяется как питание животных остатками отмерших организмов. Этот термин, вошедший в литературу с давних времен, имеет весьма широкое значение. Остатки животных и растений, разлагающихся в почве или в воде, существенно различаются не только с точки зрения химического состава, но и по структурным свойствам, и по составу развивающейся на них микрофлоры, которая является неотъемлемой частью данного субстрата. Сапрофиты также служат важным компонентом пищи животных-сапрофагов. На суше сапрофагия распространена преимущественно среди почвообитающих беспозвоночных, так как именно в почве и на ее поверхности сосредоточивается основная масса органических остатков.

Сапрофагия рассматривается как исходный способ питания наземных беспозвоночных, сформировавшийся в процессе их перехода к жизни на суше [Simroth, 1891]. Предполагается, что первыми сапрофагами на суше были водные детритофаги, переживавшие временную засуху в прибрежной полосе, в скоплениях гниющих водорослей, которые служили для животных и средой обитания и пищевым субстратом. Архаичность сапрофагии подтверждается и тем, что она характерна для низших групп почвообитающих беспозвоночных [Гиляров, 1949]. Данный способ питания сохранился у широкого круга современных почвенных животных, так как этому способствовало высокое содержание разлагающегося органического вещества в почве.

Среди сапрофагов уже давно разделяют группировки зоосапрофагов (=некрофаги) и фитосапрофагов (потребители растительных остатков), различающихся по объектам питания, морфологическим особенностям органов пищеварения и ряду биологических черт [Speyer, 1924].

Многие некрофаги – специализированные потребители трупов определенных групп животных, проявляющие избирательность и к стадиям разложения животных тканей.

Термин "сапрофагия" в современных работах в большинстве случаев используется как синоним фитосапрофагии. В экономике экосистем первостепенное значение имеет утилизация первичной продукции, в результате чего высвобождаются энергия и элементы питания, аккумулированные автотрофами. В природных экосистемах большая часть фитомассы после отмирания становится основой для цепей разложения.

Активность сапрофагов – разрушителей растительных остатков определяет темпы и характер трансформации органического вещества и влияет на скорость круговорота.

В литературе по общей экологии и почвенной зоологии, изданной в разных странах, встречаются некоторые терминологические инверсии при описании цепей разложения. Поэтому мы считаем необходимым дать краткую характеристику некоторых понятий и терминов, употребляемых в разных значениях, и определить их смысл при использовании в настоящей книге.

Органический материал, включающийся в процессы разложения, часто обозначается термином "детрит", откуда и происходит название "детритная пищевая цепь". Детритофагия также используется как аналог сапрофагии, особенно в публикациях на английском языке. В более ранних работах разлагающиеся в почве растительные остатки нередко объединялись под названием "гумус" в соответствии с трактовкой этого понятия, данной С.А. Ваксманом [1937]. В связи с этим и потребителей органических остатков называли гумифагами (=детритофаги, сапрофаги) [Brauns, 1968; Wallwork, 1970].

В почвенной зоологии детритом принято называть измельченные, сильно разложившиеся и гумифицированные органические остатки, нередко перемешанные с минеральными частицами почвы. Данный термин относится фактически лишь к последним стадиям трансформации органического материала. Органический детрит является пищей для ряда почвообитающих сапрофагов, которые объединяются в группу детритофагов.

Таким образом, сапрофагия, даже в ее суженном понимании, сохраняет известную неопределенность, так как животные, потребляющие растительные остатки, могут усваивать либо мертвые ткани растений, либо продукты их распада, либо сапрофильную микрофлору. Эта неопределенность в отношении пищевых объектов у сапрофагов неоднократно подчеркивалась М.С. Гиляровым [1949, 1965].

Во многих работах сапрофагия отождествляется с неизбирательным питанием, характерным действительно для некоторых почвообитающих детритофагов, которые заглатывают почву и переваривают содержащуюся в ней органику. Однако большинство почвенных беспозвоночных-сапрофагов проявляют избирательность в отношении пищевых объектов. Накопленные за последние десятилетия материалы по биологии и физиологии питания сапрофагов позволяют выделить среди них ряд трофических групп со специализированными пищевыми режимами. Представления о всеядности почвенных сапрофагов поддерживались еще и тем, что не было четких критериев для определения этой группы. Сюда относили все формы, живущие в скоплениях разлагающихся органических остатков или в гумусовом слое почвы и не имеющие явных морфологических адаптаций к хищничеству. Сюда же включали и почвенных беспозвоночных, заглатывающих почву. Группа сапрофагов объединилась, таким образом, скорее по топическим, нежели по трофическим признакам. Естественно, что в нее попадали животные с различными пищевыми связями.

В литературе последних лет нередко встречается выражение "сапрофильный комплекс". Это менее конкретное название с большей точностью выражает топическую общность животных, включаемых в данную группировку.

У почвообитающих беспозвоночных-сапрофагов обнаружена избирательность в отношении как биологических объектов, так и механического состава пищи. Способы питания беспозвоночных объединяются в 4 группы по размеру пищевых объектов, физическому состоянию пищи и способу ее заглатывания [Yonge, 1928]: 1) микрофагия (питание мелкими частицами, добываемыми путем фильтрации); 2) потребление крупных частиц, заглатываемых либо целиком, либо после предварительного размельчения; 3) сосущий тип; 4) внекишечное пищеварение. Классификация была предложена для водных беспозвоночных, однако может быть полностью применена и к почвообитающим сапрофагам. Все перечисленные типы пищи встречаются в разлагающемся в почве органическом материале; это определило основные направления морфофункциональной специализации ротового аппарата беспозвоночных, что было показано на примере почвенных личинок жесткокрылых [Стриганова, 1966].

Экспериментальные лабораторные исследования питания сапрофагов, культивирование их на разных средах и сравнительные анализы содержимого кишечника у представителей разных видов и групп показали, что сапрофильный комплекс почвенных беспозвоночных разделяется на истинных сапрофагов - потребителей мертвых организмов и потребителей сапротрофной микрофлоры. Имеется ряд форм, утилизирующих те и другие компоненты растительных остатков. Например, среди панцирных клещей были выделены группы макро-, микро- и панфитофагов. Это деление было сделано на примере панцирных клещей [Luxton, 1972]. К первой группе отнесены настоящие сапрофаги и фитофаги, ко второй - потребители сапрофитов и к третьей - формы со смешанным питанием, которое ассоциировалось со всеядностью. Однако изучение питания таких видов орибатид в лабораторных культурах показало, что они проявляют избирательность и к видам опада высших растений, и к грибам, развивающимся на листве. К таким животным со смешанными пищевыми режимами вряд ли подходит название "панфитофаги", так как они практически используют для питания ограниченный набор видов высших и низших растений. Эти беспозвоночные представляют интересный пример сочетания различных пищевых режимов на базе высокоразвитой пищевой специализации, определяемой спектром ферментов и кишечных симбионтов.

Для почвенных беспозвоночных, утилизирующих вещество и энергию разлагающихся растительных остатков, выделены такие пищевые режимы, как сапрофагия (*sensu stricta*), т.е. детритофагия, микрофагия и копрофагия [Гиляров, 1965].

Среди истинных сапрофагов, избирательно питающихся отмершими тканями растений, сохраняющими свою структуру, выделяются группировки сапроксилофагов, потребителей листового и хвойного

опада (сапрофиллофагов) и сапроризофагов. К наиболее типичным сапроксилофагам относятся личинки ряда групп жуков и двукрылых с грызущим ротовым аппаратом, многие термиты, тараканы подсемейства Panestrinae, некоторые виды панцирных клещей из семейства Phthiracaridae. Наиболее активными разрушителями листового опада являются диплоподы, мокрицы, наземные моллюски, некоторые виды дождевых червей (например, *Lumbricus*), личинки тибулид и бибионид. Сапроризофагия характерна для форм, обитающих в минеральных слоях почвы, к которым принадлежат дождевые черви, личинки пластинчатоусых, чернотелок, панцирные клещи, а также многие сапробиотические нематоды [Гиляров, 19686].

Детритофаги также потребляют в основном остатки высших растений. Однако они выделяются в особую группу, так как в отличие от сапрофагов питаются остатками, утратившими исходную структуру, среди которых могут быть и остатки покровов животных, отмершие и живые клетки сапрофитов, простейшие, аморфный органический детрит. Эта группа животных включает дождевых червей, энхитрид, орибатид, личинок некоторых жуков. По типу питания почвообитающие детритофаги относятся к потребителям плотной пищи. Среди них имеются, однако, формы, обитающие в очень влажной почве у берегов водоемов или в очагах разложения растительных остатков с сильно обводненными продуктами разложения (личинки жуков и нематоды). У этих форм питание приближается к фильтрационному типу. Например, личинки некоторых видов *Hydrophilidae* и *Helodidae* потребляют водоросли и взвешенные в воде органические частицы. Сапробиотические нематоды из группы рабдитид питаются взвесью живых и мертвых бактериальных клеток.

Среди микрофагов имеются формы с внекишечным пищеварением (нематоды), которые высасывают содержимое грибных гиф, а также беспозвоночные, заглатывающие споры и обрывки мицелия. К последним относятся многие виды панцирных и тироглифоидных клещей, энхитриды, коллемболы, нематоды, личинки жуков и двукрылых. Большинство микрофагов проявляют избирательность в отношении видов грибов.

Группа копрофагов включает беспозвоночных, потребляющих непереваренные растительные остатки в экскрементах крупных травоядных животных либо почвенных беспозвоночных. Специализированными копрофагами являются личинки жуков-навозников *Scarabaeidae-Laragosticti*. Энхитриды, клещи и коллемболы нередко заселяют экскременты крупных почвенных сапрофагов - диплопод, дождевых червей и питаются частичками детрита и грибами [Nicholson et al., 1966]. Экскременты заселяются также сапробиотными нематодами, потребляющими бактерии и жидкие продукты разложения.

Помимо указанных групп, в комплексе сапрофагов следует выделить еще группировку альгофагов, питающихся почвенными водорослями. Альгофагия встречается как основной пищевой режим у некоторых видов коловраток, нематод, мокриц, личинок жуков. Эти формы должны скорее рассматриваться как фитофаги. Однако водорос-

ли потребляются и многими типичными сапрофагами (орибатидами, дождевыми червями, диплоподами) как дополнительный компонент пищи [Nekrasova et al., 1976]. Талломы и отдельные клетки водорослей, выделяющие обильную слизь, служат местом концентрации микроорганизмов и представляют питательный субстрат для развития богатой сапротрофной микрофлоры [Штина, Голлербах, 1976]. Распространение альгофагии среди сапрофагов, возможно, определяется тем, что животные потребляют не только живые, но и отмирающие клетки водорослей, затронутые микробальным разложением, а также связанные с водорослями гетеротрофные бактерии. Однако этот вопрос требует специального изучения.

Многие почвенные сапрофаги питаются лишайниками (термиты, орибатида, мокрицы, моллюски). Иногда лишайнофагия рассматривается как особый пищевой режим. Однако животные, регулярно питающиеся лишайниками, как правило, потребляют лишь один из его компонентов: большинство беспозвоночных утилизируют грибы; у моллюсков и клещей было установлено питание водорослями. В сущности питание сапрофагов лишайниками представляет частный случай либо микофагии, либо альгофагии.

Среди почвенных беспозвоночных имеются и формы с сосущим типом питания, потребляющие жидкую пищу. Это личинки двукрылых, вторично перешедшие от хищничества к сапрофагии и питающиеся жидкими продуктами разложения древесины или растительных остатков в экскрементах травоядных животных. К этим формам принадлежат и некоторые личинки шелкоунов – детритофаги. У проволочников ротовые аппараты имеют форму, типичную для специализированных хищников; они могут всасывать только жидкую пищу. Эти личинки, обитающие в почвах с высоким содержанием гумусированных продуктов разложения органики, при достаточной влажности потребляют растворимые органические вещества. В более сухих условиях или в почвах с низким содержанием гумуса личинки шелкоунов переходят к питанию живыми растительными тканями. По характеру приема пищи и ее составу они отличаются от настоящих почвенных детритофагов, каковыми являются, например, дождевые черви и энхитреиды. Последние могут переваривать структурные элементы растительных тканей, в то время как личинки шелкоунов усваивают только растворимые соединения, образующиеся на последних этапах разложения.

Почвенные беспозвоночные проявляют избирательность по отношению к стадиям механического и химического разложения растительных остатков. Среди сапрофагов выделены группировки первичных и вторичных разрушителей [Dunger, 1958a], различающихся по способности осуществлять механическую деструкцию плотных растительных тканей. К первичным разрушителям В. Дунгер отнес крупных почвенных и подстилочных беспозвоночных, питающихся отмершими органами растений, полностью сохранившими тканевую структуру. Животные размалывают и мацерируют частички растительных тканей в ротовой полости и кишечнике и разрушают связи между

отдельными клетками. Эта чисто механическая обработка имеет большое значение для дальнейшего микробального разложения. При мацерации в растительных остатках многократно увеличивается суммарная поверхность, доступная для аэробной микрофлоры. Активность ее в разрушенных животными растительных остатках всегда поэтому выше, чем при отсутствии первичных разрушителей. Они ускоряют разложение подстилки в 3–8 раз в зависимости от численности и внешних условий [Курчева, 1960, 1971].

Вторичные разрушители потребляют уже размельченные растительные ткани, частично переваренные энзимами животных и микроорганизмов. К этой группе относятся копрофаги и детритофаги. Сходство физиологии пищеварения детритофагов и копрофагов определяет возможность сочетания этих двух пищевых режимов, что и наблюдается у ряда почвенных животных (бронзовки и дождевые черви).

Существенным различием характера пищеварения первичных и вторичных разрушителей является то, что первые способны переваривать структурные компоненты остатков высших растений – клетчатку, гемицеллюлозы и пектины, а вторые усваивают преимущественно легкогидролизуемые продукты разложения растительных тканей.

Понятие сапрофагии включает, таким образом, широкий спектр пищевых режимов, характерных для беспозвоночных с разным уровнем организации и кардинальными физиологическими различиями. У почвенных сапрофагов встречаются почти все типы питания, описанные для беспозвоночных. Поэтому сапрофагию нельзя рассматривать как один тип или режим питания наряду с хищничеством или фитофагией. Неопределенность понятия сапрофагии и кажущаяся всеядность сапрофагов объясняются именно тем, что это не единая трофическая группа животных, как это представлялось раньше.

Сапрофагия – комплекс пищевых режимов животных, утилизирующих энергию отмерших автотрофных организмов. В группе сапрофагов объединяются формы, питающиеся непосредственно остатками зеленых растений и продуктами их разложения либо сапрофитами.

Первым обитателям суши было свойственно, очевидно, неизбирательное питание продуктами микробального разложения растительных остатков, что наблюдается у некоторых из современных форм детритофагов. В процессе эволюции беспозвоночные сапрофаги освоили различные компоненты сапробиотической среды, в связи с чем у животных сформировалась специализация к потреблению тех или иных растительных остатков или определенных групп сапротрофных микроорганизмов. У современных форм почвенных сапрофагов имеет место четкая дифференциация трофических режимов у отдельных групп животных, которую можно рассматривать как один из путей снижения конкуренции животных за пищевые ресурсы.

Критерии пищевой избирательности у почвенных сапрофагов иные, чем у фитофагов и хищников. Специализация последних определяется видовым спектром кормовых растений или жертв. У моно- или олигофагов круг пищевых объектов ограничен немногими видами. Про-

Таблица 1

Пищевые режимы у беспозвоночных сапрофильного комплекса

Микрофитофаги	Фитосапрофаги	
	первичные разрушители	вторичные разрушители
Бактериофагия	Сапроксилофагия	Копрофагия
Микофагия	Сапрофиллофагия	Детритофагия
Альгофагия	Сапроризофагия	Потребление жидких продуктов разложения

странственное распределение и ареалы таких форм сопряжены с распространением их пищевых объектов. По данной системе все сапрофаги должны быть отнесены к полифагам.

Вместе с тем у сапрофагов четко выражена избирательность по отношению к различным органам растений, а также и стадии предварительной деструкции растительных остатков. У ряда видов сапрофагов наблюдаются различия пищевых связей в разных типах местообитаний, а также сезонная смена пищевых объектов. При наличии избирательности, одни и те же виды могут сочетать в своем рационе остатки высших растений и сапротрофные микроорганизмы. Это определяется своеобразием среды обитания сапрофагов, представляющей сочетание мертвого органического материала и сапротрофной микрофлоры, причем между этими двумя компонентами происходит постоянный обмен элементами питания и энергией.

Выше приводится классификация комплекса почвообитающих сапрофагов по типам питания и пищевым режимам, охватывающая все известные направления трофической специализации этих беспозвоночных (табл. 1).

В этом разделе дается характеристика морфологических и химических свойств растительных остатков с точки зрения их пищевой ценности для сапрофильного комплекса беспозвоночных. Структура и состав растительного покрова обуславливают распределение отмершего растительного материала в почвенном профиле и локализацию процессов его биогенного разложения.

Динамика накопления и разложения опада лучше всего изучена на примере лесных почв разных природных районов. Основная масса растительных остатков в лесу поступает на поверхность почвы и формирует подстилку, которая рассматривается как специфическое органогенное образование, через которое осуществляется обмен элементами питания в системе "растение-почва". Скорость аккумуляции и разложения органического материала в подстилке во многом определяет химизм и продуктивность лесных почв [Морозов, 1926; Зонн, 1964]. Комплексы подстилочных и почвенных сапрофагов в лесах отличаются высокой численностью, видовым и групповым разнообразием. Затененность поверхности почвы пологом леса и наличие слоя подстилки создают благоприятные условия для жизнедеятельности многих поверхностно-обитающих форм. Поэтому в лесах животные играют особенно большую роль в трансформации органических остатков. Исследования характера распределения сапрофагов в лесной подстилке и следов их деятельности позволили выявить пищевые потребности многих животных и роль отдельных форм в процессах деструкции.

В разных типах леса масса опада, ежегодно поступающего в почву, колеблется в широких пределах: в хвойных лесах северной тайги - 20-70 ц/га, в дубравах подзоны смешанных лесов - 380 ц/га, в буково-грабовых лесах - 740 ц/га, в тропическом лесу (Гана) - 250 ц/га [Ремезов, 1961; Родин, Базилович, 1965; Постолаке, 1976].

В широколиственных лесах Европы лиственной опад составляет 77% от общей массы надземного опада, древесина и кора - 10-31, цветы и плоды - 6-30% [Jensen, 1974]. В тропических лесах опад зеленых частей составляет не более 30%, древесины - 60, корней - 10% [Родин, Базилович, 1965]. Масса надземных частей древесины растений нередко превышает массу корней: у видов, распространенных в умеренном поясе, это соотношение колеблется в пределах 1:1-6:1 [Свешникова, 1969]. В дубравах на черноземах

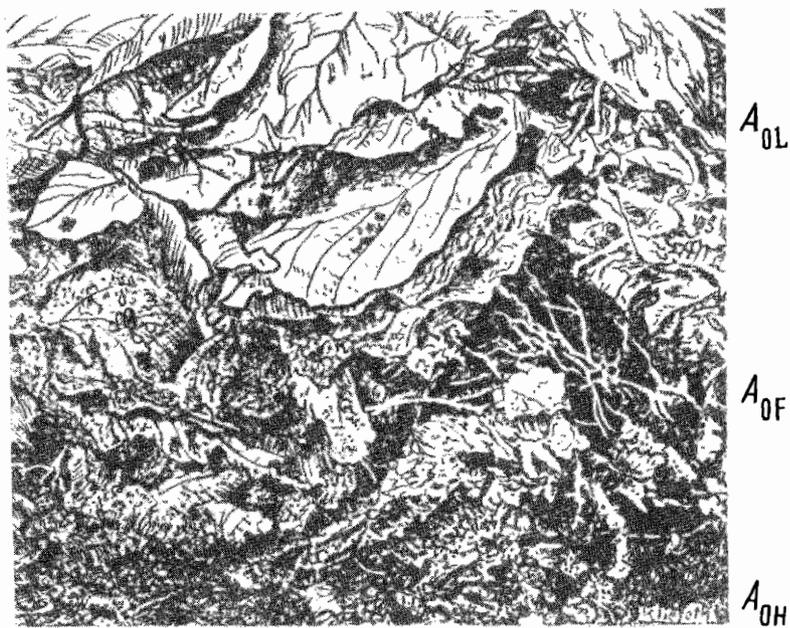


Рис. 1. Слои лесной подстилки  
 A<sub>OL</sub> – листовой опад; A<sub>OF</sub> – ферментативный слой; A<sub>OH</sub> – гумусовый слой [по Brauns, 1968].

масса корней составляет 1,5 кг/м<sup>3</sup> почвы [Афанасьева, 1966]. В зрелых дубняках вес мелких сосущих корней достигает 8,2 ц/га [Самойлова, 1968]. Сосущие корни живут до 2–3 месяцев, таким образом в течение года они полностью обновляются и составляют основную массу корневого опада [Федорова, 1968]. Приведенные цифры показывают, что в лесах опавшие зеленые части и древесина в подстилке являются главными пищевыми ресурсами почвенных сапрофагов.

Запас подстилки в лесах определяется как количеством опада, так и скоростью его разложения, зависящей в первую очередь от гидротермических условий. В северных областях при низкой температуре и избыточной влажности опад разлагается медленно и плохо минерализуется, там происходит интенсивное торфообразование. В тропических лесах темпы разложения и минерализации подстилки столь высоки, что опад не накапливается на поверхности почвы и подстилка там отсутствует. В заболоченных лесах северной тайги масса подстилки на порядок выше количества ежегодного опада – 455 ц/га. В дубравах Подмосковья запас подстилки составляет 63 ц/га, а в широколиственных лесах Молдавии – 49–66 т/га [Постолаке, 1976].

В районах умеренного и теплого климата разложение листового опада происходит в течение 2–4, а древесины – 4–8 лет. Скорость

разложения растительных остатков в большой степени зависит от степени участия животных в процессах деструкции. В лесной подстилке выделяются 3 слоя с разной степенью разрушения и гумификации растительного материала (рис. 1). В верхнем (A<sub>OL</sub> – собственно опад) слое растительные остатки полностью сохраняют свою структуру и у листьев покровы почти не повреждены. Внешние признаки разложения отсутствуют, листья рыхлая и сухая. Средний (A<sub>OF</sub> – ферментативный) слой состоит из размельченного опада (обломки листовых пластинок, объединенные жилки, древесные опилки), влажный, уплотненный. Между листьями имеются скопления экскрементов животных и грибной мицелий. Количество органического детрита зоогенного происхождения возрастает в нижней части слоя. Этот подгоризонт характеризуется высоким содержанием минерализованных продуктов разложения. Здесь сосредоточена масса мелких корешков растений, использующих легкогидролизуемые соединения. В нижней (A<sub>OH</sub> – гумусовый) слое наряду с неперевавшими частичками растительных тканей содержится большое количество аморфного детрита, перемешанного с минеральными частицами. В широколиственных лесах опад переходит во второй слой уже после первой зимовки на поверхности почвы. В течение следующей весны большая часть его превращается в почвенный перегной при активном участии животных – детритофагов и вовлекается ими в минеральные горизонты (рис. 2).

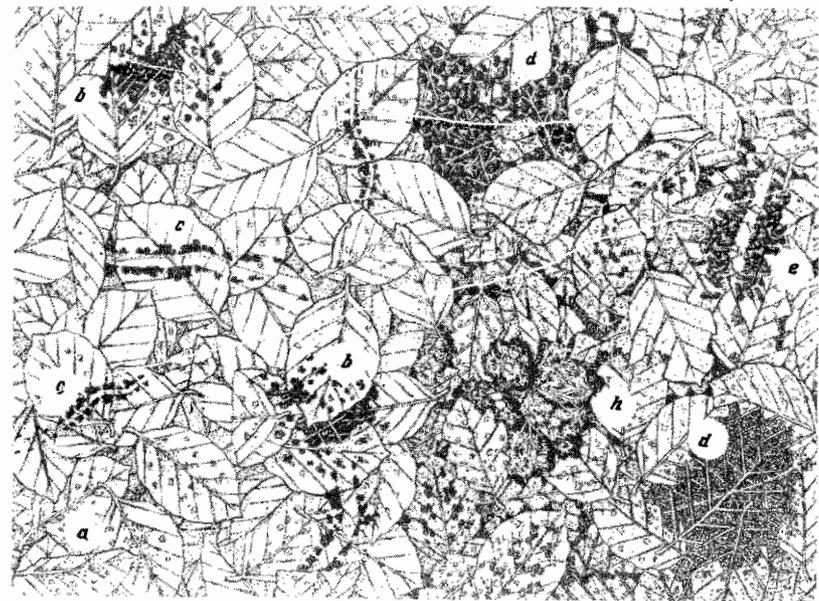


Рис. 2. Следы деятельности животных в листовой подстилке  
 Экскременты: a – коллембол; b – мелких личинок двукрылых; c, e – энхитрид и мелких дождевых червей; d – диплопод; h – копролиты червей *L. terrestris* [по Zachariae, 1965]

В степях масса растительного опада колеблется в пределах от 40 до 200 ц/га. При этом опад надземных частей составляет в луговых степях 50–60%, а в сухих — всего 30% [Родин, Базилевич, 1965]. Доля корней в фитомассе и опаде растений увеличивается по мере нарастания аридности климата. В луговых ассоциациях Аскания–Нова соотношение надземной фитомассы и корней составляет 1:8–1:32 [Шалыт, 1950]. В травянистых экосистемах процессы биогенного разложения смещаются в основном в минеральные горизонты почвы. Разложение и минерализация растительных остатков в степи происходят гораздо быстрее, чем в лесах.

В степном надземном опаде различают ветошь — отмершие сухие части растений, не потерявшие связи с корнями, и собственно подстилку — лежащие на земле разлагающиеся остатки. Количество ветоши и подстилки резко колеблется в разные сезоны. Динамика накопления и разложения опада в степях определяется гидротермическим режимом и существенно различается в разных типах местообитаний. Разложение травяного опада наиболее детально изучено на примере луговых степей Курской области [Семенова–Тяншанская, 1966]. Масса надземного опада составляет там осенью 74 ц/га, весной — 36 ц/га. Весной происходит некоторое накопление ветоши за счет отмирания перезимовавших частей растений. Этот же сезон характеризуется и наибольшей интенсивностью разложения (35–54% от исходного веса в опыте). В течение лета процессы разложения продолжают с постепенным замедлением. При участии всех групп сапрофильных организмов за лето разлагается до 80% опада. Осенью наблюдается массовое отмирание зеленых частей растений и накопление ветоши и подстилки постепенно превышает скорость разложения растительных остатков [Семенова–Тяншанская, 1966].

В степях активная жизнедеятельность животных–сапрофагов и микрофлоры на поверхности почвы возможна лишь во влажный период. Во второй половине лета опад и верхний слой почвы пересыхают. В разные годы темпы разложения опада коррелируют с количеством осадков [Курчева, 1971].

Основная масса корней степных растений, среди которых преобладают корневишные формы, сосредоточена в верхнем слое почвы до глубины 30 см [Шалыт, 1950; Свешникова, 1952, 1968]. Корни представляют наиболее существенный источник пищи сапрофагов в степях. У многолетних растений прирост молодых корней и отмирание старых протекают довольно интенсивно: мелкие корешки в 70–сантиметровом слое почвы полностью заменяются в течение четырех лет. В полевых опытах корни травянистых растений при закапывании в почву в нейлоновых сетках теряли за год 30–75% веса [Waid, 1974].

Разрушение тканей начинается еще в живых корешках фитопаразитами и ризофагами, минирующими корни. Большую роль в концентрации микроорганизмов, простейших и нематод вокруг корней играют выделения последних, содержащие сахара, аминокислоты, органические кислоты [Coleman, 1976]. После отмирания ткани кор-

ней перерабатываются сапрофагами, причем покровы, содержащие трудноперевариваемую пробковую ткань, разрушаются в последнюю очередь. Внутренность корней заполняется гумифицированным детритом, а после разрушения покровов он перемешивается с минеральной частью почвы [Гиляров, 1968б]. Поэтому корневые ходы отличаются на разрезах от окружающей почвы более темной окраской, что является результатом жизнедеятельности сапротрофных организмов внутри корней.

В пустынях масса корней в 5–8 раз превышает массу зеленых частей. В сероземных почвах надземная фитомасса составляет 2–7 ц/га, а корни — 90–120 ц/га [Родин, Базилевич, 1965]. Таким образом, основная масса растительных остатков локализована в минеральном горизонте почвы. Корневые системы растений в пустыне служат очагами концентрации беспозвоночных, утилизирующих живые и отмершие ткани и микрофлору. Корни травянистых растений полностью разлагаются в течение одного года при участии животных. Однако доступность для сапрофагов отмерших растительных остатков в пустыне ограничена относительно короткими влажными периодами. Поэтому большинство почвообитающих беспозвоночных в пустыне питается сочными живыми тканями [Гиляров, 1970а].

В тундрах опад корней также превышает опад надземных частей, масса которых составляет соответственно 700–800 ц/га и 40–50 ц/га в кустарничковых тундрах, 9–30 ц/га и 5–7 ц/га — в арктических [Родин, Базилевич, 1965]. В кустарниковых ассоциациях холодных полупустынь продукция корней втрое превышает продукцию надземной массы [Caldwell, Camp, 1974]. Разложение опада в условиях низкой температуры протекает крайне медленно, что приводит к накоплению растительных остатков и закреплению в них элементов питания.

В составе растительности типичных и арктических тундр преобладают листостебельные и печеночные мхи как по биомассе, так и по площади проективного покрытия. Лишь в местообитаниях лугового типа сосудистые растения имеют значительную биомассу. Например, на Аляске в таких участках фитомасса высших растений составляет 200 г/м<sup>2</sup>, мхов — 160 г/м<sup>2</sup>, лишайников — 10 г/м<sup>2</sup>, водорослей — 0,15 г/м<sup>2</sup> [Bunnell et al., 1975]. Лишайники и почвенные водоросли наряду с сосудистыми растениями потребляются многими почвенными беспозвоночными. Мхи относительно мало используются животными, о чем подробнее будет сказано ниже.

В табл. 2 показаны суммарные данные по химическому составу разных видов растительных остатков. Основными компонентами остатков сосудистых растений и мхов являются клетчатка и комплекс гемицеллюлоз, представляющие энергетические ресурсы для организмов–разрушителей. В древесине, листовом и хвойном опаде большое значение имеет также лигнин. Лигноцеллюлозный комплекс составляет структурную основу растительных тканей. Он разрушается при воздействии сложного комплекса живых организмов и

Таблица 2  
Основные химические компоненты растительных остатков [по М.М. Кононовой, 1963]

Группа растений, вегетативные части	Процент от сухого веса				
	воски, жиры смолы	белки	клетчатка	гемицеллюлозы, растворимые углеводы	лигнин
Многолетние бобовые травы					
корни	10-12	10-15	20-25	25-30	10-15
листья		12-20	15	10-12	5
Корни злаков	5-12	5-10	25-30	25-30	10-20
Листовой опад деревьев	3-5	4-10	15-25	10-20	10
Хвоя	20-25	5-7	20	15-20	15
Древесина	3-5	0,1-1	40-50	15-30	20-30
Мхи	-	5-10	15-25	30-60	-
Лишайники	-	3-5	5-10	60-80	8-10
Водоросли	-	10-15	5-10	50-60	-
Бактерии	-	40-70	-	Слизь	-

многократно подвергается ферментативной обработке в кишечнике животных и в почве. В структуре стенок растительных клеток различают целлюлозные микрофибриллы и пластический матрикс, состоящий из протопектинов и гемицеллюлоз. Лигнин является вторичным включением клеточных стенок наряду с кутином, восками и дубильными веществами. По мере развития и старения растительных тканей содержание лигнина в них увеличивается. Например, в молодых листьях дуба лигнин составляет 20,67%, а в опадающих - 29,66% [Ваксман, 1937].

Клетчатка представляет собой гомополимер  $\beta$ -D-глюкозы, включающий до 10 тыс. глюкозных остатков. Микрофибриллы состоят из сотен молекул клетчатки, связанных между собой водородными мостиками, поэтому структура их отличается чрезвычайной прочностью. Это определяет и высокую устойчивость лигноцеллюлозного комплекса в почве. Разрушение молекул клетчатки протекает в несколько этапов при воздействии целого комплекса целлюлоз [Reese et al., 1950]. В первой стадии фермент  $C_1$  преобразует нативную молекулу клетчатки в более подвижную форму без отщепления структурных единиц. Затем фермент  $C_x$  разрушает целлюлозную цепь с образованием дисахаридов типа целлобиозы. Последние под действием  $\beta$ -глюкозидазы расщепляются до глюкозы.

Гемицеллюлозы - гетерополимеры различных моносахаридов. Они разрушаются легче, чем клетчатка, с образованием пентозанов и декстрина. Гемицеллюлозы представляют собой целый комплекс соединений, строение которых изучено пока недостаточно. Они разрушаются в кишечнике многих почвенных животных при участии симбионтов, что было показано у термитов и ряда жуков-ксилофагов - Lyctidae, Scolytidae, Cerambycidae, Anobiidae [Parkin, 1940; Yokoe, Yasumasu, 1964]. Однако в подстилке и почве содержание клетчатки убывает скорее, чем гемицеллюлоз. Там происходит вторичное накопление пентозанов, синтезируемых микроорганизмами, и гемицеллюлоз, образующихся при разложении клетчатки [Соколов, Иваницкая, 1971].

Пектиновые вещества также относятся к высокомолекулярным полисахаридам. Они образуют комплексные соединения с клетчаткой (протопектины). Основной частью пектинов является  $\alpha$ -галактуроновая кислота. Эти соединения расщепляются комплексом пектиназ в несколько этапов, как и клетчатка. Многие почвенные сапрофаги обладают полным набором пектиназ, и пектин составляет у них существенную часть рациона. При его разложении нарушаются связи между растительными клетками, что стимулирует разрушение клетчатки.

Лигнин представляет собой продукт полимеризации ароматических и алифатических соединений, образующихся в процессе вторичного обмена. При этом лигнин сразу же выключается из обменных процессов. Молекулы лигнина весьма устойчивы к окислительным воздействиям. Этот компонент клеточных стенок разлагается в почве чрезвычайно медленно, его расщепление осуществляется лишь некоторыми группами базидиальных грибов [Частухин, Николаевская, 1969; Мирчинк, 1976; Käärik, 1974]. У почвенных животных ферменты, разрушающие лигнин, отсутствуют. В растительных тканях лигнин находится в сложном соединении с клетчаткой и различными включениями клеточных стенок. Высокое содержание лигнина тормозит и разложение других структурных компонентов. В хвойных лесах содержание лигнина в слое  $A_{OF}$  выше, чем в  $A_{OL}$ , что является результатом отставания темпов его разложения по сравнению с другими группами структурных соединений растительных тканей. Продукты окисления лигнина участвуют в формировании гумусовых веществ [Кононова, 1963]. Однако в условиях, где преобладают процессы минерализации и разложение растительных остатков протекает с высокой скоростью, содержание лигнина в почве быстро снижается [Соколов, Иваницкая, 1971].

Из прочих включений клеточной стенки особо следует отметить дубильные вещества, близкие по природе к фенолокислотам. Они не потребляются животными, а, наоборот, по свидетельству ряда авторов, оказывают на них репеллентное действие [Heath, King, 1964; Satchell, Lowe, 1967; Lophty, 1974]. Привлекательность растительных остатков для беспозвоночных возрастает по мере выщелачивания из них дубильных веществ. Среди последних выделяют группу

Таблица 3

Изменение содержания таннинов (в % от сухого веса) в опаде древесных пород в процессе разложения [по Satchell, Lowe, 1967]

Вид опада	Свежий опад	Выщелоченный опад
Лиственница	5,22	0
Сосна	3,19	0
Бук	2,26	0,10
Дуб	1,33	0,05
Ясень	1,22	0
Черешня	0,63	0,02
Лещина	0,52	0
Липа	0,45	0
Береза	0,33	0
Ольха	0	0

легкогидролизуемых и конденсированных соединений, не подвергающихся гидролитическому расщеплению. В подстилке наиболее распространенные соединения гидролизуемой группы - таннины, обладающие антисептическими свойствами. Особенно много их в древесной коре - 5-16% [Частухин, Николаевская, 1969]. В табл. 3 показано содержание таннинов в листовом и хвойном опаде разных древесных пород сразу после опадания и через 6 недель после выщелачивания на поверхности почвы.

Из некоторых видов опада таннины исчезают полностью. Но в буковой листве они остаются в значительном количестве, что, по-видимому, является одной из причин несъедобности этого опада для большинства почвенных сапрофагов. Разложение букового опада в лесу осуществляется преимущественно микрофлорой. В широколиственных лесах листва бука разлагается медленнее, чем опад сопутствующих пород - в течение 4-8 лет [Zachariae, 1965].

Легкогидролизуемые дубильные вещества выщелачиваются на первых этапах разложения из подстилки атмосферными осадками, а также окисляются почвенными ферментами. Специальные исследования разложения таннинов в лесу показали, что основными разрушителями их являются почвенные грибы [Gritke, Kunze, 1976].

Азотсодержащие соединения имеются в растительных остатках в весьма ограниченном количестве (особенно низко их содержание в древесине). Содержание азота в основном определяет питательную ценность органических остатков для сапрофагов: степень предпочтительности разных видов опада коррелирует у первичных разрушителей с содержанием азота [Dunger, 1958a, 1963; White, 1978]. В растениях белки концентрируются в плодах и семенах, где они синтезируются из аминокислот, поступающих из листьев и из транспортных

форм азота из корней. В стареющих листьях ускоряется распад белков до аминокислот одновременно с замедлением синтеза белков. Поэтому в опаде содержание белков и аминокислот весьма незначительно [Либберт, 1976]. В опавшей листве дуба количество азота составляет 1,67%, граба - 1,08, бука - 0,91% от сухого веса [Постолаке, 1976].

В растительных остатках азотсодержащие соединения утилизируются живыми организмами в первую очередь. В анаэробных условиях через 4 дня общее содержание аминокислот в большинстве опытов мало изменялось, а при аэробном разложении они полностью исчезали в течение суток [Nykvis, 1963].

Животные-сапрофаги проявляют избирательность по отношению не только к видам растительных остатков, но и к степени их предварительного разложения [Стриганова, 1971b, 1975b]. Специальные исследования динамики разложения и минерализации растительных остатков в почве начались еще в прошлом веке [Костычев, 1886]. Интенсивность разложения определялась по количеству легко растворимых органических соединений, коррелирующему со скоростью потери веса опада [Кравков, 1908; 1911; Шумаков, 1941; Ремезов, Погребняк, 1965]. Установлена также обратная зависимость между скоростью разложения и отношением C : N за счет минерализации органических соединений (клетчатка, гемицеллюлозы).

На первых стадиях разложения наибольшую роль играют процессы выщелачивания легко растворимых соединений атмосферными осадками и почвенной влагой. В дождевой воде, стекающей с листьев и стволов деревьев, содержится большое количество элементов минерального питания растений, а также сахаров, выделяющихся на поверхности листьев, и в экскрементах фитофагов. Количество сахаров в дождевой воде достигает 650 мг/м<sup>2</sup> [Boois et al., 1976]. Они быстро утилизируются грибами. Таким образом, выщелачивание начинается уже в живых тканях растений. В подстилке сосняков в водную вытяжку переходит 6,4% зольных веществ в подгоризонте A<sub>0L</sub>, а в A<sub>0F</sub> - 7,4% зольного остатка [Соколов, Иваницкая, 1971]. С увеличением степени разложения выход зольных и органических веществ в почвенный раствор снижается. В свежем опаде интенсивность выщелачивания почти не зависит от микробиальной активности [Nykvis, 1963].

Подробная характеристика процессов биогенного разложения растительного опада дана в работах Е.Н. Мишустина [1949], Н.Н. Виноградского [1952], Т.В. Аристовской [1965], В.Я. Частухина, М.А. Николаевской [1969], Л.С. Козловской [1976]. Микроорганизмы в первую очередь утилизируют аминокислоты и сахара. Уже через 2-4 недели после листопада микробиальная масса достигает пика, а затем снижается [Minderman, Daniels, 1967]. В этом периоде в микрофлоре преобладают неспороносные бактерии и плесневые грибы, затем они сменяются спороносными формами [Saito, 1956]. При этом элементы питания аккумулируются в плазме микроорганизмов и таким образом иммобилизуются. В первую очередь это касается

си азота и фосфора [Шумаков, 1941; Ausmus et al., 1976]. Животные, потребляя растительные остатки и развивающуюся на них микрофлору, содействуют высвобождению элементов питания [Edwards et al., 1970]. В частности, почвенные сапрофаги являются основными регуляторами скорости высвобождения азота и фосфора [MacBrayer, 1977].

Сапрофаги начинают питаться растительными остатками лишь после выщелачивания из них полифенольных соединений — через несколько недель или даже месяцев после опадания [Курчева, 1966]. В процессе мацерации растительных тканей и частичного разложения комплекса гемицеллюлозы и клетчатки в кишечнике животных растительный материал становится более доступным для вторичных разрушителей. В период активного питания сапрофагов в подстилке усиливается и микробная активность, достигающая второго максимума [Saito, 1956]. Результатом этого является интенсивная минерализация органических соединений. Часть продуктов окисления включается в процессы ресинтеза и гумификации. На этой стадии разложения в растительных остатках исчезает большая часть соединений, имеющих пищевую ценность для фитосапрофагов, и они становятся пищей детритофагов.

Микроморфологические исследования лесной подстилки показали, что превращение ее в почвенный детрит в условиях умеренного климата является в основном результатом деятельности животных. Эти процессы сосредоточены в ферментативном слое, где обитают и питаются представители почти всех групп первичных разрушителей — диплоподы, мокрицы, личинки типулид и бибионид; там же питаются и дождевые черви, потребляющие листовую опад [Zachariae, 1965].

На рис. 2 показаны следы пищевой активности сапрофагов в подстилке широколиственного леса: скелетированные листья и скопления экскрементов беспозвоночных разных групп. Животные в природных условиях наиболее активно потребляют листву, перезимовавшую на поверхности почвы.

В некоторых ксерофитных лесах или лесопосадках с низкой численностью первичных разрушителей последние успевают потреблять в первый год лишь часть опада. Значительная масса листвы остается неразрушенной, и в ней развиваются микробные процессы разложения. Еще через год такой опад становится несъедобным для сапрофагов, так как в нем выщелочена большая часть клетчатки и остаются преимущественно лигнизированные элементы. По нашим определениям, дубовый опад лесопосадок в полупустыне Закаспия через год сохранил менее 1% клетчатки. Личинки типулид, осуществляющие там в основном первичное разложение опада, потребляли его после второй зимовки, но усвояемость растительных тканей была столь незначительной, что явно не покрывала пищевые потребности насекомых. Первичные разрушители в лесной подстилке потребляют опад, пока в нем сохраняются гемицеллюлозы и клетчатка.

Древесина, включающаяся в лесную подстилку, обычно уже сильно разрушена грибами и ксилофагами. Подстилочные сапроксилофаги расщепляют в ней значительную часть клетчатки и пектинов. Однако в экскрементах животных остается много непереваренных частиц древесины с неразрушенной структурой, которые затем перерабатываются детритофагами. На последних этапах разрушения древесины специализированные сапроксилофаги сменяются типичными подстилочными и почвенными видами, потребляющими древесину наряду с листовым опадом [Мамаев, 1960].

В хвойных лесах комплекс первичных разрушителей беднее, чем в лиственных. В хвойном опаде в отличие от листового много восков и смол (см. табл. 2). Высокое содержание таннинов (см. табл. 3) является препятствием для потребления хвои многими животными. В таежной зоне основные первичные разрушители хвои — грибы. Но в районах умеренно влажного и теплого климата полифенолы и смолы быстро разлагаются в подстилке, и в разложении хвойного опада активное участие принимают дождевые черви [Wittich, 1953; Zachariae, 1967]. В хвойных лесах последовательность разрушения различных компонентов растительных тканей такая же, как в лиственных, но темпы его замедлены. В тайге численность сапрофагов в подстилке и верхнем слое почвы довольно высока, однако среди них преобладают микрофаги, избирательно потребляющие мицелий и споры разных видов грибов. Ткани хвойного опада потребляют лишь некоторые представители орибатид и личинки мух.

У почвенных сапрофагов почти отсутствуют трофические связи с мхами, что было отмечено еще Э.Г. Беккером [1947] на примере насекомых. Наиболее подробно был исследован комплекс разрушителей сфагновых мхов [Frankland, 1974]. Эффективными разрушителями остатков мхов являются грибы. Бактерии могут потреблять азотсодержащие соединения сфагнума только в присутствии симбиотических грибов. Поэтому остатки мхов разрушаются и минерализуются гораздо медленнее, чем опад других групп растений. Среди беспозвоночных лишь отдельные виды питаются тканями мхов, однако для некоторых из них нет достоверных данных о том, что они могут переваривать мхи. Причинами являются, во-первых, очень низкое содержание элементов питания (3–6%), во-вторых, несходство химической структуры основных компонентов [Частухин, Николаевская, 1969]. В молекулах клетчатки имеется много у-форм глюкозы [Frankland, 1974]. Молекулы лигнина в отличие от травянистых растений содержат значительно меньше метоксильных групп [Манская, 1954]. На основании химических анализов лигниновые компоненты в мхах рассматриваются лишь как "предшественники лигнина" [Кононова, 1963]. Лигноцеллюлозная основа мхов труднее разрушается ферментами микрофлоры по сравнению с сосуцистыми растениями, а в кишечнике животных эти соединения, по-видимому, вообще не расщепляются. Мхи характеризуются также высоким содержанием фенолов, которые не утилизируются микроорганизмами [Frankland, 1974].

Для многих сапрофагов основным пищевым объектом являются почвенные микроскопические грибы, составляющие значительную часть микробиальной биомассы в почве и подстилке. На опадающих листьях уже имеются споры грибов, развивающиеся после листопада при достаточной влажности. Через 2 месяца после листопада суммарная длина грибного мицелия достигает 1-2 тыс. м/г сухой листы [Jensen, 1974]. В слое 0-5 см дерново-подзолистых почв грибная биомасса составляет 5-32 г/м<sup>2</sup> [Мирчинк, 1976]. Животные проявляют избирательность в отношении почвенных грибов. В связи с этим групповой состав и численность животных, в частности микрофагов, являются факторами, определяющими соотношение отдельных групп грибов в растительных остатках.

Многие почвенные грибы, как и животные, являются первичными разрушителями растительных остатков. Например, в буковых парцеллах широколиственных лесов в верхнем слое подстилки доминирует грибное разложение, а в местах с грабовым и дубовым опадом - зоогенное [Стриганова, 1974]. Преобладание грибного разложения в буковом опаде связано с тем, что он малосъедобен для беспозвоночных. В подстилке большое количество грибов обитает в нижней части ферментативного слоя. Там же наблюдается и максимум численности грибоядных личинок двукрылых и жуков, а также микроартропод [Zachariae, 1965].

Некоторые сапрофильные беспозвоночные в качестве основного объекта питания используют почвенные водоросли [Штина, Голлербах, 1976]. В клетках и талломах водорослей отмечено весьма высокое содержание белков и растворимых углеводов (см. табл. 2), которые быстро усваиваются животными. В почве масса водорослей составляет 20-1500 кг/га, и они представляют важный резерв азота. Некоторые синезеленые водоросли способны к фиксации атмосферного азота. Формы с миксо- и гетеротрофным образом жизни хорошо усваивают минеральные соединения азота - нитраты и аммонийные соли, а также органический азот. Водоросли как пищевой объект почвенных беспозвоночных играют особенно важную роль в ландшафтах с сильно разреженным растительным покровом и дефицитом азота в почве (полярные и жаркие пустыни, первичные скальные почвы, места с антропогенными нарушениями почвенного покрова). Циклы развития водорослей отличаются эфемерностью, их рост зависит от влажности почвы. При выпадении осадков водоросли быстро всасывают влагу и начинают расти через несколько минут. В активные периоды они могут накапливать до 4,5 мг азота/м<sup>2</sup>/час [Henriksson, 1972]. Поэтому водоросли прежде всего утилизируются организмами с коротким циклом развития (простейшие, нематоды, коллемболы). Наряду с этим водоросли потребляются и перевариваются и многими другими сапрофагами вместе с остатками высших растений (дождевые черви, диплоподы, энхитреиды, моллюски).

Значительная часть органического вещества в почве входит в состав детрита. Последний представляет собой сложное биогенное

образование, включающее мельчайшие кусочки тканей с лигноцеллюлозным комплексом, остатки покровов животных, мертвые и живые бактериальные клетки и ресинтезированные органические соединения в виде органо-минеральных пленок (Ca- и Fe-гуматные), адсорбированных и химически закрепленных на поверхности минеральных частиц. Такие частицы способны слипаться и являются основой формирования водонепроницаемых почвенных агрегатов. В органическом детрите продолжаются процессы гумификации и минерализации. Детрит - малопитательная пища для животных, так как основные компоненты растительных тканей, содержащие элементы питания, большей частью использованы первичными разрушителями. Детритофаги питаются практически микрофлорой или продуктами микробиального разложения растительных и животных остатков. Кроме того, органическая часть почвенного детрита сильно "разбавлена" минеральными частицами, которые также заглатываются животными. В процессе пищеварения в кишечнике детритофагов происходит перемешивание органических и минеральных частиц, склеивание их слизистыми выделениями и обогащение микрофлорой.

Скорость трансформации растительного материала очень высока на поверхности почвы и низка в минеральных горизонтах. Некоторые исследователи предлагают использовать в условиях умеренного климата две различные временные шкалы для характеристики скорости разложения на поверхности почвы и в глубоких частях почвенного профиля. Если поверхностный слой отличается высокой динамичностью процессов трансформации органики, то минеральные слои - стабильностью соедождения органики и ее форм и замедленностью процессов минерализации за счет постоянного притока органического вещества в виде продуктов ресинтеза [Babel, 1972; Stout et al., 1976]. При переходе растительных остатков в минеральные горизонты в них остается мало подвижных соединений; органическое вещество становится более "консервативным" [Рунов, Соколов, 1958].

Радиоуглеродным методом было установлено, что в верхнем слое скорость полного разложения растительных остатков измеряется годами, а разложение органического детрита длится сотнями лет. Растительные остатки, переходя в почвенный детрит, включаются в иную систему трансформации органического материала, нежели в поверхностном горизонте. В нем скорость минерализации органического вещества сбалансирована со скоростью формирования стабильных органо-минеральных комплексов, формирующихся при активном участии беспозвоночных-сапрофагов.

Разлагающиеся органические остатки в почве представляют большое разнообразие трофических ниш для беспозвоночных сапрофильного комплекса. Последние используют и компоненты растительных тканей на разных стадиях их деструкции, плазму развивающихся в них микроорганизмов и остатки животных. Тем самым достигается наиболее полная аккумуляция элементов питания и энергии, заключенных в растительных остатках.

Главной особенностью органического компонента почвы является наличие постоянного обмена элементами и энергией между неживым органическим материалом и сапротрофными организмами, которые, умирая, в свою очередь пополняют запас мертвого органического вещества в почве и возвращают туда элементы питания. Таким образом, мертвый органический материал, составляющий источник жизни сапрофагов, оказывается весьма динамичной средой, характеризующейся непрерывными циклическими изменениями своего состава и физико-химических свойств. Эта специфика определяет разнообразие пищевых связей животных сапрофильного комплекса. Структура трофических сетей существенно различается в разных типах почв в зависимости от состава растительности, распределения растительной массы по почвенному профилю и условий разложения растительных остатков.

## ОБЗОР ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ОСНОВНЫХ ГРУПП БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-САПРОФАГОВ В ПОЧВЕ

В почвенной зоологии за последние 20 лет накоплен большой материал, позволяющий определить пищевые связи многих групп и видов сапрофагов, особенности их пищеварения и функции в разложении растительных остатков в почве. Трофологические исследования почвенных сапрофагов отличаются большим разнообразием методов. Для животных с различными типами питания, разных размерных групп используются специфические методы определения показателей пищевой активности.

В комплексе почвообитающих сапрофагов среди многоклеточных животных встречаются представители многих классов беспозвоночных. Ниже приводится обзор трофо-экологических особенностей отдельных групп сапрофагов. Обзор построен по таксономическому принципу и включает наиболее распространенные группы животных, связанных с почвой в течение всего жизненного цикла или в период развития питающихся стадий (личинки насекомых). Мы не останавливаемся на некоторых мелких группах (коловратки, тихоходки), не играющих заметной роли в процессах разложения. Порядок расположения групп в обзоре соответствует их положению в системе животного мира. Рассматриваемые группы неравноценны по своему таксономическому рангу — классы, отряды, семейства. Их объем определяется распространением сапрофагии и амплитудой экологического разнообразия животных в пределах разных таксонов.

### НЕМАТОДЫ - NEMATODA

В почве обнаружено до 5000 видов нематод. К ним относятся как свободноживущие настоящие почвенные формы, так и фитопаразиты, размножающиеся в почве. Биомасса нематод колеблется в пределах 9–230 мг/га и составляет 2% от общей зоомассы в почве [Meyl, 1961] и 90–99% от общей численности беспозвоночных. Их плотность измеряется миллионами на 1 м<sup>2</sup> и сильно варьирует в разных ландшафтах [Кирьянова, 1935; Кактыня, 1959; Соловьева и др., 1976; Stöckli, 1952; Meyl, 1961; Banage, 1963].

В почве и разлагающихся растительных остатках встречаются представители четырех отрядов: Rhabditida, Tylenchida, Chromadorida, Monopliida. Установлена специализация отдельных групп в отношении разлагающихся органических субстратов в почве: среди нематод

отмечены сшироксийдофаги [Rühm, 1956; Goodey, 1963; Wallwork, 1970], обитатели подстилки и экскрементов крупных животных. В почве обитает лишь небольшая часть современных форм, сохранивших ряд примитивных морфоэкологических признаков [Парамонов, 1962, 1968]. Почвенные нематоды широко распространены во всех природных зонах земного шара — от жарких до полярных пустынь. Они способны переносить длительное воздействие неблагоприятных погодных условий в неактивном состоянии, отличаются короткими циклами развития и могут быстро "накапливаться" в очагах разложения растительных остатков. Почвенные нематоды — активные регуляторы численности сапротрофных микроорганизмов. В ряде случаев они оказываются возбудителями гнилостных процессов и открывают путь для фитопатогенной микрофлоры в растительные ткани. Таким образом, трофическая активность нематод может способствовать началу микробиального разложения подземных органов растений и их отмиранию.

Среди нематод выделяют ряд трофических групп по характеру строения и функционирования их ротовой полости и кишечника и по избирательности в отношении пищевых объектов. В настоящее время в литературе имеется несколько трофических классификаций нематод, предложенных разными авторами на основании изучения трофических и топических связей животных и экспериментального исследования питания нематод в лабораторных культурах. Первая классификация была создана О. Нильсеном, разделившим трофические группировки по признаку механического состава пищи [Nielsen, 1949]: 1) потребители жидкой пищи с вооружением ротовой полости в виде копыя или стилета (Tylenchida, Dorylaimoidea); 2) потребители мелких частиц, взвешенных в воде, — бактерий и одноклеточных водорослей с невооруженной ротовой полостью (большинство свободно живущих нематод); 3) потребители крупных организмов — простейших, нематод, коловраток. Это хищники с зубчиками и перетирающими пластинками в ротовой полости (виды Mononchus, Choanolaimus, Tripyla); 4) нематоды с неопределенной пищевой избирательностью (Monchystera, Prismatolaimus).

В более поздних классификациях [Stöckli, 1952; Banage, 1963; Yeates, 1967; Wasilewska, 1971] выделяются особенности пищевых связей с различными компонентами почвенной биоты. Предложенные разными авторами схемы включают хищников, фитофагов, сосущих живые ткани подземных органов растений, а также потребителей почвенной микрофлоры, разделяемых обычно на 2 группы в разных сочетаниях. Например, в некоторых случаях нематоды — потребители грибов объединяются с фитофагами, а к микрофагам относятся альго- и бактериофаги [Banage, 1963]. В других классификациях отдельно рассматриваются бактериофаги, а микро- и альгофаги объединены в общую группу [Stöckli, 1952; Yeates, 1967]. А. Штекли выделял, кроме того, еще группу потребителей разлагающейся органики — детритофагов.

На рис. 3 представлена схема трофической классификации нематод

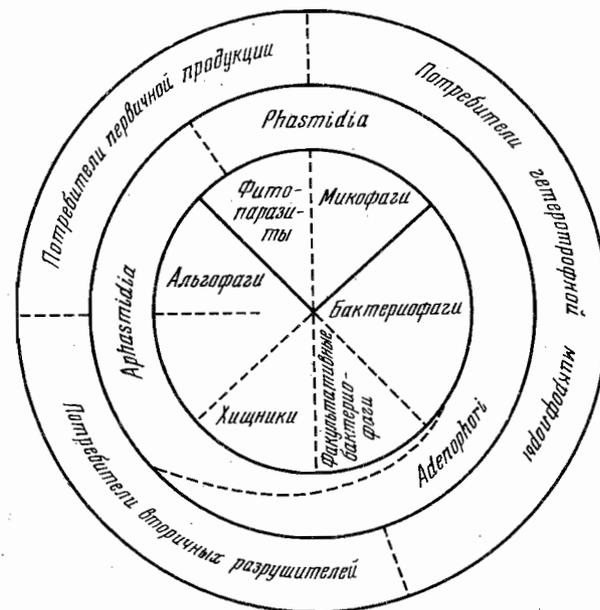


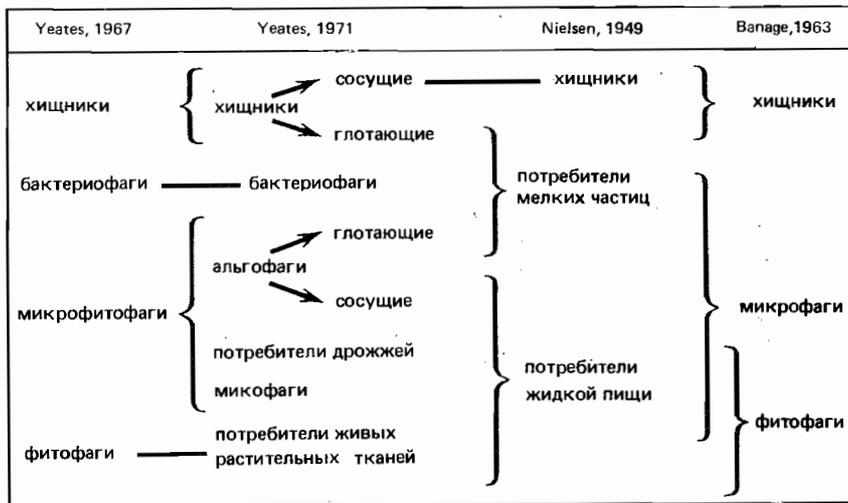
Рис. 3. Классификация пищевых режимов нематод по Твинну [по Twinn, 1974]

Д. Твинна [Twinn, 1974], в которой отмечены пищевые режимы нематод и место отдельных групп в детритной трофической цепи. Все эти классификации весьма условны, так как у нематод в пределах одного семейства наблюдается большое разнообразие пищевых объектов. Даже представители одного вида легко меняют пищевые объекты в разных условиях, что наблюдалось в лабораторных культурах. Установлено, что *Dorylaimus ettersbergensis* питается водорослями, бактериями, простейшими, мелкими нематодами, гифами грибов и корневыми соками [Hollis, 1957]. Среди *Dorylaimidae* имеются и другие формы, питающиеся как растительными, так и животными организмами, и даже специализированные хищники, потребляющие энхитреид (*Nygolaimus*). Представители *Diplogasteridae* также могут менять свои пищевые режимы. Например, *Mononchoides potohiku's* хорошо разводится на бактериальных культурах, но способен и к факультативному хищничеству [Yeates, 1969].

Особенно трудно разграничить формы нематод, потребляющие почвенные водоросли и сапротрофные микроорганизмы. Альгофаги выделяются в особую группировку по признаку высокого содержания в их кишечнике хлорофилловых зерен [Nielsen, 1949]. Однако одни и те же формы из разных мест могут сильно различаться в этом отношении. Например, представители *Monhystera* во влажных местообитаниях с высоким обилием водорослей ведут себя как специализированные альгофаги, а в более сухих участках они питаются бактериями. Лишь немногие почвообитающие нематоды имеют четко

Таблица 4

Трофические группы и типы питания почвенных фитонематод [по Yeates, 1971]



ограниченные пищевые связи. Например, *D. destructor* является паразитом клубней картофеля, а виды *Aphelenchoides* культивируются только на почвенных грибах [Twinn, 1974]. Специализация в отношении определенных видов растительных объектов характерна более для паразитических форм. У настоящих сапрозойных нематод пищевые связи, как и у других почвообитающих беспозвоночных-сапрофагов, более широкие, что определяется гетерогенностью и высокой динамичностью почвенной органики.

Набор пищевых объектов у нематод в большой степени зависит от способа приема пищи (типа питания). Ротовая полость, особенно у свободно живущих почвенных форм, имеет многочисленные морфофункциональные модификации. Среди нематод выделяют по типу питания колющие, сосущие, кусающие, глотающие, схватывающие и скребущие формы [Wieser, 1953]. Поэтому для определения характера трофических связей того или иного вида нематод большое значение имеет тип их питания. Пользуясь делением на "сосущие" и "глотающие" формы, Йэтс пересмотрел существующие трофические классификации нематод, в том числе и свою, и отдал предпочтение системе О. Нильсена, в которой основным признаком были механические свойства пищи [Yeates, 1971]. Сравнение разных классификаций представлено в табл. 4.

Для понимания путей пищевой специализации нематод, которая привела к кардинальным морфофункциональным изменениям их пищеварения и обеспечила этим животным переход из почвы в растительные ткани, наиболее информативной и логичной является экологическая классификация, разработанная А.А. Парамоновым [1952, 1962] и отражающая основные направления эволюции данной группы.

А.А. Парамонов выделяет 4 группы нематод: эусапробионты, девисапробионты, параризобионты и фитогельминты. Из них все группы включают почвенные формы, входящие в состав комплекса сапрофагов и участвующие в передаче энергии по детритной пищевой цепи.

Наибольшее число нематод, связанное с разлагающимися в почве растительными тканями, относится к группе эусапробионтов, или типичных сапробиотических нематод. Они связаны трофическими отношениями с гнилостными микроорганизмами. В процессе разложения растительных тканей наблюдаются сукцессионные изменения комплекса эусапробионтов, сопряженные с сукцессией микрофлоры. К ним относятся *Rhabditidae*, *Diplogasteridae* и виды *Chelobius*. Эусапробионты питаются мелкими частицами, взвешенными в воде с растворенными в ней продуктами разложения растительных тканей. Плотные частички растительного материала перетираются в кишечнике лопастями клапана и прессуются [Doncaster, 1962]. Эусапробионты заглатывают водную суспензию, образующуюся в гниющем растительном материале. Относительно малая концентрация пищевых частиц определяет высокую величину пищевых рационов этих нематод. Эусапробионты проявляют избирательность по отношению к стадиям разложения растительного материала по признаку их обводнения и заселяют их при определенном осмотическом давлении [Stöckli, 1952]. Основная их пища — бактерии. Многие виды имеют короткие циклы развития — несколько суток, что рассматривается как адаптация к субстрату, быстро меняющему свои свойства [Парамонов, 1962].

Девисапробионты питаются микроорганизмами и соками корневых клеток. Ряд видов потребляет содержимое клеток почвенных водорослей и грибных гиф. Потребление живых растительных тканей — вторичный пищевой режим. К этой группе относятся семейства *Rapagolaimidae*, *Cephalobidae* и частично *Plectidae*. У них ротовое отверстие неравномерно склеротизовано, и нематоды могут разрывать кутикулу растительных клеток.

В группе параризобионтов к сапрозойным формам относятся представители семейств *Alaimidae*, *Monhysteridae*, *Chromadoderidae*. Они питаются водорослями, бактериями, мицелием гифов и содержимым корневых клеток [Суменкова, 1971]. У фитопаразитических параризобионтов имеется вооружение в виде стилета, и они всасывают только жидкую пищу. Питаются соками корней и грибным мицелием.

Параризобионты концентрируются в ризосфере растений, но в трофическом отношении связаны преимущественно с простейшими, обитающими на корнях, грибами и водорослями в ризосфере.

Группа фитогельминтов в соответствии со своим названием включает в основном специализированных паразитов растений. Но и здесь имеются виды нематод, связанные с сапротрофными почвенными организмами. Ряд форм фитогельминтов являются микофагами. Они концентрируются в очагах развития грибов. К ним относятся

представители Aphelenchidae, Aphelenchoididae, Tylenchidae и Neotylenchidae. Это специализированные формы, проявляющие четкую избирательность в отношении видов и групп грибов и высасывающие содержимое из гиф. Микогельминты относятся к эктопаразитическим фитогельминтам, которые рассматривались А.А. Парамоновым [1962] как исходное звено развития фитопаразитизма. С микогельминтами эволюционно связаны эктопаразиты корневой системы растений.

Взаимоотношения нематод и грибов имеют большое значение для развития процессов деструкции в почве. При этом обе группы организмов взаимно служат пищевыми объектами одна для другой. Среди грибов многие формы гифомицетов специализированы к питанию почвенными нематодами и имеют специальные приспособления для ловли своей добычи в виде слизистых клейких сетей [Duddington, 1955]. Пищевая деятельность нематод, питающихся грибами, является фактором регуляции группового состава грибной флоры в ризосфере растений.

Избирательность нематод-микофагов в отношении видов грибов исследовалась в лабораторных условиях при выращивании популяций нематод на грибных пленках. В опытах с *Ditylenchus destructor* было установлено, что они успешно развивались на 64 штаммах грибов из предложенных 115. Таким образом, нематоды в природных условиях могут использовать для питания широкий круг объектов. Как правило, они потребляют лишь молодые гифы и не питаются на старых грибных культурах. Очевидно, выделения грибов оказывают на животных репеллентное действие. *Aphelenchus avenae* предпочитает паразитические грибы, поселяющиеся на корнях растений — *Rhizoctonia solani*, *Periconia* sp., *Verticillium* sp., *Fusarium*, *Thielaviopsis*, *Pyrenochaeta*, *Sclerotium*, *Armillaria*. На грибах *Penicillium* и *Aspergillus* эти нематоды развивались не так активно [Суменкова, 1971].

У нематод со смешанным питанием грибами и соками корней наблюдается тенденция к настоящей сапрофагии, т.е. потреблению клеток отмерших растительных тканей. Например, *Tylenchus emarginatus* могут высасывать клетки корней хвойных деревьев, уже затронутые разложением.

У фитонематод кишечный тракт дифференцирован на переднюю, среднюю и заднюю кишку. Кишечник образует совершенно прямую трубку. В передней кишке различают ротовую полость (стома) и пищевод. Ротовая полость ограничена спереди подвижными губами, число и форма которых варьируют у разных групп нематод в зависимости от характера их питания. Морфология стомы отличается у форм, заглатывающих водную суспензию и сосущих растительные соки. Нематоды с неизбирательным питанием, как правило, не имеют "вооружения" в ротовой полости. У форм, питающихся крупными одноклеточными и многоклеточными организмами, имеются зубчики и онхи, участвующие в захвате подвижной пищи и разрывании клеточных стенок жертв. В процессе приспособления к питанию жидкой пищей у нематод развиваются выдвигающиеся колюще-сосущие орга-

ны — копле (одонтостиль) у *Dorylaimoidea* и стилет (стоматостиль) — у *Tylenchida*. Эти образования гомологичны стоме, хорошо выраженной у представителей *Rhabditidae* [Парамонов, 1962, 1968].

Пищевод у нематод имеет радиальную мускулатуру. У ряда форм он соединяется со средней кишкой при помощи клапана, мускулистые стенки которого участвуют в перетирании пищи у нематод, заглатывающих микробные клетки или частички аморфного детрита. У нематод, питающихся соками растений, задний отдел пищевода превращается в железистый орган, там формируются эктоферментные железы. Они открываются в стома или передние отделы пищевода [Мюге, 1958а,б; Парамонов, 1962]. У представителей *Neotylenchidae* железы расположены либо компактно в тканях пищевода, либо в полости тела в виде лопастей, прилегающих снаружи к кишечнику [Суменкова, 1975].

Средняя кишка у некоторых нематод дифференцирована на желудочек, имеющий вид расширения в передней части средней кишки, и тонкую кишку. Формирование желудочка рассматривается как адаптация к увеличению всасывающей поверхности. В средней кишке заканчивается переваривание пищи и происходит всасывание продуктов пищеварения и накопление питательных веществ. У многих нематод пищеварение внекишечное [Парамонов, 1962].

Развитие самостоятельной ферментативной активности у нематод в процессе эволюции было одним из основных факторов, определивших пути пищевой специализации этих животных, приведшей к формированию колюще-сосущего ротового аппарата и переходу нематод от свободного образа жизни к фитопаразитизму.

Нематоды с неизбирательным питанием и преимущественные бактериофаги отличаются очень низкой пищеварительной активностью. Они потребляют лишь легкоусвояемые продукты метаболизма микрофлоры. Таким образом, нематоды используют ферментативную активность бактерий, расщепляющих углеводы, белки, протопектины. В трофическом отношении они полностью зависят от деятельности бактерий [Hirschmann, 1952]. Поэтому многие микросапробиотические нематоды и привлекаются к очагам интенсивного разложения органики, где обильно развиваются микроорганизмы. Эти очаги в почве создаются в скоплениях растительных остатков и в ризосфере.

Типичными потребителями продуктов микробного гидролиза являются представители *Rhabditida*. Многие виды хорошо культивируются на асеничной среде, где потребляют растворенные в воде неорганические соединения. Поэтому в литературе неоднократно высказывалось мнение, что нематоды — эусапробиоты, относящиеся к группировкам бактериофагов и детритофагов, на самом деле не переваривают ни микробные клетки, ни частички аморфного детрита. Источник их питания — вода, сахара, пептоны, полипептиды, аминокислоты, аммиак. В лабораторных условиях такие виды, как *Rhabditis aspersa*, хорошо развивались на поли- и трипептидах, а *Rh.longicauda* и *Rh.brevispina* — на дипептидах [Мюге, 1958а,б]. Эта точка зрения подтверждается и тем, что в экскрементах рэбди-

тид из лабораторных культур были найдены живые бактериальные клетки [Nielsen, 1949]. Живые бактерии обнаружены также в кишечниках *Entomolaimus*, *Rhabdolaimus*, *Monhystera*, *Plectus*, *Wilsonema*, *Bunonema* [Yeates, 1971]. Имеются данные, что сапробиотические бактерии хорошо развиваются лишь на средах с живыми бактериями и перестают расти на стерилизованных средах.

Таким образом, у рабдитид связи с бактериями имеют скорее не трофический, а симбиотический характер. Нематоды выступают здесь как вторичные разрушители растительных остатков в почве, использующие продукты жизнедеятельности микрофлоры.

У представителей *Cephalobidae* и *Diplogasteridae* установлено наличие собственной эктоферментативной активности. Они имеют настоящие трофические связи с сапротрофными микроорганизмами. У ряда форм эктоферменты появляются лишь в половозрелой стадии и отсутствуют у личинок, питающихся как рабдитиды [Mjoge, 1958a, б]. У девисапробионтов обнаружена целлюлаза; у представителей *Cephalobus*, *Panagrolaimus*, *Chiloplacus*, *Acrobeloides* найдены амилаза и липаза [Судакова, Шубина, 1965]. У фитонематод активность целлюлазы очень значительна [Deubert, Rohde, 1971]. Специализированные микофаги имеют хитиназу и целлюлазу. Хитиназа найдена также у некоторых специализированных фитопarasитов. Это свидетельствует о том, что их ближайшие предки были связаны с грибами. Фитопarasиты, очевидно, эволюционно связаны с грибами [Tracy, 1958; Парамонов, 1968].

Количественные аспекты питания нематод мало разработаны. Период переваривания пищи у них составляет всего 3 мин. Учет количества потребляемой пищи очень сложен. У нематод, высасывающих содержимое клеток, можно сосчитать количество опустошенных клеток под микроскопом. Например, *Ditylenchus destructor* за один прием может опустошить до пяти грибных гиф [Anderson, 1964]. Среди микофагов различают две группы по скорости переваривания пищи. Одни формы прокалывают стенки гиф и внедряются внутрь в течение нескольких секунд [Fisher, Evans, 1967], другие — всасывают одну гифу за 1–1,5 ч [Hechler, 1962; Anderson, 1964; Doncaster, 1966]. К быстрососущим формам относятся *A. avenae*, *Paraphelenchus acontiodes*, к медленнососущим — *D. myceliophagus*, *D. destructor*, *Neotylenchus*.

У нематод одним из основных конечных продуктов белкового обмена является аммиак. В незначительных количествах выделяют мочевина, мочевая кислота, аллантоин, креатинин, у некоторых форм происходит синтез аминокислот [Rothstein, 1963; Twinn, 1974]. Суточное выделение азота составляет 2–4% от общего содержания его в теле животных [Myers, Krusberg, 1965].

В комплексах почвообитающих нематод потребители микрофлоры занимают доминирующее положение. В общей сложности нематоды съедают в почве огромную массу микроорганизмов; например, в луговых почвах Дании они утилизируют до 800 кг/га микробной массы, содержащей около 200 кг азота [Nielsen, 1961].

Значение нематод в процессах деструкции состоит преимущественно в регуляции группового состава микрофлоры и ускорении микробной сукцессии. Микофаги способствуют замене грибной фазы разложения бактериальной и препятствуют изъятию грибами элементов питания из разлагающихся растительных остатков. У фитопarasитов также наблюдается большой побочный эффект: они "открывают ворота" для проникновения микробной инфекции внутрь растительных тканей, разрушая покровы корней. В результате их деятельности изымается значительно большая фитомасса, чем то количество растительных тканей, которое они могут утилизировать. При оценке роли нематод в комплексах сапрофагов необходимо детальное исследование трофических связей доминирующих групп, что позволяет определить место тех или иных форм в трофических цепях.

## ЭНХИТРЕИДЫ - ENCHYTRAEIDAE

Энхитреиды — семейство малощетинковых червей, включающее почвенные и полуводные формы. Известно более 500 видов, широко распространенных в почвах умеренного пояса. Однако фауна энхитреид изучена далеко не полностью, что послужило одной из причин слабой изученности и трофических связей этих животных.

Энхитреиды особенно многочисленны в лесных почвах, под пологом древесной растительности распространяются и в аридные области. В районах бореального и умеренного климата они встречаются и в открытых местообитаниях — на лугах, пахотных почвах, в тундровых ландшафтах [Сент-Илер, 1938; Курт, 1961; Арнольди и др., 1971; Тишлер, 1971; Гиляров, Чернов, 1975]. В полярной пустыне энхитреиды — одна из доминирующих групп: в мохово-лишайниковых местообитаниях их биомасса составляет 3,8–7,8 г/м<sup>2</sup> при общей биомассе 11,5–13,0 г/м<sup>2</sup> [Chernov et al., 1977]. В хвойных лесах численность энхитреид составляет 134 тыс. экз./м<sup>2</sup> и биомасса 10,5 г/м<sup>2</sup>, на лугах — 25–200 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 10,8–35,0 г/м<sup>2</sup>, в заболоченных почвах — 290 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 53 г/м<sup>2</sup> [O'Connor, 1957; Peachey, 1963; Dash, Cragg, 1972]. В почве распределение энхитреид отличается высокой мозаичностью, что обусловлено перепадами влажности. Оптимальная влажность для их нормального развития 50–96% [Abrachansen, 1971, 1972].

Энхитреиды многочисленны в литоральной зоне на морских побережьях. Они концентрируются там в скоплениях разлагающихся водорослей и являются их активными разрушителями [Strenzke, 1963]. На северном побережье Кольского п-ова в супралиторальной зоне плотность их составляет в почве 65 экз./м<sup>2</sup>, а в скоплениях водорослей измеряется десятками в 1 г субстрата [Стриганова, 1973].

В лесах умеренного пояса у энхитреид наблюдаются пики численности в конце лета или осенью [Nielsen, 1955; O'Connor, 1957; Peachey, 1963; Springett, 1970]. Различные виды четко различаются по характеру вертикального распределения в почве. Например,



Рис. 4. Почвенный детрит в кишечнике энхитреид

*Cognettia* наиболее многочисленны в подстилке, *Marionina* — в гумусовом горизонте, *Achaeta* — в минеральном слое почвы [O'Connor, 1967].

Энхитреиды потребляют органический детрит и микрофлору. Некоторые могут хищничать, потребляют водоросли, однако приуроченность этих беспозвоночных к скоплениям разлагающихся растительных остатков позволяет рассматривать сапрофагию как исходный и основной способ питания в данной группе.

Кишечник энхитреид дифференцирован на глотку, пищевод, мышечный желудок, среднюю и заднюю кишку. На уровне глотки имеются 3 пары септальных слюнных желез, секрет которых обладает сильной щелочной реакцией. Энхитреиды размягчают пищу перед заглатыванием [Stephenson, 1930; Kühnelt, 1961]. Внекишечная обработка пищи необходима, очевидно, для нейтрализации кислой реакции почвенного детрита. В кишечном тракте происходит мацерация растительных тканей и полное разрушение клеточной структуры [Zachariae, 1965]. На основании любезного сообщения Л.М. Семеновой установлено, что в кишечнике энхитреид секретруется мембрана, играющая, вероятно, защитную роль. Средняя кишка имеет четкую форму с округлыми расширениями внутри каждого сегмента (рис. 4). Со спинной стороны развит тифлозоль, увеличивающий поверхность эпителия.

Состав кишечных ферментов исследовали у четырех видов энхитреид. У них обнаружен большой набор карбогидраз:  $\alpha$ -глюкозидазы (мальтаза, сахараза, трегалаза),  $\beta$ -глюкозидазы (целлюбиаза, салициназа),  $\alpha$ - и  $\beta$ -галактозидазы и из полисахараз — амилаза

[Nielsen, 1962]. Энхитреиды не могут самостоятельно переваривать клетчатку, но расщепляют промежуточные продукты ее микробиального разложения — целлобиозу и трегалозу. Следует отметить, что у энхитреид не найдена хитиназа, характерная для потребителей почвенных грибов. Однако в кишечниках энхитреид содержание грибных гиф обычно велико.

Первые исследования питания энхитреид предприняты в 20-х годах [Jegen, 1920]. Предполагалось, что эти животные "проедаются" сквозь почву и переваривают органические частицы. Однако микроскопические исследования кишечника отдельных видов энхитреид показывают наличие избирательности в отношении разных компонентов органических остатков. В настоящее время выделены 3 экологические группы [Zachariae, 1964]: 1. Обитатели листового опада, питающиеся микрофлорой, развивающейся в листе, пылью, экскрементами коллембол. Это преимущественные микрофитофаги. 2. Обитатели ферментативного слоя подстилки, питающиеся преимущественно экскрементами крупных беспозвоночных-сапрофагов — копрофаги. В широколиственных лесах эти формы концентрируются в местах высокой численности личинок типулид и диплопод. 3. Обитатели гумусового слоя почвы, питающиеся органическим детритом. Это малоизбирательные формы, которые заглатывают и органические и минеральные частицы. В экскрементах энхитреид не обнаруживается кусочков растительных тканей с клеточной структурой. Таким образом, эти вторичные разрушители полностью заканчивают разрушение стенок растительных клеток (детритофаги).

Экскременты энхитреид представляют собой конгломераты органических и минеральных частиц, скрепленных слизью, обильно выделяющейся в среднем отделе кишечника этих сапрофагов. Эти экскременты отличаются высокой водопрочностью и в этом отношении напоминают экскременты дождевых червей [Kubiena, 1938].

В околородных местообитаниях энхитреиды питаются преимущественно водорослями, грибами и бактериями [O'Connor, 1967]. В прибрежных местообитаниях *Lumbricillus lineatus*, *L. rivalis*, *Enchytraeus albidus* питаются разлагающимися водорослями и быстро превращают их в гумусированную массу. На побережьях энхитреиды могут питаться и как некрофаги. Например, скопления *E. albidus* были обнаружены вокруг трупов рыб и птиц на берегу. Эти черви питались жидкими продуктами разложения животных тканей [Kühnelt, 1961]. Однако не исключено, что в данных случаях энхитреиды потребляли микрофлору, развивающуюся на трупах.

Скопления энхитреид в почве обнаружены также вокруг корней травянистых растений, зараженных нематодами. Энхитреиды питаются нематодами и проникают вслед за ними внутрь зараженных корней [Jegen, 1920]. В вегетационных опытах при внесении энхитреид в почву разрушение корней растений, зараженных нематодами, приостанавливалось.

Избирательность энхитреид в отношении различных видов пищи исследовалась на примере трех видов, распространенных в почве

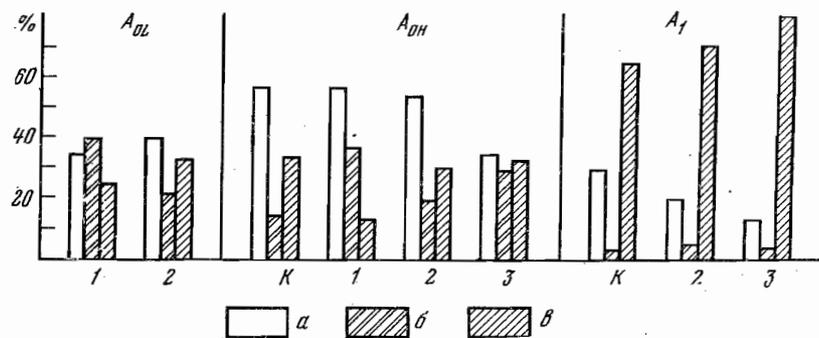


Рис. 5. Содержимое кишечника энхитреид, обитающих в разных слоях подстилки и почвы [по O'Connor, 1967]

1 - *C. cognettii*; 2 - *M. cambrensis*; 3 - *A. eiseni*. а - остатки опада; б - гифы грибов; в - минеральные частицы; К - контроль

ельников, - *Cognettia cognettii*, *Marionina cambrensis*, *Achaeta eiseni* [O'Connor, 1957]. На поперечных срезах кишечника энхитреид определяли соотношение остатков высших растений, грибных гиф и кристалликов кремнезема. Это соотношение сопоставляли с относительными количествами данных компонентов в соответствующих горизонтах гумусового профиля, из которых были собраны энхитреиды. Результаты определений представлены на рис. 5. У *Achaeta* и *Cognettia*, основная масса представителей которых обитает в гумусовом слое, содержание грибного мицелия вдвое выше, чем в окружающей почве. *Achaeta*, очевидно, избегает заглатывать ткани растительных остатков, содержание которых в кишечнике червей значительно ниже, чем в почве. Возможно, что это в какой-то мере определяет низкую численность данного вида в подстилке, где остатки высших растений преобладают. В минеральном слое разница в содержании растительных остатков в почве и кишечнике *Achaeta* выражена еще больше. У *Marionina* соотношение органических и минеральных компонентов в кишечнике такое же, как в почве. Очевидно, у этого вида избирательность не выражена и животные одинаково способны к перевариванию грибных гиф и органического детрита. У *Cognettia* проявляется некоторое предпочтение грибного мицелия, содержание которого в кишечнике червей выше, чем в гумусовом слое.

В лабораторных условиях энхитреид выращивали на моноксеничных культурах *Escherichia coli* на агаре. На этой культуре содержали *Enchytraeus fragmentosus*, которые размножались бесполом путем делением. Ряд поколений *E. fragmentosus* успешно развивался на этой культуре при добавлении к агару крупинки овса [Dougherty, Solberg, 1960]. Этот же вид энхитреид успешно разводили в аксеничной культуре - на агаре с добавлением экстракта печени [Dougherty, Solberg, 1961]. Эти опыты показывают, что энхитреиды могут использовать для питания широкий круг органических соединений. В природных условиях они утилизируют продукты разложения растительных тканей микроорганизмами и переваривают отмершие и живые

микробные клетки. Заглатывая и пропуская через свой кишечник растительные остатки, энхитреиды усваивают растворимые углеводы и азотсодержащие соединения.

В кишечнике энхитреид наблюдалось увеличение численности микрофлоры, в первую очередь актиномицетов и споровых форм бактерий, разлагающих клетчатку [Козловская, 1976]. Именно поэтому в организме энхитреид и происходит окончательное разрушение клеточной структуры. Продукт микробного разложения клетчатки - целлюбиоза переваривается энзимами червей. Кроме того, в кишечнике энхитреид активируются аммонифицирующие микроорганизмы, использующие минеральные формы азота. Это соответствует результатам наблюдений о потреблении этими животными сильно разрушенной и минерализованной органики. В литературе имеются данные о потреблении энхитреидами некоторых видов листового опада. В лабораторных условиях черви скелетировали листья клена, белого бука, лещины [Schaeferberg, 1950]. Однако участие этих беспозвоночных в первичном разрушении опада не имеет существенного значения в природных условиях. Возможность потребления листовых тканей энхитреидами зависит от состава микрофлоры и характера предварительного микробного разрушения листьев. Черви могут скелетировать в лаборатории лишь отдельные листья некоторых видов опада. В подстилке лесов первичное разрушение листового опада осуществляется практически крупными животными, с которыми энхитреиды не конкурируют.

Отношения энхитреид с почвенными грибами исследовались в полевых и лабораторных опытах в Канаде [Dash, Cragg, 1972]. В лесную подстилку закладывали "грибные ловушки" - блоки, вырезанные из агаризованных культур определенных видов почвенных грибов. Через неделю эти блоки вынимались из подстилки, найденные в них животные идентифицировались под микроскопом. В качестве ловушек использовались грибы, распространенные во всех слоях гумусового профиля, - *Scutospora*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Phaelomycetes*. В ловушки попало в общей сложности около 3000 беспозвоночных, включая нематод. Энхитреид всего 97 особей: 54 энхитреиды собраны в ловушках с *Scutospora* и 43 - с *Cladosporium*. В контрольных ловушках со стерилизованной агаризованной средой энхитреиды полностью отсутствовали. Эти наблюдения подтверждают наличие у энхитреид определенной избирательности в отношении грибов.

Нами проводились определения избирательности энхитреид из Подмосквья в отношении почвенных грибов, выделенных из тех же проб, что и животные. Квадратики грибных пленок, вырезанные из агаризованных культур (2×2 см), помещались в широкий стеклянный сосуд на стерилизованный увлажненный песок по кругу на некотором расстоянии друг от друга. В центр сосуда выпустили 50 энхитреид *Fridericia galba*. Через 3 дня проверяли характер распределения животных в сосуде. Для опыта были выбраны грибы *Mortierella ramanniana*, *Trichoderma viride*, *Cladosporium* sp., *Pycnidiales* sp., *Penicillium thome*, *Penicillium* sp. 32 энхитреиды были обнаруже-

ны в мицелии *M. ramanniana* и 7 - в *Cladosporium*. Остальные животные находились в песке, на расстоянии от грибных пленок.

Энхитреиды переваривают гифы лишь некоторых почвенных грибов. В их экскрементах общее количество микроскопических грибов выше, чем в окружающей почве. Очевидно, несъедобные для животных грибы размножаются в кишечнике [Козловская, 1976].

В содержимом кишечника энхитреид из Московской обл. найдено 5 видов грибов, из которых идентифицированы *Penicillium brevicompactus* и *Aspergillus fumigatus*. Последний не был выделен из почвенных проб, но обнаружен при посевах содержимого кишечника энхитреид и дождевых червей.

Энхитреиды, питающиеся листовым опадом, проявляют избирательность по отношению к виду листы и степени ее выщелоченности. Они активно поедают свежий опад бузины, а листву липы, клена, граба и бука - лишь после перезимовки на поверхности почвы. Дубовую листву животные могут потреблять уже через 3 месяца после опадания [Dózsa-Farkas, 1976]. Быстро разрушали животные опад липы, граба, свидины, медленнее - опад дуба. Участие в первичном разложении листового опада принимают лишь виды, обитающие в верхнем слое подстилки.

В целом энхитреиды могут быть охарактеризованы как детритофаги с тенденцией к избирательной микофагии. Хищничество свойственно неполовозрелым особям многих видов и обитателям полуводных биотопов [Sauerlandt, 1961]. В почве, очевидно, оптимальные условия для этих животных имеются в гумусовом слое почвы. Там энхитреиды находятся в условиях избытка пищевого субстрата. При освоении яруса листовой подстилки и минерального слоя почвы они переходят к микофагии и хищничеству. Потребление более питательной пищи приводит к ускорению темпов роста и развития и позволяет энхитреидам существовать в условиях более контрастного гидротермического режима.

## ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ - LUMBRICIDAE

Проблема участия дождевых червей в процессах почвообразования привлекала внимание ученых со времен Ч. Дарвина [1899]. Биологии этой группы посвящена обширная литература. Черви встречаются в разных природных зонах, за исключением жарких и полярных пустынь. В широколиственных лесах и луговых степях их численность составляет 100-500 экз./м<sup>2</sup> [Гиляров, Чернов, 1975], в пахотных почвах 10-1900 экз./м<sup>2</sup> [Evans, Guild, 1948; Guild, 1952; Stöckli, 1958; Тишлер, 1971].

Среди дождевых червей выделены различные экологические группировки, различающиеся по характеру вертикального распределения в почве, морфофизиологическим особенностям, характеру питания и отношению к абиотическим факторам среды (влажность, pH, газовый

Таблица 5.

Структура и функции кишечника дождевых червей [по Laverack, 1963]

Отдел кишечника	pH	Функция	Номера сегментов
Ротовая полость	6,5-7,3	Прием пищи	1-3
Глотка	6,5-7,4	Начало пищеварения	3-6
Пищевод	6,5-7,0	Проход пищи	6-13
Зоб	6,5	Фильтрация	13-16
Мышечный желудок	6,5-6,7	Растирание	16-19
Средняя и задняя кишка	6,4-7,3	Переваривание и всасывание	с 19

режим) [Малевич, 1955; Малевич и др., 1954; Соколов, 1956; Бызова, 1965; Franz, 1950; Wilcke, 1953; Satchell, 1955].

По характеру питания различают 2 морфоэкологических типа червей - потребителей листовой подстилки на поверхности почвы и потребителей детрита [Перель, 1975, 1977]. Поверхностно-обитающие виды нередко связаны с экскрементами крупных травоядных животных. Например, *Eisenia foetida* - специализированный потребитель навозного компоста.

В кишечнике червей выделяют ряд отделов (табл. 5). Подробное анатомо-гистологическое исследование кишечника червей с различным характером питания проведено Л.М. Семеновой [1966]. В средней кишке на спинной стороне имеется впячивание - тифлозоль, различающийся по размерам и форме у представителей разных экологических групп.

У червей *A. caliginosa*, *Eophila sturanyi*, *E. rosea* средняя и задняя кишка имеет цилиндрическую форму с крупным складчатым тифлозодем, занимающим почти 3/4 просвета кишечника. Эти черви заглатывают почву в минеральных слоях и пропускают через свой кишечник большую минеральную массу с диспергированной в ней органикой. Сильное развитие тифлозоля приводит к увеличению поверхности эпителия, соприкасающейся с пищевой массой, и повышает эффективность пищеварения.

У червей, питающихся перегноем в гумусовом слое почвы, увеличение переваривающей поверхности кишечника достигается за счет его четковидной формы с округлыми вздутиями на уровне сегментов (*E. foetida*, *E. submontana*, *D. octaedra*, *P. tenuis*, *E. tetraedra*). Тифлозоль развит меньше и практически не увеличивает поверхность эпителия. Пища этих "гумифагов" представляет собой рыхлую массу с высоким содержанием продуктов разложения растительных остатков и микробиальных экзопродуктов, легко усваиваемых червями. У представителей *Lumbricus*, питающихся листовым опадом, тифлозоль имеет промежуточное строение: он довольно крупный, с

мелкими многочисленными складками, придающими ему гофрированную форму. Кишечник цилиндрический. Мацерация растительных остатков происходит в мышечном желудке, где обнаруживается большое количество крупных минеральных частиц – песчинок, участвующих в перетирании плотной пищи [Семенова, 1966].

Тифлозоль у червей заполнен хлорогеной тканью, в которой накапливаются пищевые резервы. Формы с крупным складчатым тифлозолем могут поэтому длительное время находиться в реактивном состоянии в глубоких почвенных горизонтах, куда они уходят при наступлении неблагоприятных условий [Семенова, 1967].

Дождевые черви имеют богатый набор пищеварительных энзимов. У них были обнаружены целлюлаза и хитиназа [Trasey, 1951], что позволяет червям разрушать клетчатку в остатках растительных тканей, сохраняющих клеточную структуру. Поэтому в их экскрементах наблюдается частичная минерализация органики [Соколов, 1956]. В почвенном детрите содержится много остатков животных, в том числе экзубиев членистоногих. С помощью хитиназы черви переваривают хитиновые покровы и своей пищеварительной активностью способствуют формированию аморфного органического детрита. Целлюлаза и хитиназа выделяются у червей в средней кишке, протеиназа – в мышечном желудке. У представителей мегасколецид *Pheretima* протеолитическая активность найдена в передней кишке, желудке и в задней части кишечника [Laverack, 1963]. Выделение отдельных ферментов у червей локализовано в разных частях кишечника. Это коррелирует с колебаниями pH в разных отделах, так как оптимум pH для активности тех или иных ферментов различен.

Основными пищевыми ресурсами дождевых червей являются азотсодержащие соединения, так как их потребности в азоте очень велики. Запасы этого элемента в почве ограничены, поэтому его содержание и доступность белков определяют пространственную локализацию и уровень плотности популяций червей в разных местобитаниях [Satchell, 1967]. При содержании дождевых червей в богатом азотом субстрате темпы индивидуального роста и плодовитость резко увеличиваются [Evans, Guild, 1948; Farley, 1959]. Возможно, что ограниченность запасов азота в минеральных горизонтах почвы послужила движущим фактором перехода червей к питанию мало разрушенными растительными остатками в подстилке. Это является одной из причин концентрации червей в экскрементах травоядных животных и высокой численности червей на пастбищах.

Количественные аспекты питания червей лучше изучены на примере первичных разрушителей опада, питающихся листовой подстилкой. Избирательность червей к разным видам опада неоднократно отмечалась в литературе [Дарвин, 1899; Lindquist, 1941; Соколов, 1956; Зражевский, 1957; Барцевич, 1974]. Были проведены лабораторные исследования степени предпочтительности листового опада разных пород деревьев у представителей наиболее распространенных видов – *L. terrestris*, *A. longa*, *A. caliginosa*, *A. rosea*, *E. foetida*, *D. oc-*

Таблица 6

Ряды предпочтительности разных видов листового и травянистого опада у *Lumbricus terrestris*\*

По Bornebush, 1953	По Satchell, Lowe, 1967
I. Перелеска многолетняя	
Крапива	Бузина
Кислица	Вяз
Полевица	Ольха
Бузина	Тополь
II. Боярышник	Вишня мелкопильчатая
Ольха	Ясень
Вяз	Береза
Ясень	Бересклет
Слива	Осина
Береза	Клен
Клен	Липа
Граб	Калина
Лещина	Алыча
Смородина	Лещина
III. Слива	Конский каштан
Бук	Грецкий орех
Дуб	Черешня
IV. Пихта	Плющ
Псевдотсуга	Бук
V. Сосна	Пихта калифорнийская
VI. Ель	Сосна
Лиственница	Лиственница
	Дуб каменный

\* Степень предпочтительности убывает сверху вниз.

*taedra*, *O. lacteum* [Перель, Соколов, 1964; Bornebush, 1953; Dunger, 1958a; Satchell, Lowe, 1967; Crossly et al., 1971]. На основании полученных данных составлены ряды предпочтительности разных видов опада (табл. 6).

Борнебуш [Bornebush, 1953] разделил растительные остатки на 6 категорий по скорости их потребления червями *L. terrestris*. В первую категорию попал опад травянистых растений и бузины, в последних оказался опад хвойных деревьев. В опытах Сэтчелла и Лаве порядком предпочтения опада в целом оказался сходным.

Факторы, определяющие избирательность червей в отношении опа-

да, до сих пор не полностью выяснены. Некоторые авторы отмечают, что дождевые черви предпочитают пищу, более богатую азотом [Wittich, 1953]. Однако эта тенденция не всегда выражена. Неоднократно отмечалось, что они различают пищу "по вкусу". При этом животные не всегда выбирают пищу наиболее питательную. Виттих предполагает, в частности, что черви могут различать в листе колебания концентрации растворимых сахаров, содержание которых часто коррелирует с содержанием азота [Wittich, 1953; Laverack, 1960; Lophty, 1974].

Таблица 7

Встречаемость разных видов растительных остатков в кишечнике *L. rubellus* (n = 20 экз.)

Растительные остатки	Зоб	Задняя кишка
Древесина	6	-
Листовой опад	12	14
Корни трав	8	2
Семена березы	2	-
Гифы грибов	2	-
Мелкие частицы неопределенной структуры	20	8

Большое влияние на избирательность дождевых червей, питающихся опавшей листвой, оказывает наличие полифенольных соединений, несъедобных для этих животных [King, Heath, 1964]. Анализ различных физических и химических свойств разных видов листового опада показал, что степень их предпочтительности коррелирует лишь с содержанием общего азота, величиной C:N, концентрацией кальция [Satchell, Lowe, 1967]. Растворимые сахара и полифенолы в опаде играют, по-видимому, роль соответственно аттрактантов или репеллентов.

В литературе высказывалось мнение, что при прохождении растительных остатков через кишечник червей они почти не размельчаются, так как величина частиц в переднем и заднем отделах кишечника почти одинакова [Zachariae, 1965]. Поэтому участие дождевых червей в механическом разрушении опада подвергалось сомнению. Нами проводилось микроскопическое исследование содержимого кишечника *L. rubellus* из Подмосквья. Черви были собраны из подстилки березняка в середине лета, когда они активно питались. Вскрыты кишечники у 20 червей, и из зоба и задней кишки извлечено содержимое. Пищевая масса разбавлялась каплей воды, равномерно распределялась по поверхности предметного стекла. Затем воду отсасывали и содержимое кишечника заливали в препарат. Определяли состав и размеры органических частиц в разных отделах кишечника (табл. 7).

В зобе у большинства вскрытых червей преобладают относитель-

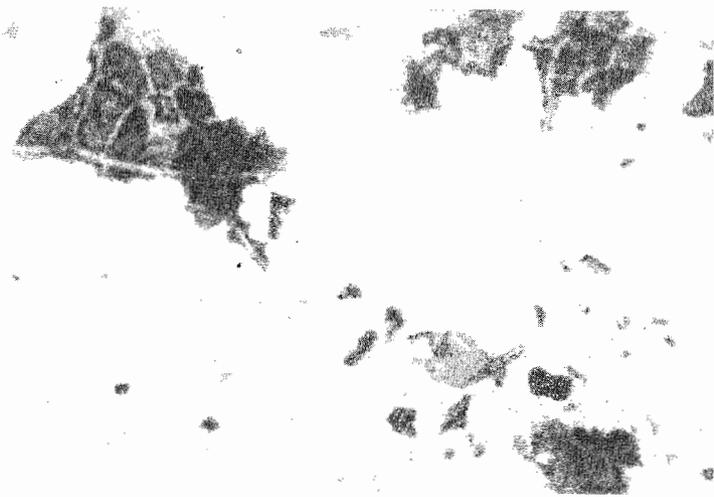


Рис. 6. Частицы листового опада в зобе червей *L. terrestris*

но крупные частицы листового опада и древесины. Кроме того, у 8 животных обнаружены сильно разрушенные корешки трав с мацерированными проводящими тканями. Частицы листового опада довольно крупные, до 1,5 мм в диаметре. На рис. 6 показаны обломки листового опада в зобе *L. rubellus*, в которых хорошо видна клеточная структура. Частицы древесины, заглатываемые червями, сильно гумифицированы и как бы обуглены сверху. Они компактные и трудно поддаются механическому разрушению. Кроме того, в зобе присутствует большое количество мелких бесструктурных органических частиц, а также кварцевый песок. Однако объем минеральных частиц не составляет и десятой доли содержимого зоба червей. У некоторых особей встречались скопления мелких органических частичек, окутанные слизью. Слизь, как известно, играет у червей большую роль в механическом скреплении органики и минеральных компонентов. Однако при микроскопических исследованиях содержание слизи в кишечнике отдельных особей оказалось весьма различным. В заднем отделе кишечника *L. rubellus* оформленные кусочки древесины практически отсутствуют, уменьшается количество остатков корней, но возрастает относительный объем бесструктурной органики. Внутри крупных частей листовых тканей, сильно мацерированных и "разрыхленных", увеличивается объем вкраплений аморфного детрита. Величина частиц листового опада почти не уменьшается по сравнению с содержимым зоба. В кишечнике червей не происходит действительно размельчения растительных остатков, но имеет место мацерация тканей, в которых клеточные стенки разрушаются при расщеплении клетчатки и переваривании содержимого растительных клеток. На рис. 7 показаны частицы листового опада в зобе и задней кишке, снятые в отраженном свете. Края кусочка листа в зобе

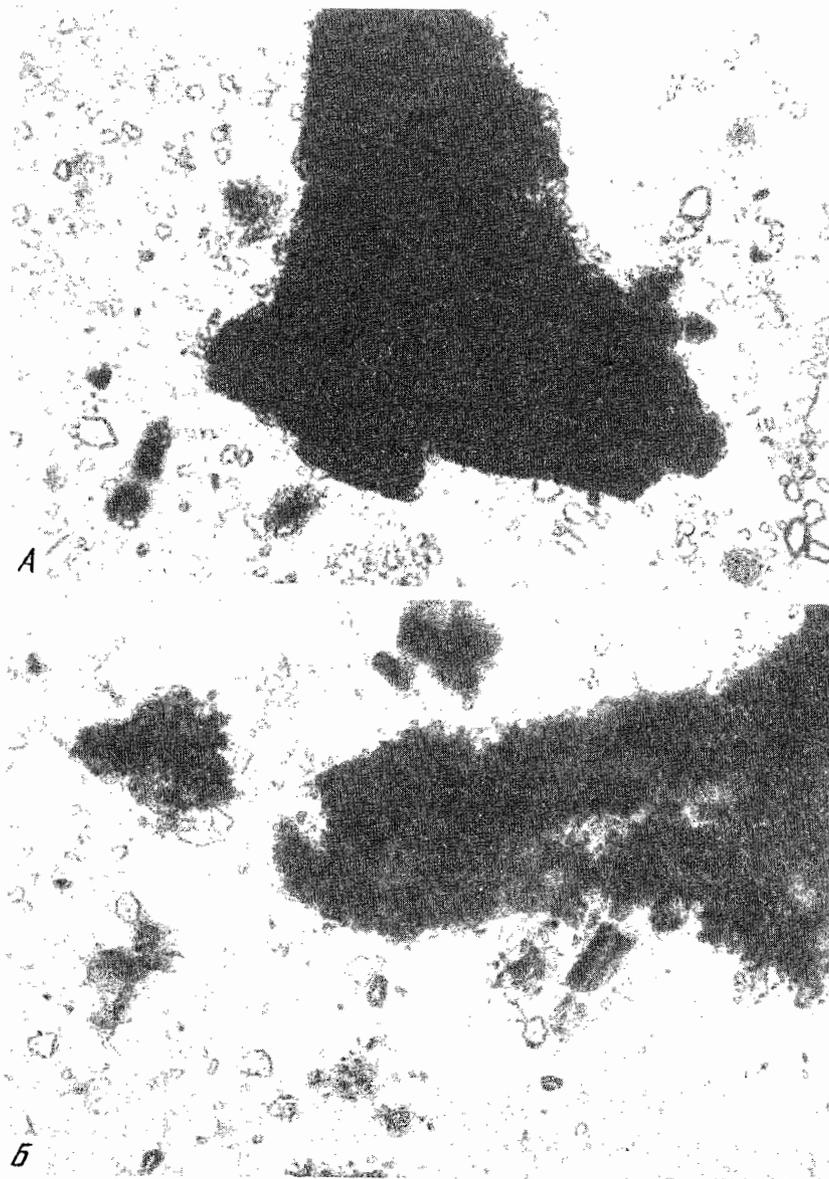


Рис. 7. Кусочки растительных тканей в зобе (А) и задней кишке (В) *L. tubellus* (фото в отраженном свете)

очерчиваются четкой линией. В задней кишке края листа окружены рыхлым скоплением мелких органических и минеральных частиц и внутри кусочка видны просветы в местах с разрушенной клеточной структурой. При выбрасывании непереваренных остатков из кишеч-

ника червей в таких мацерированных частях особенно активно развиваются процессы микробного разложения, приводящие к гумификации органики. Таким образом, в кишечнике червей действительно происходит увеличение суммарной поверхности растительных остатков, что рассматривается как одна из основных функций животных в процессах биогенной деструкции.

Лабораторные исследования скорости потребления и усвояемости опада дождевыми червями показали, что суточный рацион у них сильно колеблется в зависимости от вида пищи. Скорость потребления четырех видов листового опада сравнивалась у червей *L. terrestris*, собранных весной [Перель, Соколов, 1964]. Опыты проводились в сосудах с почвой, на поверхность которой помещали по 10 г (сухой вес) опада дуба, липы, клена и лещины. В каждом сосуде было по 3 червя, вес животных в разных вариантах колебался в пределах 4,1–5,2 г. Опыты продолжались 1,5 месяца, и в течение этого срока выявилась определенная избирательность червей по отношению к предложенным видам пищи. Суточный рацион животных составлял в опаде клена 17,7 мг/экз., дуба – 35,3, липы – 45,6 и лещины – 50,0 мг/экз. Здесь скорость потребления опада клена и лещины различалась почти в 2,5 раза, что соответствовало и темпам прироста массы тела: в ходе опыта черви прибавили в сосудах с липой до 17,4% от исходного веса, а в сосудах с лещиной – 32,1% [Перель, Соколов, 1964].

Коэффициент потребления опада у *L. terrestris* при кормлении наиболее предпочитаемыми видами (лещина, вяз, ольха) составляет около 27 мг/г сухого веса в сутки, т.е. 2,7% [Needham, 1957; Van Rhee, 1963]. Суточный рацион *L. rubellus* при питании разрушенной листвой в лабораторных опытах составлял 20,4 мг/экз. [Franz, Leitenberger, 1948]. В пересчете на живой вес взрослых особей этого вида данные определений дают сходную величину коэффициента потребления пищи.

Усвояемость листового опада червями измерялась радиоизотопным методом [Crossly et al., 1971]. Было установлено, что коэффициент усвоения пищи у *O. lacteum* составляет 11,6%, у *Eisenia hortensis* – 28,5, у *L. terrestris* – 25,4%. Черви *O. lacteum* наряду с листвой заглатывают большое количество почвы. Однако ассимиляция радиоизотопа из почвы не была зафиксирована. Это еще раз доказывает четкую трофическую специализацию червей.

Среди форм, обитающих в минеральных слоях почвы, преобладают детритофаги, потребляющие аморфную органику, микроорганизмы и мелкие обломки растительных тканей, сильно измененные почвенными ферментами.

Нами проводились микроскопические исследования содержимого кишечника *A. caliginosa* из почвы ельника в Московской обл. Черви собраны из слоя 0–15 см. Результаты определения содержимого зоба и задней кишки у 20 червей показаны в табл. 8.

В зобе и заднем отделе кишечника *A. caliginosa* содержится значительное количество минеральных частиц, масса которых, однако,

значительно меньше массы органики. В органическом материале преобладают компоненты, которые возможно идентифицировать, хотя они относительно мелкие и с сильно разрушенной структурой. Величина самых крупных частиц в зобе достигает 1 мм. У червей в пищевой массе преобладают остатки древесины. Кроме того, в большом количестве встречаются остатки листового опада и корешков трав. Высокая степень гумификации древесных тканей в зобе позволяет предполагать, что они неоднократно подвергались ферментативной обра-

Таблица 8

Встречаемость разных видов органических остатков в кишечнике *A. caliginosa* (n = 20)

Органические остатки	Зоб	Задняя кишка
Древесина	12	4
Кора	2	-
Корни трав	6	8
Листовой опад	6	2
Покровы животных	4	2
Частицы аморфной органики	+	+

ботке в кишечнике других сапрофагов и воздействию почвенной микрофлоры. В листовых тканях имеются вкрапления аморфного гумифицированного детрита и даже минеральных частиц, которые застревают в участках с разрушенной клеточной структурой. У нескольких червей отмечены хитиновые панцири мелких членистоногих. Пищевая масса в зобе окутана слизью, мелкие органические частички у этих червей образуют скопления в каплях слизи, что наблюдалось у всех вскрытых особей. В заднем отделе кишечника возрастает масса бесструктурной органики, среди которой различаются отдельные крупные кусочки, сохраняющие структуру (рис. 8).

Черви, обитающие в минеральных горизонтах почвы и питающиеся детритом, не могут питаться неразрушенным листовым опадом, как представители *Lumbricus* [Lindquist, 1941]. Однако они потребляют значительное количество крупных остатков растительных тканей, преимущественно корней. Высокая активность *A. caliginosa* в разрушении корней неоднократно отмечалась разными авторами [Waters, 1955; Gerard, 1963]. В наших определениях в зобе *A. caliginosa* найдено значительное количество остатков корней, и у некоторых особей они составляли основную массу содержимого зоба. Корни мацерированы в процессе прохождения через кишечник червей, но не теряют полностью своей структуры. Поэтому в задней кишке *A. caliginosa* они также найдены у значительной части вскрытых особей.

В других исследованиях также было отмечено, что в экскрементах червей по сравнению с содержимым передних отделов кишечника увеличивается масса бесструктурной органики [Bolton, Phillipson, 1976].

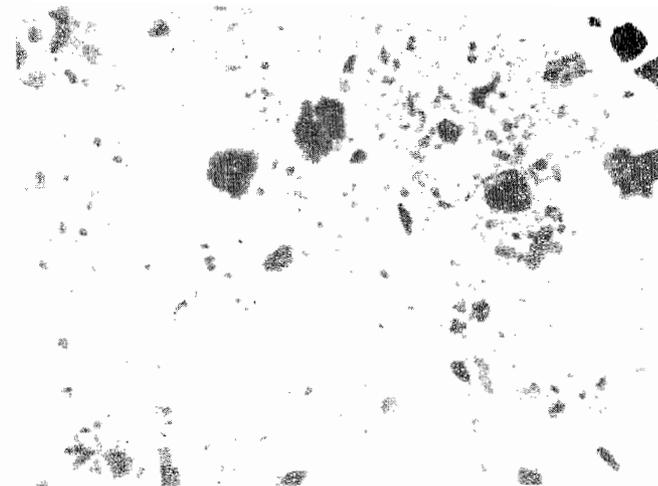


Рис. 8. Почвенный детрит в кишечнике червей *A. caliginosa*.

При изучении состава пищи у *A. rosea*, питающейся почвенным детритом, было установлено, что содержимое зоба существенно отличается от состава окружающей почвы как по количеству органики, так и по величине пищевых частиц, составляющих основную массу пищевого комка. В кишечнике червей доминирует органика, а в почвенных горизонтах, откуда были собраны черви, — минеральные частицы [Bolton, Phillipson, 1976]. Это не согласуется с ранее принятой точкой зрения о неизбирательном питании дождевых червей, которые якобы "проедаются" сквозь почву при прокладывании ходов. Черви питаются и внутри готовых ходов, заглатывая органику с их стенок. На основе сравнений содержимого кишечника *A. rosea* и почвы, собранной со стенок их ходов, была установлена избирательность червей по отношению к заглатываемому субстрату: в почве содержание органики составляло 11,25%, а в кишечнике — 14,7% [Bolton, Phillipson, 1976].

Суточные рационы у *A. caliginosa* и *A. rosea* определялись в лабораторных условиях при кормлении червей навозом. В культурах червей, содержащихся в навозе около двух лет, суточное потребление составляло 20–24 мг/г живого веса у *A. caliginosa* и 36/40 мг/г у *A. rosea* [Guild, 1955]. В других опытах суточное потребление навоза у *A. caliginosa* достигало 80 мг/г живого веса [Barley, 1959; Pearce, 1972]. Очевидно, величина пищевого рациона дождевых червей определяется не только качеством пищи, но зависит и от гидротермических условий и плотности животных, что оказывает влияние на результаты определений пищевой активности в лабораторных культурах.

Потребление почвы, богатой органикой, червями *A. caliginosa* составляет 200–400 мг сухого веса/г живого веса червей/сутки [Barley, 1959, 1961, 1969], а у *A. rosea* — 280 мг/г. При этом усвояемость гумусированной органики детритофагами чрезвычайно низ-

ка по сравнению с усвоением тканей листового опада первичными разрушителями и составляет лишь 0,2% [Bolton, Phillipson, 1976]. Этот показатель коррелирует с высокими темпами пищеварения. У *L. rubellus* длительность прохождения пищи через кишечник составляет 0,5–1 сутки [Satchell, 1967; Pearce, 1972], а у *A. rosea* – 1,8–2,2 ч.

Таким образом, пищевая специализация у потребителей подстилки и детритофагов отразилась и на характере их суточных ритмов активности. При кормлении дождевых червей несвойственными для них видами пищи они либо не потребляют ее, либо скорость потребления и усвоение этой пищи гораздо ниже нормы. Например, у *L. rubellus* при содержании в навозе рацион составляет всего 70% от нормы. В то же время при кормлении навозного червя *E. foetida* листовым опадом степень гумификации органики в экскрементах червей значительно ниже, чем у специализированных потребителей листового опада *L. rubellus* и *D. subrubicunda* [Sachtler, 1958; Dunger, 1963].

В некоторых специфических местообитаниях дождевые черви приспособляются к потреблению различных видов растительных остатков и даже живых тканей зеленых растений. Широко известна способность червей питаться почвенными водорослями, которые они заглатывают вместе с органическим детритом [Штина, Голлербах, 1976; Nekrasova et al., 1976]. В лаборатории червей *L. rubellus* и *O. lacteum* кормили торфом, в который была инокулирована культура *Chlorella vulgaris* в смеси с другими видами водорослей. Через сутки животные были вскрыты, подсчитано количество живых клеток водорослей отдела кишечника и проведена их идентификация. Было обнаружено, что количество видов водорослей в кишечнике червей меньше, чем в торфе. В сосудах с *L. rubellus* в торфе обнаружено 18 видов, а в зобе животных – 13, у *O. lacteum* найдено 7 видов водорослей из 12. В 1 г торфа (сухой вес) содержалось 464,6 тыс./клеток зеленых водорослей, 84,6 тыс. сине-зеленых и 29,6 тыс. диатомовых. А в переднем отделе кишечника червей найдено 157,7 тыс. зеленых и 1,0 тыс. диатомовых водорослей, а сине-зеленые отсутствовали. В задней кишке содержание клеток зеленых водорослей составляло 407,5 тыс. и диатомовых – 3,4 тыс. [Nekrasova et al., 1976]. Эти данные показывают, что черви избирательно потребляют водоросли. В заднем отделе их кишечника наблюдается увеличение количества живых клеток по сравнению с передним. Это явление характерно и для других сапрофагов, заглатывающих почвенные водоросли, например для диплопод. Не исключено, что в кишечнике червей водоросли не перевариваются, а, наоборот, размножаются, как некоторые группы микроорганизмов.

Однако водоросли в некоторых случаях перевариваются в кишечнике червей, в тундре они составляют существенную часть рациона этих животных. Нами было установлено, что в арктической тундре Северного Таймыра черви *Eisenia nordenskioldi* питаются преимущественно водорослями *Nostoc*. В пятнистой тундре у северной границы своего ареала эти черви встречаются в пятнах голого грунта,

так как эти места наиболее сильно прогреваются солнцем. В пятнах развивается большое количество водорослей *Nostoc*, составляющих здесь основу фитомассы. При содержании *E. nordenskioldi* в сосудах с грунтом из этих пятен водоросли довольно быстро исчезали. Черви заглатывали почву вместе с водорослями и переваривали их клетки. При пересадке животных в сосуды с грунтом, содержащим остатки и живые ризоиды мхов, черви заглатывали их, но не переваривали. Под микроскопом в частицах остатков мха из кишечника животных не было обнаружено следов мацерации или гумификации тканей. Через две недели черви переставали питаться и опустошали кишечник. При возвращении их в грунт с водорослями они возобновляли питание. В условиях арктической тундры, где распространение червей возможно лишь в строго ограниченных местообитаниях, отвечающих требованиям этих животных к гидротермическим условиям, водоросли представляют для них основной источник пищи. Заселение червями пятен голого грунта стало возможно благодаря тому, что они освоили этот вид пищи, который в умеренном климате имеет для них второстепенное значение.

Большой интерес представляют также наблюдения за участием червей в разложении хвойного опада, проведенные в Шварцвальде [Wittich, 1963]. Там в некоторых высокогорных районах с влажным и прохладным климатом подстилочные черви встречаются в большом количестве под чистыми насаждениями ели и пихты. Под пологом сомкнутых насаждений при отсутствии травяного покрова хвоя является единственным источником пищи для червей. В местах с высокой численностью червей вся подстилка перерабатывается за 2 месяца, и там формируется муллевый горизонт. В участках с высокой численностью червей исчезновение подстилки с поверхности происходит в 8 раз быстрее, чем там, где черви отсутствуют. В процессе переваривания растительных остатков в кишечнике червей формируются гумусовые вещества. Они отличаются по химическому составу от гумуса, образующегося в почве при участии только микрофлоры. В частности, гумус в хвойных лесах характеризуется более высоким содержанием низкомолекулярных кислот и быстрыми темпами их минерализации. В кишечнике червей развиваются процессы полимеризации низкомолекулярных продуктов распада органики и формируются молекулы гуминовых кислот, имеющие нейтральную реакцию. Они образуют комплексные соединения с минеральными компонентами и долго сохраняются в почве в виде стабильных агрегатов. Поэтому деятельность червей замедляет вымывание из почвы подвижных соединений и предотвращает подзолообразование в хвойных лесах. Изучение пространственного распределения процессов гумификации подстилки в хвойных лесах показало, что черви *L. terrestris* концентрируют подстилку вокруг своих ходов и эти места являются центрами развития процессов гумусообразования [Zachariae, 1967].

Пищевая активность дождевых червей приводит к нейтрализации кислых продуктов разложения органики и повышает величину pH в пищевой массе. При высокой численности черви могут содейство-

вать повышению pH почвы. Это связано с выделением большого количества кальция известковыми железами в кишечный тракт, который активно реагирует с различными соединениями в процессе пищеварения.

Разложение клетчатки и переваривание азотсодержащих соединений растительных остатков и микробных клеток, развивающихся в почвенном детрите, приводят к частичной минерализации органики и увеличению подвижных форм ряда элементов, что наблюдалось в экскрементах червей. В частности, черви повышают подвижность азота, калия, фосфора, магния, кальция. Содержание нитратов в верхнем горизонте почвы составляет 4,7 ед./млн., а в экскрементах червей – 21,9, обменного кальция – 1993 и 2793, магния – 162 и 492, доступного фосфора – 20 и 150 и доступного калия – 32 и 358 ед./млн. соответственно [Lunt, Jacobson, 1944].

Выше уже говорилось о высокой потребности червей в азотистых соединениях. Белки составляют 72% от сухого веса червей. После отмирания эти животные представляют богатый белковый субстрат, который быстро утилизируется микрофлорой. Биомасса одного лишь вида *L. terrestris* в дубовых лесах достигает 364 г/м<sup>2</sup>, а содержание азота составляет 1,75% от живого веса. Таким образом, черви ежегодно возвращают в почву 6–7 г азота на 1 м<sup>2</sup> [Satchell, 1967]. Экскреция азота этими червями составляет 269 мг/г/сутки [Needham, 1957]. Содержание азота в экскрементах червей оказывается значительно выше, чем в почве [Graff, 1970; Атлавитте, 1975]. В целом с экскрементами и трупами червей в почву возвращается ежегодно до 10 г/м<sup>2</sup> азота [Satchell, 1967].

В кишечнике червей происходит массовое размножение некоторых групп микрофлоры [Козловская, 1976; Козловская, Жданникова, 1961, 1963; Stöckli, 1928; Parle, 1963; Satchell, 1967]. Состав микрофлоры в кишечнике разных видов зависит от состава пищи. У *L. rubellus* и *E. ukraineae*, потребляющих слаборазложившийся опад, преобладают флуоресцирующие бактерии, которые обычно доминируют в растительных остатках в начальных фазах разложения. У *O. lacteum*, обитающих в слое 10–40 см и питающихся органическим детритом, в кишечнике численность флуоресцирующих бактерий ниже, а споровых – выше, чем в почве. В ходе естественной сукцессии микроорганизмов в растительных остатках спорные формы и актиномицеты обычно сменяют флуоресцирующие формы. Таким образом, в кишечнике червей происходит ускорение разложения органики по сравнению с почвой. В экскрементах червей стимулируется минерализация органики: там резко возрастает численность актиномицетов и других микроорганизмов, развивающихся на крахмало-аммиачном агаре [Козловская, 1976].

Отношения дождевых червей с грибами исследованы на примере *L. rubellus* и *O. lacteum*, содержащихся в лаборатории в торфяной почве. У них повышается численность различных представителей пеницилловых грибов, а количество *Trichoderma* оказалось ниже, чем в контроле. У *E. ukraineae* и *E. nordenskiöldi* в кишечнике *Trichoderma*

отсутствовала. Очевидно, они вовсе не заглатывали эти грибы [Козловская, 1976]. Таким образом, черви избирательно потребляют почвенные грибы, и у них в кишечнике установлено массовое размножение некоторых групп. В экскрементах червей плотность *Penicillium* оказывается выше, чем в окружающей почве. Таким образом, черви обогащают почву этими формами грибов. Черви играют большую роль в обогащении почвы разными группами микроорганизмов. Эти сапрофаги положительно влияют на биологическую активность почв. Уровень микробной активности коррелирует с численностью дождевых червей [Пономарева, 1949, 1953; Зражевский, 1957; Атлавитте, 1975; Kozlov, 1965].

Итак, среди червей выделяются группы разрушителей структуры растительных тканей, потребляющих листовую опад и сильно разрушенную древесину, и детритофагов. У представителей той и другой групп установлена избирательность в отношении вида пищи. Потребители подстилки проявляют избирательность к виду опада или древесины и степени их предварительного разрушения. Детритофаги избирательны по отношению к общему содержанию органики в заглатываемой ими массе детрита и к составу низших растений, развивающихся в почве, – водорослей и грибов. Богатый ферментный спектр в кишечнике червей и временно-симбиотические отношения с микроорганизмами определяют значительный уровень усвояемости пищи, особенно у потребителей опада.

Роль дождевых червей в разложении растительных остатков достаточно подробно освещена в литературе. Кратко резюмируя приведенные выше сведения по пищевой активности червей, можно заключить, что эти сапрофаги выполняют следующие функции в деструкционных процессах:

- 1) механическое разрушение листовой подстилки и гниющей древесины (первичное разрушение);
- 2) мацерация растительных тканей, механическое и химическое разрушение клеточной структуры;
- 3) минерализация и гумификация органического материала;
- 4) нейтрализация кислых продуктов распада растительных тканей с помощью выделяющихся соединений Са в пищеварительном тракте;
- 5) избирательная стимуляция некоторых групп бактерий и грибов, участвующих в разложении структурных компонентов растительных тканей и трансформации азотных соединений;
- 6) минерализация органики с высвобождением ряда зольных элементов в подвижной форме.

## КЛЕЩИ - ACARI

Клещи – сборная группа паукообразных, объединяющая свободноживущих и паразитических мелких беспозвоночных, сильно различающихся по своей экологии. В почвах встречаются обычно представители трех отрядов клещей – Mesostigmata, Prostigmata и Sarcoptriformes.

mes. Среди них имеются хищники, сапрофаги и растительноядные формы. Пищевые связи клещей хорошо изучены по сравнению с другими представителями почвенной фауны, так как многие из них являются переносчиками возбудителей опасных заболеваний, естественными врагами многих экономически важных видов животных и вредителями полезных растений. Поэтому экология и трофические связи клещей были предметом специальных исследований в прикладных отраслях зоологии.

В почве клещи-сапрофаги активно участвуют в разрушении растительных остатков, их большая роль в трансформации органики и перераспределении ее в почве неоднократно подчеркивалась в литературе уже в 30-х годах. В табл. 9 показаны наиболее распространенные в отдельных семействах почвообитающих клещей пищевые режимы. Здесь использованы данные ряда авторов [Hartenstein, 1962; Rajska, 1966; Wallwork, 1967, 1970; Lebrun, 1971]. Сапрофагия широко распространена среди клещей: детритофагия и микрофагия встречаются у представителей всех трех отрядов. У клещей Mesostigmata и Prostigmata широко распространено хищничество. Сапрофагия — преобладающий тип питания лишь в трех семействах. В отряде Sarcoptiformes группу панцирных клещей Oribatei почти полностью можно отнести к комплексу сапрофагов. Среди них имеются потребители остатков растительных и животных организмов и сапротрофной микрофлоры. Случаи хищничества наблюдаются у многих видов орибатид, которые могут питаться нематодами и коллемболами [Кривоуцкий, 1976; Rockett, 1966]. Регулярное потребление мелких почвенных беспозвоночных установлено у представителей Pergalumna, Scheloribates, Oribella [Wallwork, 1967]. Однако среди орибатид почти нет специализированных хищников. Питание животной пищей, как правило, комбинируется у этих клещей с микрофагией или детритофагией.

В процессах почвообразования наибольшее значение имеют представители Oribatei, широко распространенные в разных природных зонах земного шара и встречающиеся в почве в большом количестве. Численность и биомасса орибатид достигают максимальных показателей в условиях высокой температуры и влажности и снижаются по мере нарастания дефицита влаги и снижения температуры. Во влажных субтропиках годовая продукция орибатид достигает 13 г/м<sup>2</sup>, в широколиственных лесах — 8, в тайге — 6, в тундре — 1-2, в степях — 2 и в аридных районах — 0,1-1 г/м<sup>2</sup> [Кривоуцкий, 1976; Lebrun, 1971]. Скорость развития многих клещей составляет 3-4 недели в условиях умеренного климата. В более теплых областях орибатиды дают 2-3 поколения в год. За счет этого возрастает их суммарная продукция. Многие орибатиды совершают вертикальные миграции, глубина которых летом обуславливается градиентом влажности вдоль почвенного профиля, а зимой — мощностью промерзающего слоя [Кривоуцкий, 1972; Wallwork, 1967]. Панцирные клещи активно питаются и в подстилке, и в минеральных горизонтах почвы. Они способствуют обогащению орга-

Таблица 9

Пищевые связи представителей некоторых семейств почвообитающих клещей

Группы клещей	Хищники	Некрофаги	Детритофаги	Микрофитофаги	Фитофаги
1	2	3	4	5	6
Mesostigmata					
Macrochelidae	+				
Veigaiidae	+				
Parasitidae	+				
Digamasellidae	(+)*				
Rhodacaridae	(+)				
Zerconidae	(+)			+	+
Uropoidae	+			+	+
Trachytidae				+	+
Prostigmata —					
Trombidiformes					
Bdellidae	+				
Trombidiidae	+				
Rhagidiidae	+				
Tydeidae	+				+
Eupodidae	+				+
Erythracidae	+			+	
Scutacaridae	+				+
Pyemotidae					+
Tarsonemidae					+
Sarcoptiformes —					
Acaridae					
Acaridae				+	(+)
Anoetidae				+	+
Czespinskiidae					+
Sarcoptiformes —					
Oribatei					
Hypochothoniidae				+	+
Camisiidae				+	+
Brachychthoniidae				+	+
Belbidae				+	+
Haplozetidae				+	+
Nanhermanniidae				+	+
Nothridae				+	+
Hermannidae				+	+
Oppiidae				+	+
Fuscozetidae				+	+
Ceratozetidae				+	+

Таблица 9 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Mesoplophoridae			+	+	
Phthiracaridae			+	+	
Hermannellidae			+		
Achipteridae			+	+	+
Pelopidae			+		+
Galumnidae	+		+	+	+

\* В семействе имеются другие пищевые режимы.

ником и продуктами ее распада глубоких слоев почвы. В лесной подстилке они наиболее многочисленны в ферментативном слое и на границе между подстилкой и минеральным горизонтом. По характеру вертикального распределения и морфоэкологическим особенностям среди клещей выделен ряд жизненных форм, количественное соотношение которых в комплексе орибатид является специфичным для разных типов почв.

Численность орибатид наиболее высока в лесных почвах; в еловых лесах она достигает 2 млн. экз./м<sup>2</sup> в слое 0–5 см [Forsslund, 1961]. В умеренной зоне наблюдаются пики численности весной и осенью. В тропических лесах максимумы численности клещей совпадают с периодами листопада [Madge, 1969].

Панцирные клещи потребляют плотную пищу. Их ротовой аппарат грызущего типа, хелицеры используются для отрывания кусочков тканей. На медиальном крае хелицер имеются зубчатые желобки, вдоль которых движутся пальпы. Пища захватывается пальпами и растирается между зубчиками при движении вдоль желобков [Dinsdale, 1974]. В кишечнике дифференцированы глотка, пищевод, мускульный желудок с крупными слепыми выростами, тонкая и прямая кишка. В глотку открывается несколько пар слюнных желез. Основная функция слепых выростов – секреция ферментов [Семенова, Тарба, 1977; Tarman, 1968].

У Ameronothridae, питающихся грибами и водорослями, в кишечнике перевариваются только мелкие частицы, а крупные проходят через кишечник без изменений и быстро выбрасываются в виде "первичных фекалий"; "вторичные фекалии" у них состоят из продуктов обмена [Schulte, 1976]. У других форм экскременты одинаковы по составу.

Некоторые виды потребляют пищу ежедневно, с короткими перерывами. Другие имеют периоды питания и 2–3-недельную паузу [Rajski, 1966; Luxton, 1972].

Клещи имеют широкий спектр ферментов, в том числе целлюлазу; у микофагов обнаружены трегалаза и хитиназа [Zinkler, 1971; Luxton, 1972]. Трегалаза образуется при разложении грибами целлю-

лозно-лигнинного комплекса растительных остатков и накапливается в гифах. Переваривание пищи происходит в средней кишке [Schuster, 1956; Luxton, 1972]. У форм, питающихся остатками высших растений, эти ферменты отсутствуют, но у них имеется целлюлаза, источником которой являются симбиотические микроорганизмы. Предполагается, что в кишечнике орибатид имеются собственные ферменты, расщепляющие промежуточные продукты микробного распада клетчатки и лигнина.

В кишечнике клещей *Galumna*, *Rhizotritia*, *Protoribates* найдены живые бактериальные клетки, однако данные о том, являются они симбионтами или нет, отсутствуют [Rohde, 1955; Woodring, 1963]. В то же время при обработке гомогенатов клещей бактерицидными препаратами целлюлазная активность в них исчезала. Сильно разложившаяся листовая подстилка, которая является предпочитаемой пищей для *P. lophotrichus*, становится несъедобной после стерилизации [Hartenstein, 1962]. На лабораторных популяциях *Ceratozetes cesalpinus* было установлено, что личинки, вышедшие из яиц со стерилизованными оболочками, не могут начать питание, пока к ним в кишечник не попадут грибные гифы. Обычно они потребляют лишайники [Woodring, Cook, 1962]. Таким образом, симбиотические организмы играют, очевидно, большую роль в пищеварении панцирных клещей.

Питание плотной пищей позволяет идентифицировать содержимое кишечника клещей на микроскопических препаратах. Поэтому состав пищевых объектов для многих видов изучен довольно подробно на больших сериях животных. Однако достаточно обоснованной трофической классификации в литературе пока нет. Среди орибатид выделены три основные трофические группировки: потребители высших растений, микрофлоры и формы со смешанным питанием [Schuster, 1956; Hartenstein, 1962; Rajski, 1966; Lebrun, 1971; Luxton, 1972]. В лесных почвах зоны умеренного пояса примерно половина видов орибатид являются потребителями микрофлоры. Например, в работе А. Райского дается анализ пищевой специализации 130 видов клещей. Из них 65 видов оказались микрофитофагами, 37 – потребителями тканей высших растений и 28 видов – со смешанным питанием.

Среди орибатид широко распространены также некрофагия, копрофагия и хищничество [Riha, 1951; Wallwork, 1958; Hartenstein, 1962]. Некоторые виды – активные регуляторы численности нематод [Rockett, 1966]. Орибатиды нередко заселяют экскременты крупных сапрофагов и являются вторичными разрушителями растительных остатков [Dunger, 1958a]. *Galumna* и *Orpia* sp., обитающие в гнилой древесине, питаются экскрементами фтиракаринд-ксилофагов [Wallwork, 1958]. В лабораторных опытах некоторые клещи питаются экскрементами мокриц [Schuster, 1956]. Предполагается, что они потребляют там микроорганизмы. Многие орибатиды – преимущественные микофаги: остатки грибного мицелия находили у многих почвенных и подстилочных форм [Macnamara, 1924; Forsslund, 1939].

Подробные исследования избирательности клещей в отношении пищи проведены Хартенштейном [Hartenstein, 1962a-c]. Большинство микофагов избирательны в отношении видов грибов (табл. 10). Многие клещи не потребляют дрожжи, мицелий *Rhodotorula*. *Aspergillus* использует только *Oppia nova*. *Thyreophagus* sp., *Cepheus latus*, *Isosoma arborea* питаются аксомицетами [Harding, Stuttard, 1974].

У орибатид установлена избирательность в отношении мицелия и спор грибов [Farahat, 1966]. Все клещи предпочитают молодой мицелий. В старой грибной культуре накапливаются выделения, токсичные для животных. У большинства микофагов круг пищевых объектов ограничен несколькими видами грибов [Mignolet, 1971; Pande, Berthet, 1973].

Особенно четко проявляется пищевая избирательность орибатид при кормлении их культурами микроорганизмов, выделенных из той же пробы почвы или подстилки, что и животные. Например, клещам из подстилки букowego леса предлагались гифы и споры грибов, дрожжи и бактериальные пленки, выделенные из той же ливствы. Два вида *Steganacarus* вовсе не потребляли эти микробиальные культуры. *Adoristes ovatus* и взрослые особи *Damaeus clavipes* питались только мицелием *Phoma*, а неполовозрелые *D. clavipes* предпочитали культуру *T. viride*. *Belba corynorpus* — единственный вид, питавшийся пеницилловыми грибами. *Gustavia microcephala* оказались специализированными потребителями бактериальных клеток, *Hypochthonius rufulus* питались и бактериями, и грибами [Luxton, 1972]. Таким образом, трофические связи видов клещей-микрофитофагов весьма разнообразны.

Таблица 10

Избирательность панцирных клещей в отношении некоторых видов почвенных грибов [по Hartenstein, 1962]

Вид	Cladosporium	Trichoderma	Homodendrum	Phialophora	Alteritaria	Sporotrichum	Stemphylium	Syncephelastum	Aspergillus
<i>Belba kingi</i>	+	+							
<i>Ceratoppia bipilis</i>				+					
<i>Eremobelba nervosa</i>	+	+							
<i>Galumna elimata</i>	+		+	+	+	+	+		
<i>Hypochthonius rufulus</i>				+					
<i>Metabelba montana</i>	+	+						+	
<i>Oppia nova</i>	+	+	+	+				+	+
<i>Oribatula minuta</i>							+		
<i>Scheloribates palidulus</i>	+		+	+	+	+			

Панцирные клещи используют в пищу не только низшие грибы и бактериальные пленки, но и некоторые другие группы низших растений. Среди них можно выделить группировку альгофагов, к которым относятся прежде всего формы, обитающие в прибрежных местобитаниях. На морских побережьях панцирные клещи часто заселяют в больших количествах разлагающиеся водоросли *Fucus*. Остатки водорослей превращаются клещами в гумифицированную массу. Среди альгофагов наибольшее значение имеют представители семейства *Ameoonthridae*, обитающие в приливно-отливной полосе. Среди них личиночные стадии преимущественно потребляют одноклеточные водоросли, а взрослые — талломные и нитчатые формы [Schulte, 1976]. Водоросли являются основным источником питания орибатид и в арктических тундрах. В лабораторных условиях *Nanhermannia pana*, *Platynothrus peltifer*, представители *Camisia*, *Nothrus silvestris*, некоторые виды *Damaeus*, *Galumna*, имеющие смешанные пищевые режимы, успешно разводились на культурах *Protococcus* и *Pleurococcus* [Woodring, 1963; Littlewood, 1969].

Лишайники также используются клещами. Их остатки регулярно находили в кишечниках *Camisia segnis*, *P. peltifer*, *Nothrus* sp., *Scheloribates laevigatus*, *Oppia nova* [Michael, 1884; Woodring, Cook, 1962]. Специализированными лихенофагами являются также *Halozetes belgicae*, *Pimodus detuctidens*, виды *Scapheremaeus*, *Cryptoribatula*. Последние питаются корковыми лишайниками [Travé, 1963; Harding, Stuttgart, 1974]. Исследования пищеварения клещей показали, что в лишайниках они потребляют чаще всего грибные компоненты и в сущности питаются как микофаги. Формы, питающиеся водорослями, могут их переваривать с помощью грибных симбионтов. Стерилизованные особи в лабораторных опытах не могли питаться клетками водорослей [Woodring, Cook, 1962]. Таким образом, при питании водорослями клещи использовали грибы в качестве симбионтов.

Во многих случаях клещи оказываются потребителями отмерших водорослей и лишайников. В прибрежной полосе, на скальных почвах они играют большую роль в разложении остатков растительности, представленной в основном этими двумя группами низших растений.

Такие виды панцирных клещей, как *Camisia spinifer*, *Ceratozetes gracilis*, *Hermannia gilba*, *Nanhermannia elegantula*, *Phthiracarus setosellum*, *Platynothrus peltifer*, *Protoribates lophotrichus*, *Pseudotritia ardua*, *Steganacarus diaphanum*, являются сапрофагами, потребляющими остатки древесины и листового опада [Hartenstein, 1962]. Они питаются лишь тканями, подвергшимися сильному микробиальному разложению, с частично переваренными клеточными стенками. В лабораторных опытах клещи более активно потребляли древесину и листву, заселенную естественным комплексом подстилочной микрофлоры, нежели растительные остатки, которые подвергались обработке одной микробиальной культурой в лабораторных условиях. Листовой опад клещи начинали потреблять уже через две недели после начала его разложения в подстилке, а древесину — через 4 недели.

Среди истинных сапрофагов установлена избирательность в отношении вегетативных органов растений и видов листового опада. Например, *P. lophotrichus* предпочитает кленовый опад и в нем — паренхимную ткань. Представители *Pelops* питаются покровами высохших листьев в верхнем слое подстилки. В данном случае клещи выступают как первичные разрушители, что редко встречается среди микроартропод. Некоторые формы панцирных клещей, например виды фтиракарид, могут в течение короткого периода потреблять свежий дубовый опад после двухнедельного выдерживания его в воде. При такой обработке выщелачиваются соединения полифенольного ряда, несъедобные для почвенных сапрофагов. При потреблении листья фтиракариды выгрызают из нижней части листовой пластинки более мягкие ткани и избегают сильно лигнифицированных частей [Führer, 1961]. Предпочтение эпидермиса и мезофила проводящим тканям листового опада характерно и для других форм почвенных сапрофагов — диплопод и мокриц [Striganova, 1967]. Однако среди орибатид имеются и специализированные потребители сосудистых тканей: например, *S. diaphanum* проникают внутрь листовых жилок в опаде и минируют их.

Панцирные клещи — одна из немногих групп почвенных сапрофагов, способная питаться хвойным опадом. В таежных лесах орибатиды — наиболее эффективные первичные разрушители подстилки. *Adoristes ovatus*, виды родов *Steganacarus* и *Phthiracarus* питаются тканями опавшей хвои, минируя их [Jacot, 1936, 1939; Murphy, 1953; 1955; Hartenstein, 1962; Pande, Berthet, 1973]. Сосновая хвоя в меньшей степени, чем еловая, подвергается зоогенному разложению. Однако среди клещей отдельные виды могут потреблять и усваивать ткани сосновой хвои. В мезофиле сосновых игл были обнаружены полости, заполненные экскрементами клещей. В исследованном местообитании основными разрушителями были *A. ovatus*, концентрирующиеся в большом количестве в ферментативном слое подстилки, где находились и объединенные иглы [Jacot, 1939].

Среди клещей-сапрофагов выделяется группа потребителей отмершей коры деревьев (некоторые представители *Mesostigmata*, *Phthiracaridae*, *Hemanniella*, *Liacarus*, *Cepheus*). Некоторые виды прогрызают ходы в гнилой древесине и откладывают там яйца. В этих ходах развиваются неполовозрелые стадии. Ходы *S. magnus* и *Rhizotritia* были найдены в ветвях березы, в коре тсуги, в древесине сосны и дуба. Среди этих форм орибатид имеются истинные ксилофаги, а также потребители экскрементов других беспозвоночных и микрофаги. Например, *Steganacarus diaphanum* питается преимущественно ксилемными тканями сосны [Hartenstein, 1962]. Копрофаги и микрофаги осуществляют лишь механическое разрушение древесины, но питаются в основном мицелием грибов.

Панцирные клещи являются также потребителями отмерших корней. У *Rhizotritia ardua* установлен преферendum в отношении корней полыни [Führer, 1961]. Эти клещи развиваются внутри отмирающих мелких корешков. Другие виды *Rhizotritia* были найдены внутри от-

мерших корней деревьев [Anderson, Healey, 1970]. Орибатиды могут также питаться покровными тканями мертвых корней, недоступными для других сапрофагов из-за высокого содержания пробковой ткани. Таким образом, среди панцирных клещей имеется большое количество форм, являющихся первичными разрушителями разных органов высших растений и проявляющих избирательность в отношении отдельных видов растений и их тканей.

В европейской фауне примерно 40% панцирных клещей имеют смешанное питание. Они могут потреблять как остатки высших растений, так и сапротрофные микроорганизмы. Такие формы в лабораторных условиях могут питаться опадом в течение длительного времени, но у особей, собранных из почвы, в содержимом кишечника, как правило, преобладают остатки грибных гиф. К ним относятся виды родов *Ceratoppia*, *Belba*, *Oribatula*, *Scheloricabates*, *Ceratozetes*, *Galumna* [Bhattachonyya, 1962; Rodriguez, 1964; Wallwork, 1967]. Некоторые авторы рассматривают такие виды как неспециализированные [Schuster, 1956; Lebrun, 1971] либо как "панфитофаги" [Luxton, 1972]. Однако экспериментальные исследования пищевой избирательности данной группы клещей показали, что и первое и второе определения вряд ли верны. Представители *Carabodes areolatus* проявляли четкое предпочтение мицелия *Cladosporium*, *Homodendrum*, *Phialophora*, *Stemphylium*. При отсутствии этих грибов они переходили к питанию сильно разрушенными тканями листового опада и древесины. *Platynothrus peltifer* также предпочитает грибные гифы, но при их отсутствии переходит к потреблению подстилки [Hartenstein, 1962]. Данный автор характеризует этих клещей как предпочитающих грибы, но питающихся и опадом высших растений. Очевидно, эти формы клещей можно рассматривать как переходящие от микрофагии к фитосапрофагии. У некоторых видов обнаружены возрастные различия пищевой избирательности. Неполовозрелые стадии оказываются более специализированными в отношении пищи, чем взрослые. У некоторых видов личинки — микрофаги, а взрослые клещи — сапроксилофаги [Rohde, 1955; Wallwork, 1967].

Характер пищевой избирательности панцирных клещей позволяет предположить, что грибы являются их основными и исходными для данной группы объектами питания. У них имеются специфические ферменты, позволяющие переваривать покровы и включения грибных клеток. Личинки и нимфальные стадии сохраняют трофические связи с грибами даже у тех видов, которые во взрослом состоянии потребляют остатки высших растений. В лабораторных условиях большинство панцирных клещей культивируется на почвенных грибах или на растительном опаде, подвергшемся грибному разложению [Graves, 1960; Woodring, 1963; Butcher et al., 1971]. В литературе неоднократно отмечалось, что клещи — преимущественные потребители грибов, остатки которых находили в кишечнике большинства видов орибатид, обитающих в подстилке и почве [Masnapaga, 1924; Forsslund, 1939]. Питаясь остатками растений, предварительно разрушенными грибами, клещи, очевидно, усваивают прежде всего

отмершие клетки грибов и твердые продукты их обмена, оставшиеся в растительных тканях. Формы со смешанным питанием могут усваивать как содержимое грибных клеток, так и продукты разложения тканей высших растений. Избирательность в отношении грибов проявляется этими клещами и при выборе отмерших растительных тканей, разрушенных теми или иными грибами. Поэтому у клещей смешанное питание или микосапрофагию нельзя рассматривать как неспециализированное питание либо всеядность. Они проявляют избирательность в отношении видов растений, их органов и тканей, определяемую составом первичных разрушителей — грибов.

В процессе эволюции у панцирных клещей, как и у некоторых других групп сапрофагов, трофические связи с грибами модифицировались в симбиотические отношения. Благодаря этому клещи оказались способными питаться продуктами грибного разложения растительных остатков и живых клеток (например, водорослей). У клещей-сапрофагов способность к перевариванию растительных клеток определяется в основном активностью симбионтов. В лабораторных опытах такие клещи могли питаться лишь растительными тканями или их экстрактами только при наличии в них микробальной активности. После стерилизации растительные ткани становились несъедобными для клещей [Führer, 1961; Hartenstein, 1962]. Эти опыты показывают, что клещи используют энзимы тех микроорганизмов, которые они заглатывают вместе с пищей. Отсутствие хитиназы в кишечнике клещей-сапрофагов является одним из доказательств замены трофических отношений с грибами симбиотическими. Это позволило некоторым орбатидам утилизировать труднодоступные для других беспозвоночных-сапрофагов растительные остатки — хвойный опад, покровы корней, покровы свежего листового опада, проводящие ткани. Таким образом, панцирные клещи освоили широкий круг растительных объектов из разных таксономических групп растительного мира. Как и нематоды, клещи с помощью грибов смогли перейти от микрофитофагии к потреблению тканей высших растений, этому способствовала замена трофических отношений с грибами симбиотическими.

Современные данные о пищевой специализации панцирных клещей позволяют несколько расширить число специализированных трофических групп и в комплексе сапрофагов вместо трех пищевых режимов выделить семь. На рис. 9 в схематической форме показаны связи между отдельными пищевыми режимами, из которых исходным является микрофагия. Клещи могут питаться не только растительными остатками в почве, но и живыми растительными тканями. У представителей некоторых семейств орбатид наряду с сапрофагией и микрофитофагией отмечена и фитофагия (см. табл. 9).

Панцирные клещи весьма многочисленны в моховых местообитаниях, однако взаимоотношения между этими беспозвоночными и мхами до сих пор неясны. В литературе имеются предположения, что моховая дернина — лишь убежище для разных групп почвообитающих клещей с благоприятными для них гидротермическими условиями,

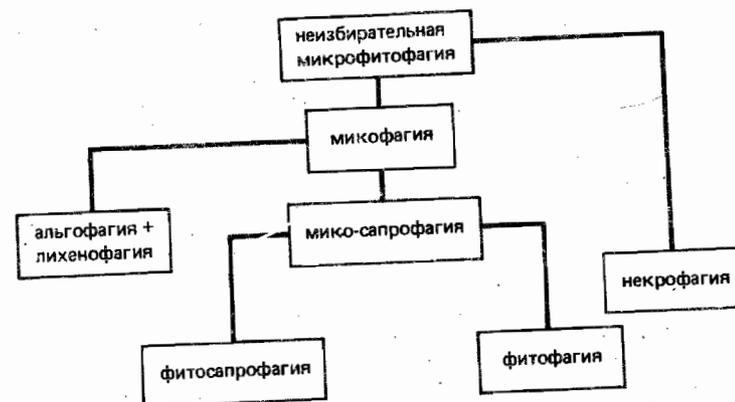


Рис. 9. Пищевые режимы панцирных клещей

но при этом животные не питаются мхами. Однако в лабораторных опытах некоторые представители Prostigmata питались мхами [Senglbusch, 1958]. У панцирных клещей в кишечнике также находили остатки зеленых мхов [Schuster, 1956]. Однако не установлено, способны ли животные переваривать их ткани, или частицы мха проходят через их кишечник без изменений. Поэтому способность клещей, как и других сапрофагов, к утилизации тканей мхов остается проблематичной.

Определения количественных параметров пищевой активности панцирных клещей (суточный рацион, усвояемость, эффективность использования корма) связаны с методическими трудностями использования корма малых размеров клещей. Поэтому количественные исследования питания проведены на очень ограниченном числе объектов. Гравиметрический метод для этих беспозвоночных малонадежен. Суточные рационы клещей так малы, что потеря веса пищевого субстрата в течение опыта в контрольном сосуде может оказаться больше, чем в сосуде с клещами [Hayes, 1963]. Наиболее эффективен для орбатид радиоизотопный метод измерения их пищевой активности. Результаты определений скорости потребления разных видов пищи представлены в табл. 11.

Коэффициент потребления листового опада в отношении к живому весу составляет 40%. При питании сосновым детритом этот показатель колеблется от 25 до 125% [Engelmann, 1961; Kowal, Crossley, 1971]. Усвояемость пищи зависит от ее состава. Например, у потребителей листового опада она не превышает 14% [Berthet, 1964], *S. magnus* при кормлении опадом вереска — 19–52 [Webb, Elmes, 1972], дрожжами — 20 [Engelmann, 1961], грибным мицелием — 40–70% [Healey, 1967; Luxton, 1972].

В широколиственных лесах клещи утилизируют 6 г/м<sup>2</sup>/год грибов, т.е. 2% годовой продукции грибов. Таким образом, эта группа играет большую роль в регуляции состава и численности грибной флоры. Пики пищевой активности клещей совпадают с пиками микро-

Таблица 11

Пищевые рационы некоторых видов панцирных клещей

Вид клещей	Вид пищи	Суточный рацион, мг/экз.	Автор, год
Steganacarus magnus	Смесь листового опада	5,2-8,7	Berthet, 1964
	Опад вереска	3,2-15,1	Webb Elmes, 1972
Cultoribatula juncta	Сосновый детрит	1,06	Kowal, 1969
Damaeus clavipes	Грибные гифы	0,1-5,8	Luxton, 1972
Nothrus biciliatus	Дрожжи	6,5	Harding, Stuttard, 1974

биальной активности в тех ярусах подстилки, где они обитают [Mitchell et al., 1976]. Деятельность орибатид имеет значение при разрушении корней, хвойного и в меньшей степени листового опада. Экскременты орибатид представляют тонкозернистую темную массу с высоким содержанием минерализованных форм элементов питания.

### МОКРИЦЫ - ONISCOIDEA

Мокрицы широко распространены в почвах разных природных зон от тайги до пустынь. Это группа активных почвообразователей, первичных разрушителей растительных остатков. Надсемейство Oniscoidea - единственная группа из равноногих ракообразных, полностью перешедшая к сухопутному образу жизни [Edney, 1954]. Среди мокриц выделяют ряд экологических групп - от гидрофилов до умеренных ксерофилов, различающихся по характеру зонального и стациального распределения. Благодаря высокой пластичности и высокому адаптационному потенциалу мокрицы освоили разнообразные биотопы и проникли в аридные районы. Однако, несмотря на кальцинированные покровы, снижающие интенсивность испарения воды из организма, мокрицы могут существовать лишь в атмосфере высокой влажности [Гиляров, 1970]. В умеренном поясе они живут на поверхности почвы в укрытиях или подстилке, а в аридных ландшафтах становятся обитателями глубоких горизонтов почвы. Глубина ходов пустынных мокриц достигает 1 м [Димо, 1945]. В Европе характерными формами являются представители Oniscidae, Trichoniscidae, Porcellionidae, Armadillidae. В пустынной фауне большую роль играют Hemilepistus [Боруцкий, 1945, 1949, 1950, 1978].

Большинство мокриц, обитающих в подстилке и почве, - сапро-

фаги. У пустынных форм распространена фитофагия. Эти животные являются примером почвенных беспозвоночных, у которых переход от сапрофагии к фитофагии возник как адаптация к компенсации дефицита влаги в организме при высокой скорости испарения в условиях жаркого климата [Гиляров, 1970]. У мокриц, живущих в лесной подстилке, в кишечнике, как правило, не встречаются зеленые части растений. Однако при содержании в лабораторных условиях они легко переходят к потреблению зеленой ливы или корнеплодов, богатых сахарами. Живые растительные ткани, очевидно, служат для них в основном источником влаги, так как мокрицы не проявляют по отношению к ним особой избирательности. В то же время у многих видов мокриц обнаружена четкая пищевая специализация в отношении различных видов листового опада или древесины.

Для большинства водных форм равноногих ракообразных характерным пищевым режимом является детритофагия. В водоемах детрит представляет собой основной пищевой ресурс этих беспозвоночных - "фильтраторов" и "глотателей" [Jorgensen, 1966]. Детрит в водоемах образуется за счет остатков растений и животных, бактерий, терригенного детрита и растворенного органического вещества. Масса бактерий в детрите не превышает 1% от общего веса детритных частиц [Сушеня, 1975]. Поэтому бактериальная фракция, видимо, не имеет большого значения в питании детритофагов. Наиболее существенным компонентом пищи детритофагов являются водоросли и инфузории, развивающиеся на органических остатках. Водные изоподы также в основном потребляют эти организмы, что подтверждается исследованиями содержимого кишечника водных равноногих ракообразных. Например, вскрытие кишечника *Idotea baltica* показало, что этот вид в Баренцевом море питается преимущественно водорослями, содержимое кишечника на 80% состоит из энтероморфы и 20% составляют диатомовые водоросли и остатки амфипод и полихет [Бокова, 1952].

Пещерные и амфибиотические Oniscoidea тоже являются детритофагами, как и водные представители изопод. Очевидно, у предков мокриц детритофагия была основным пищевым рационом при выходе их на сушу. Она сохранилась у современных форм, поддерживающих регулярную связь с водной средой. Пещерные мокрицы, например, питаются на дне подземных водоемов, где скапливаются гниющие органические остатки. Они потребляют мелко раздробленные частицы растительных и животных тканей, и, очевидно, частью их рациона являются сапротрофные бактерии и водоросли [Боруцкий, 1945].

У амфибиотических мокриц, питающихся на суше во влажной почве, в кишечнике обнаружены мелкие органические частицы смешанного происхождения. Среди них идентифицированы остатки высших растений и почвенных микроартропод [Семенова, 1970]. В Средней Азии некоторые виды *Ligidium* питаются на дне ручьев, где их неоднократно находили вместе с водными мокрицами *Aseilus*. Е.В. Боруцкий [1949] предполагал, что они питаются бактериями водного

грунта. Но при этом он отмечал, что мокрицы концентрируются в скоплениях опада на дне ручьев. В тех же местах попадались в водных пробах и типичные наземные формы мокриц — *Prottracheoniscus orientalis* и *Desertoniscus bersteini*, которые являются сапрофагами, потребляющими листовую и травяную опад. Эти мокрицы, очевидно, спасались в ручьях от жары и сухости в жаркое время суток и находили на дне подходящую пищу. Возможно, что и *Ligidium* питаются в ручьях не только бактериями, но и гниющими остатками высших растений.

Вопрос о роли микрофлоры в питании наземных мокриц долгое время оставался спорным. При микроскопическом исследовании содержимого кишечника у мокриц разных таксономических и экологических групп неизменно регистрировались остатки высших растений, мелких животных, а также микробные клетки, обрывки мицелия почвенных грибов и жгутиковые простейшие [Biver, 1961; Striganova, 1967; Brauns, 1968]. Однако общий метаболизм микрофлоры в экскрементах мокриц сразу после выбрасывания их из организма значительно выше, чем в разлагающемся опаде или в почве [Biver, 1961; Reves, Tiedje, 1974]. В процессе прохождения пищи через кишечник мокриц, как и у многих других почвенных сапрофагов, происходит не снижение, а резкая вспышка численности определенных групп микрофлоры. Высокая микробная активность сохраняется некоторое время и в экскрементах, выброшенных в почву, а затем затухает. В кишечнике мокриц имеет место не подавление, а стимуляция микробного роста. Это свидетельствует о том, что микробная плазма не является основным источником питательных веществ для мокриц [Козловская, 1976].

Количественные исследования динамики микробной активности в процессе переваривания пищи у мокриц *Tracheoniscus rathkei* показали, что при кормлении животных листовым опадом, взятым из лесной подстилки, общее число бактерий возрастает от  $2,4 \cdot 10^8$ /г сухого веса (в опаде) до  $16,2 \cdot 10^8$ /г (в кишечнике) и  $401,1 \cdot 10^8$ /г (в экскрементах) [Reves, Tiedje, 1976]. При кормлении этих же мокриц листьями, обработанными в автоклаве, количество бактерий в пищевом субстрате составляет лишь  $1,1 \cdot 10^8$ /г. В кишечнике оно возрастает до  $4,8 \cdot 10^8$ , а в экскрементах — до  $671,1 \cdot 10^8$ . В данном случае подавление микробной активности в опаде приводит к тому, что в кишечнике микробная активность в 4 раза ниже нормы, в результате чего растительные ткани разлагаются не полностью. Максимум микробной активности в пищевом комке при этих условиях наблюдается уже вне организма животного. Путем мечения бактерий по  $^{14}\text{C}$  Рейес и Тидл установили, что мокрицы переваривают микробные клетки лишь при длительном голодании. Таким образом, для наземных мокриц, потребляющих растительные остатки, не характерны трофические отношения с гетеротрофной микрофлорой. В кишечнике мокриц наблюдается массовое размножение бактерий, которые затем либо выбрасываются из организма, либо лизируются. Поэтому для наземных,

как и для водных, равноногих основным источником пищи является не бактериальная масса, а отмершие или живые ткани автотрофных организмов и в меньшей степени остатки животных.

Для наземных почвообитающих мокриц характерна сапрофагия, возникшая, очевидно, на базе детритофагии. Если у водных равноногих ракообразных пища представляет взвесь мелких частиц, которые отфильтровываются от воды и прессируются в глотке, то наземные сапрофаги потребляют плотный грубый субстрат, который они перед заглатыванием размельчают. Представители *Opiscoidea* имеют ротовой аппарат грызущего типа, состоящий из пары мандибул, двух пар максилл и одной пары максиллярных конечностей. Мандибулы у мокриц сильно склеротизованы и не имеют приращенных выростов, что свидетельствует о том, что эти органы приспособлены к отрыванию или отскабливанию и дроблению плотных частиц. Строение ротового аппарата мокриц, в частности форма мандибул, показывает, что современные формы являются специализированными потребителями твердой пищи, а не фильтраторами.

Однако у наземных мокриц можно проследить остатки прежних трофических связей с водорослями, характерных для водных равноногих раков. В частности, было установлено, что подстилочные мокрицы в лесу активно потребляют зеленые почвенные водоросли *Plectococcus*, клетки которых регулярно обнаруживались в кишечниках животных [Bretton, 1957].

Кишечник мокриц представляет собой прямую широкую трубку, дифференцированную на короткую переднюю кишку, средний отдел с двумя парами извитых печеночных придатков и среднюю кишку. В полости желудка эпителий утолщается в виде продольных валиков, вооруженных кутикулярными зубчиками и волосками. Эта система образует фильтр, задерживающий плотные крупные частицы. Пища, прошедшая через фильтры, попадает в печеночные придатки, где подвергается ферментативной обработке. Средняя кишка у мокриц не имеет секреторного эпителия и, очевидно, выполняет лишь всасывающую функцию. Секреторная функция у наземных сапрофитных форм полностью переходит к печеночным придаткам [Семенова, 1970].

У мокриц пища очень быстро проходит через переднюю кишку, а в средней задерживается на несколько часов. По нашим наблюдениям, выбрасывание экскрементов начинается у мокриц через 4 ч после начала приема пищи [Striganova, 1967]. Экскременты мокриц имеют характерную уплощенную продолговатую форму с продольной ложбинкой. Благодаря этому в почве их экскременты легко отличаются от других, и по этим остаткам можно определить характер локализации активности мокриц и интенсивность разрушения ими растительных остатков. Непереваренные частички растительных тканей в экскрементах не превышают у лесных европейских видов 4000 мкм в длину. Внутри других частичек, представляющих, как правило, обрывки мезофила или проводящих тканей, имеются темные вкрапления аморфного детрита, образующегося из продуктов

обмена животных, отмерших бактериальных клеток и продуктов их метаболизма.

У многих мокриц имеются трофические связи с почвенными грибами, что неоднократно отмечалось в литературе [Brerton, 1957; Müller, Beyer, 1965; Müller, 1965]. Грибы потребляются мокрицами в природных местообитаниях, очевидно, в небольшом количестве и нерегулярно. Но в лабораторных условиях мокрицы могут длительный период расти и размножаться на грибной диете. В опытах по исследованию избирательности мокриц в отношении грибов было показано, что эти беспозвоночные проявляют предпочтение к определенным видам *Penicillium* и *Aspergillus* [Müller, Beyer, 1965]. Микофагия, имеющая большое значение в других группах почвенных сапрофагов, у мокриц представляет лишь факультативный пищевой режим.

Как отмечено выше, в кишечниках разных видов наземных мокриц встречаются остатки животного происхождения. Во многих случаях это остатки панцирей мокриц и нередко того же вида. При содержании мокриц в лабораторных культурах у животных часто наблюдается каннибализм. Взрослые особи регулярно поедают часть молодых особей. Этим они, с одной стороны, регулируют уровень плотности популяции, а с другой — восполняют свои потребности в кальции, необходимом для формирования и построения их панциря. Мокрицы предпочитают карбонатные почвы, где плотность особенно высока. Они ассимилируют кальций из растительных и животных остатков, потребляемых в пищу. При питании растительными остатками с низким содержанием Са потребление животных тканей у мокриц возрастает. Интенсивность усвоения Са из растительных остатков исследовалась радиоизотопным методом на представителях *Tracheoniscus balticus* Verh, которых кормили опадом липы, меченым  $^{45}\text{Ca}$  [Radu et al., 1971]. Было установлено, что усвояемость кальция из пищи очень высока и составляет у молодых интенсивно растущих особей 81–94%, а у половозрелых животных в возрасте 2–8 лет — 79–82%. При таком высоком уровне ассимиляции кальция из опада животные часто нуждаются в дополнительных источниках кальция, если в растительных остатках, которые служат им пищей, содержание кальция невелико. Экскреция кальция происходит преимущественно во время линьки вместе с экзuviaми. Мокрицы нередко заглатывают сброшенные экзувии особей того же вида и утилизируют из них кальций.

Несмотря на большое разнообразие пищевых объектов, наземные мокрицы являются преимущественными фитосапрофагами и основное их значение в функционировании комплексов почвообитающих беспозвоночных заключается в первичном разрушении растительных остатков на поверхности почвы. В широколиственных лесах мокрицы перерабатывают примерно 1/6 часть листового опада [Dunger, 1956, 1958a]. Мокрицы *Porcellio scaber*, *Trachelipes rathkei* и *Armadillidium pulchellum* обильно заселяют гнилые пни. В лесной подстилке мокрицы концентрируются в ферментативном слое. Мезофильные

виды, приуроченные к лесным местообитаниям, редко встречаются в открытых ландшафтах. Под пологом леса влажность почвы и подстилки — основной фактор пространственного распределения этих беспозвоночных [Beyer, 1964; Radu, Tomescu, 1976]. Искусственные лесонасаждения, отличающиеся от настоящих лесов более контрастным гидротермическим режимом почвы, как правило, заселяются синантропными видами [Beyer, 1964]. Умеренно ксерофильные виды встречаются и в открытых местообитаниях, и в подстилке древесно-кустарниковых насаждений. На полях люцерны в Средней Азии мокрицы — основные разрушители травянистого опада на поверхности почвы [Ануфриева, 1963, 1966].

У лесных видов не обнаружено заметных различий в активности потребления пищи в дневные и ночные часы [Beyer, 1965]. У обитателей открытых ландшафтов в аридных районах четко выражен суточный ритм с максимумом активности утром и вечером. Пустынные мокрицы весной выходят из норок на поверхность только в прохладные часы суток, но при дневном освещении. В конце весны, когда растительные остатки на поверхности почвы пересыхают и становятся недоступными для потребления их беспозвоночными сапрофагами, мокрицы переходят к питанию зелеными частями травянистых растений. Переход к фитофагии у *H. cristatus* совпадает с периодом цветения эфемеров. В это время они остаются на поверхности почвы и в дневные жаркие часы. Летом мокрицы в пустыне питаются растительными остатками, которые они запасают в своих норках. Они появляются на поверхности почвы лишь для очистки нор ранним утром на очень короткое время. Среди пустынных мокриц, однако, имеются формы, в разной степени чувствительные к температуре и дефициту влажности воздуха. Например, представители п/рода *Desertillio*, использующие для поселения норы других беспозвоночных, могут питаться на поверхности почвы и в полдень, но они в большей степени, чем *H. cristatus*, используют ткани живых растений, что позволяет им компенсировать большой расход влаги на испарение. При содержании в лаборатории в благоприятных условиях влажности и температуры *Desertillio* активно потреблял растительные остатки, собранные из их естественных местообитаний. У них пищевой режим, очевидно, смешанный, и предпочтение живых или отмерших растительных тканей определяется внешними факторами.

Роющие мокрицы *Hemilepistus* питаются летом в норах, выбрасывают ежедневно до 10 мг экскрементов и 4,5 мг почвы. На выбросах мокриц, образующих валики вокруг их нор, почва обогащена минеральными солями, аккумулирующимися в нижних горизонтах, и минерализованными продуктами пищеварения. На них особенно обильно развивается весной растительный покров [Лашак, 1952, 1954]. Таким образом, у мокриц, живущих в глубоких почвенных ходах, функции потребления пищи и выделения продуктов обмена осуществляются практически на поверхности. Это позволяет предполагать, что переход к обитанию в минеральных горизонтах почвы — относи-

тельно недавнее приспособление в эволюции данной группы, сохранившей трофические связи с наземным ярусом. Питание пустынных мокриц почвенным детритом ни разу не было зарегистрировано при вскрытии их кишечника.

Мокрицы проявляют четко выраженную избирательность в отношении вида растительных остатков. При содержании в лаборатории они, как правило, потребляют преимущественно ту пищу, которой питаются в своих естественных местообитаниях. Например, мокрицы, встречающиеся в разрушенной древесине, предпочитают ее различным видам листового опада. Пустынные мокрицы потребляют преимущественно стебли полукустарников и почти не питаются опадом деревьев и кустарников, растущих в лесах умеренной зоны.

Пищевую избирательность мокриц изучали в лабораторных условиях при содержании их небольшими группами или поодиночке в разных видах растительных остатков. Мерой активности питания служили суточный рацион, коэффициент усвоения, количество размножающихся самок и выживаемость молодых особей при кормлении разными видами опада. Нами сравнивалась пищевая активность представителей *P. scaber*, собранных в широколиственном долинном лесу, при кормлении их перезимовавшим опадом клена и дуба. Суточный рацион взрослых мокриц составлял соответственно 6,4 и 2,9 мг. Однако это не означает, что *P. scaber* предпочитали кленовый опад. При кормлении этим опадом через 2-3 недели взрослые мокрицы переставали размножаться, а молодые особи почти полностью погибали. В то же время в опаде дуба в течение месяца мокрицы сохраняли способность к размножению и их молодежь активно поедала листву. Молодые мокрицы быстро росли и линяли.

Мокрицы в отличие от других групп подстилочных сапрофагов малоизбирательны в отношении к степени выщелоченности листового опада. Малоразрушенную листву из верхнего слоя подстилки они потребляют столь же активно, как и подвергшуюся предварительной обработке микроорганизмами в ферментативном слое. Очевидно, мокрицы не так чувствительны к содержанию полифенолов в опаде, как диплоподы или дождевые черви, на которых эти соединения оказывают репеллентное действие. Например, при кормлении диплопод *S. teutonicus* листовой "зимнего" дуба, опадающей весной, и перезимовавшим на земле осенним опадом у них суточный рацион различался втрое: потребление весеннего опада дуба было выше - 4,4 мг/экз./сутки.

Некоторые исследователи полагают, что у мокриц пищевой рацион зависит от содержания в пище некоторых элементов питания, среди которых наиболее важны медь и кальций. Медь необходима мокрицам для окислительно-восстановительных реакций, так как она входит в состав дыхательного пигмента. Мокрицы получают медь из пищи, и у них скорость потребления растительных остатков находится в обратной зависимости от содержания в них меди. При недостатке этого элемента в пище мокрицы активно потребляют свои экскременты [Wieser, 1965, 1966, 1968]. Поэтому для оп-

Таблица 12

Пищевая активность мокриц *A. pallasii* в разных видах листового опада

Опад	Вес мокриц, мг	Сухой вес, мг	Суточное потребление, мг	Коэффициент потребления, %	Усвояемость опада, %	Кол-во усвоенной пищи, мг	Коэффициент ассимиляции, мг	Прирост, мг живого веса
Дуб	262,5	70,1	9,8	13,3	27,2	2,7	3,7	+3,3
Береза	310,8	87,1	18,4	22,4	27,7	5,1	5,9	+0,4
Листва	273,1	76,4	37,7	49,9	49,0	18,5	24,2	-0,5

ределения пригодности разных видов растительных остатков следует учитывать, помимо рациона, еще и усвояемость пищи, и зависящие от количества ассимилированной пищи темпы роста, и скорость размножения, т.е. сочетать разные показатели трофической активности.

В 48-часовых лабораторных опытах нами сравнивалась пищевая активность крымских мокриц *Armadillidium pallasii* при кормлении различными видами опада. Мокрицы собраны в апреле в ксерофитных редколесьях на южном склоне Крымских гор. Их кормили листовой скальной дуба, собранной в тех же местообитаниях, что и животные, а также опадом березы и липы из Московской обл. Результаты определений приведены в табл. 12.

В каждом варианте опыта использовано по 15 взрослых мокриц близкого веса. В таблице приведены средние данные из 15 определений. Величина суточного рациона сильно колеблется в зависимости от вида пищи. Усвояемость дубового и березового опада 27%, а липового - около 50%. Однако лишь в первом варианте опыта наблюдаются фактический прирост массы тела у животных, хотя коэффициент ассимиляции дубовой листвы ниже, чем других видов пищи. Активный рост в данном случае наблюдался только при питании тем видом опада, который животные потребляют в своих естественных местообитаниях. При кормлении опадом из другого природного района у мокрицряду с увеличением рациона и высокой усвояемостью повышается интенсивность обмена, в результате чего ассимилированная энергия тратится на метаболические реакции.

В южной Туркмении нами проводились наблюдения за питанием мокриц, обитающих в предгорно-полупустынной зоне. В местах выходов коренных пород, в гипсированных сероземах тяжелого механического состава там встречаются колонии *H. cristatus*, широко распространенного в Средней Азии. Кроме того, в этих ландшафтах многочисленны представители другого подрода *Hemilepistus-Desertillio* sp., обитающие в норках *H. cristatus* или других беспозвоночных. Они в большом количестве встречаются на территории колоний

Таблица 13

Пищевая активность мокриц из предгорно-пустынных ландшафтов Ю. Туркмении

Вид мокриц	Опад	Суточный рацион, мг/экз.	Усвояемость пищи, %	Кол-во ассимилированной пищи, мг	$k_A$ , %
<i>H. cristatus</i>	Стебли	14,0±0,4	78,8±2,6	11,03	10,9
	<i>Zollikoferia</i>				
<i>Desertillio</i>	Тот же	6,2±0,9	42,2±2,1	2,61	8,4
sp.					
<i>P. orientalis</i>	Листва				
	фисташки	1,8±0,4	32,1±1,9	0,58	6,7

пустынных мокриц и около водоемов, где обитают под навесом травоядных животных. В фисташниках и антропогенных местообитаниях встречаются *P. orientalis*. Лабораторные исследования пищевой активности этих трех видов мокриц показали наличие у них строгой пищевой избирательности. *H. cristatus* и *Desertillio* sp. питались опадом стеблей полукустарника *Zollikoferia*, широко распространенного в осоко-злаковых ассоциациях, где жили эти мокрицы. Опад фисташки они не потребляли вовсе, хотя отдельные деревья фисташки встречались на территории их колоний. *P. orientalis* питались в природных условиях фисташковым опадом. В лабораторных опытах они потребляли и опад других пород деревьев (березы, липы, дуба). Опад *Zollikoferia* мокрицы заглатывали в небольшом количестве, но не усваивали: вес выброшенных экскрементов соответствовал потере веса опада в сосудах с мокрицами. Мокрицы через 2-3 дня начинали поедать собственные экскременты. Результаты определения пищевой активности мокриц приведены в табл. 13.

При кормлении *P. orientalis* опадом липы из Московской обл. усвояемость его составляла 27-30%. Эти показатели сходны с теми, что были получены при кормлении мокриц листвою фисташки. У *Hemilepistus* суточные рационы довольно низкие, но усвояемость пищи очень высока - 78,8%. Пищевая активность *H. cristatus* исследовалась также на популяциях мокриц из Дангарского района Таджикистана [Стриганова, Валиахмедов, 1975]. Там основным пищевым объектом мокриц является опад стеблей зопника *Phlomis*. Скорость его потребления у взрослых особей составляла в среднем 24,0±1,5 мг/сутки (при живом весе 400-450 мг), а усвояемость - 45,6±2,8%. Таким образом, у мокриц можно констатировать наличие четкой избирательности в отношении видов растительных остат-

ков и предпочтение определенных вегетативных частей растений. Формы, приспособленные к потреблению остатков травянистой растительности, не могут питаться и нормально расти при кормлении их опадом древесных пород, и, наоборот, лесные виды мокриц не питаются травянистым опадом.

Характер питания разных видов пустынных мокриц также существенно различается. *H. cristatus* могут длительное время в лаборатории питаться опадом. Но представители другого вида - *H. geamury* - для нормальной жизнедеятельности и роста нуждаются в потреблении почвенного детрита [Shachak et al., 1976]. При кормлении их одним опадом выживаемость составляла лишь 30-60%, а при кормлении почвенным детритом - 79,2%. Суточный рацион этих мокриц при питании опадом составляет 0,8-3,4 мг/сутки, а усвояемость - 50,8-81,9%, при питании детритом - 25,4-47,8 мг/сутки и 25,0-34,8%. Рассчитанное потребление энергии в течение года с растительной пищей достигает 10,3-38,6 ккал/м<sup>2</sup>, а с детритом - 0,6-6,2 ккал/м<sup>2</sup>. Тем не менее растительный опад, очевидно, содержит некоторые необходимые элементы питания в недостаточном количестве, поэтому, несмотря на его высокий энергетический эквивалент, мокрицы нуждаются в дополнительной пище. Наиболее дефицитными элементами питания для данной группы сапрофагов являются кальций и медь, которые поглощаются из пищи почти на 100%. Но животные часто должны использовать и дополнительные источники этих элементов, поедая собственные экскременты [Wieser, 1965]. Возможно, что в опытах по питанию имеет место недостаток какого-либо из этих элементов в опаде. Во всяком случае состав пищи различных популяций мокриц во многом зависит от локальных особенностей почвенной органики и опада.

Факторы пищевого предпочтения у мокриц изучены в настоящее время недостаточно. Избирательность в отношении пищи определяется, вероятно, не только ее химическим составом и потребностями мокриц в отдельных элементах питания, но и составом сапротрофной микрофлоры растительных остатков, с которой мокрицы находятся в симбиотических или антагонистических отношениях. Период приема и переваривания пищи у мокриц длится 2-3 суток, а затем наступает перерыв в питании в течение семи дней. Поэтому при обследовании кишечника мокриц, собранных в разных биотопах, в период их активности 67-73% животных, как правило, имеют пустой кишечник [York, 1973].

Сезонные ритмы пищевой активности различаются у видов из разных природных зон. В лесах Восточной Европы у мокриц молодые особи появляются в середине лета. Летом и осенью они активно питаются и растут. Зимняя пауза наблюдается с ноября по апрель, после чего питание возобновляется [Gere, 1959]. У представителей *Armadillidium* из ксерофитных редколесий Крыма и Кавказа пик пищевой активности приходится на март - апрель. Размножаются они ранней весной. Летом прерывают питание. В прохладные и влажные годы могут питаться и летом. У *Armadillidium* летняя пауза от-

носится к разновидности физического покоя, прекращающегося при наступлении благоприятной ситуации. У пустынных мокриц в начале лета начинается диапауза, нередко переходящая в зимнюю. Количественные показатели у мокриц, имеющих регулярные перерывы в питании, скорость потребления и усвояемость пищи, как правило, выше, чем у мезофильных лесных видов, питающихся в течение всего вегетационного сезона.

У мокриц установлена высокая энзиматическая активность, у них имеются карбогидразы ( $\alpha$ - и  $\beta$ -глюкозидазы,  $\alpha$ - и  $\beta$ -галактозидазы, амилаза), протеазы, липазы, эстеразы [Newcomer, 1959; Hartenstein, 1964]. Активность целлюлазы и хитиназы весьма значительна [Florin, Loset, 1949; Jeaniaux, 1956]. Предполагается, что эти энзимы продуцируются симбиотическими микроорганизмами, хотя не исключено, что целлюлаза в небольшой степени может секретироваться и эпителиальными клетками.

В листовом опаде и остатках трав, которыми питается большинство мокриц, клетчатка представляет основной энергетический ресурс. Мокрицы переваривают почти половину клетчатки в пище [Kozlovskaja Striganova, 1977]. В результате мацерации растительных тканей в кишечнике этих сапрофагов и разложения значительной части клетчатки, происходит высвобождение лигнина, что имеет большое значение для последующего синтеза гумусовых веществ в почве.

## ДВУПАРНОНОГИЕ МНОГОНОЖКИ - DIPLOPODA

Диплоподы известны как очень активная группа первичных разрушителей подстилки. Они связаны с лесными почвами в разных природных зонах и перерабатывают опад листьев и древесины. Некоторые виды встречаются в открытых ландшафтах - в луговых степях и пахотных почвах, полупустынях и питаются остатками трав. Имеются и специализированные пустынные формы, связанные с кустарниковой растительностью.

Численность диплопод в широколиственных лесах умеренного пояса составляет 30-80 экз./м<sup>2</sup> в тайге - 20-30 экз./м<sup>2</sup>, во влажных субтропиках - 60-130 экз./м<sup>2</sup>, в сухих субтропиках - (фисташники) - 13 экз./м<sup>2</sup>, в степях - 30-80 экз./м<sup>2</sup> [Гиляров, 1957; Перель, 1964; Бабабекова, 1969; Гиляров, Перель, 1973; Стриганова, 1974; Стриганова, Рахманов, 1973; Bornebush, 1930; Drift van der, 1951; Arnoldi, Ghilarov, 1963; Striganova, 1971; Striganova, Valiashmedov, 1976]. В тропических лесах плотность мелких диплопод при учете на эклекторах достигает 100-200 экз./дм<sup>2</sup> [Madge, 1969]. В умеренном поясе масса отдельных особей у диплопод варьирует в пределах 60-2500 мг, в тропиках вес наиболее крупных форм превышает 30 г.

Диплоподы - поверхностно-обитающие формы. В периоды покоя они уходят на глубину 20-30 см или в гнилую древесину. Они плохо переносят как недостаток, так и избыток влаги. В районах с за-

сушливым летом у диплопод наблюдается регулярная диапауза [Стриганова, 1977].

У лесных видов имеются 2 пика активности - весной и осенью [Verhoeff, 1928]. Диплоподы могут двигаться и питаться в широком диапазоне температур. У видов, обитающих в умеренном поясе, выделены две экологические группы, различающиеся по уровню верхнего температурного предела пищевой активности. Формы с более низким порогом - до 28°C - являются, как правило, обитателями лесов либо встречаются в районах с влажным климатом. Диплоподы, способные питаться при температурах выше 30°C, приспособились к обитанию в степях и сухих субтропиках и встречаются на пахотных землях.

В почвах лесной и лесостепной зон наиболее распространены представители отрядов Glomerida, Polydesmida, Julida, Polyzoniida, которые играют большую роль в процессах разрушения растительных остатков.

Ротовой аппарат большинства диплопод (за исключением Polyzonium) грызущего типа, с крупными склеротизированными мандибулами, состоящими из нескольких подвижно сочлененных склеритов. У взрослых форм развита вторая пара максиллярных придатков, которые срастаются и образуют гнатохилариум - специфическое образование, характерное для данной группы членистоногих. Форма и расчленение гнатохилариума несколько сходны с лабиомаксиллярным комплексом у личинок жесткокрылых с грызущим ротовым аппаратом. В глоточном отделе имеются эли- и гилофаринкс, склеротизованные образования, принимающие участие в перетирании пищи. У представителей Polyzonium ротовые части мягкие, вздутые, частично редуцированные. Гнатохилариум состоит из одного склерита:

Кишечник диплопод представляет прямую трубку, дифференцированную на передний, средний и задний отделы, мало различающиеся по диаметру. В передний отдел открываются протоки одной или двух пар слюнных желез. Средняя кишка выстлана однослойным секреторным эпителием, функционирующим по мерокринному типу, что характерно для сапрофагов. Здесь же происходит всасывание продуктов пищеварения. В задней кишке имеются замыкающий клапан и складчатая мускулистая камера.

У диплопод сильно развито жировое тело, окружающее кишечник, в котором накапливаются гликоген и жиры. Благодаря этим резервным веществам диплоподы могут длительное время находиться в неактивном состоянии, переживая неблагоприятные условия.

Среди пищевых энзимов у диплопод отмечена высокая активность карбогидраз, расщепляющих олигосахара: целлобиозу, мальтозу, меллицитозу, рафинозу, сахарозу, трегалозу, а также протеазы [Nielsen, 1962; Marcuzzi, Turchetto, 1976a,b]. Исследования липаз у трех видов Glomeris показали, что они могут переваривать оливковое масло, глицеринтрибутират и этилбутират, а также воск. Состав липаз несколько различается у разных видов. В целом липолитическая активность у диплопод ниже, чем у моллюсков или насекомых

[Marcuzzi, Turchetto, 1977]. Этот вывод согласуется с ранее принятыми представлениями о том, что жиры в кишечнике диплопод почти не перевариваются и всасываются в неизменном виде.

У гломерид и полидесмид не была найдена целлюлаза [Nielsen, 1962; Marcuzzi, Turchetto, 1976b]. Но у представителей Julidae обнаружена целлюлазная активность в среднем отделе кишечника [Стриганова, 1970]. При определениях активности фермента ткани кишечника отмывались от содержимого физиологическим раствором, из них приготавливали гомогенат высокой концентрации (100 мг/мл) и инкубировали с целлофаном. Содержание глюкозы определяли антроновым методом. При этом было обнаружено наличие энзима в гомогенате тканей кишечника, хотя активность его была в 5 раз ниже, чем в содержимом кишечника. Таким образом, у кивсяков имеется собственный энзим, действие которого многократно усиливается активностью микрофлоры в пищевом комке.

Среди диплопод подавляющее большинство являются первичными разрушителями растительных остатков, способными питаться плотными растительными тканями, предварительно размельченными в ротовой полости. Исключение представляют лишь полизоиицы, потребляющие сильно увлажненный почвенный детрит. Брандт [Brandt, 1831] рассматривал *Polyzonium germanicum* как сосущих животных. Но М. Римский-Корсаков [1895] считает, что эти диплоподы - регрессивно измененные формы с недоразвитым ротовым аппаратом. Они не имеют специальных приспособлений для всасывания жидкостей и глотают размяченную гомогенную массу в разлагающейся древесине. В кишечнике *P. germanicum* не было обнаружено плотных частиц. Вероятно, они потребляют жидкие продукты микробиального распада и бактериальные клетки, как и сапробионтные нематоды отряда рабдитид.

15 экземпляров *P. germanicum* содержались в лаборатории на разлагающейся, очень влажной древесине граба, очищенной от экскрементов животных. Средний вес особей составлял 18,1 мг. Животные активно передвигались в сосуде и питались. Однако через неделю было установлено снижение веса всех особей, составившее 13,5%. Затем *P. germanicum* были пересажены на экскременты кивсяков, питавшихся той же древесиной. Через 5 дней вес их увеличился в среднем на 6%. Очевидно, *P. germanicum* питались не самой древесиной, а экскрементами ее первичных разрушителей. Подобное явление наблюдается и у некоторых видов фтиракаррид, обитающих в гнилой древесине [Wallwork, 1967]. Таким образом, представители *Polyzoniidae* относятся к группе вторичных разрушителей-детритофагов.

Детритофагия наблюдается и у кивсяков в некоторых местообитаниях, в первую очередь в хвойных лесах. Диплоподы не потребляют хвою. При отсутствии в лесу опада листовых пород деревьев они питаются детритом в гумусовом слое - хвойным мором. Однако детритофагия нехарактерна для данной группы в целом.

У кивсяков нередко фитосапрофагия сочетается с фитофагией, что особенно распространено у обитателей агроценозов. Состав пищева-

рительных энзимов позволяет диплоподам переваривать не только растительные остатки, предварительно выщелоченные микроорганизмами, но и живые растительные ткани - корешки и зеленые части растений. Переход к фитофагии у диплопод связан с тем, что потребление сочных тканей восполняет потерю влаги из организма при усиленной транспирации в условиях низкой влажности и высокой температуры почвы. Кроме того, в открытых ландшафтах растительные остатки на поверхности почвы быстро пересыхают весной и становятся недоступными для потребления. Это вынуждает животных переходить на живые ткани растений.

В агроценозах диплоподы часто оказываются вредителями сельскохозяйственных культур и приносят заметный экономический ущерб.

В центральной Европе, в районах с влажным климатом, питание зелеными растениями - редкое явление. Однако там выявлено около десяти видов вредителей [Seifert, 1961; Тишлер, 1971]. В лесостепных районах кивсяки регулярно повреждают всходы пропашных и зерновых культур. В Определитель сельскохозяйственных вредителей включены два вида кивсяков - кивсяк песчаный (*Schizophyllum sabulosum*) и кивсяк крапчатый (*Blaniulus guttulatus*) [Осмоловский (ред.), 1976].

Иногда диплоподы мигрируют на поля из-под полога леса или лесополос и питаются всходами растений. Это наблюдалось на Украине во время весенней засухи, в период активного питания диплопод после весенней линьки. Такие виды, как *Sarmatulus kessleri*, сочетают сапрофагию и фитофагию и меняют режим питания в зависимости от гидротермических условий. Однако наибольшее число представителей диплопод являются первичными разрушителями листового опада, что и определяет место данной группы в трофических цепях и их роль в круговороте веществ [Стриганова, 1971].

Диплоподы проявляют избирательность к видам растительных остатков, которая неоднократно исследовалась на разных представителях данной группы [Lyford, 1943; Dunger, 1958, 1963; Strigalova, 1967; Стриганова, 1969; Marcuzzi, 1970]. Ниже приведены ряды предпочтительности листового опада, составленные для кивсяков разными авторами, которые в основном совпадают друг с другом (скорость потребления листовой убывает сверху вниз):

По Lyford, 1943

Береза желтая  
Ясень  
Осина  
Клен красный  
Клен американский  
Береза японская  
Береза желтая высокая  
Дуб северный  
Бук

По Dunger, 1962

Липа  
Ясень  
Ольха  
Вяз  
Клен платановидный  
Граб  
Дуб черешчатый  
Бук

Установлены корреляции между степенью предпочтения и содержанием азота [Dunger, 1958]. Имеется корреляция между скоростью разрушения опада и содержанием в нем кальция [Lyford, 1943]. Кальций необходим диплоподам для формирования их панциря: в кутикуле имеются включения углекислого кальция, содержание которого у форм, обитающих в открытых местообитаниях или в районах с контрастным гидротермическим режимом, значительно выше, чем у мезофильных и гигрофильных форм [Гиляров, 1970]. Поэтому диплоподы, как правило, предпочитают почвы с высоким содержанием Са и могут служить их индикаторами [Гиляров, 1957, 1965]. Однако скорость разрушения опада кивсяками не всегда пропорциональна содержанию Са. В частности, в опытах с разными видами *Glomeris* такая корреляция не наблюдалась [Marcuzzi, 1970].

Пустынные многоножки *Orthopus ornatus* питаются опадом пустынных кустарников, проявляя предпочтение в отношении отдельных видов. В Техасе они питаются преимущественно покровными тканями опунции, лорреи и фукореи [Wooten, Crawford, 1975].

В процессе переваривания опада диплоподы ассимилируют около 50% содержащихся в нем зольных элементов. При этом 90% от общего количества этих элементов составляет Са, откладывающийся в покровах диплопод [MacBrayer, 1973]. Содержание Са в покровах достигает 24% [Бызова, 1970, 1973].

Количественные исследования скорости потребления диплоподами разных видов листового опада проводились нами на видах, собранных в смешанных лесах Северного Кавказа. Там доминируют 3 вида (*Pachyiulus foetidissimus*, *Julus colchicus*, *Cylindroiulus ruber*), питающиеся листовой подстилкой и гнилой древесиной [Стриганова, 1969б; Стриганова, 1971]. Кивсяков кормили во время опытов опадом граба, клена, дуба и бука, собранных в тех же лесах. Кивсяки содержались в стеклянных сосудах, зарытых в подстилку. Скорость потребления опада сравнивалась по разнице сухого опада до и после опыта (табл. 14). Продолжительность опытов была 48 ч. Влажность опада около 70%.

Наиболее быстро кивсяки поедали листву граба при кормлении их только одним видом пищи и смесью листвы. В целом очередность в скорости потребления опада разных пород соответствовала порядку известных рядов предпочтительности. Однако животные в лесной подстилке потребляют не только наиболее предпочитаемые виды листвы, но и опад разных пород. При кормлении кивсяков смесью разных видов листового опада пищевые рационы животных были выше, чем при кормлении только одной, предпочитаемой ими грабовой подстилкой.

Диплоподы активно поедают также мягкую гнилую древесину бука из пней и колод. В лесу они разрушают толстые ветви и колоды деревьев, выгрызая в них глубокие камеры с нижней стороны. Летом при высыхании подстилки кивсяки переходят в древесину, долго сохраняющую высокую влажность. Кивсяки *Amblyiulus continentalis* в Ленкоранской зоне АзССР зимуют в гнилой древесине, а в периоды питания выходят в подстилку [Стриганова, Рахманов, 1973].

Таблица 14

Скорость разрушения листового опада и древесины кивсяками

Вид опада	Суточный рацион, мг/сухой вес/экз.					
	при содержании в однородном опаде			при содержании в смеси опада		
	<i>P. foetidissimus</i>	<i>J. colchicus</i>	<i>C. ruber</i>	<i>P. foetidissimus</i>	<i>J. colchicus</i>	<i>C. ruber</i>
Смесь листового опада	-	-	-	52	12,5	12,3
Бук	12,0	1,0	1,1	-	-	1,0
Дуб	22,0	3,3	2,5	12,0	1,0	1,5
Клен	36,0	11,0	6,1	16,0	2,0	2,5
Граб	42,0	14,0	11,3	24,0	9,5	7,3
Древесина бука	122,0	19,0	15,0	-	-	-

При благоприятных условиях температуры и влажности разные виды диплопод проявляют определенную избирательность в отношении опада листвы или древесины. Например, *C. ruber* часто встречается большими скоплениями под отставшей корой в колодцах буков. *A. J. colchicus* не встречались в древесине в период пищевой активности, но поедали ее в лабораторных опытах.

В кишечнике диплопод происходит мацерация растительных тканей, в их экскрементах обнаружены обрывки различных тканей, в которых механические связи между отдельными структурными элементами нарушены и между "разрыхленными" клетками имеются вкрапления аморфного детрита (рис. 10).

При микроскопическом исследовании содержимого кишечника было обнаружено, что вместе с растительным материалом животные заглатывают и крупные минеральные частицы, составляющие треть от общей массы. Песчинки, очевидно, используются для перетирания растительных тканей при прохождении пищевого комка через кишечник.

Процесс переваривания пищи у кивсяков длится около суток. У них обнаружен определенный ритм пищевой активности, состоящей из коротких циклов, продолжающихся около 2,5 ч. Кивсяки *A. continentalis* выдерживались без пищи двое суток, а затем их помещали в сосуд с увлажненной подстилкой. Уже через 15 мин после начала приема пищи при вскрытии кишечника у большинства особей были обнаружены первые порции пищи в передней части средней кишки в виде компактных комочков. Через 1-1,5 ч пища заполняла всю среднюю кишку. В этом отделе пища задерживается на 8-12 ч и

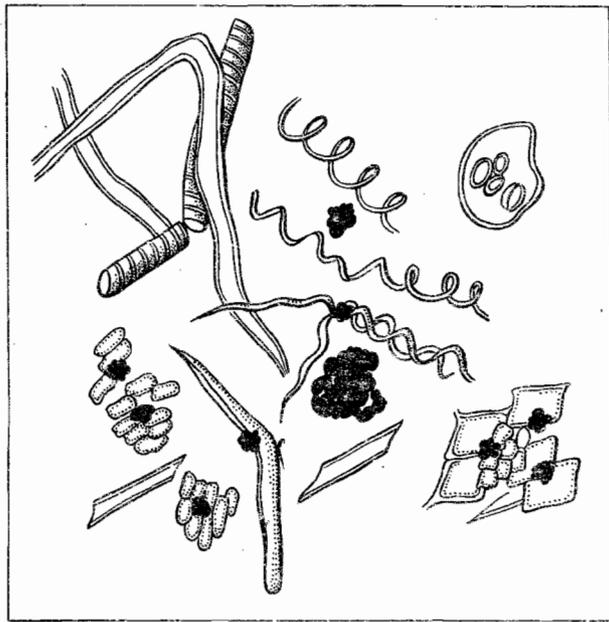


Рис. 10. Остатки растительных тканей в экскрементах диплопод

затем проходит в заднюю кишку, где формируются экскременты и из фекальной массы отсасывается воца. Животные непрерывно питаются около двух часов, потом у них наступает 15-минутная пауза, и питание возобновляется. После пяти-шести таких циклов наступает длительный перерыв на 2-3 ч, после чего снова повторяется несколько коротких циклов. Достоверных различий между дневной и ночной пищевой активностью не обнаружено. Формирование экскрементов в задней кишке происходит в течение нескольких часов. Длительность пребывания пищевой массы в этом отделе сильно варьирует в зависимости от внешних условий. У кивсяков почти никогда кишечник не освобождается полностью. При прекращении приема пищи дефекация у них задерживается. Через один-два суток в задней кишке животных все еще сохраняются экскременты. Задержка дефекации наблюдалась и в условиях дефицита влаги. Вероятно, пищевой комок представляет резерв влаги для кивсяков. При возобновлении питания экскременты вскоре выбрасываются из организма.

Экскременты диплопод представляют собой конгломераты, состоящие из непереваренных растительных остатков, аморфной органики и минеральных частиц. Она легко разрушается водой и в почве долго не сохраняется. В местах высокой концентрации этих животных на поверхности минерального слоя почвы под подстилкой формируется слой тонкозернистой гумифицированной массы — муллы или моде-ра [Гиляров, 1957; Rompell, 1935]. На рис. 10 показаны частицы

различных листовых тканей в экскрементах кивсяков *C. castaneo sinctus*. Максимальная величина частиц 0,1-0,4 мм. Ткани листа разрушаются в разной степени в зависимости от механической прочности их структурных элементов. Дунгер [Dunger, 1963] предложил шкалу для количественной оценки механического разрушения растительных тканей, выделив 5 степеней разрушения — от простого размельчения до мацерации на отдельные клетки. Однако степень разрушения в кишечнике животных зависит в значительной мере от того, в каком состоянии находится опад в подстилке. Листья, подвергшиеся предварительному микробальному разложению, сильнее мацерируются животными, чем мало поврежденный опад с нарушенными покровами. Сильнее всего разрушается мезофильная ткань, труднее — эпидермис и проводящие пучки. У некоторых пород, например у дуба, кутикула листа толстая, пропитанная восковыми соединениями. Такая кутикула труднее разрывается мандибулами диплопод, и медленное потребление таких листьев нередко определяется не их пищевыми качествами, а скорее механической прочностью покровов. Листья с обломанными краями или погрызами съедаются диплоподами быстрее. В кишечнике животных, собранных из подстилки, встречаются и сильно мацерированные обрывки эпидермиса, и более крупные кусочки, сохраняющие клеточную структуру. При кормлении кивсяков листовой из нижнего, сильно разрушенного слоя подстилки в экскрементах обнаружены лишь мелкие частички эпидермиса, представляющие группы из нескольких клеток (рис. 10). Большая часть эпидермиса переварена. Мезофильная ткань разрушается полностью, на препаратах видны лишь отдельные клетки или разрыхленные группы клеток с аморфным детритом между ними (рис. 10). Наиболее трудно поддаются разрушению проводящие ткани, так как стенки отдельных сосудов сильно лигнифицированы и имеют спиральную арматуру. Многие первичные разрушители не потребляют сосудистую ткань. Они разрушают лишь мезофил, скелетируя листовую пластинку. Диплоподы разрушают лист целиком. В их экскрементах встречаются обломки сосудистых пучков с нарушенными связями между отдельными сосудами (рис. 10) и более крупные плотные кусочки листовых жилок, сильно гумифицированные снаружи (рис. 10). В экскрементах по сравнению с опадом сильно возрастает количество аморфного детрита, содержащего продукты пищеварения животных. На рис. 11 показан участок мезофильной ткани на поперечном срезе через листовую пластинку и мацерированный кусочек мезофила из задней кишки кивсяка. В тканях опавших листьев в подстилке начинается уже процесс гумификации. При прохождении опада через кишечный тракт животного масса гумифицированного материала возрастает, что соответствует и данным химических анализов [Dunger, 1963].

В кишечнике кивсяков встречаются иногда гифы и споры грибов. Однако грибы не являются регулярными пищевыми объектами этих беспозвоночных. При кормлении их старой листвой, покрытой гифами грибов, диплоподы вовсе не потребляют такой опад. Выделения

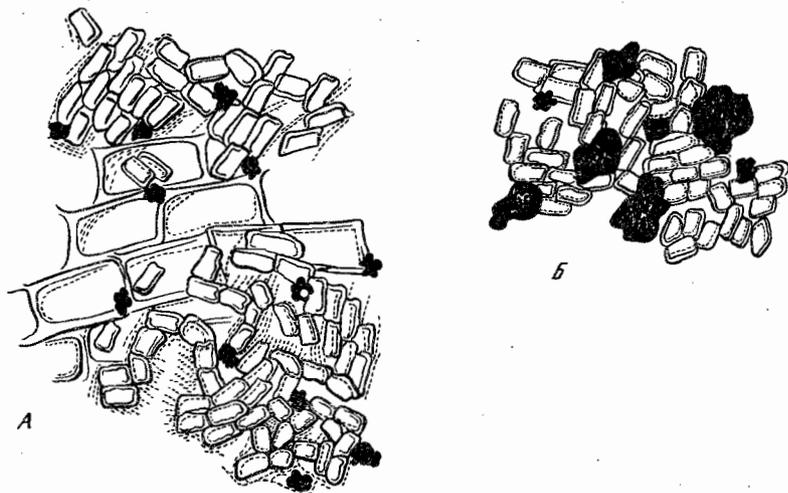


Рис. 11. Мезофильная ткань в опавшей листе граба (А) и в непереваренных частицах опада в кишечнике кивсъяков (Б)

грибов и кислая реакция продуктов грибного разложения, очевидно, оказывают отрицательный эффект.

Диплоподы не питаются также только что опавшими листьями, содержащими полифенольные соединения [Heath King, 1964; Heath et al., 1966a, b]. Наиболее высокой питательной ценностью и вкусовыми качествами для сапрофагов опад обладает весной, после зимовки на поверхности почвы, когда в нем выщелочены полифенолы, несколько разрушены покровы листьев, а опад насыщен влагой, но сохраняется достаточное количество клетчатки, растворимых сахаров и азотсодержащих соединений для покрытия энергетических потребностей и роста животных. Ранней весной диплоподы более активно потребляют опад "хрупких" пород с относительно меньшим содержанием лигноцеллюлозных компонентов и высоким содержанием азота (бузина, лещина, ясень, граб). Позже их основным пищевым объектом становится опад дуба и березы, который разрушается медленнее. В течение весны и лета доступность и пищевая ценность отдельных видов опада изменяются и в соответствии с этим колеблется и величина пищевого рациона животных. Данные, приведенные в табл. 14, получены в мае. В июле скорость потребления опада граба и дуба возрастает соответственно до 62,5 и 43 мг/экз. [Стриганова, 1969b].

Большое значение имеет также влажность пищи. В лабораторных условиях при влажности опада 55% коэффициент потребления пищи у диплопод составлял 5,2%, а при 70%-ной влажности — свыше 9% [Drift van der, 1951]. Поэтому при пересыхании подстилки диплоподы перестают ее потреблять и переходят на другие объекты.

В некоторых случаях у диплопод наблюдались питание экскрементами травоядных животных и некрофагия. В южном Крыму най-

дены скопления кивсъяков *P. flavipes* в навозе [Гиляров, 1947]. Эти диплоподы обитают в ксерофитных лесах, в каменистых открытых местообитаниях, вблизи жилья человека, где живут на поверхности почвы в укрытиях (в расселинах, под камнями, в погребах и прохладных помещениях). Навозные кучи представляют для них местообитания с благоприятной влажностью, где они и питаются непереварованными растительными остатками. Диплоподы заселяют также навозный компост на ранних стадиях разложения [Чернова, 1966].

В некоторых случаях диплоподы потребляют собственные экскременты, утилизируя в них дополнительные количества клетчатки и минеральных элементов. Это же явление наблюдалось и у мокриц, усваивающих из собственных экскрементов медь [Wieser, 1966]. Количественные исследования копрофагии диплопод проводились на примере *Apheloria montana* (сем. Eurydesmidae), распространенных в лесной подстилке на востоке Северной Америки. Этот род является эндемичным для данной области [Mac Brauer, 1973]. Питание *A. montana* исследовалось в лаборатории, где животные содержались в контролируемых условиях температуры и влажности. У одной группы животных выброшенные экскременты сразу удалялись, а у другой — они оставались в течение всего опыта (30 дней) и животные могли их потреблять. Были проведены определения энергетических эквивалентов опада, экскрементов и самих диплопод (табл. 15).

Приведенные данные показывают, что при питании подстилкой животные потребляют больше энергии, чем при смешанном питании подстилкой и экскрементами. Но усвояемость пищи во втором случае составляет 8% (в сравнении с 5,2%), и эта разница отражается на величине прироста. Копрофагия диплопод рассматривается в данной работе как приспособление к стимуляции процесса разложения

Таблица 15

Энергетические показатели пищевой активности диплопод *A. montana* при 21°C [по Mac Brauer, 1973]

Показатель	Подстилка	Подстилка + экскременты
	кал/г/сутки	
Потребление подстилки	111,3	256,7
Потребление экскрементов	105,5	—
Общее потребление пищи	216,8	256,6
Ассимиляция	17,3	13,3
Продукция	3,8	1,1
Дыхание	13,5	12,2
Первичная экскреция	105,5	243,4
Чистая экскреция	94,0	—

клетчатки в кишечнике [Mac Brauer, 1973]. Эти диплоподы не имеют собственного фермента и симбионтов с целлюлозолитической ферментативной активностью. Разложение клетчатки в растительных остатках начинается лишь в экскрементах диплопод после их выбрасывания из организма и осуществляется почвенной микрофлорой. Заглатывая свои экскременты, животные вводят в кишечник микроорганизмы, которые расщепляют молекулы клетчатки, а промежуточные продукты разложения утилизируются диплоподами.

Специальные исследования некрофагии диплопод не проводились. Зарегистрированы случаи нахождения этих беспозвоночных в трупах животных, что особенно часто наблюдалось в открытых местообитаниях. В частности, в трупах находили *V.guttulatus* и *U.foetidus*, которые рассматривались некоторыми авторами как всеядные формы [Тишлер, 1971]. Однако в лесу эти кивсяки питаются листовым опадом. Некрофагия, как и копрофагия, не может рассматриваться как регулярный пищевой режим данной группы.

Значение копро- и некрофагии в разных группах диплопод, очевидно, различно. В некоторых случаях диплоподы питаются экскрементами для пополнения запаса влаги. *A.montana* повышают усвояемость растительных остатков, вторично пропуская их через свой кишечник после обогащения почвенной микрофлорой. Можно полагать, что у диплопод, которые не могут утилизировать структурные элементы растительных тканей, экскременты или группы животных являются дополнительным источником элементов питания и энергии, так как содержат много легкогидролизуемых соединений и богатую микрофлору. Диплоподы усваивают здесь продукты микробного распада.

Представители диплопод, которым в наибольшей степени свойственна некрофагия или копрофагия (*Glomeris*, *U.foetidus*, *A.montana*), характеризуются низкими показателями усвояемости пищи, порядка 5-13% [Gete, 1956; Marcuzzi, 1970; MacBrauer, 1973; Striganova, 1975]. Очевидно, это связано с отсутствием или низким уровнем целлюлазной активности в их кишечнике, в результате чего клетчатка не утилизируется этими животными. Несоответствие литературных данных, касающихся усвояемости пищи у диплопод, возможно определяется тем, что у отдельных представителей этой группы имеются большие различия в способности расщеплять клетчатку при помощи собственной или симбиотической ферментативной активности. У кивсяков, активно разрушающих клетчатку, усвояемость пищи составляет 30-40%. Например, у *P.foetidissimus* усвоение опада граба составляет 39,6%, дуба - 37,4% [Стриганова, 1969]. Эти диплоподы полностью обеспечивают свои потребности в энергетических ресурсах и элементах питания потреблением листовых тканей, и в кратковременных опытах у них наблюдался прирост массы тела.

Процессы пищеварения детально исследовались у *Glomeris marginata* [Воссок, 1963]. Животные содержались при постоянном гидротермическом режиме, оптимальном для их пищевой активности, и питались смесью опада ясеня и лещины. Этот опад характеризуется

высоким содержанием влаги и низким отношением C:N, равным 16:1. Сравнение калорийности пищи и экскрементов показало незначительную потерю энергии растительных остатков. Усвояемость пищи составляла 7,5%. Химический состав пищи и экскрементов показан в табл. 16.

70% энергии *G.marginata* ассимилируют за счет разложения клетчатки, на рост расходуется при этом 0,29-0,45%. Азотсодержащие соединения потребляются в незначительном количестве, поэтому соотношение C:N почти не изменяется в пересыщенных остатках и составляет 15:1. В течение жизни *G.marginata* ассимилируют 1,2 г сухого вещества и из них 60-75 мг тратят на построение тканей своего тела [Воссок, 1963].

Пищевая активность полидесмид исследовалась нами на примере *Polydesmus complanatus*, обитающего в широколиственных лесах Карпат (табл. 17). Животные содержались в лабораторных условиях при 18°. Их кормили разными видами опада, собранного весной. Влажность его в опытных сосудах составляла около 70%.

Диплоподы, обитающие в районах умеренного климата, по размерам относятся к мезофауне. Длина самых крупных видов в фауне СССР - *P.foetidissimus* и *P.flavipes* - составляет в среднем 8-10 см у взрослых особей, а вес достигает 1,5-2 г. Среди тропических форм имеются гиганты, масса тела которых на порядок выше - 20-30 г. Они тоже растительноядны и питаются живыми и мертвыми растительными тканями. Пищевая активность таких диплопод исследовалась в лабораторных условиях при температуре 21-22° на примере *Polyconoceras* sp. (*Spigobolida*, *Rhinocricidae*) из Новой Гвинеи. В нашем распоряжении было три кивсяка (1 самец и 2 самки), которые несколько месяцев жили в лаборатории и питались яблоками и листовым опадом. Опыты по определению пищевого рациона проводились при кормлении их смесью выщелоченного опада фисташки, липы и граба (табл. 18). Все виды этой листвы активно поедались животными. Продолжительность опытов была 6 дней.

Несмотря на большие различия усвояемости пищи, зависящие как от свойств самой пищи, так и от характера пищевой активности

Таблица 16

Содержание структурных компонентов и включений в тканях листового опада и экскрементах (в % от сухого веса) [по Воссок, 1963]

Исследуемый материал	Жиры	Растворимые углеводы	Клетчатка	Лигнин	Зола
Опад	3,6	4,6	30	34	12
Экскременты	1,7	4,0	27	34	14,4

Таблица 17

Пищевая активность *P. complanatus* в широколиственных лесах Карпат

Вид опада	Суточный рацион, мг сухого веса	Коэффициент потребления пищи, %	Усвояемость, %
Граб	25,9	11,0	38,7
Дуб	6,5	4,1	30,5
Бук	5,0	3,8	-

Таблица 18

Пищевая активность диплопод *Polysopocetas* sp. из Новой Гвинеи

Пол	Живой вес, г	Рацион, мг/экз./сутки	Коэффициент потребления пищи, %	Усвояемость, %	Кол-во ассимилированной пищи, мг	$K_A$ , %
Самка	33,0	340	1,0	62,4	212,2	0,7
Самец	31,8	350	1,1	44,6	156,1	0,5
Самка	30,3	300	0,99	80,3	240,9	0,8

диплопод, у них имеется обратная зависимость между массой тела и количеством потребленной пищи. У диплопод, обитающих в широколиственных лесах умеренного климата, при массе тела 0,1-2 г коэффициенты потребления колеблются в пределах 10-20%. У крупных тропических форм они составляют около 1%. Однако усвояемость опада у них влвое превышает таковую у многих диплопод-обитателей умеренного пояса. Однако эти единичные определения не дают возможности судить о характере пищевой активности тропических диплопод в их естественных местообитаниях и даже о пищевой избирательности.

Таким образом, диплоподы представляют специализированную группу потребителей растительных остатков на поверхности почвы - первичных разрушителей листового опада и древесины. Их пищевая активность способствует формированию модерного профиля и стимулирует микробиальные процессы разложения. В кишечнике многих форм происходит активное разложение клетчатки и частичная минерализация органических остатков. Углеводы составляют основные энергетические резервы данной группы, а азотсодержащие соедине-

ния перевариваются ими в меньшей степени. Поэтому в экскрементах диплопод величина отношения C:N мало изменяется по сравнению с опадом. В трофической структуре комплексов почвенных сапрофагов диплоподы занимают место потребителей первичной продукции [MacBrayer, Reichle, 1971]. Однако у некоторых представителей этой группы наряду с потреблением опада наблюдается копро- и некрофагия. Многие виды сочетают сапро- и фитофагию, утилизируя структурные углеводы и включения как в отмерших, так и в живых растительных тканях.

## НАСЕКОМЫЕ - INSECTA

Почти у 95% видов насекомых развитие отдельных стадий протекает в почве. Более примитивные группы этого многочисленного класса членистоногих связаны с почвой в течение всего жизненного цикла. Это относится прежде всего к первичнобескрылым насекомым и представителям некоторых отрядов Немиметаболы. Из крылатых насекомых с полным превращением постоянно обитают в почве в личиночном и взрослом состояниях представители некоторых семейств жуков (жужелицы, коротконадкрылые, водолюбы, карапузики), муравьи. Многие насекомые имеют почвообитающих личинок, куколок либо откладывают в почву яйца. В исследованиях зоогенных процессов в почве наибольший интерес представляют формы, активно питающиеся и передвигающиеся в почве. Насекомые, которые встречаются там лишь в стадии яйца или куколки либо укрываются в почве в неблагоприятные сезоны, практически не участвуют в трофических цепях, характерных для почвенных экосистем.

## ПЕРВИЧНОБЕСКРЫЛЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Подавляющее большинство представителей данной группы насекомых можно отнести к комплексу почвенных сапрофагов. Они живут и питаются в подстилке и почве растительным детритом, сапрофной микрофлорой, остатками животных, иногда хищничают. Протуры имеют ротовой аппарат сосущего типа. Они питаются жидкими продуктами разложения растительных и животных тканей и содержащим грибным гиф, которые они высасывают. Двухвостки и тизануры имеют грызущий ротовой аппарат и могут потреблять плотную пищу. В их кишечнике найдены частицы органического детрита и минеральные частицы, споры грибов, клетки водорослей, остатки животных тканей. Соотношение остатков животного и растительного происхождения в кишечнике варьирует у представителей разных таксономических групп.

В разложении растительных остатков в почве активную роль играют коллемболы, представляющие одну из наиболее многочисленных и широко распространенных групп почвенного населения. Ниже приводится детальный обзор пищевых связей и характера трофической активности коллембол в почвах умеренной зоны.

## Ногохвостки — Collembola

В тундровой фауне в настоящее время известно около 2 тыс. видов ногохвосток. Арены многих видов очень широки, некоторые из них имеют всестороннее распространение. Вместе с клещами коллемболы объединяются в единую экологическую группу микроартропод. Характер пространственного распределения клещей и коллембол, сезонная динамика их численности и активности питания имеют много общего и определяются одной группой факторов, что и послужило основанием для такого объединения. Эти животные относятся к размерной группе широко микрофауны и играют большую роль как вторичные разрушители растительных остатков и потребители микрофлоры [Dunger, 1956, 1958]. В ряде обзоров по экологии почвенных беспозвоночных клещей и коллембол рассматриваются вместе [Тишлер, 1971; Hurling, Stittard, 1974]. Однако клещи и коллемболы имеют и большие различия в характере биотопического распределения и пищевой специализации. Поэтому в конкретных местообитаниях их трофические связи и функции в процессах деструкции в почве сильно различаются.

Коллемболы обитают в почве, подстилке, могут подниматься в травянистый ярус, встречаются иногда в листве кустарников. Они поедают разлагающиеся пни, колоды деревьев, полости под отставшей корой, моховые и лишайниковые местообитания, на скальных выветренных почвах.

Коллемболы встречаются практически во всех природных зонах. В отличие от клещей они достигают наиболее высокого уровня численности в районах субарктического климата. Коллемболы мало чувствительны к низким температурам и могут активно питаться и развиваться при температуре, близкой к 0°. В частности, пищевая активность этих насекомых наблюдалась при +2° [Hale, 1963]. В тундре плотность коллембол достигает 44200 экз./м<sup>2</sup>, в лесной зоне максимальные показатели численности в 3–4 раза ниже и продолжают снижаться в травянистых ландшафтах по мере нарастания дефицита влаги в почве [Чернов, 1975]. Коллемболы очень чувствительны к влажности среды и явняются в большинстве случаев гигрофилами. Однако в полярной пустыне коллемболы составляют основную часть зоомассы почвенного населения [Chernov et al., 1977]. Женские виды резко различаются по характеру своих гигропреферендумов, что определяет особенности их пространственного распределения в пределах одного местообитания [Стебаева и др., 1977; Murphy, 1968; Hale, 1963]. Мелкие размеры животных (0,1–1 см) и относительно короткие сроки развития позволяют им использовать очень незначительные перепады гидротермического режима в почве и подстилке, определяемые микрорельефом, структурой растительного покрова, распределением органических остатков в почве. Поэтому в разных типах экосистем в комплексе коллембол встречается в формах с широко варьирующими гигро-термопреферендумами и отношениями к pH почвы [Wallwork, 1976].

Плотность, плодовитость и скорость роста и развития коллембол

исследовали в лабораторных культурах при одиночном и групповом содержании [Goto, 1961; MacMillan, 1976]. Как правило, коллемболы имеют несколько поколений в году. В зоне умеренного климата число поколений колеблется от 3 до 12 в разных местообитаниях. В лабораторных условиях было показано, что, например, продолжительность жизни представителей *Hypogastrura* порядка двух месяцев, а у зимующих особей — около года [Britt, 1951]. В Субарктике за лето развивается лишь одно-два поколения. Показатели биомассы коллембол невелики: в тундре 0,5–2,2 г/м<sup>2</sup>, в широколиственных лесах — 0,2–0,6 г/м<sup>2</sup> [Гиляров, Чернов, 1975]. Но быстрые темпы развития и смена нескольких поколений в году обеспечивают высокий уровень продукции коллембол, что и определяет большое значение этих беспозвоночных в потоке энергии через почвенный ярус.

Характер участия коллембол в разложении растительных остатков долгое время оставался неясным, так как их трофические связи были плохо изучены. Вопрос о наличии у коллембол пищевой избирательности до сих пор обсуждается в литературе, хотя различия в характере питания нашли свое отражение в морфофункциональных модификациях ротового аппарата и кишечника отдельных видов коллембол.

У коллембол описано три типа строения ротового аппарата: грызущий, режуще-сосущий и колюще-сосущий [Walter, 1963]. Для большинства из них характерен грызущий ротовой аппарат, который представляет, очевидно, исходную для данного отряда насекомых форму. Мандибулы характеризуются наличием жевательной пластинки (молы) и зубчиков на медиальном крае. Они могут отрывать и перетирать кусочки плотной пищи. Такое строение мандибул свойственно и для грызущих типов ортоптероидной формы ротового аппарата крылатых насекомых. Максиллы у коллембол имеют крупную жевательную лопасть — лацинию, которая называется часто "головкой" из-за ее формы. Галея и максиллярные пальпы у некоторых форм редуцированы. Максиллы используются для удерживания и растирания пищи. Режуще- и колюще-сосущий типы ротового аппарата представляют последовательные модификации грызущего типа. Их формирование было связано с переходом насекомых к хищничеству и питанию жидкой пищей. Максилла превращается у сосущих форм в стилет, а мандибулы приобретают серпообразную форму. Коллемболы с сосущими типами ротовых аппаратов питаются преимущественно животной пищей (хищники, некрофаги). Среди них имеются специализированные формы, питающиеся яйцами различных беспозвоночных в почве (*Frisella mirabilis*). Виды с грызущими ротовыми частями питаются растительными остатками, почвенным детритом, экскрементами крупных беспозвоночных, сапротрофной микрофлорой, могут потреблять и гумусированную органику, адсорбированную на поверхности минеральных частиц почвы [Petersen, 1971].

В литературе иногда разделяют коллембол по характеру строения ротового аппарата на растительноядных и хищных [Masnapaga,

1924]. Однако это деление весьма условно, так как животные с сосущими ротовыми частями могут потреблять содержимое грибных гиф, оболочки которых прокалываются заостренными мандибулами.

Коллемболы с грызущими ротовыми частями часто заглатывают мелких животных — нематод, мелких коллембол и т.д. Например, *Isotoma sepulcralis* имеют хорошо развитые молярные пластинки на мандибулах и регулярно питаются животными тканями, остатки которых находят у них в кишечнике [Sharma, Kevan, 1963]. Хищничество широко распространено среди коллембол как факультативный пищевой режим. Потребляя животную пищу, они восполняют потребность в белках [Gisin, 1952]. При разведении их в лаборатории они активно поедают яичный белок, что наблюдается и у других почвообитающих беспозвоночных-сапрофагов, в том числе у панцирных клещей.

Кишечник коллембол имеет характерное для сапрофагов строение — прямая трубка, в которой четко дифференцированы три основных отдела. Передняя и средняя кишка у многих форм имеет почти одинаковую длину. У коллембол с сосущим ротовым аппаратом в средней кишке имеется один или несколько дивертикулов, например у *Neanura*, *Protanura*, *Pseudachorutes* [Walter, 1963]. У коллембол с грызущими ротовыми частями средняя кишка имеет либо трубчатую (*Pogonognathellus*, *Tomocerus*, *Orchesella*), либо округлую форму (*Sminthurus*). В средней кишке формируется перитрофическая мембрана, секретируемая эпителиальными клетками в зоне кардиального клапана [Семенова, 1973]. В кишечнике коллембол обнаружены морфофункциональные различия клеток секретирующего эпителия [Jura, 1958; Семенова, 1973]. Например, эпителий *Tetradontophora bielaniensis* представлен многочисленными высокими столбчатыми клетками, выделяющими большое количество пищеварительного секрета. На гистологических препаратах было отмечено большое количество разрушенных и регенерирующих клеток. Коллемболы *T. bielaniensis* питаются листовым опадом. Интенсивная секреция пищеварительных энзимов связана, вероятно, с перевариванием клеточных стенок. У *Onychiurus armatus* и *Isotoma viridis* клетки секретирующего эпителия более широкие и количество их меньше. Эти виды преимущественно потребляют мицелий грибов. У *Sminthurus viridis* количество регенерирующих эпителиальных клеток очень незначительно. Л.М. Семенова [1973] рассматривает это как признак длительного и равномерного функционирования. *S. viridis* питается пылью, которая является легкоусвояемой пищей.

Исследования состава пищеварительных энзимов у коллембол показали наличие ряда карбогидраз, из которых наиболее высока активность сахаразы и амилазы. Кроме того, у коллембол установлена активность мальтазы, трегалазы и у *Onychiurus subuliginatus* — целлюбиазы [Zinkler, 1971]. Целлюбиаза имеется у многих сапрофагов, питающихся растительными остатками. Расщепление клетчатки до целлюбозы осуществляется в их кишечнике микроорганизмами, а с помощью собственных ферментов животные продолжают рас-

щепление этого промежуточного продукта до углекислоты и воды. Возможно, что коллемболы, заглатывающие частицы опада, используют продукты микробного разложения целлюлозно-лигнинового комплекса.)

Различия в строении кишечного эпителия показывают, что у коллембол пищевая специализация достаточно глубокая. Но микроскопические исследования содержимого кишечника коллембол с грызущим ротовым аппаратом не обнаружили четкой избирательности в отношении пищевых объектов. У одной и той же вида, собранных из разных местообитаний, встречаются в равной мере остатки растительного опада и микробные клетки. Однако в пределах одного местообитания у коллембол можно проследить предпочтение в отношении определенных объектов [Petersen, 1971]. Это является в какой-то степени результатом строгой локализации отдельных видов коллембол в почве или подстилке в соответствии с их узкими требованиями к гидротермическому режиму и кислотности окружающей среды. Пространственная дисперсия отдельных видов коллембол в разных экологических нишах является основой их трофических различий, определяемых запасами пищи в соответствующих микробиотопах. Отсутствие узкой пищевой специализации и способность к усвоению разных компонентов почвенной органики имеют, очевидно, адаптационное значение, позволившее отдельным видам коллембол приспособиться к обитанию в разных природных зонах. Благодаря высокой пластичности в отношении пищи коллемболы могут быстро осваивать новые для них местообитания. Именно поэтому коллемболы являются пионерными формами, заселяющими пленочные почвы, образующиеся на горных породах, и отвалы земли в индустриальных ландшафтах [Стебаев, 1958, 1962; Dunger, 1968]. Поэтому в отличие от других групп сапрофагов у отдельных видов коллембол нельзя выделить определенные пищевые режимы, можно лишь говорить о предпочитаемых пищевых объектах в условиях конкретных экосистем.

Все коллемболы потребляют и мертвые органические остатки, и почвенную микрофлору, иногда зеленые водоросли, пыльцу, нектар. В целом эта группа связана преимущественно с низшими растениями [Беккер, 1947]. Потребление листового опада характерно для представителей семейства *Sminthuridae*. Виды *Entomobryidae* питаются пылью, водорослями, спорами грибов. Представителей *Folsomia*, *Onychiurus*, *Isotoma*, *Hypogastrura*, *Tomocerus*, *Orchesella* можно рассматривать как наиболее ярко выраженных сапрофагов. В кишечнике у них преобладают частички опада, гифы грибов, бактериальные клетки. Многие виды питаются неперевавшими остатками в экскрементах более крупных беспозвоночных. *Isotoma grandiceps*, *I. viridis*, *Friesea* spp., *Hypogastrura rufipes* в большей степени потребляют пищу животного происхождения — экзuvia беспозвоночных, мелких членистоногих, трупы животных [Christiansen, 1964].

Различия пищевого переферендума у коллембол коррелируют с характером их вертикального распределения в гумусовом профиле

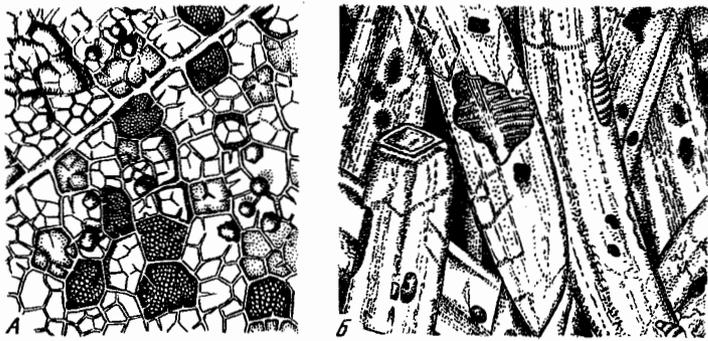


Рис. 12. Погрызы и экскременты коллембол на опавших листьях (А) и хвое (В) [по Zachariae, 1963]

почвы. Среди них выделяют 2 экологические группы: 1) поверхностно-обитающие формы с пигментированными покровами, развитыми глазами, сильными конечностями, очень подвижные. Они концентрируются в верхней части подстилки и являются обитателями листового и хвойного опавов, встречаются и на травянистой растительности; 2) почвенные формы обитают в гумусовом слое, на границе с минеральным горизонтом. Это менее подвижные коллемболы, не выходящие на поверхность подстилки, часто слепые, с непигментированными покровами [Стокс, 1943; Zachariae, 1963]. Среди представителей первой группы коллембол вместе много потребителей опада, а во второй группе преобладают микрофитофаги и детритофаги.

Микрокопическое исследование поверхности опавшей листы и в сосновых лесах восточной Финляндии коллембол показали, что эти беспозвоночные питаются в основном грибными гифами и бактериальными колонками, различающимися на поверхности листы. Но коллемболы могут повреждать клетки эпидермиса в местах, где ткани опада подверглись ферментативной обработке. На рис. 12 показаны участки листовой пластинки и еловой хвои, скелетированные коллемболами, которые оставили свои экскременты. На хвое заметны темные пятна микробных повреждений, расширенные коллемболами. Некоторые авторы полагают, что коллемболы размельчают растительные ткани, но не переваривают их, а усваивают лишь микробные клетки [Hale, 1967]. В качестве доказательств приводились данные лабораторных опытов, в которых коллемболы заглатывали вместе с микробными клетками нейтральный субстрат, проходящий через их кишечник без изменений. Однако имеются многочисленные данные о том, что коллемболы могут переваривать структурные элементы растительных клеток с помощью микроорганизмов. В их экскрементах не была обнаружена клетчатка. Предполагается, что коллемболы, питающиеся экскрементами первичных разрушителей, заканчивают разложение клетчатки [Zachariae, 1965]. На рис. 13 показаны экскременты личинок типулид с

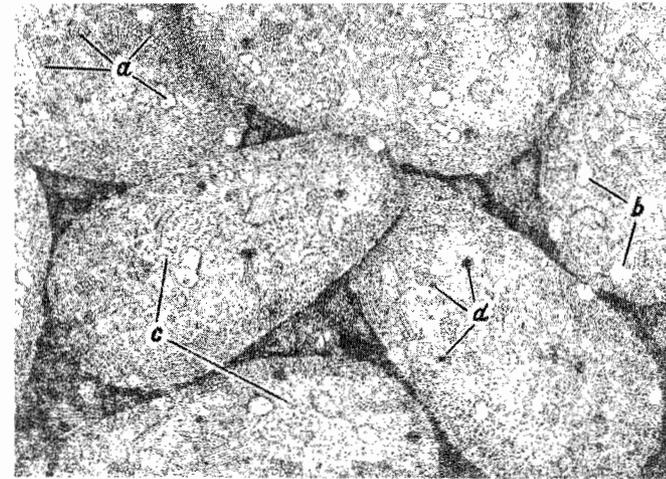


Рис. 13. Экскременты личинок типулид со следами деятельности вторичных разрушителей

*a, b* — непереваженные остатки листовых тканей; *c, d* — погрызы и экскременты коллембол [по Zachariae, 1963]

крупными непереваженными кусочками листового опада и на них — темные точки экскрементов коллембол. Последние долго сохраняются в почве и не разлагаются микрофлорой. В пленочных почвах экскременты коллембол и клещей составляют основную массу гумифицированного органического материала, перемешанного с минеральными частицами [Rusek, 1975]. Величина экскрементов коллембол 0,1–0,2 мм. Устойчивость экскрементов коллембол к микробiallyному разложению позволяет полагать, что они не содержат органического материала, который мог бы использоваться микрофлорой как питательный субстрат. Таким образом, остатки растительных тканей полностью перевариваются в кишечнике коллембол, и продукты их распада минерализуются.

В лабораторных опытах коллемболы эффективно разрушают опавшую листу некоторых пород деревьев [Soudek, 1928; Schaller, 1950; Dunger, 1956]. На примере *Tomocerus flavescens* и *Orchesella flavescens* было показано, что они обнаруживают определенную избирательность в отношении разных видов опада. Наиболее активно потребляют они листу дуба, клена, бука [Schaller, 1950]. Коллемболы могут питаться только что опавшими листьями, но при потреблении опада, разрушенного микрофлорой, их пищевая активность повышается [Dunger, 1956]. По-видимому, коллемболы мало чувствительны к содержанию полифенольных соединений в опаде. Активизация питания в разрушенной листе предположительно является результатом того, что животные потребляют клетки микрофлоры наряду с тканями листы.

Среди коллембол встречаются формы с более широким и более

узким спектром пищевых объектов. Например, *Oonychurus armatus* потребляет грибные гифы, бактериальные пленки, детрит, мелких животных, а также захватывает минеральные частицы [Rusek, 1975]. Наличие таких форм дало повод говорить о всеядности коллембол [Agrell, 1941]. Однако эти коллемболы проявляют избирательность в отношении мицелия разных видов грибов, который потребляют с различной скоростью [Mac Millan, 1976]. В то же время такие виды, как *O. parulosus*, потребляют только микробные клетки в верхнем слое подстилки, *O. denisi* питаются грибами, причем в пределах одного местообитания они, как правило, оказывают предпочтение одному виду грибов [Rusek, 1975]. У *Tomosegus minor*, *T. longicornis*, *I. notabilis* основным объектом питания также являются почвенные грибы [Poole, 1959], у *T. flavescens* - листовой опад и экскременты крупных беспозвоночных [Knight, Angel, 1967; Gilmore, Raffensberger, 1970]. *Isotoma saltans* питается преимущественно пылью хвойных деревьев [Handschin, 1926; Steinböck, 1931]. Избирательность коллембол в отношении пищи определяется как видовой спецификой, так и особенностями их конкретных местообитаний [Gilmore, Raffensberger, 1970; Petersen, 1971; Rusek, 1975].

В лабораторных культурах коллемболы также проявляют избирательность в отношении пищи, но пищевые предпочтения в лабораторных условиях часто не соответствуют данным, полученным при изучении содержимого кишечника особей, собранных из почвы. Поэтому при трактовании результатов лабораторных исследований на природные объекты коллембол должна проводиться с учетом данных изучения содержимого кишечника [Mac Millan, 1976]. Многие виды коллембол в лаборатории могут развиваться на дрожжах, которые и используются в качестве пищи для лабораторных культур. В природе коллемболы не питаются дрожжами [Britt, 1951; Magalhães, 1964].

Пищевая избирательность разных видов коллембол в лабораторных условиях имеет четкие различия: *Folsomia similis* размножается только при наличии дрожжей и листового опада, *F. candida* может нормально развиваться на любом из этих компонентов без заметных различий в темпах развития [Marshall, Kevan, 1962; Milne, 1959, 1960], *F. similis* при воспитании на опаде не размножается, но при пересадке на дрожжи самки вскоре начинали откладывать яйца. При добавлении к дрожжам опада темпы развития коллембол заметно возрастали [Sharma, Kevan, 1963a]. *Pseudosinella aiba* нормально размножается при кормлении опадом, но при добавлении дрожжей ее рост активизируется [Sharma, Kevan, 1963b]. Представители *Pseudosinella* могут культивироваться также на разных растительных материалах, которыми они не питаются в природных условиях: на кукурузе, сахарном тростнике. У них четко выражено отрицательное отношение к почвенным грибам. В то же время у других коллембол дрожжи не перевариваются в кишечнике, что коррелирует с предпочтением грибного мицелия. Некоторые виды коллембол ведут себя в лаборатории как специализированные микофа-

ги: у *Oonychurus procampatus* максимальная скорость роста наблюдается при питании мицелием *Mortierella isabellina*, *Trichoderma videri*, *Phoma* sp. [Hale, 1967].

Взаимоотношения различных видов коллембол и грибов выяснили в следующем эксперименте: в опытные сосуды с почвой и коллемболами вносили культуру грибов, а затем ежемесячно учитывали численность коллембол в контрольных и опытных сосудах путем экстракции животных из проб почвы, взятой из сосудов [Fagahat, 1966]. Плотность *Entomobrya lanuginosa* в контрольных и опытных пробах через 1, 2, 3 месяца составляла соответственно 4 и 171; 3 и 170; 5 и 163 экз.; плотность *Isotomiella minor* в той же ситуации составляла 26 и 6; 9 и 4; 8 и 6 экз. Таким образом, *E. lanuginosa*, очевидно, активно потребляли грибы и быстро размножались, а *I. minor* были индифферентны к грибам. Некоторые виды *Isotomiella* и *Sminthurus* погибали в присутствии грибов. Грибные выделения, очевидно, оказывали на них отравляющее действие.

Известно, что некоторые коллемболы проглатывают споры грибов, например базидиомицетов, но не переваривают их. Споры либо выбрасываются в жизнеспособном состоянии из кишечника животных, либо даже начинают развиваться в задней кишке коллембол, увеличиваясь в размерах [Schaller, 1950; Kühnelt, 1961]. У грибоядных коллембол наблюдается избирательность в отношении вегетативных и генеративных органов грибов. При культивировании коллембол в сосудах с грибным мицелием было установлено, что такие виды, как *E. lanuginosa*, могут питаться гифами и спорами, а *I. minor* - только спорами [Fagahat, 1966]. Коллемболы проявляют избирательность и по отношению к виду грибов, что выражается в соотношении скорости развития и плодовитости при питании различными микроскопическими грибами.

Характер пищеварения коллембол изучен пока недостаточно. В опытных условиях сравнивали скорость развития отдельных стадий коллембол на дрожжах и двух видах синтетической пищи - с высоким (40%) и низким (3,4%) содержанием белка. На пище, бедной белком, коллемболы развивались наиболее медленно, а максимальная скорость развития наблюдалась на дрожжах [Snider, 1971]. Известно, что коллемболы могут усваивать также жиры и углеводы, за исключением структурных полисахаридов. В природных условиях источником азота для них является плазма микробных клеток [Christiansen, 1964]. Но коллемболы имеют и симбиотические отношения с микрофлорой. В частности, у них в кишечнике обнаружены бактерии *Bacillus* sp., расщепляющие хитин. Поэтому многие коллемболы способны переваривать оболочки грибных гиф и покровы мелких членистоногих.

У коллембол, питающихся живыми растительными тканями, важным источником питания - почвенные водоросли, что характерно в особенности для тундровых местообитаний. В арктических тундрах коллемболы в большом количестве встречаются в пятнах голого грунта на разной степени зарастания [Чернов и др., 1971]. Основным

пищевым резервом в этих местах являются водоросли с сопутствующей им бактериальной флорой. В полярной пустыне коллемболы, как и другие представители почвенного населения, концентрируются в местах скопления талломных водорослей и питаются их отмершими частями.

Коллемболы – основной компонент фауны моховых местообитаний, однако данных о потреблении ими мхов очень мало. Известно, что некоторые коллемболы культивируются на мхах и в их кишечнике найдены остатки зеленых тканей мха. Экскременты коллембол обнаружены на листьях некоторых зеленых мхов [Pryor, 1962; Drift van der, 1963; MacMillan, Healey, 1974]. Это не исключает возможности питания коллембол микрофлорой, развивающейся на мхах.

Радиоизотопным методом было установлено, что суточное потребление почвенного детрита у коллембол составляет 0,018 мг/сутки/экз. [Kowal, Crossly, 1971]. Активность потребления грибного мицелия у *Onychiurus proscampatus* колеблется в пределах 0,25–0,38 мг/сутки [Healey, 1967]. В. Дунгер определил объем тканей листового опада, потребляемых *Folsomia fimetaria*, который составлял 0,04 мм<sup>3</sup>/сутки [Dunger, 1956].

Коллемболы играют большую роль в формировании гумусового слоя подстилки. Было рассчитано, что 20 тыс. коллембол продуцируют в сутки до 480 мм<sup>3</sup> экскрементов [Soudek, 1928]. Популяция коллембол в 10 тыс. экз./м<sup>2</sup> ежегодно формирует около 183 г экскрементов, что соответствует слою гумуса мощностью 0,2 мм [Schaller, 1950]. Деятельность этих беспозвоночных в основном сконцентрирована в нижних слоях подстилки А<sub>0</sub>Ф, где они находят остатки разного происхождения, частично разрушенные ферментами животных и микроорганизмов, и превращают их в органический детрит. В этом слое смешаны обломки листовых пластинок и хвои, непереваженные остатки опада и древесины, трупы и экзувии беспозвоночных, мертвые клетки сапротрофных микроорганизмов, активная микрофлора. Весь этот материал перерабатывается разными видами коллембол, предпочитающими те или иные компоненты подстилки, и превращается в тонкозернистую однородную гумусированную массу. Коллемболы – типичные вторичные разрушители органических остатков в почве. Особенно велико значение коллембол в местообитаниях, где первичное разрушение опада осуществляется микроорганизмами. Коллемболы наряду с клещами выступают как активные регуляторы скорости микробальной сукцессии [Чернова, 1977]. Они способствуют инкорпорации размельченной органики в минеральный слой почвы.

## КРЫЛАТЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Среди крылатых насекомых, развивающихся в личиночной стадии в почве или связанных с ней в течение всего жизненного цикла, сапрофагия наиболее распространена у представителей отрядов таракановых, уховерток, термитов, жесткокрылых и двукрылых, многие из которых непосредственно участвуют в разложении растительных остатков в почве.

## Отряд таракановых - Blattoptera

Тараканы обитают на поверхности почвы, в подстилке, растительной ветоши, под камнями, в гнилой древесине. По характеру питания они скорее являются полифагами, так как потребляют остатки растительного и животного происхождения. В фауне СССР насчитывается более 50 видов тараканов. Они распространены преимущественно в субтропических, степных и лесостепных районах, отдельные представители встречаются и в лесной зоне [Бей-Биенко, 1950]. Численность тараканов очень низка, порядка 0,5–0,7 экз./м<sup>2</sup> в Крыму и на Кавказе [Гиляров, 1965].

Среди тараканов имеется ряд видов, питающихся преимущественно растительными остатками, некоторые переходят к фитофагии и вредят декоративным и оранжерейным растениям. В Средиземноморской области и в Средней Азии широко распространен *Polyphaga asurgitica* L. В лабораторных условиях он длительное время живет, питаясь остатками трав из природных местообитаний. Вскрытия кишечника этих тараканов, проведенные нами, показали, что наряду с растительными тканями они заглатывают и минеральные частицы почвы. Суринамского таракана *Pycnoscelus surinamensis* в лабораторных условиях культивировали на дубовой подстилке, перемешанной с почвой [Rybicki, Luczak, 1966]. Длительность развития тараканов составляла почти год, но при кормлении их живыми растительными тканями – картофелем и зеленой листвой – скорость развития увеличивалась почти вдвое. Таким образом, у них наблюдалось явное предпочтение сочных растительных трав, хотя тараканы нормально развивались и на опаде. Эти тараканы, завезенные в Европу и Америку из тропических районов, известны как вредители в оранжереях.

В тропиках многие представители этого отряда достигают значительных размеров (до 5–7 см) и высокого уровня численности. Очевидно, они являются там одной из наиболее активных групп, перерабатывающих подстилку и мертвую древесину. Активными разрушителями древесины в тропиках являются представители семейства *Panestridae* [Бей-Биенко, 1950]. В СССР на Дальнем Востоке встречается *Sturpocercus relictus* B.-Bienko, питающийся гнилой древесиной.

Исследования пищевых потребностей и характера пищеварения у тараканов проводились преимущественно на синантропных видах в лабораторных культурах. В частности, черный таракан *Blatta orientalis* широко используется в качестве модельного объекта для различных аспектов физиологических исследований. При кормлении этих тараканов сухой размельченной растительной пищей было установлено, что основой их питания являются углеводы: при низком количестве азота в пище либо при ограниченном количестве аминокислот в рационе тараканы поддерживают нормальный вес тела и заканчивают свое развитие [Шовен, 1953].

Тараканы имеют грызущий ротовой аппарат с мощными ротовыми частями. Кишечник у них четко дифференцирован на ряд отделов,

характерных для насекомых: в передней кишке выделяется расширенный зоб и мышечный желудок с хитиновым слоем, щетинками и зубчиками внутри, средняя кишка с несколькими слепыми выростами.

У этих насекомых имеется широкий спектр пищеварительных энзимов: амилаза (в слюне и в передней и средней кишке), инвертаза, обнаруженная лишь у *Blattella*, мальтаза (средняя кишка). Протеолитический фермент напоминает катепсин, характерный для позвоночных. Липазная активность обнаружена только в зобе, но она проявляется при гораздо более высоком значении pH, чем то, которое наблюдается в норме в кишечнике тараканов. Поэтому жиры перевариваются у них очень медленно и долго остаются в зобе [Wigglesworth, 1927; Шовен, 1953].

В кишечнике тараканов обнаружен комплекс симбионтов, в котором большую роль играют жгутиковые простейшие и бактерии. У *Cryptocercus punctulatus* найдено около 20 видов жгутиконосцев, близких к кишечным симбионтам термитов [Cleveland, 1934]. Симбиотические бактерии локализованы у них в мицетоме жирового тела. Бактериальные симбионты *C. punctulatus* при культивировании на агаре напоминают риккетсии [Hoover, 1945]. У некоторых видов тараканов кишечные бактерии не культивируются вне организма животных. Как и термиты, тараканы, очевидно, способны переваривать клетчатку с помощью симбионтов. Кроме того, симбионты играют большую роль и в переваривании белков. У стерилизованных тараканов протеолитическая активность гораздо слабее, чем у нормальных особей. Очевидно, у них бактерии являются основным источником протеазы [Banerjee et al., 1969].

Степень усвоения пищи и эффективность прироста у тараканов очень высоки: отношение прироста массы тела к потребленной пище за единицу времени составляет 31,3–31,6 у *Blattella germanica* [McCaу, 1938].

Таким образом, тараканы, обитающие в природных местообитаниях на поверхности почвы, могут рассматриваться как преимущественные фитосапрофаги со склонностью к фитофагии. Основу их рациона составляют безазотистые соединения, которые расщепляются в кишечнике животных с помощью их собственных ферментов. Белки, также охотно потребляемые тараканами, перевариваются с помощью симбионтов. Практической роли в переработке растительных остатков на территории нашей страны эти насекомые не играют. Исследование их питания представляет интерес лишь с точки зрения сравнения с пищевыми потребностями других групп.

### Отряд термиты - Isoptera

Термиты распространены преимущественно в тропических и субтропических районах, в саваннах и степях Африки, Австралии и Южной Америки. Они играют большую роль в почвообразовательных процессах. Численность и видовое разнообразие термитов очень велики, и эти насекомые выступают как основные потребители и раз-

рушители растительных остатков в почве. В ландшафтах саванн в районе Берега Слоновой Кости плотность термитов колеблется в пределах 160–500 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса – 1,15–2,15 г/м<sup>2</sup> [Josens, 1972].

В СССР обитает лишь около десятка видов термитов, распространенных в Средней Азии, на Кавказе, в Крыму, в Молдавии и южной Украине. В Средней Азии наибольшее значение имеют виды *Acanthotermes*, на юге европейской части СССР – *Kaloterme*s и *Reticulitermes*, характерные для Средиземноморья. На территории нашей страны термиты связаны преимущественно с латеритами, крымскими красноцветными почвами и с пустынными сероземами [Гиляров, 1949; Димо, 1916].

Среди термитов выделяется несколько экологических групп, различающихся по структуре гнезд и характеру питания. Одни виды заселяют мертвую древесину, прокладывая ходы внутри колод, пней и деревянных построек. Древесина – основная пища этих форм. Другая группа термитов строит термитники из частиц почвы, скрепленных выделениями слюнных желез и экскретами. В саванне и на опушках тропических лесов термитники особенно многочисленны и являются характерным элементом ландшафта [Lee, Wood, 1971]. Высота термитников иногда превышает 2 м. Эти термиты питаются растительными остатками на разных стадиях разложения и грибами, выращиваемыми в гнездах ("грибные сады"). Закаспийские термиты *Nodotermes vagans*, *N. septentrionalis* и *N. angarianus* строят небольшие надземные холмики. Среднеазиатские термиты строят почвенные гнезда, глубина их достигает 3–4 м [Димо, 1955].

Ротовой аппарат термитов грызущего типа. Форма и величина мандибул сильно варьируют у представителей отдельных видов в зависимости от характера пищи, а также кастовой принадлежности. Наибольшее разнообразие в строении мандибул наблюдается у солдат. Среди термитов, питающихся растительными остатками, выделяются группы первичных и вторичных разрушителей. Первые потребляют отмершие органы растений, полностью сохраняющие свою структуру, вторые – размельченные и перемешанные с почвой остатки растений, сильно измененные другими беспозвоночными – сапрофагами и микрофлорой [Wood, 1976]. Эти термиты относятся некоторыми авторами к группе "гумифагов" [Josens, 1972; Lee, 1974]. Предполагалось, что они усваивают гумусовые соединения, однако экспериментальных подтверждений этому нет. Возможно, термиты потребляют остатки клетчатки, микрофлору либо продукты разложения растительных остатков. Поэтому их было бы правильнее характеризовать как детритофагов (наряду с энхитреидами, дождевыми червями, обитающими в минеральных горизонтах почвы, некоторыми личинками двукрылых и жуков). Термиты, питающиеся плотной растительной пищей (древесина, корни, листовая и травянистая опад), и детритофаги четко различаются по форме мандибул и вооружению медиального края [Wood, 1976].

Исследования пищевых режимов и характера трофической специ-

ализации термитов позволили выделить среди них ряд трофических групп. Джоэнс [Josens, 1972] выделяет три группы: 1) фитофаги (жнецы), питающиеся живыми растительными тканями; 2) гумифаги и 3) микофаги, выращивающие грибы в своих гнездах.

Другая, более подробная классификация предложена Вудом [Wood, 1976]: 1) потребители живых растений (сюда автор относит и полифагов, которые могут питаться и растительными остатками); 2) потребители отмерших растений "на корню"; 3) потребители отмерших растений, лежащих на поверхности почвы (преимущественно ксилофаги); 4) потребители подстилки (в первую очередь древесной); 5) потребители почвы (детритофаги); 6) сборная группа, включающая формы с узкой пищевой специализацией и не связанные друг с другом, например лишенофаги, ризофаги, копрофаги.

В колониях термитов наблюдается также некрофагия, оофагия, каннибализм, трофаллаксис. Сочетание различных пищевых режимов обеспечивает высокую степень утилизации первичной продукции и наиболее эффективное использование элементов питания. В саваннах с высоким видовым разнообразием термитов наблюдается, как правило, и большое разнообразие пищевых режимов у отдельных видов. Это можно рассматривать как механизм снижения конкуренции за пищу.

В трофической классификации, предложенной Вудом, достаточно подробно характеризуются пищевые объекты термитов. Однако автор не выделяет среди них термитов-микофагов, включая их, по-видимому, в число потребителей подстилки. Между тем термиты, связанные с грибами, имеют ряд специфических особенностей в физиологии пищеварения и поведении. В термитниках многие виды строят специальные камеры, где культивируют мицелий некоторых шляпочных грибов. Они потребляют древесину, но могут нормально расти и развиваться лишь в присутствии грибов [Raw, 1967].

Для определения положения отдельных видов термитов в трофических цепях нам представляется целесообразным выделить следующие пищевые режимы: фитофагия, сапрофитофагия (преимущественно ксилофагия), микофагия, детритофагия. Пищевые режимы, объединенные Вудом в 4-ю группу, имеют частное значение.

Биология питания и особенности пищеварения термитов исследовались преимущественно на примере ксилофагов и детритофагов. Суточный рацион у термитов рассчитывается обычно на единицу живого веса насекомых. Величина рационов колеблется у разных видов от 10 до 90 мг сухого веса пищи на 1 г. Различия в скорости потребления определяются как характером пищи, так и видовой спецификой термитов. Например, у ксилофагов *Nasutitermes exitiosus* пищевой рацион составляет 10,6–12,2 мг/г; у фитофагов *Nodotermes mossambicus* – 49,0 [Nel et al., 1970], у почвенных *Macrotermitinae* – 594 [Josens, 1972], у детритофагов *Cubitermes* – 2760 мг/г [Hebrant, 1970].

Усвояемость пищи очень высока в сравнении с другими почвообитающими сапрофагами. У фитофагов, питающихся травянистыми

растениями, она составляет 61%, у ксилофагов (*Kaloterms*, *Reticulitermes*, *Heterotermes*) – 54–93, у представителей *Termitidae* – 54–85 и у детритофагов – 15% [Seifert, 1962; Seifert, Backer, 1965; Noirot, Noirot-Timothee, 1969; Nel et al., 1970; Wood, 1976]. У *Macrotermitinae*, питающихся древесиной, зараженной грибами, усвояемость растительных тканей в конечном счете приближается к 100%.

Основным источником энергии для многих термитов являются углеводы, в частности полисахариды. Термиты переваривают клетчатку в растительных остатках почти полностью: *Kaloterms* – 79–91%, *Heterotermes* – 78–89, *Reticulitermes* – 96–99, *Nasutitermes* – 91–97% [Seifert, Backer, 1965]. При культивировании термитов в лаборатории на искусственных средах у *R. flavipes* и *Soptotermes formosanus* оптимальный состав пищи включал 34% целлюлозы, 65% воды и 0,06% стеринов. При добавлении к этой смеси белков казеина и альбумина в концентрации выше 0,05% они оказывали токсическое действие [Mauldin, Rich, 1975]. Азотсодержащие соединения перевариваются термитами в незначительном количестве; коэффициент переваривания азота у *Nodotermes* порядка 0,486 [Nel et al., 1970].

В кишечнике термитов обнаружен широкий спектр карбогидраз, расщепляющих моно-, ди- и полисахариды, а также хитиназа и протеиназа. В кишечнике расщепляется также и лигнин, хотя и в небольшом количестве [Seifert, Backer, 1965; Lee, Wood, 1971; Wood, 1976]. Целлюлазная активность очень высока: термиты имеют симбиотических жгутиковых простейших из групп *Polymastigina* и *Hypermastigina*, которые в свою очередь имеют вторичных симбионтов – бактерии. Эти симбионты и являются основными продуцентами целлюлазы [Lavett, 1969]. Симбиотические организмы сосредоточены у термитов в заднем отделе кишечника, сильно расширенном. Именно здесь была зарегистрирована высокая целлюлазная активность, в то время как в средней кишке установлено наличие целлюлазы, выделяемой лишь эпителиальными клетками.

Видовой состав жгутиконосцев в кишечнике отдельных видов термитов различается. Отдельные группы симбионтов функционально связаны друг с другом, и удаление одного вида приводит к нарушениям жизнедеятельности других и влечет за собой глубокие нарушения в пищеварении термитов. При отсутствии бактерий лишь немногие виды жгутиковых могут размножаться. В кишечнике *Zootermopsis* жгутиконосцы питаются не только клетчаткой, но и бактериями. В полости кишечника бактерии лизируются также и энзимами термитов и служат для последних дополнительным источником питания [Орлова, 1974].

У низших термитов целлюлаза выделяется лишь симбионтами. При удалении симбионтов путем повышения температуры и напряжения кислорода термиты теряют способность переваривать клетчатку и погибают от голода [Misra, 1964]. Клетчатка разрушается кишечными симбионтами до углекислоты, воды и ацетиловой кислоты, которая и усваивается термитами [Hungate, 1941].

У высших термитов семейства Termitidae симбиотические простейшие в кишечнике отсутствуют. В этой группе имеется много форм, связанных с грибами. Очевидно, они потребляют грибной мицелий, а также продукты метаболизма грибов. Клеточные стенки грибов перевариваются в кишечнике термитов с помощью имеющейся у них хитиназы. Специализированные микофаги могут потреблять и компоненты тканей высших растений, но при отсутствии грибов прекращают свой рост. Высшие термиты переваривают и клетчатку с помощью симбиотических бактерий. У некоторых видов обнаружена собственная целлюлазная активность, однако она очень незначительна [Misra, 1964; Potts, Hewitt, 1973].

Способность к утилизации клетчатки в отмерших растительных тканях характерна для немногих групп почвообитающих беспозвоночных, которые благодаря этому осуществляют первичное разложение растительных остатков и стимулируют развитие процессов минерализации почвенной органики. Как правило, наиболее активные разрушители клетчатки (мокрицы, диплоподы) имеют симбиотические связи с целлюлозоразрушающей микрофлорой, которая либо является единственным источником целлюлазной активности, либо усиливает собственную энзиматическую активность животных. Низшие термиты обладают всеми чертами, характерными для почвенных сапрофагов - минерализаторов. У высших же термитов наблюдается тенденция к усвоению иных компонентов растительных тканей, в частности азотсодержащих соединений, которые они утилизируют при потреблении грибов. Таким образом, пищевые режимы низших и высших термитов практически различаются: первые - сапрофаги, вторые - специализированные микофаги.

Связи высших термитов и грибов весьма сложны и не ограничиваются лишь трофическими отношениями, так как термиты культивируют грибы в своих гнездах, проявляя определенную избирательность в отношении отдельных видов. Здесь можно говорить скорее о синергических связях между этими группами. Микофагию у термитов следует рассматривать как специализированный пищевой режим, сформировавшийся на основе соответствующего комплекса симбионтов и ферментативного механизма животных. Синергические отношения с грибами дают возможность более полного усвоения термитами элементов питания из растительных остатков, чем это наблюдается у низших форм.

Значение термитов в процессах разложения растительных остатков очень велико. Они способны перерабатывать большую массу органического материала. Например, Macrotermitinae при плотности 500 экз./м<sup>2</sup> съедают 130 г/м<sup>2</sup>/год растительной массы, Pseudacanthotermes - 540-1508 г/м<sup>2</sup>/год. Детритофаги пропускают через свой кишечник до 11 кг/м<sup>2</sup>/год детрита [Wood, 1976]. В результате роющей деятельности термитов происходит перераспределение элементов питания по почвенному профилю. Материал, из которого строится наземная часть термитников, обогащен углеродом, содержание которого достигает 3% (в почве - 0,9), азотом - 0,23

(в почве - 0,06), обменными основаниями - 0,65 - 1,3 (в почве - 0,5%) [Trappnell et al., 1976]. Термитники долго сохраняют свою структуру, так как экскременты термитов, которыми скреплены частицы почвы, почти не заселяются сапротрофной микрофлорой. Химические изменения в субстрате термитников регистрируются лишь через десятилетия. Термиты способны, таким образом, осуществлять полное разложение органического материала. Они возвращают в почву элементы питания в виде своих сильно минерализованных экскрементов, отличающихся высокими значениями отношений C:N, лигнин: клетчатка и высоким содержанием гумусовых соединений. В термитнике *Hodotermes turkestanicus* Jac, в Средней Азии на глубине 0,20 см содержание гумуса составляет 2,21-1,17%, а в почве на глубине 0,25 см - 1,63-1,21% [Димо, 1916].

#### Отряд уховертки - Dermaptera

Уховертки обитают на поверхности почвы, в подстилке, под камнями, в гниющей древесине. По характеру питания типичные полифаги. Они имеют грызущий ротовой аппарат и могут размельчать плотные растительные ткани, питаются остатками растений и животных в почве, в некоторых случаях переходят к фитофагии или факультативному хищничеству. В литературе описаны массовые размножения *Forficula auricularia* в садах и на полях, когда она наносила экономически ощутимые повреждения культурным растениям.

В кишечнике уховерток обнаружена высокая активность карбогидраз - амилазы, инвертазы [Kadam, 1967]. В лабораторных условиях они активно росли и размножались при кормлении остатками травянистых растений. Экспериментальные определения пищевой активности проводились у *Anechura bipunctata* и *Chelidurella asanithorugia*, встречающихся на пастбищах и лугах Чехословакии в большом количестве [Тигес, 1974]. Суточное потребление травянистого опада составляло в среднем 1,8 мг/сутки/экз., а усвояемость пищи - 53%. Количество усвоенной пищи в сутки составляло 3,7% от сухого веса животных. При плотности уховерток на пастбищах 84 экз./м<sup>2</sup> они ежегодно разрушают около 0,5% общей массы травянистого опада. Таким образом, вклад этих насекомых в процессы переработки растительных остатков в почве весьма незначителен даже при высокой плотности.

#### Отряд жесткокрылых - Coleoptera

Деятельность сапротрофных личинок жуков наряду с другими почвенными и подстилочными сапрофагами во многих ландшафтах играет существенную роль в процессах разложения органических остатков, особенно при разрушении отмершей древесины и экскрементов крупного рогатого скота. Сапрофагия распространена в различных рядах семейств жесткокрылых, она характерна для личинок групп, сохраняющих некоторые примитивные черты организации

(Hydrophiloidea, Staphylinoidea, Dascilloidea, Cucujoidea), и для высокоспециализированных форм (Elateridae).

У личинок жуков ортоптероидная форма ротового аппарата имеет различные модификации у специализированных представителей отдельных групп [Стриганова, 1966]. Характер питания у жуков рассматривается как ведущий фактор формирования жизненных форм [Шарова, 1974].

Детритофагия была, очевидно, исходным пищевым режимом личинок жесткокрылых. Современные представители наиболее древнего подотряда жуков - Archostemata - питаются преимущественно низшими грибами в подстилке и разрушенной древесине [Crowson, 1960]. Личинки Hydrophilidae, Liodidae, Endomychidae, Lathridiidae сохраняют эти исходные пищевые связи, и их можно характеризовать как неизбирательных микрофитофагов. Личинки жуков с примитивной структурой ротового аппарата, наряду с микроорганизмами могут потреблять и ткани высших растений, размягченные и сильно выщелоченные микрофлорой. Некоторые виды в этой группе перешли к фитофагии. Например, у личинок *Burhus pilula* при вскрытии в кишечнике были обнаружены почти исключительно хлорофиллоносные обрывки тканей. Эти личинки, очевидно, питаются наземными частями зеленых растений.

Личинки жуков Helodidae, Dryopidae, некоторые Hydrophilidae вторично приспособились к полуводному и водному образу жизни и питаются как детритофаги и микрофитофаги. Они потребляют водную микрофлору и взвешенный в воде органический детрит. По характеру питания и строению ротовых органов они приближаются к типичным водным фильтраторам, основой питания которых являются одноклеточные водоросли и остатки планктонных организмов.

У форм, связанных с высшими наземными растениями, эволюция питания и морфологическая специализация ротового аппарата шли в направлении овладения плотными растительными тканями, живыми и отмершими. Многие личинки жуков принимают активное участие в механическом разрушении древесины, корней деревьев, в меньшей степени - листового опада. Для них характерно развитие перетирающего и скребущего типов ротового аппарата (семейства Dascillidae, Lucanidae, Scarabaeidae, Alleculidae, Tenebrionidae, Cerambycidae, Vuprestidae, Scolytidae) [Стриганова, 1966]. Представители этих групп образуют основное ядро комплекса сапрофагов в пределах отряда жесткокрылых. У них четко выражена пищевая специализация по отношению к видам и частям растений и стадии их разрушения. Сукцессии личинок жуков и других насекомых в разлагающейся древесине свидетельствуют об их избирательности по отношению к механическим и биохимическим свойствам древесины и составу микрофлоры [Частухин, Николаевская, 1969; Derksen, 1941].

В перечисленных семействах жуков у личинок ряда видов наблюдается сочетание сапро- и фитофагии: в разных условиях они могут питаться как живыми, так и мертвыми растительными тканями, переваривая структурные элементы клеток и их содержимое. Пере-

ход к потреблению сочных живых тканей является экологической адаптацией к существованию в почвах с резкими перепадами влажности [Гиляров, 1949, 1970].

В семействах Alleculidae и Tenebrionidae хорошо разделяются формы, обитающие в подстилке и в гниющей древесине, и настоящие почвенные обитатели. Они различаются рядом морфологических признаков и характером питания. У пылеедов наиболее полную связь с разлагающимися растительными остатками сохранили представители подсемейства Alleculinae, а у чернотелок - Tenebrioninae [Оглоблин, Знойко, 1950; Волгин, 1951]. Личинки этих групп питаются древесиной, предварительно разрушенной грибами, или самими грибами. Среди чернотелок имеются личинки, развивающиеся в шляпочных грибах. Они сохраняют некоторые черты биологической и морфологической примитивности. Обитатели минеральных горизонтов почвы - представители подсемейств Omophlinae (Alleculidae) и Vlapinae, Opatrinae, Sepidiinae, Erodiinae (Tenebrionidae) - достигли наибольшего таксономического разнообразия в почвах аридных районов. Их личинки связаны в основном с травянистой растительностью. Они питаются корнями растений, потребляя отмершие и живые ткани. Степень фитофагии коррелирует у них с влажностью почвы [Гиляров, 1949]. Среди личинок немало серьезных вредителей сельского хозяйства [Знаменский, 1926; Гуссаковский, 1949; Осмоловский (ред.) 1976].

В надсемействе Lamellicornia личинки, обитающие в гнилой древесине (Lucanidae, некоторые Scarabaeidae), являются преимущественно сапроксилофагами, а почвенные формы у большинства видов - копрофаги и фитофаги [Медведев, 1952]. Ниже приводится схема распределения личинок различных триб семейства Scarabaeidae в различных экологических средах и их пищевых режимов. Для характеристики трофических связей использована трофическая классификация (табл. 19) Ритчера [Ritcher, 1958].

Личинки, обитающие в древесине, подстилке, навозе и питающиеся разлагающимися остатками, имеют, как правило, признаки меньшей морфологической и экологической специализации, чем почвенные формы [Медведев, 1952]. Это отражается и на строении органов питания навозников и хрушей [Стриганова, 1966].

Характер переработки и переваривания личинками жуков с перетирающим и скребущим ротовым аппаратом мертвой древесины, листового опада и корней принципиально не различается. Среди сапрофагов многие формы в лабораторных условиях могут одинаково активно питаться и древесиной, превращенной в труху, и листовым опадом (например, личинки бронзовок). В этих растительных остатках личинки разрушают в основном структурные компоненты - клетчатку и гемицеллюлозы.

Сапроксилофаги разделяются на три группы в соответствии с их способностью к перевариванию структурных компонентов растительных тканей [Parkii, 1940]: 1) переваривающие лишь содержимое клеток. В их кишечниках расщепляются моно- и дисахариды, а ге-

Таблица 19

Пищевые режимы личинок пластинчатоусых жуков (по Ritcher, 1958]

Триба	Среда обитания личинок		
	экскременты травоядных животных	древесина и подстилка	почва
Подсемейство Scarabaeinae			
Aphodiini	ко		
Copriini	ко		ко
Geotrupini	ко		ко
Lehrini			ф
Подсемейство Melolonthinae			
Trichiini		кс, д	
Valgini		кс, д	
Dynastini		кс, д	д, ф, ко
Cetoniini	ко	кс, д	кс, д
Rutelini			кс, д, ф
Melolonthini			д, ф
Rhizotrogini			д, ф
Sericini			д, ф
Hoplini			ф
Glaphyrini			ф, д

Условные обозначения: ко - копрофагия; кс - ксилосапрофагия; д - детритофагия; ф - фитофагия.

мицеллюлозы и клетчатка не претерпевают никаких изменений. К этой группе относятся представители семейств Lyctidae и Bostrychidae; 2) переваривающие гемицеллюлозы (семейство Scolytidae); 3) разрушители клетчатки (представители семейств Cerambycidae, Anobiidae). К этой группе относятся также и некоторые личинки из семейства Scarabaeidae - бронзовки [Werner, 1926].

Среди разрушителей клетчатки и гемицеллюлоз имеются, однако, и формы, с собственной целлюлазой - личинки Hyloterpes, Anobium, Cerambycidae [Ripper, 1930; Mansour, Mansour-Beck, 1934]. У большинства личинок, питающихся одревесневшими растительными тканями и разрушающими в них клетчатку, имеются кишечные симбионты - жгутиковые простейшие и бактерии. У личинок Potosia, например, основную роль в разрушении клетчатки играют популяции Bacillus cellulosaе fermentans. Они расщепляют клетчатку до углеводов и воды и фиксируют азот из воздуха. Их клетки лизиру-

ются в кишечнике и перевариваются личинками жуков [Werner, 1926; Wiedemann, 1930].

Личинки-сапроксилофаги имеют сложный комплекс кишечных симбионтов, отдельные представители которого используют различные компоненты растительных тканей. Например, в задней кишке личинок Costelytra zealandica были найдены бактерии, расщепляющие пектин и ксилан, а целлюлозоразрушающие формы не обнаружены [Bauchop, Clarke, 1975]. У личинок хрущей, усачей и златок среди кишечных симбионтов большую роль играют дрожжи.

У личинок жесткокрылых - сапро- и ксилофагов процессы расщепления структурных компонентов растительных тканей сосредоточены в заднем отделе кишечника, который у этих форм сильно дифференцирован. Это выражено в различной степени в разных систематических группах. Например, у личинок пыльеядов и чернотелок, питающихся древесной трухой, наблюдается расширение средней кишки, а задняя кишка образует изгиб, увеличивающий объем и общую поверхность кишечника. У личинок Scarabaeidae имеются слепые пилорические выросты в среднем отделе кишечника, а задняя кишка образует бродильную камеру, в которой локализируются кишечные симбионты и происходит в основном расщепление структурных компонентов растительных тканей. Величина и количество пилорических выростов у личинок Scarabaeidae, как и у других насекомых, имеющих подобное строение кишечника (например, личинки типулид), варьируют в зависимости от режима питания. В частности, у форм, питающихся сочными живыми тканями, количество выростов меньше, чем у сапрофагов [Гиляров, 1949].

Многие личинки, живущие в подстилке и мертвой древесине и разрушающие растительные остатки, питаются преимущественно грибами. Они совершают большую механическую работу, размельчая плотные растительные ткани, но по характеру истинной пищи, которая служит для них источником энергии, они должны быть скорее отнесены к микофагам. Такие личинки, обитающие в древесине, называются ложными ксилофагами [Шовен, 1953].

Связь с грибами, характерная для анцестральных форм жуков, сохраняется у многих современных видов. В процессе эволюции насекомых и грибов эти связи модифицировались от трофических к симбиотическим. Среди жуков, как и среди термитов, имеются формы, культивирующие грибы (амброзиевые жуки). Как и у термитов, у личинок жуков-сапроксилофанов можно выделить две линии пищевой специализации: 1) усиление целлюлозоразрушающей активности с помощью симбиотических жгутиконосцев и бактерий и возникновение собственных энзимов у наиболее специализированных форм; 2) переход к микофагии и формирование избирательности по отношению к определенным видам грибов.

Амброзиевые жуки заносят мицелий в прогрызаемые ими ходы, грибы сплошь покрывают стенки ходов и проникают дальше в толщу древесины [Buchner, 1928]. Личинки, обитающие в этих ходах, питаются грибными гифами. У них имеется четкая избирательность

к виду и возрасту гиф. Амброзиевые жуки являются, таким образом распространителями грибной инфекции в древесине и стимулируют процессы разложения.

Многие личинки жуков – сапромикофаги могут потреблять не только грибные гифы, но и продукты их жизнедеятельности и растительные ткани, предварительно переработанные грибами. К ним относятся многие подстилочные формы (*Rhysodidae*, *Alleculidae*, *Eucnemidae*), а из обитателей гнилой древесины – некоторые виды усачей и златок. Грибы обладают высокой целлюлозоразрушающей способностью. Они расщепляют клетчатку и комплекс гемицеллюлоз до углекислоты, спиртов, ацетона и молочной кислоты. В результате в растительных тканях возрастает количество растворимых сахаров, легко усваиваемых насекомыми.

Микофаги усваивают преимущественно трегалозу, составляющую 2–15% содержимого грибных тканей. Содержание трегалозы особенно высоко в молодых гифах, что объясняет избирательность многих микофагов в отношении возраста мицелия. Кроме того, в грибах относительно высоко содержание азотсодержащих соединений и фосфора, полностью ассимилируемых насекомыми.

Некоторые личинки жуков используют грибы в качестве кишечных симбионтов, культивируя их в своем кишечнике (некоторые *Scolytinae*). Споры грибов заносятся самкой на оболочку яйца, и таким образом личинки нового поколения обеспечиваются симбионтами. При вылуплении личинки съедают яичную оболочку и симбионты проникают в кишечник [Buchner, 1928]. У самок жуков *Xyloterinus politus* были найдены маленькие полости на переднегруди, окруженные хетами, в которых хранятся грибные споры. У жуков обоих полов этого вида имеются карманы, соединенные с ротовой полостью, и в них обнаружены дрожжевые грибы, которыми жуки заражают древесину при прокладывании ходов [Abrahamson, Norris, 1966]. Личинки питаются в основном продуктами жизнедеятельности симбиотических грибов и переваривают их клетки лишь при длительном голодании.

Весьма своеобразную группировку среди личинок жуков составляют копрофаги, включающие представителей *Scarabaeidae* – *Laparosticti*.

Копрофаги питаются растительными остатками, подвергшимися ферментативной и бактериальной обработке в кишечниках крупных животных. Деятельность этих личинок жуков способствует ускорению гумификации и минерализации непереваренных млекопитающими растительных тканей, превращению их в почвенный детрит и перемешиванию с минеральной массой почвы.

Экскременты крупных животных на поверхности почвы представляют своеобразные временные местообитания, отличающиеся необычайно быстрой динамикой гидротермического режима, биохимических свойств и состава микрофлоры. Пищевые потребности специализированных копрофагов и скорость их развития адаптированы к этим особенностям. Копрофаги характеризуются высокой скоростью

развития и резкими колебаниями численности на разных стадиях разложения экскрементов.

Количественные исследования пищевой активности копрофагов проводились на примере личинок *Aphodius rufipes* [Holter, 1973, 1974, 1975]. Личинки развиваются в течение 1–1,5 месяцев, в конце лета, в последнем (III) возрасте, через две недели после линьки, перестают питаться и закапываются в почву под экскрементами. Там они зимуют в неактивном состоянии и окукливаются на следующий год. Суточный рацион у *A. rufipes* необычайно высок: у личинок II возраста весом 53–134 мг отношение потребленной пищи к весу тела составляет 380–530%, а в возрасте III при массе тела 179–213 мг – 175–300%. Таким образом, личинки перерабатывают в сутки в среднем 280–540 мг (сухой вес) экскрементов. Зависимость суточного рациона от массы тела у них выражается уравнением:  $C = 7,82W^{0,61}$ . Усвояемость этого субстрата очень низкая – 7–10,4% [Holter, 1974]. Однако в других опытах коэффициент усвояемости достигал 14–17% [Holter, 1977]. С возрастом усвояемость пищи личинок *A. rufipes* не изменяется.

В экскрементах крупного рогатого скота основная масса непереваренных остатков представлена клеточными стенками растительных тканей с высоким содержанием клетчатки и лигнина. Очевидно, эти структурные полисахариды не перевариваются в кишечнике копрофагов. Источником энергии для них служат легкоусвояемые вещества, образующиеся в результате деятельности микрофлоры. Период переваривания пищи у личинок *A. rufipes* очень короткий – 2–4 ч. Это связано, очевидно, с тем, что они усваивают лишь легкогидролизуемые компоненты пищи. Низкая усвояемость компенсируется у них высокой скоростью потребления пищи, это обеспечивает быстрый рост и развитие личинок, что характерно для всех обитателей этих временных местообитаний. Возможность быстрого заглатывания пищевого субстрата определяется его механическими свойствами – гомогенностью и отсутствием плотных склеротизованных элементов, требующих механического разрушения. Поэтому у копрофагов ротовые органы отличаются меньшей степенью интеграции и более слабым вооружением, чем у личинок того же семейства, питающихся плотными растительными тканями. Величина коэффициента потребления пищи у копрофагов во много раз выше, чем у первичных разрушителей растительных остатков, и близка к показателям, характерным для водных детритофагов, у которых она тоже превышает 100% [Hargrave, 1972].

У некоторых видов с личинками-копрофагами обнаружена способность к перевариванию клетчатки и новообразованию гуминовых соединений. В частности, в кишечнике *Oryctes nasicornis* была найдена целлюлаза, которая продуцируется симбиотическими микроорганизмами. У этих форм период переваривания пищи в кишечнике составляет несколько дней [Roessler, 1961]. По-видимому, у них скорость потребления в связи с этим ниже, чем у *A. rufipes*, а усвояемость – выше.

Возрастной состав популяции *A. rufipes* и плотность личинок в субстрате отличаются быстрыми и резкими перепадами. В коровьем помете через 13 суток было найдено в среднем по 124 личинки I и II возрастов, а через 31 день – 109 экз. III возраста. Через 6 недель личинки покинули субстрат [Holter, 1974, 1975]. При таком уровне численности за период активного питания личинки перерабатывали до 1300 г субстрата (46% от исходного его количества). Таким образом, они оказываются весьма активными агентами разложения навоза на поверхности почвы.

В результате личинки *Aphodius* ассимилируют около 4% общего запаса экскрементов. При этом наблюдаются интенсивная минерализация органического материала и обогащение почвы элементами питания растений в доступной для них форме. В экспериментальных условиях проводилась оценка влияния деятельности навозников на продуктивность растений. Опыты были поставлены в вегетационных сосудах, куда вносили почву, коровий навоз и личинки *Onthophagus australis*. Контролем служили сосуды без навозников [Bormemissa, Williams, 1970]. В результате в опытных сосудах ассимиляция растениями азота и серы возросла в 2,5 раза, а фосфора – в 5 раз. При этом масса растений была на 82% выше, чем в контроле.

В литературе имеются данные о том, что у взрослых жуков некоторых навозников копрофагия сочетается с микофагией [Vaterpahl, 1924]. При этом жуки питаются не только низшими, но и шляпочными грибами. Регулярное питание грибами наблюдалось у копрофагов *Onthophagus dunningi* в Австралии [Bormemissa, 1971]. Они проявляли четко выраженную избирательность в отношении агариковых грибов, предпочитая виды *Amanita*, и лишь при их отсутствии потребляли другие виды. Жуки откладывали яйца в почвенные ходы, вырытые под грибами; в личиночные колыбельки, сделанные из почвы, вкрапливались кусочки грибной ткани. Микофагия у этих жуков особенно распространена в районе с небольшим количеством рогатого скота. Собранные там жуки в лабораторных опытах предпочитали грибы навозу. В данном случае можно говорить о переходе к микофагии как ко вторичному пищевому режиму на базе копрофагии. Причиной смены пищевого режима является, во-первых, недостаток субстрата, используемого для питания и развития жуков, и, во-вторых, низкая влажность почвы, в которой личинки, приспособленные к обитанию в субстрате с высоким содержанием воды, не могут нормально развиваться. Этот фактор определил переход некоторых других копрофагов к фитофагии.

В Австралии личинки *Aphodius howittii*, распространенного в сухих степях, также оказываются фитофагами: они питаются корнями травянистых растений [Raw, 1967].

В трибе *Scopinii* наблюдается тенденция перехода к фитофагии у форм, обитающих в засушливых районах. Например, личинки кравчинок питаются тканями травянистых растений, запасенными и засло-сованными в почвенных норках. В данном случае, несмотря на смену пищевого режима, у жуков сохранились поведенческие инстин-

кты, характерные для копрофагов, и тенденция к "захоронению" в почве порций пищевого субстрата, необходимого для обеспечения пищей потомства.

Рассмотренные выше примеры потребления личинками жесткокрылых растительных остатков и сапротрофной микрофлоры касались таких групп, у которых сапрофагия была исходным способом питания. У личинок современных видов жуков можно отметить общую тенденцию перехода от неизбирательной детритофагии к питанию определенными видами растительных остатков на разных стадиях их разрушения и далее – к фитофагии согласно схеме, разработанной М.С. Гиляровым [1949].

Сапрофагия встречается у личинок жуков и как производный пищевой режим. Например, среди личинок шелкоунов, обитающих в почве, имеется немало сапрофагов. Их ротовой аппарат по своей структуре относится к режущему морфо-функциональному типу с оральными фильтрами [Стриганова, 1966]. Личинки могут заглатывать только жидкую гомогенную пищу. Их исходным пищевым режимом было хищничество с экстраинтестинальным пищеварением, что отразилось на морфологической специализации ротовых органов. Наиболее примитивные формы личинок шелкоунов, обитающие в гнилой древесине, являются хищниками [Crawson, 1955; Долин, 1964; Гурьева, 1969]. Переход к обитанию в почве сопровождался и сменой пищевого режима – от хищничества к фито- и сапрофагии [Гиляров, 1949]. Вторичность сапрофагии у проволочников подтверждается и особенностями анатомо-гистологического строения кишечника, полностью сохранившего у растительноядных и сапротрофных форм черты, характерные для хищных членистоногих [Семенова, 1976]. Поэтому у многих видов проволочников сапрофагия сочетается с хищничеством (*Melanotus*, *Limonius*, *Athous*) или фитофагией (*Selatosomus*, *Agriotes*) [Langenbuch, 1932; Гиляров, 1937; Космачевский, 1954; Долин, 1964].

Содержимое кишечника представляет темную жидкую массу с высоким содержанием растворимых сахаров и крахмала, которые усваиваются личинками. Потребность в белковой пище, необходимой для завершения развития, проволочники часто восполняют потреблением в последнем личиночном возрасте животной пищи. Хищничество перед окукливанием наблюдалось в лаборатории при воспитании личинок на растительной диете. В почвенном детрите личинки заканчивают свое развитие и без животной пищи. Очевидно, они потребляют плазму бактериальных клеток, в массе развивающихся в гумифицированных органических остатках.

Соотношение фитофагии и сапрофагии у личинок шелкоунов определяется конкретными условиями их местообитаний, а именно содержанием органики в почве и ее влажностью. Эти два фактора определяют наличие и доступность пищевых ресурсов для проволочников. Личинки одних и тех же видов в разных районах или в разные сезоны могут легко переходить от одного пищевого объекта к другому [Гиляров, 1949]. Сапрофагия возможна у них лишь в почвах,

Таблица 20

Основные пищевые режимы личинок жесткокрылых, обитающих в разлагающихся растительных остатках

Семейство	Лизобит- ратель- ная ми- крофито- фагия	Детри- тофа- гия	Мико- фагия	Сапро- ксило- фагия	Копро- фагия
1	2	3	4	5	6
Rhysodidae	+	+			
Hydrophilidae	+	+			
Georyssidae	+	+			
Sphaeritidae	+	+			
Staphylinidae		+			
Anisotomidae			+		
Ptiliidae		+	+		
Lucanidae				+	
Scarabaeidae		+		+	+
Dermestidae				+	
Byrrhidae		+			
Dryopidae	+	+			
Helodidae		+			
Dascillidae		+			
Heteroceridae	+	+			
Elateridae	+				
Eucnemidae				+	
Buprestidae				+	
Lymexylonidae			+		
Cucujidae		+			
Orthoperidae	+				
Nitidulidae		+			
Lathridiidae	+	+			
Colydiidae			+		
Rhizophagidae		+			
Endomychidae	+				
Mycetophagidae			+		
Erotylidae			+		
Melandryidae			+		
Anthicidae		+			
Oedemeridae				+	
Pyrochroidae		+			
Lagriidae		+			
Alleculidae		+		+	
Tenebrionidae		+		+	
Mordellidae			+		

Таблица 20 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Cisidae			+		
Anobiidae				+	
Ptinidae		+			
Cerambycidae				+	
Lyctidae				+	
Bostrychidae				+	
Anthribidae				+	

в которых осуществляется быстрое и полное разложение растительных остатков.

В отличие от детритофагов и сапрофагов — первичных разрушителей, потребляющих структурные компоненты растительных тканей, проволочники могут использовать лишь вторичные органические соединения, возникшие в процессе трансформации органических остатков в качестве промежуточных продуктов разложения. В почвах, где растительные остатки разлагаются медленно и не полностью (тайга, тундра, заболоченные почвы), личинки шелкоунов питаются растительными соками. Кроме того, они, очевидно, используют в качестве пищи и почвенные грибы, косвенным доказательством этого являются результаты исследования влияния проволочников на микрофлору таежных почв [Козловская, Марьина, 1966]. В присутствии личинок *Selatosomus costalis* в почве снижается численность низших грибов и стимулируется бактериальная активность. Здесь проволочники выступают как регуляторы микробиального разложения, стимулируя сукцессионные изменения комплекса разрушителей растительных остатков.

Таким образом, среди личинок жесткокрылых сапрофагия распространена очень широко, в процессе эволюции отдельных групп их трофические связи с растительными остатками приобрели черты глубокой специализации, отразившейся в строении ротового аппарата, кишечника, составе пищеварительных ферментов и комплекса симбионтов. Среди личинок жуков, относящихся к сапрофагам в широком значении этого термина, можно выделить ряд трофических группировок, отражающих почти все направления пищевой специализации этого комплекса беспозвоночных (см. табл. 1). В этой группе насекомых отсутствуют лишь первичные разрушители листового опада. Некоторые виды бронзовок могут активно потреблять листовую подстилку в лабораторных условиях и переваривают ее, но предпочитают разрушенную древесину. Личинки жуков, питающиеся в подстилке, являются скорее разрушителями-детритофагами. Они используют в качестве пищи мелко раздробленные частицы листового опада, предварительно обработанные ферментами других животных и микроорганизмов. Личинки, разрушающие в почве одревесневшие корни, скорее относятся к сапроксилофагам. Схема трофической специализации личинок жуков приведена в табл. 20.

## Отряд двукрылых - Diptera

Личинки большинства семейств длинноусых двукрылых развиваются в лесной подстилке, почве, древесине и питаются растительными остатками. Среди них можно выделить группировки первичных разрушителей, микофагов, детритофагов. Личинки имеют грызущий ротовой аппарат со склеротизованными массивными мандибулами. Личинки питаются плотной пищей, размельчая ее перед заглатыванием. У личинок короткоусых прямошовных двукрылых преобладает хищничество. Сапрофагия характерна лишь для отдельных представителей Asilidae и более широко распространена в семействах Xylophagidae и Stratiomyidae. У круглошовных двукрылых сапрофагия характерна для личинок Lonchopteridae, Phoridae, Syrphidae, Lonchaeidae, Sapromyzidae, Borboridae.

Личинки высших двукрылых имеют ротовой аппарат сосущего типа. Мандибулы их модифицированы в крючки, двигающиеся параллельно друг другу [Schremmer, 1951]. В подотряде высших двукрылых сапрофагия имеет вторичное происхождение, как у личинок шелкунов:

Некоторые личинки круглошовных мух - детритофаги, питающиеся органическими частицами, взвешенными в каплях воды в листовой подстилке [Roberts, 1969]. Сапрофаги и микофаги концентрируются в нижнем слое подстилки, потребляя растительные ткани и гифы грибов [Zachariae, 1965]. Почвенные личинки хирономид - специализированные потребители живых и отмерших почвенных водорослей, их плотность особенно высока в местах концентрации слизистых лишайников, которые служат укрытием и источником пищи для личинок мух. В этой группе лишайников водорослевые компоненты доминируют. Хирономиды питаются отмершими частями лишайников, в которых развивается обильная сапротрофная микрофлора [Chernov et al., 1977]. Наибольшее значение в первичном разложении подстилки имеет активность личинок Lycoriidae, Bibionidae, Tipulidae, численность которых достигает высокого уровня [Brauns, 1954, 1968].

Личинки Lycoriidae обитают в листовой подстилке, под корой, в грибах. Они встречаются в большом количестве в лесах юга лесной зоны и активно перерабатывают опад. Их экскременты образуют слой мощностью в несколько сантиметров Зражевский, [1954]. В процессе пищеварения у них происходит формирование темноокрашенных "прогумусовых" соединений в кишечнике [Костычев, 1886; Кононова, 1944]. Некоторые виды Sciarra питаются съедобными грибами.

Bibionidae распространены под пологом лесов от лесостепи до лесотундры. Они встречаются колониями до 200-1500 личинок в каждой. Личинки питаются листовым и хвойным опадом и сильно разрушенной древесиной [Schremmer, 1958; Klogerus, 1960]. Некоторые формы обитают в луговых и пахотных почвах в районах с влажным климатом. Они питаются корнями травянистых растений и могут повреждать посевы - *B. johannis* и *B. marci* [Raw, 1967].

*B. marci* широко распространен в широколиственных лесах Европы, и его личинки принимают активное участие в процессах разложения подстилки. Изучение питания и пищеварения этих личинок проводилось в Венгрии [Szabo et al., 1967]. Там плотность личинок составляет в среднем 200 экз./м<sup>2</sup>. В экскрементах *B. marci* обнаружены остатки листовых жилок, обрывки мягких тканей, остатки клеток водорослей, аморфный детрит и большое количество минеральных частиц. Годовая продукция экскрементов достигает 100 г/м<sup>2</sup>, потребление подстилки - 300 г/м<sup>2</sup> (15% от общего запаса). В гумусовом слое вес экскрементов личинок бибионид составляет 0,04% от массы почвы. В растительных остатках при переработке в кишечнике бибионид значительно снижается величина отношения C:N - в опаде она составляет 30,1, в экскрементах - 12,6 [Szabo et al., 1967].

В экскрементах увеличивается содержание аммиачных форм азота и отмечено развитие процессов гумификации [d'Aguilar, Bessard, 1962; Szabo et al., 1967; Karpachevsky et al., 1968].

Нами проводилось изучение показателей пищевой активности личинок *B. marci* в лесополосах полупустынных районов Закаспия. Плотность личинок в дубовых посадках составляла 500 экз./м<sup>2</sup>. В колониях преобладали личинки II и III возрастов. В сентябре у них наблюдается максимум пищевой активности. Личинки зимуют в последнем возрасте, а весной заканчивают развитие и окукливаются. У бибионид, как правило, развитие личиночной фазы происходит во второй половине лета. Они потребляют сильно разложившийся опад, выщелоченный почвенными энзимами. В листовых лесах деятельность этих двукрылых имеет большое значение в разрушении дубового опада.

Скорость переработки листовой подстилки и усвояемость пищи определяли в лабораторных опытах при 21°. Влажность опада была около 70%. Личинок помещали по 5 экз. в бюксы с навеской опада. Определения проведены в 10 повторностях. Длительность опытов 48 ч. Результаты определений представлены в табл. 21.

Личинки *B. marci* активно потребляют оба вида опада. Их численность высока и в дубовых, и в тополевых посадках. Скорость роста при кормлении этой лиственной почти одинакова. При длительном содержании в лаборатории больших партий личинок бибионид было установлено, что они нуждаются в минеральном субстрате для нормальной жизнедеятельности. В их экскрементах отношение массы минеральных частиц к органической части гораздо выше, чем у других первичных разрушителей [Стриганова, 1975]. Темпы роста при наличии минерального субстрата у *B. marci* заметно возрастают (табл. 22).

Определение темпов прироста проводилось в лабораторных условиях на группах из 50 личинок. Исходный вес личинок в одной партии колебался в пределах 1 мг. Длительность опыта 14 - 15 суток. Выживаемость их при наличии минерального субстрата выше, чем в одной листве, как и величина суточного прироста. В целом темпы

Таблица 21

Пищевая активность личинок *B. magi* (Уральская обл., сентябрь 1974 г.)

Вид опада	Средний вес личинок, мг	Суточный рацион, мг сухого веса	k, %	Усвояемость опада, %
Дуб	40,4	10,4±1,0	28,1±2,5	45,2±2,6
Тополь	34,9	9,0±0,9	23,3±1,9	50,3±4,3

Таблица 22

Темпы роста личинок *B. magi* при питании разными видами опада

Пища	Число личинок в конце опыта	Средний вес до опыта, мг	Средний вес после опыта, мг	Суточный прирост	
				мг	%
Тополь	35	20,3±0,5	31,9±1,1	0,97	4,9
Дуб	36	23,0±0,6	35,9±1,3	1,0	4,3
Дуб+минеральный субстрат	48	19,1±0,5	37,3±0,6	1,2	6,4

Таблица 23

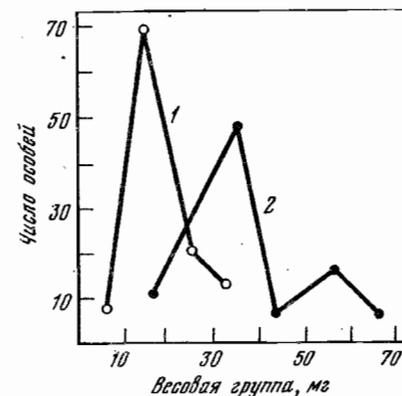
Пищевая активность личинок *Bibio* sp. в южной тундре (Таймыр, Кресты, ольшатник, август 1975 г.)

Опад	Вес личинок, мг	Суточный рацион, мг	Усвояемость опада, %
Ольха	26,9	5,1	54,7
Береза	31,2	5,4	29,8

роста личинок бибионид очень велики. На рис. 14 показано распределение личинок по весовым группам с интервалом в 15 дней. Личинок выбирали из подстилки и взвешивали по 100 особей. За 2 недели средний вес доминирующей весовой группы сместился с 15 до 35 мг, общая биомасса 100 особей - с 2170 до 41 800 мг. Усвояемость пищи у личинок этих мух достигает 50%, и поэтому степень утилизации подстилки у них очень высока.

В южной тундре (Таймыр, Кресты, 1975 г.) в зарослях оль-

Рис. 14. Весовой состав колонии личинок *Bibio magi* в подстилке дубового насаждения (Джаныбек, Уральская обл.)  
1 - 7.IX 1975 г.;  
2 - 22.IX 1975 г.



шатников встречаются многочисленные колонии личинок *Bibio* sp., которые перерабатывают лиственный опад. В этих районах бибиониды - единственная группа первичных разрушителей листового опада. В лабораторных опытах собранных личинок кормили опадом ольшатника и карликовой березы, которая доминирует в растительном покрове кустарничковой тундры. В опытах личинки бибионид содержались по 10 особей. Определения проведены в трех повторностях (табл. 23).

Личинки проявляют четкое предпочтение опада ольшатника по показателю усвояемости пищи, что коррелирует и с характером их пространственного распределения в тундре. В зарослях карликовой березы они почти не встречаются.

Таким образом, личинки *Bibionidae* представляют группу эффективных разрушителей подстилки в широком диапазоне природных местообитаний.

Среди длинноусых двукрылых большое значение имеет активность типулид, широко распространенных в разных природных зонах от арктических тундр до полупустынь и встречающихся не только в лесных биоценозах, но и в лугово-степных местообитаниях, в моховых тундрах и на пахотных землях. Личинки типулид - вторичноводные формы, вторично перешедшие к наземному образу жизни. В лесах они питаются опадом и участвуют в формировании гумусового горизонта. В процессе переработки растительных остатков они способствуют минерализации и первичной гумификации органики [Priesner, 1961; Стриганова, 1971; Perel et al., 1971].

Нами проводились количественные исследования пищевой активности у личинок *Tipula peliostigma*. Этот вид широко распространен в Средиземноморье. На территории СССР его ареал простирается до западного Казахстана и южной Туркмении [Савченко, 1964]. Личинки развиваются под пологом древесной и кустарничковой растительности в редколесьях, лесопосадках, островных лесах степной зоны, в березовых колках, фиштакниках. В СССР он многочислен в лесостепи и степной зоне.

Пищевая избирательность и скорость переработки листового опада личинками *T. peliostigma* исследованы на популяции из лесопоса-

Таблица 24

Пищевая избирательность личинок *T. peliostigma* (Уральская обл., дубовая лесопосадка, апрель 1973 г.)

Виды листо- вого опада	Число личинок	Средний вес личинок, мг	Суточный рацион, мг/экз.	Коэффициент усвоения опада, %
Береза	21	214	40,8±1,8	37,4±1,6
Дуб	19	181	24,5±1,6	55,7±2,1
Липа	17	200	22,3±1,4	27,5±1,2
Клен	21	232	12,8±0,9	37,5±1,9

док в Уральской обл. в апреле, в период весеннего пика пищевой активности [Стриганова, 1975]. Результаты определений приведены в табл. 24.

Наиболее предпочитаемые для типулид породы опада — березовый и дубовый. Первый потребляется с наибольшей скоростью, но опад дуба усваивается ими в гораздо большей степени, чем другие виды растительных остатков. Количество ассимилированного сухого вещества при кормлении листвой березы и дуба почти вдвое выше, чем опадом клена и липы. При сравнении этого короткого ряда предпочитаемости с рядами, составленными для представителей других групп сапрофагов можно отметить, что у личинок *T. peliostigma* порядок предпочтения несколько иной. Опад дуба, который помещается обычно в конце ряда, занимает в данном случае одно из первых мест.

Характер пищевой избирательности совпадает с пространственным распределением этих личинок. Они многочисленны в дубовых посадках — 60–120 экз./м<sup>2</sup>, в березовой полосе (35 экз./м<sup>2</sup>) и отсутствуют в насаждениях чистого клена [Стриганова, 1975]. В степной зоне, где в балочных лесах и лесопосадках доминирует дуб, личинки данного вида играют большую роль в первичном разрушении его опада. В лесных местообитаниях с высокой численностью типулид формируется гумусовый слой на поверхности минеральной почвы, что наблюдалось нами даже в фиштанниках на типичных сероземах в южной Туркмении. В Джаныбеке при плотности 60 экз./м<sup>2</sup> личинки типулид в течение личиночной фазы потребляют в среднем 350 г/м<sup>2</sup> листвы, что составляет почти половину годового опада.

В семействе Tipulidae пищевые режимы личинок различных видов и родов весьма разнообразны. В этой группе встречаются хищники, детритофаги, сапрофиллофаги, сапроксилофаги и фитофаги. Приспособление к определенному виду пищи привело к развитию различных морфофизиологических адаптаций у личинок. Многие специализированные формы не могут переходить на питание другими объектами. Например, личинки *Stenophora*, являющиеся сапроксилофагами,

не потребляют листовой опад. В то же время у других форм типулид наблюдается сочетание сапрофагии и фитофагии. Преобладание того или иного режима определяется влиянием абиотических факторов среды.

Пищевая специализация личинок типулид нашла свое отражение в морфофункциональных различиях кишечника у хищников, сапрофагов и фитофагов [Гиляров, 1949; Семенова, 1974]. Передняя кишка представляет короткую узкую трубку, средняя кишка — более толстая, увеличивающаяся в объеме при заполнении пищей. Ее передний отдел (кардиальный или пилорический) обособлен и имеет округлую форму. От него отходят 4 слепых выроста, различающихся у сапрофагов и фитофагов. У потребителей сочных, мягких тканей это узкие трубочки с гладкими стенками (*T. paludosa*, *Pales* sp., *P. quadrifaria*), у сапрофагов выросты имеют складчатые стенки (*T. scripta*, *T. peliostigma*). Выросты выполняют секреторную функцию. У сапроксилофагов количество выростов больше (*Stenophora*). Задняя кишка разделена на тонкий и толстый отделы; на границе между ними развита бродильная камера. В ней, как и у личинок бронзовок, происходит переваривание пищи при участии симбиотической микрофлоры. У фитофагов секреция ферментов в слепых выростах и передней кишке осуществляется по голокринному типу, у сапрофагов — по мерокринному. У последних выделяется перитрофическая мембрана [Семенова, 1974].

Сравнение содержимого кишечника представителей личинок типулид из разных типов местообитаний и количественные исследования их пищевой активности позволили установить особенности трофических связей у форм из арктических и кустарничковых тундр, смешанных и широколиственных лесов умеренного пояса, лесопосадок в полупустыне и фиштанников сухих субтропиков.

Детритофагия характерна для многих гигрофильных форм, встречающихся в заболоченных или прибрежных местообитаниях, а также в сильно разрушенной влажной древесине и подстилке. Эти типулиды переваривают органические остатки и почвенные водоросли. Хищничество характерно для водных личинок. В тундровых озерах в большом количестве встречаются личинки *Priopsega*, питающиеся личинками хирономид и энхитреидами, обитающими в донном грунте. В кишечнике среди жидкой гомогенной массы встречаются обрывки хитиновых покровов.

Некоторые личинки типулид в тундре питаются почвенными водорослями. Преимущественная альгофагия характерна для личинок *T. carinifrons* у северной границы арктических тундр. Они обитают под моховыми валиками, окружающими пятна голого грунта, и заглатывают почву с обильно развивающимися в ней синезелеными водорослями. На южных склонах в дренированных участках эти личинки потребляли живые корешки. В лаборатории они питались водорослями и не потребляли мхов и опада полярной ивы. Сочетание детритофагии и фитофагии характерно для личинок *Nephrotoma* и представителей п/родов *Tipula*, *Jamatotipula*, *Savtschenkia*. Среди

личинок типулид имеются специализированные фитофаги — *T. paludosa*, *T. oleacea*, *T. czizeki*, распространенные в пахотных почвах и повреждающие полевые культуры [Rodenheimer, 1923; Силантьев, 1931; Кипенварлиц, 1961]. Личинки-фитофаги могут успешно развиваться и в гумусированной почве, но детритофагия в природных условиях для них нехарактерна. В южной тундре большая часть личинок типулид питается живыми корешками и зелеными тканями. Несмотря на высокую влажность почвы в тундре, фитофагия является преобладающим пищевым режимом личинок типулид. В кустарниковых и травянистых местообитаниях их экскременты покрывают поверхность почвы сплошным слоем [Стебаев, 1958; Чернов, 1973]. В непереваренных остатках развивается обильная сапротрофная микрофлора, экскременты типули представляют центры, в которых сосредоточены процессы трансформации и минерализации [Стебаев, 1958].

Отсутствие фитосапрофагии у личинок типулид, обитающих в тундре, можно объяснить тем, что большая часть растительных остатков представлена там мхами, остатками которых типулиды не питаются. В условиях низкой температуры и избытка влажности процессы микробного разложения остатков растительности тормозятся, что приводит к накоплению торфа с большим количеством кислых продуктов разложения. Поэтому органический детрит в тундре также малосъедобен для сапрофагов. Личинки типулид связаны в основном с травянистой растительностью и потребляют живые ткани корней или зеленые живые ткани мхов.

В лесу развитие трофической специализации личинок типулид было направлено на освоение растительных остатков, сохраняющих свою структуру и содержащих большое количество питательных веществ, необходимых для животных. В лесных биоценозах выделялись сапроксилофаги, участвующие в разложении клетчатки и гумификации древесины (*Stenophaga*), и разрушители листового опада.

Питание листовой широко распространено среди личинок подрода *Lunatipula*, обитающих в почвах с контрастным режимом влажности и являющихся мезофильными и умеренно ксерофильными формами [Савченко, 1961, 1964]. Центром формирования этой группы в четвертичном периоде было древнее Средиземноморье. Большинство современных представителей *Lunatipula* распространено в лесостепи, степной и субтропической зонах. В пределах данной группы личинки питаются преимущественно листовым опадом и не переходят при засухе на живые ткани. Циклы их развития четко скоррелированы с сезонными колебаниями температуры и влажности почвы, и периоды пищевой активности личинок приходится на наиболее благоприятные сезоны, что наблюдалось нами на примере *T. peliostigma* и *T. pallidithorax* в полупустынных местообитаниях Закаспия и Средней Азии [Стриганова, 1975; Striganova, Valiachmedov, 1976]. По сравнению с формами, распространенными в умеренно влажных климатических районах, у полупустынных видов сроки личиночного развития гораздо короче за счет повышения уровня пищевой актив-

ности (по степени ассимиляции пищи). Фитофагия нехарактерна для личинок данной группы даже в очень сухих местообитаниях.

Таким образом, в процессе эволюции типулид у личинок наблюдаются два направления пищевой специализации, определяемые характером их местообитаний: первое — переход от детритофагии к фитофагии, распространенный у обитателей моховых и травянистых местообитаний; второе — переход к сапрофагии — потреблению листового опада и гнилой древесины, — характерный для обитателей лесных биотопов. Формы с растительными личинками проникли далеко на север, до арктических тундр, где они переходят к потреблению водорослей. Сапрофаги распространились под пологом древесной и кустарниковой растительности в полупустынные местообитания. Эти две группы личинок типулид в соответствии с характером питания участвуют в передаче энергии по разным трофическим цепям — пастбищной и детритной. В том и другом случаях специализированные формы представляют второй уровень пищевых цепей — потребителей первичной продукции.

Среди личинок двукрылых выделены формы, питающиеся высшими грибами и мицелием почвенных плесневых грибов: *Phoridae*, *Limnobiidae*, *Psychodidae*, *Petauristidae*, *Lycoriidae*, *Chironomidae*, *Ditomyliidae*, *Sciophilidae*, *Mycetophilidae*, *Bolitophilidae*. Потребители грибных спор — виды *Cecidomyiidae*, *Chironomidae* [Brauns, 1954; Healey, Russell-Smith, 1971].

Деятельность личинок-копрофагов имеет большое значение в разложении экскрементов крупного рогатого скота на пастбищах. В комплексах копрофагов выделяют несколько групп, сменяющих друг друга в сукцессионном ряду и заселяющих навоз на определенных стадиях его разложения. Первые поселенцы — виды *Luregosia*, *Haematobia*, *Cryptolucilia*, *Anthomyia*. Они откладывают яйца, и вышедшие личинки питаются свежими экскрементами, потребляя жидкие продукты пищеварения животных. Позже там появляются личинки *Borboridae* и *Sepsidae*. Уровень пищевой активности личинок-копрофагов и темпы роста очень высоки.

Таким образом, личинки двукрылых, питающиеся разлагающимися растительными остатками и сапротрофной микрофлорой, участвуют в разложении разнообразных органических материалов в природных и антропогенных местообитаниях. В их экскрементах наблюдается начало процесса гумификации растительных остатков. Среди личинок двукрылых можно выделить группировки первичных и вторичных разрушителей растительных остатков. К первым относятся формы с грызущим ротовым аппаратом, участвующие в механическом разрушении плотных растительных тканей. Вторичные разрушители включают группировки потребителей жидких продуктов разложения и органического детрита, а также копрофагов. Деятельность личинок двукрылых имеет особенно большое значение при деструкции древесины, навоза, компостов. Они участвуют в заключительных этапах разложения органических остатков.

## НАЗЕМНЫЕ БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ - GASTROPODA, MOLLUSCA

Наземные брюхоногие моллюски широко распространены в районах умеренного климата. В лесу они обитают в подстилке и верхнем слое почвы. В сырую погоду могут подниматься в травянистый ярус и питаются там зелеными частями растений. Основные факторы, определяющие характер пространственного распределения и уровень численности моллюсков, — температура, влажность, pH, содержание Са в почве. В равнинных лесах Европы численность моллюсков достигает 488 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — 278,7 г; в дубравах на суглинках численность ниже — 320 экз./м<sup>2</sup>, на песчаных почвах — 28 экз./м<sup>2</sup> [Мельниченко, 1936; Иванов, 1940; Лихарев, 1953; Newell, 1967; Agóscy, 1968; Mason, 1970, 1974; Bishop, 1976].

Уровень численности моллюсков относительно стабилен в течение всего безморозного периода в лесных почвах, а в открытых местообитаниях наблюдаются резкие сезонные колебания численности с пиками во влажные периоды [Baker, 1968; Pomeroy, 1968, 1969; Jennings, Barkham, 1975].

Большинство наземных моллюсков растительноядны. Но среди них имеются и хищники — *Daudebardia*, *Trigonochlamyidae*, *Zonitidae*. В экскрементах растительноядных видов также встречаются грибные гифы и остатки животных [Pallant, 1969]. В опытах при кормлении *Discus rotundatus* дождевыми червями коэффициент потребления пищи у них составлял 9,7%, а усвояемость — 78,6% [Mason, 1970].

Среди растительноядных моллюсков выделяют 2 группы: 1) потребителей грибов и растительных остатков; 2) потребителей грибов и зеленых растений. К первым относятся представители *Purpidae*, *Valloniidae*, *Clausiliidae*, *Endodontidae*, *Phylomycus*, *Eucornulus*. Это мелкие и средних размеров улитки, обитающие преимущественно в лесной подстилке. Некоторые из них потребляют лишайники, в которых переваривают грибные компоненты. Ко второй группе относятся наиболее крупные представители фауны наземных моллюсков — *Eulota*, *Trichia*, *Arianta*, *Seraea*, *Helix*.

Большая часть слизней *Arionidae* и *Limacidae* — полифаги, питающиеся растительной и животной пищей [Лихарев, Раммельмейер, 1952].

Кишечник у брюхоногих моллюсков дифференцирован на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, среднюю и заднюю кишку. На границе между ротовой полостью и глоткой находится ротовая челюсть, форма и расчленение ее варьируют в разных таксономических группах. Толстая нижняя стенка глотки имеет крупный мускулистый валик, на верхней стороне которого находится радула — терка. Она состоит из роговой мембраны и поперечных рядов зубцов. У *Helix aspersa*: на радуле 180 рядов по 100 зубцов. В период активного роста на радуле ежедневно сменяется по 2 ряда [Smith, 1976]. Строение радулы различается у разных видов. Моллюски соскре-

бают частицы растительных тканей и шаржируют их в глотку. Они могут скелетировать листья и принимают активное участие в механическом разрушении опада.

У моллюсков сильно развита печень — гепатопанкреас, заполняющий все промежутки между внутренними органами в брюшной полости. Протоки его впадают в желудок. В этом органе происходит секреция энзимов и всасывание продуктов гидролиза. У моллюсков отмечен высокий уровень энзиматической активности, особенно высокая активность целлюлазы и протеиназы по сравнению с другими почвенными сапрофагами [Marcuzzi, Turchetto, 1976]. В гомогенатах кишечника у них обнаружено более 30 энзимов, среди которых преобладают карбогидразы [Holden, Tracey, 1950]. Моллюски расщепляют также пектин и лигнин [Nielsen, 1962]. У некоторых видов найдена хитиназа, причем у хищных форм и некрофагов ее активность выше, чем у фитофагов [Tercafs, Jeuniaux, 1961].

В процессе переваривания пищи в кишечнике моллюсков выделяется большое количество слизи, окутывающей пищевой комок. В их экскрементах содержится большое количество мукопротеинов, скрепляющих частицы переваренных остатков. Поэтому экскременты моллюсков, как и дождевых червей, отличаются большой механической прочностью и долго сохраняются в почве.

У растительноядных видов достаточно подробно исследовалась пищевая избирательность. Почти все моллюски — полифаги. Однако они проявляют предпочтение к определенным группам и видам растений. В частности, они предпочитают живые зеленые ткани разнотравья злакам. У фитофагов избирательность определяется как механическими свойствами листьев (строение кутикулы), так и их химическим составом [Frömming, 1958; Grime et al., 1968, 1970; Pallant, 1969; Chatfield, 1976].

Моллюски, питающиеся листовым опадом, также избирательны к пище. Например, *Arianta arbustorum* и *Seraea hortensis* предпочитают опад "хрупких" пород — ольхи, ясеня — и почти не питаются листвой дуба и бука; *Eulota fructicorum* преимущественно потребляет опад березы и почти не питается листвой ясеня [Lindquist, 1941].

Моллюски питаются также гнилой древесиной. Они переваривают клетчатку, пектины и лигнин и способны разрушать структурные компоненты древесных тканей. Преимущественные сапроксилофаги — представители *Discus* и *Mopressa laminata* [Mason, 1970].

Выделяется группа подстилочных видов моллюсков, которых можно характеризовать как преимущественных микофагов. К ним относятся обитатели подстилки хвойных лесов. Эти формы особенно многочисленны в участках с редким травянистым покровом [Frömming, 1951, 1958]. К микофагам относятся также *Milox sowerbii*, *Arion subfuscus* и некоторые виды рода *Limax* [Mason, 1974].

У моллюсков наблюдается возрастная и сезонная смена пищевых объектов. У *Seraea nemoralis*, преимущественного сапрофага, весной 60–80% пищи состояло из остатков злаков, а летом и осенью

Таблица 25

Пищевая активность моллюсков *Discus rotundatus* [по Mason, 1970]

Пища	Вид пищи	Коэффициент потребления, мг/г	Усвояемость пищи, %
Зеленые ткани	<i>Mercurialis perennis</i>	2,38	40,36
	<i>Circaea lutetiana</i>	0,81	46,05
	<i>Urtica dioica</i>	4,40	47,70
Опад	<i>Carpinus betulus</i>	2,53	48,67
	<i>Castanea sativa</i>	6,08	45,81
	<i>Fagus sylvatica</i>	3,01	55,06
	<i>Quercus robur</i>	6,00	58,00
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	5,91-9,40	43,07-47,49

60-75% составляло разнотравье. У молодых особей данного вида в кишечнике преобладал почвенный детрит [Williamson, Cameron, 1976].

Благодаря высокой энзиматической активности усвояемость пищи у моллюсков весьма значительна - около 50%. Количественные определения пищевой активности проводились у *Discus rotundatus* в лабораторных условиях [Mason, 1970]. Это формы со смешанным питанием. В их экскрементах отношение остатков опада, живых растительных тканей и животных составляло 2,43:1,30:0,04. Результаты определений представлены в табл. 25. При кормлении *D. rotundatus* опадом скорость потребления пищи и ее усвояемость выше, чем при питании зелеными тканями. Следует отметить, что усвояемость разных видов опада пропорциональна содержанию в них клетчатки.

Температурные колебания не влияют на величину усвояемости опада, но коэффициент потребления возрастает при повышении температуры в пределах 5-15°. Коэффициент потребления пищи по отношению к беззольному весу у разных видов колеблется в пределах 0,5-5,2% [Mason, 1970, 1974; Reichle, 1968; Crossley, Reid, 1971].

При плотности 489 экз./м<sup>2</sup> моллюски могут переработать за сезон 35-43% годового опада [Mason, 1970]. В литературе имеются данные по энергетическому бюджету некоторых видов. Например, в широколиственных лесах летняя биомасса *Argio ater* составляет 0,27 г/м<sup>2</sup>.

Средний рацион 16% на 1 г сухого веса в сутки. Коэффициент ассимиляции пищи 69-87%, общее потребление сухого вещества с мая по октябрь при этом 7,9 г/м<sup>2</sup> [Jensen, 1975]. При расчете соотношения продукции и общего метаболизма популяции получились большие расхождения при сравнении данных разных методов. Однако количественные определения пищевой активности моллюсков-сапрофагов показывают, что они являются очень активными первичными разрушителями опада и гнилой древесины. В их экскрементах

отмечено развитие процессов гумификации [Frömming, 1958]. Согласно устному сообщению Л.С. Козловской, состав микрофлоры кишечника моллюсков показывает, что у них имеет место активное разложение структурных элементов растительных тканей, азотсодержащих органических соединений и новообразование гумусовых веществ.

Таким образом, моллюски активно участвуют в разложении клетчатки и минерализации растительных остатков. Непереваренные остатки в их экскрементах обогащаются азотсодержащими соединениями слизи, выделяемой в кишечнике. В почве в экскрементах моллюсков развиваются процессы гумификации. Пищевая активность моллюсков приводит к формированию тонкозернистого гумусового слоя муллевомго типа на поверхности почвы.

ОСОБЕННОСТИ ДЕТРИТНОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ  
В ПОЧВЕ

Приведенный выше обзор пищевых связей почвообитающих сапрофагов показывает, что среди них мало неизбирательных или всеядных форм. У подавляющего большинства видов имеется определенный круг пищевых объектов. В этом комплексе можно разграничить группы непосредственных потребителей растительных остатков и потребителей сапротрофной микрофлоры. Выделяется также особая группа детритофагов (дождевые черви, энхитреиды, некоторые микроартроподы, личинки ряда видов жуков). Детритофаги потребляют остатки и растительного, и животного происхождения, сильно измененные первичными разрушителями и перемешанные с почвой. В комплексе сапрофагов имеются также группы со смешанным питанием — сапромикофаги, проявляющие избирательность и к остаткам высших растений, и к виду грибов. Они питаются той или другой пищей в разной экологической обстановке (некоторые виды клещей и коллембол). Однако животные со смешанным питанием и детритофаги составляют лишь часть комплекса сапрофагов, доля которой в общей численности и биомассе почвенного населения варьирует в разных типах почв.

Различия пищевых связей сапрофагов обуславливают необходимость дифференцированной оценки роли отдельных трофических групп в процессах разложения и потоке энергии через почвенный ярус экосистем.

Проблеме участия почвенных животных в разложении растительных остатков посвящено большое количество работ. Эти исследования ведут свое начало от самых истоков почвенной зоологии. Формирование почвенного гумуса еще в прошлом столетии рассматривалось как биологический процесс, в котором животные принимают непосредственное участие [Дарвин, 1899; Докучаев, 1883, 1899; Костычев, 1884, 1886, 1890; Müller, 1887; Ramann, 1888]. Специальные работы, касающиеся деятельности животных в почве, показали, что последние являются основными агентами формирования почвенного профиля, осуществляя перераспределение органических остатков и минеральных солей [Димо, 1905, 1916, 1938, 1945; Неуструев, Никитин, 1926; Гиляров, 1947, 1951, 1953, 1965; Соколов, 1956].

Механическое разрушение отмерших частей растений в почве и на ее поверхности осуществляется животными — первичными разрушителями растительных остатков [Гиляров, 1939, 1941, 1949,

1951, 1965, 1968a; Курчева, 1960, 1965, 1967, 1971; Ануфриева, 1963, 1966; Карпачевский, Перель, 1966; Перель, Карпачевский 1968; Стриганова, 1971b; Jacot, 1936; Kubiens, 1938; Wittich, 1963; Heath et al., 1966a, b; Madge, 1965, 1969; Naglitsch, 1966; Dunger, 1956, 1958, 1963].

Количественная оценка участия животных в процессах первичного разложения растительных остатков показала, что при их отсутствии не только многократно замедляется скорость размельчения растительных тканей и инкорпорация их в минеральные слои, но и нарушается нормальный ход химической трансформации органического материала. Участие животных стимулирует процессы минерализации и гумификации растительных остатков и приводит к увеличению содержания в почве подвижных форм элементов питания растений и резервного гумуса [Архангельский, 1929; Тюрин, 1937; Кононова, 1944, 1963; Пономарева, 1949, 1953; Соколов, 1955, 1957; Зражевский, 1957; Гаврилов, 1963; Перель, Соколов, 1964; Козловская, 1965; 1976; Атлавините, 1974, 1975; Эйтминавичюте, 1975; Покаржевский, 1976; Гиляров, Стриганова, 1978; Müller P., 1887; Jegen, 1920; Bornebush, 1930; Meyer, 1943; Laatsch, 1948; Stöckli, 1949; Barley, 1959; Bockock, 1963; Wittich, 1963; Müller G., 1965; Törne, 1966, 1967; Brauns, 1968; Perel et al., 1966, 1971; Karpatchevsky et al., 1968; Edwards et al., 1970; Atlavinite, 1971; Ausmus et al., 1976; Witkamp, Ausmus, 1976].

Однако в литературе долгие годы оставался дискуссионным вопрос о том, принимают ли сапрофаги непосредственное участие в трансформации органического вещества, или косвенно влияют на процессы его разложения путем регуляции состава и активности сапротрофной микрофлоры. Представители советской почвенно-зоологической школы во главе с М.С. Гиляровым [1951, 1969, 1970б] рассматривали почвенных сапрофагов как непосредственных агентов минерализации и гумификации растительных остатков. Эти процессы частично протекают в организме животных в ходе переваривания пищи и продолжаются в их экскрементах в почве. Ту же позицию разделили и некоторые зарубежные ученые [Franz, 1950; Kühnelt, 1950]. В противоположность этому высказывалась иная точка зрения о том, что животные могут лишь измельчать растительные остатки, а истинными пищевыми объектами сапрофагов являются сапротрофные микроорганизмы или продукты их жизнедеятельности [Drift van der, 1951, 1963; Dunger, 1958, 1963; Nielsen 1962; Müller, 1965; Zachariae, 1965]. Причиной таких разногласий была в сущности недостаточная изученность пищевых связей и пищеварения сапрофагов, которые рассматривались как единая трофическая группа с неизбирательным питанием.

Эти взгляды нашли свое отражение и в трактовке вопроса об участии беспозвоночных-сапрофагов в трофических цепях (или сетях) наземных экосистем. Некоторые экологи при анализе трофической структуры комплексов почвенных организмов первостепенное значение придавали их размерным различиям. Одум [1975]

считает; что непосредственными потребителями растительных остатков являются лишь одноклеточные организмы (грибы, бактерии и простейшие), а многоклеточные животные — потребители микрофлоры или простейших.

Размерный принцип анализа трофических отношений почвенных организмов не согласуется с фактическими данными по питанию почвообитающих беспозвоночных. Величина животных определяет их требования к окружающей среде; жизнедеятельность представителей отдельных размерных групп регулируется различными категориями физико-химических факторов среды. М.С. Гиляров [1941, 1949, 1975], обосновавший экологические задачи размерной классификации почвенных беспозвоночных, подчеркивал, что в каждой выделенной группе имеются хищники, сапрофаги и фитофаги, которые по-разному влияют на свойства почвы и протекающие в ней процессы. Действительно, среди простейших, например, имеются автотрофы, потребители микроорганизмов, растворенного в воде органического вещества, и хищники, питающиеся более мелкими формами простейших [Schönborn, 1965]. Наибольшее значение в динамике почвенных процессов имеют виды, питающиеся бактериями, регулирующие соотношение численности в почве разных групп микроорганизмов [Николко, 1965]. Простейших поэтому нельзя объединить в одну трофическую группу с сапротрофной микрофлорой. Они не потребляют структурные элементы растительных тканей и не могут быть отнесены к редуцентам. Почвенные простейшие представляют скорее группу первичных хищников или сапротрофов, заканчивающих процесс разложения растительных остатков, как и некоторые многоклеточные животные (нематоды, энхитреиды).

Представители микро- и мезофауны также отличаются большим разнообразием пищевых режимов, как это показано в обзоре. Поэтому сопоставление размеров животных с характером их питания и функциями в процессах разложения растительных остатков представляется неверным.

Начальные звенья детритной пищевой цепи подробно исследовались на примере разложения листьев мангровых деревьев в мелких эстуариях на юге Флориды [Heald, 1969; Odum, 1970]. В разложении опада участвуют многочисленные беспозвоночные, поедающие опавшую листву и непереваренные растительные остатки в экскрементах первичных разрушителей (рис. 15). Авторы проводят резкую границу между потребителями живых листовых тканей мангров (первичными консументами пастбищной пищевой цепи) и сапрофагами (первичными разрушителями). К последним они относят разные трофические группы, считая, что все сапрофаги получают лишь часть энергии из растительных тканей и потребляют также микрофлору и простейших. Соотношение количества энергии, получаемой непосредственно из растительных тканей и от микрофлоры, не измерялось. На рис. 15 приведена схема этой детритной пищевой цепи, в которой в смешанном трофическом комплексе объединены все сапрофаги, включая первичных разрушителей, детритофагов и даже хищни-

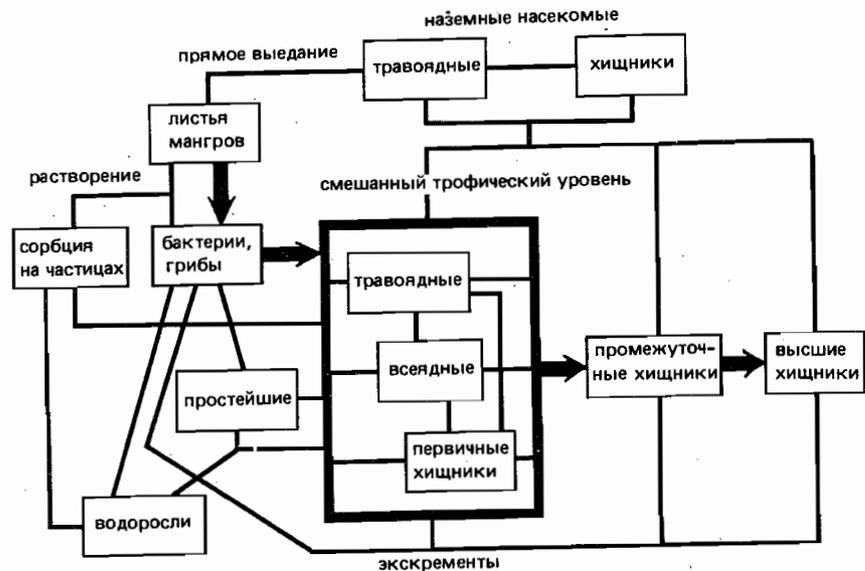


Рис. 15. Детритная пищевая цепь на листовом опаде мангров [по Odum, 1970]

ков. Эта модель считается пригодной для разных типов наземных экосистем [Одум, 1975].

К сожалению, здесь, как и в других схемах детритных цепей, не дифференцирован не только комплекс сапрофагов, но и органическое вещество почвы, которое рассматривается как смесь растительных и животных остатков на разных стадиях разложения, заселенных сапротрофными микроорганизмами. Такое представление соответствует экологическому пониманию почвенного гумуса, сформулированному еще в 30-х годах, которое включало остатки всех живых организмов, разлагающихся в почве [Ваксман, 1937]. В настоящее время органическое вещество в почве следует разделять на отдельные компоненты по составу и структуре органических остатков. В комплексе сапротрофных организмов, в том числе среди сапрофагов, выделяются трофические группировки, выполняющие разные функции в процессах деструкции.

Растительные ткани труднее усваиваются животными, чем животные ткани, богатые белками и аминокислотами. Усвояемость пищи у сапрофагов колеблется в среднем в пределах 30-40%. Растительноядные животные могут расщеплять лишь небольшую часть структурных элементов растительных клеток, состоящих из целлюлозно-лигнинового комплекса. Последние составляют основную массу непереваренных остатков, попадающих в почву. Более высокая степень усвоения живых растительных тканей (40-60%) животными объясняется наличием большого количества растворимых углеводов. Неполная утилизация целлюлозно-лигниновых элементов при первичном разрушении растительных остатков характерна не только для беспозвоночных,

но и для грибов, обладающих более сильным энзиматическим аппаратом [Maclaren, 1967; Мирчинк, 1976]. Поэтому в почве разрушение растительных остатков обычно протекает в несколько этапов и при участии различных групп сапротрофных организмов, сменяющих друг друга в сукцессионном ряду. Таким образом, уровень первичных консументов в детритной цепи распадается на несколько звеньев.

Современное состояние исследований питания почвенных сапрофагов позволяет определить положение многих видов в детритной цепи и охарактеризовать их взаимоотношения с микрофлорой. На рис. 16 представлена схема детритной пищевой цепи на примере экосистем широколиственного леса, отличающейся высоким таксономическим разнообразием комплекса сапрофагов и сапротрофной микрофлоры. Пространственное распределение сапрофагов в гумусовом профиле подробно описано на примере грабово-букового леса в центральной Европе [Zachariae, 1965]. В процессах механического и химического разложения растительных остатков животные и микроорганизмы неоднократно сменяют друг друга. На схеме в упрощенном виде показаны только трофические связи между беспозвоночными и микрофлорой.

Сапрофаги - первичные разрушители потребляют белки, растворимые и структурные углеводы. В лиственных лесах наиболее активные первичные разрушители - многочисленные виды диплопод, мокрицы, личинки типулид, бибионид, клещи семейства Phthiracaridae, дождевые черви, питающиеся в подстилке листовым опадом (представители *Lumbricus*), некоторые виды коллембол. В переваривании пищи у этих форм активную роль играют кишечные симбионты. В некоторых группах членистоногих нередко сочетаются сапрофагия и фитофагия. Это относится в первую очередь к обитателям поверхностных слоев почвы, не совершающим миграции в ее глубокие горизонты. Регулярный переход к питанию живыми тканями растений во время засухи наблюдается у многих диплопод, мокриц. Фитофагия распространена и среди личинок типулид, исходным пищевым режимом которых является, по-видимому, детритофагия. Благодаря своей способности к питанию живыми растениями диплоподы и личинки типулид и в пахотных почвах в условиях умеренного климата иногда наносят экономический ущерб полевым культурам [Гиляров, 1949; Кипенварлиц, 1961; Осмоловский (ред.), 1976]. Кроме того, многие первичные разрушители потребляют зеленые почвенные водоросли. В некоторых местообитаниях сапрофаги питаются преимущественно водорослями, что наблюдалось в полярной пустыне [Chernov et al., 1977].

Поэтому у первичных разрушителей нельзя в ряде случаев строго разграничить фито- и сапрофагию. Строение ротового аппарата, морфофункциональные особенности кишечника, состав пищеварительных энзимов и симбионтов позволяют им потреблять и усваивать растительные ткани, сохраняющие клеточную структуру. Животные усваивают одни и те же компоненты в живых и отмерших тканях растений - растворимые углеводы, клетчатку и аминокислоты.

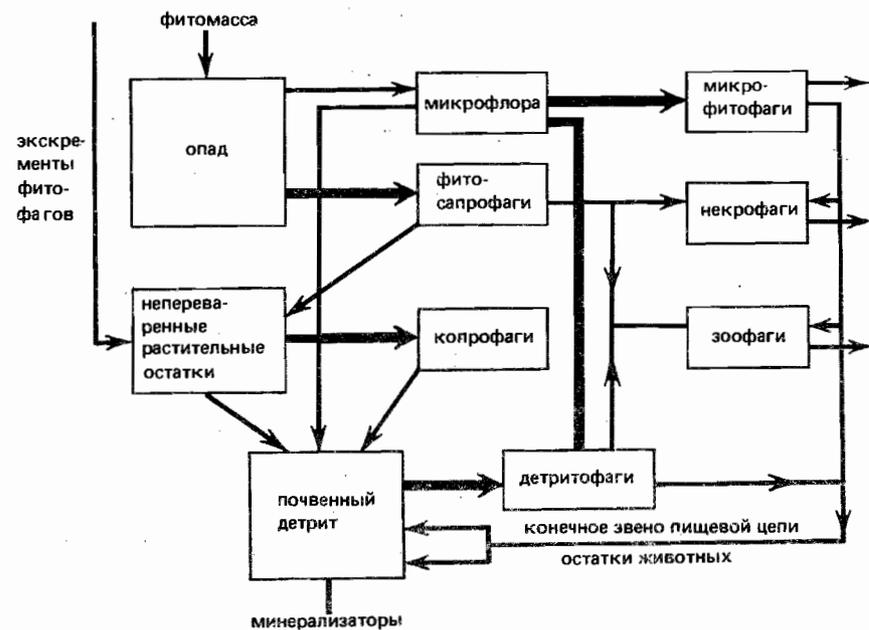


Рис. 16. Детритная пищевая цепь в почве широколиственного леса

Первичные разрушители не питаются сапротрофной микрофлорой. Для них более характерны симбиотические отношения с микроорганизмами, которых они заглатывают вместе с пищей. Активность микрофлоры в экскрементах животных, как правило, выше, чем в опаде [Стебаев, 1958, а, 6; Kozlov, 1965; Козловская, 1976]. Таким образом, первичные разрушители имеют большое сходство с фитофагами, у которых характер пищеварения зависит от активности симбионтов.

Копрофаги и вторичные разрушители - сапрофаги заканчивают разложение структурных компонентов растительных тканей, не переваренных первичными разрушителями и микрофлорой. Среди специализированных сапрофагов, питающихся непосредственно растительным материалом, предварительно обработанным энзимами животных и микроорганизмов, наиболее активную роль играют личинки жуков-навозников, двукрылых, а также микроартроподы, заселяющие скопления экскрементов почвенных беспозвоночных. Многие вторичные разрушители не могут расщеплять клетчатку и усваивают промежуточные продукты ее разложения микроорганизмами. Однако их тоже следует рассматривать как потребителей растительных остатков, так как они заканчивают разложение их структурных элементов, начатое другими живыми организмами.

Потребители почвенных микроорганизмов представляют второй гетеротрофный трофический уровень. К ним относятся многие микроартроподы, способные питаться грибами. Для них характерны спе-

циальные энзимы, способные расщеплять оболочки и включения грибных клеток. Некоторые виды в разных условиях питаются либо как сапрофаги, либо как микофаги, что было показано на примере панцирных клешей.

К этому же уровню относятся, помимо микрофитофагов, первичные хищники, питающиеся почвенными простейшими, некоторые некрофаги. На схеме детритной цепи подробно изображены лишь первые два трофических уровня. В третий и последующие уровни включены все микро- и зоофаги, хотя детритная цепь в почве состоит по меньшей мере из пяти звеньев. Но мы не останавливаемся подробно на высших уровнях, так как они в сущности мало отличаются от пастбищной цепи, которая подробно описана на ряде примеров [Masfadyen, 1963; Одум, 1975].

Особый интерес имеет лишь группа детритофагов, представленная в основном дождевыми червями, энхитреидами, нематодами и мелкими формами личинок насекомых. Детритофаги представляют смешанную группу с точки зрения трофических уровней, так как могут расщеплять клетчатку в обломках растительных тканей, сохраняющих клеточную структуру, переваривать бактериальные клетки и продукты распада растительных и животных тканей. Дождевые черви играют большую роль в минерализации детрита, но вместе с тем в их кишечнике и особенно в экскрементах происходит новообразование гумусовых веществ и их стабилизация при формировании глинисто-гуминовых комплексов. Таким образом, черви являются потребителями и создателями почвенного детрита. Они представляют заключительное звено детритной цепи.

Предлагаемая здесь схема детритной цепи позволяет выделить отдельные этапы разложения растительных остатков и функциональные различия разных представителей комплекса сапрофагов, который раньше рассматривался как "черный ящик" [Heald, 1969; Odum, 1970].

Взаимоотношения между беспозвоночными и сапротрофными микроорганизмами очень сложны. Исследования пищевых связей и физиологии пищеварения у представителей отдельных таксономических групп почвенных беспозвоночных показывают, что характер связей с микрофлорой неоднократно изменялся в процессе эволюции животных.

При освоении животными суши особенно большую роль сыграли водоросли и грибы, которые появились там, видимо, одновременно с беспозвоночными. Пищевые связи почвенных животных с водорослями являются продолжением отношений, сложившихся в водной среде и в прибрежных, временно пересыхающих местообитаниях. Для водных беспозвоночных - детритофагов планктонные водоросли составляют существенную часть пищи. У ряда почвенных беспозвоночных, обитающих в очень влажных прибрежных или заболоченных местообитаниях (амфиботические мокрицы, личинки типулид, хиромид, водолюбов, трясинок, энхитреид), водоросли могут быть основным источником пищи.

При выветривании горных пород на рыхлых продуктах их разрушения поселяются в первую очередь водоросли и лишайники, образу-

ющие пионерные сообщества. Вместе с ними появляются там и беспозвоночные-альгофаги (микроартроподы), экскременты которых составляют основу органической фракции первичных почв [Стебаев, 1958а,б].

Водоросли являются также первыми поселенцами и на промышленных отвалах [Штина, 1970]. Их клетки и талломы с ослизняющимися оболочками удерживают большое количество воды и образуют среду, благоприятную для поселения микроорганизмов. Установлено, что бактерии на промышленных отвалах появляются после поселения водорослей [Штина, Панкратова, 1974].

Водоросли и развивающиеся за их счет микроорганизмы, очевидно, представляют основной источник пищи для беспозвоночных, первыми заселяющих эти местообитания.

Нами наблюдалось широкое распространение альгофагии среди почвенных беспозвоночных в полярной пустыне. Разреженный растительный покров представлен там в основном мхами, лишайниками и водорослями. Наиболее высокая численность и разнообразие беспозвоночных характерно для водорослевых группировок. Большинство найденных там форм (коллемболы, личинки хиромид, энхитреиды) - альгофаги [Chernov et al., 1977].

У почвенных беспозвоночных питание водорослями распространено среди представителей групп, относящихся к комплексу сапрофагов [Штина, Голлербах, 1976]. Здесь трудно дифференцировать потребление животными водорослей, поселяющихся в их талломах микроорганизмов и продуктов микробного разложения водорослевых клеток. Данные лабораторных определений свидетельствуют лишь о том, что беспозвоночные избирательно питаются различными группами водорослей [Atlavinit, Pociene, 1963; Штина и др., 1974; Nekrasova et al., 1976]. Однако совместная встречаемость беспозвоночных и водорослевых группировок имеет большое значение в формировании пионерных сообществ в развивающихся почвах, на что указывал еще И.В. Стебаев [1958б].

Почвенные грибы представляют собой основной источник пищи для многих почвенных беспозвоночных. В настоящее время микофагия очень широко распространена среди почвообитающих беспозвоночных, особенно в группах, сохранивших черты наибольшей примитивности. Например, многие почвенные личинки жесткокрылых - потребители плесневых грибов (см. табл. 20). В процессе эволюции животных и грибов связи между этими группами организмов модифицировались в симбиотические. У некоторых групп микофагия в процессе эволюции привела к развитию хищничества или фитофагии (нематоды).

Современные формы почвенных грибов характеризуются очень мощным энзиматическим аппаратом, позволяющим им стать первичными разрушителями различных органов растений и перейти к хищничеству и фитопаразитизму.

У почвенных животных и грибов пищевые отношения бывают противоположно направленными. Среди хищных грибов-гифомицетов имеются специализированные потребители нематод, реагирующие на присутствие этих животных образованием ловчих колец [Мирчинк,

1976]. Развитие хищничества у грибов связано с появлением в почве беспозвоночных. У животных-микофагов появляется избирательность по отношению к отдельным группам грибов, которая отразилась на особенностях их поведения. У них имеется положительный таксис на выделения некоторых грибов. Запах несъедобных грибов оказывает на них отпугивающее действие. Поэтому в почве и скоплениях разлагающихся органических остатков наблюдается пространственно-временная корреляция численности почвенных грибов и микофагов. У нематод и некоторых групп микроартропод сезонные ритмы развития сочетаются с динамикой развития грибов и других представителей микрофлоры, которыми они питаются. Это особенно четко проявляется в компостах и лесной подстилке, характеризующихся быстрыми темпами биогенного разложения и сукцессии сапротрофных организмов и сопутствующих им форм [Чернова, 1966, 1977].

Пищевые связи почвенных беспозвоночных с грибами и совместная их встречаемость сыграли большую роль в дальнейшем развитии их пищевой специализации. В экологической эволюции почвенных грибов и некоторых групп беспозвоночных наблюдаются параллельные тенденции. Подробный анализ этого явления приведен А.А. Парамоновым [1962, 1968, 1970] на примере нематод. У грибов и нематод в процессе эволюции разделились две ветви — сапробиотических и фитопаразитических форм. В каждой ветви наблюдаются сходные сукцессионные отношения между фитофагами и сапрофагами. Паразитические формы являются первичными потребителями растительных тканей и при отмирании растительных клеток уступают место сапробионтам. В развитии фитопаразитизма нематод большую роль сыграл положительный микотаксис: вслед за грибами нематоды проникли в ткани пораженных растений, продолжая питаться на первых этапах содержимым грибных гиф. Затем, по мере развития собственного энзиматического аппарата, нематоды перешли к потреблению разлагающихся, а потом здоровых тканей высших растений. А.А. Парамонов [1970] рассматривает микохилофагию как промежуточный этап развития фитопаразитизма. Специализация к питанию грибами привела к преобразованию стенок рабдитидной стомы в стилет, характерный для хищных и паразитических форм нематод. Это создало морфологическую основу для перехода к питанию новыми объектами и освоения новой среды обитания. Наиболее специализированные формы фитопаразитов утратили связи с почвой и полностью перешли к обитанию в растениях.

Эволюционное развитие физиологии пищеварения шло у нематод гораздо дальше, чем у других почвообитающих беспозвоночных. Многие современные формы почвенных сапрофагов не могут переваривать структурные вещества растительных клеток с помощью только собственных энзимов и сохраняют зависимость от энзиматической активности микроорганизмов.

У некоторых насекомых-сапрофагов трофические связи с микрофлорой усложнились, примером чего служит культивирование определенных групп грибов в гнездах или ходах термитов и "амброзиевых

жуков", питание которых рассматривалось в предыдущей главе [Buchner, 1928; Wood, 1976]. В результате такого сожительства животные обеспечиваются необходимой пищей, а грибы получают дополнительный способ распространения с помощью беспозвоночных. В результате совместной деятельности грибов и беспозвоночных степень утилизации древесины приближается к 100% [Wood, 1976]. В экскрементах термитов почти не остается органики, и они очень медленно разрушаются микрофлорой.

По аналогии с нематодами можно предположить, что у жуков-ксилофагов основным фактором, стимулировавшим их переход к обитанию в древесине и использованию ее в качестве пищи, были трофические связи с грибами. Очевидно, грибы раньше, чем животные, освоили сначала отмершие, а затем живые, богатые углеводами ткани высших растений, в частности древесину. Вслед за ними туда проникли и жуки, которые потребляли на первых этапах грибной мицелий. Они стали переносчиками спор и возбудителей грибной инфекции. Впоследствии среди ксилофагов появились формы, способные утилизировать древесные ткани, подвергшиеся первичному грибному разложению. Следующим этапом в этом ряду является формирование ксилофагии на базе собственной ферментативной активности насекомых и при участии симбиотических организмов в их кишечниках.

Среди почвенных фитосапрофагов специализированные потребители листового опада и мертвой древесины имеют собственную целлюлазу (некоторые мокрицы, диплоподы, высшие термиты). Но ее активность, как правило, не обеспечивает высокого уровня усвояемости структурных элементов растительных тканей. Основную роль в их утилизации у многих почвенных сапрофагов играют симбионты — бактерии, грибы и простейшие.

У почвенных беспозвоночных описана своеобразная форма временных симбиотических отношений с сапротрофной микрофлорой, развивающейся в растительных остатках и в почве [Горленко и др., 1956; Козловская, 1976].

В организме беспозвоночных создаются благоприятные условия для развития определенных форм микроорганизмов, которых животные заглатывают вместе с пищей. В кишечнике происходит вспышка массового разложения микрофлоры, которая усиливает многократно собственную энзиматическую активность животных или дополняет ее [Козловская, 1976]. Микроорганизмы выбрасываются вместе с экскрементами из кишечника в почву, где продолжают разложение непереваренных остатков. Почвенные сапрофаги имеют большое значение в распространении почвенной микрофлоры и стимуляции ее активности.

Таким образом, в комплексе почвенных животных-сапрофагов на определенном этапе экологической эволюции произошла замена трофических отношений с микрофлорой симбиотическими, характерная для ряда наиболее специализированных форм. В тех группах, где имеются потребители микрофлоры и остатков высших растений, это изменение взаимоотношений двух групп сапротрофных организмов можно проследить по составу пищеварительных энзимов животных. Напри-

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ  
ПОЧВЕННЫХ САПРОФАГОВ

мер, у микофагов, как отмечалось выше, имеются трегалаза и хити́таза, а у сапрофагов, использующих в качестве временных симбионтов грибы, эти энзимы отсутствуют [Luxton, 1972].

В комплексе почвенных беспозвоночных-сапрофагов наиболее древним пищевым режимом была, очевидно, детритофагия [Гиляров, 1949]. Кроме того, у некоторых форм в прибрежных местообитаниях определилась преимущественная альгофагия, которая сохранилась и у ряда современных форм.

Избирательность в отношении определенных пищевых объектов у почвенных животных достигла высокого уровня у микофагов, у которых в процессе эволюции сформировался соответствующий энзиматический аппарат. Избирательное отношение к грибам стимулировало развитие сложных поведенческих реакций и таксисов, что можно наблюдать на примере ряда микофагов. Питание продуктами разложения тканей высших растений, а затем и их структурными элементами появилось у животных в более поздний период, когда в почве дифференцировались уже основные трофические группы беспозвоночных-сапрофагов. Во всех группах почвенных животных, включая личинок крылатых насекомых, наименее специализированные виды — микрофитофаги с низкой пищевой избирательностью. В составе таких групп, как нематоды, мокрицы, панцирные клещи, многоножки, насекомые, можно выявить ряды форм, характеризующихся последовательным развитием избирательности в отношении различных групп микрофлоры, переходом к микофагии и к настоящей сапрофагии в узком значении этого термина. Последняя у некоторых животных комбинируется с фитофагией. У дождевых червей, большинство представителей которых являются детритофагами, сапрофагия (s. str.) характерна для наиболее молодых в филогенетическом отношении видов [Перель, 1975].

Таким образом, среди почвенных сапрофагов формы, имеющие черты наибольшей биологической примитивности, отличаются неизбирательным питанием. Это детритофаги, представляющие смешанный трофический уровень, которые питаются бактериями, водорослями, простейшими. Можно предполагать, что в процессе исторического развития почвенного покрова на Земле на ранних этапах разложение растительных остатков осуществлялось преимущественно микрофлорой. Специализация питания почвенных животных развивалась сначала по пути формирования микофагии и хищничества, характерных для наиболее древних форм беспозвоночных. Эти группировки образовали высшие трофические уровни пищевых цепей. Развитие микофагии стимулировало морфо-функциональную специализацию органов пищеварения, усложнение энзиматического аппарата. Это создало физиологическую базу для перехода к питанию тканями высших растений, частично разрушенных микрофлорой. Наиболее молодыми в эволюционном отношении являются сапрофаги, способные переваривать структурные элементы растительных клеток (первичные разрушители), и фитофаги. В современных условиях в детритных цепях в почве беспозвоночные наряду с представителями микрофлоры представляют второй трофический уровень и осуществляют первичное разрушение растительных остатков.

Исследования питания почвенных сапрофагов были ориентированы в основном на выяснение пищевых связей животных и характера их специализации в отношении видов и частей растений и стадии их разрушения. Гетерогенность органического компонента почвы, сочетание остатков высших растений, а также живых и мертвых сапротрофных микроорганизмов в пище сапрофагов представляют большие трудности для выявления истинных источников питания животных.

Основное внимание почвенных зоологов было направлено на исследование характера взаимосвязей между почвенными сапрофагами и сапротрофной микрофлорой. Микроорганизмы являются пищей для одних сапрофагов и временными симбионтами для других. Различные формы связей между животными и почвенными микроорганизмами подробно освещены Л.С. Козловской [1976].

Количественной стороне изучения пищевой активности сапрофагов уделялось меньше внимания. Во многих работах, касающихся исследований пищевой активности определенных групп или видов животных, регистрировалось лишь наличие или отсутствие пищи в их кишечнике в разные сезоны или при разных условиях опытов. В 50-х и 60-х годах начались определения пищевых рационов у представителей наиболее активных групп сапрофагов в почве. Однако из-за использования разных методов определений и разных показателей пищевой активности литературные данные нередко оказывались противоречивыми.

При исследовании вторичной продуктивности в наземных экосистемах и изучении питания животных, в частности почвенных беспозвоночных, используют в основном методы, заимствованные из гидробиологии. В этой области трофологические исследования уже давно сформировались в самостоятельное направление, и там разработана система количественной оценки эффективности питания водных животных разных трофических уровней [Винберг (ред.), 1968]. В рамках МБП для наземных животных была проведена унификация основных понятий и методов расчета показателей пищевой активности и продуктивности [Petruszewicz, 1967; Petruszewicz, Macfadyen, 1970].

В настоящем разделе обсуждаются основные показатели пищевой активности почвенных сапрофагов с учетом особенностей их биологии и специфики пищевых ресурсов.

## ОСНОВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПИЩЕВОЙ АКТИВНОСТИ САПРОФАГОВ

Мерой активности сапрофагов является масса переработанного ими растительного материала. Именно этот показатель определяет значение каждой группы животных в комплексе почвообитающих организмов, в динамике почвенных процессов и в конечном счете их удельный вес в потоке энергии через экосистему.

В гидробиологии, а также при изучении динамики популяций многих позвоночных животных исследования их пищевой активности играют вспомогательную роль и служат для характеристики продуктивности объектов промысла либо их кормовой базы. В почвенной зоологии основной задачей изучения питания сапрофагов является определение массы растительных остатков, вовлекаемых в круговорот, и скорости их минерализации и гумификации. Таким образом, здесь на первый план выступают не проблемы вторичной продуктивности сапрофагов, а результаты их жизнедеятельности.

У многих сапрофагов, питающихся остатками высших растений, усвояемость пищи не превышает 40%. Этот показатель ниже, чем у фитофагов (30–50%) и хищников (более 70%). В процессах биогенного разложения растительных остатков имеет значение не только масса органического вещества, ассимилированного животными, но и непереваренные остатки, которые после механической и энзиматической обработки в кишечнике первичных разрушителей становятся пищей для детритофагов. Поэтому при определениях пищевой активности используются такие показатели, как: 1) количество потребленного растительного материала и 2) количество ассимилированной пищи.

У первичных разрушителей можно измерить объем или массу съеденного корма и непереваренных остатков. Экскременты многих сапрофагов представляют плотные компактные конгломераты, состоящие из обрывков непереваренных тканей и продуктов обмена. У детритофагов можно лишь определить скорость прохода пищи через кишечник и ее объем (или вес) в заполненном кишечнике. Основным показателем пищевой активности у них – усвояемость пищи, определяемая по разнице калорийности пищи и экскрементов либо по содержанию в них органического вещества. Однако у многих почвенных сапрофагов в кишечнике происходит вспышка массового размножения микроорганизмов, число которых в экскрементах выше, чем в окружающей среде [Рунов, Соколов, 1956; Стебаев, 1958а; Козловская, 1968, 1976; Козловская, Жданникова, 1961, 1962; Козловская, Загуральская, 1966, 1967; Hutchinson, Kamei, 1956; Ghilarov, 1963; Kozlov, 1965]. Поэтому определения усвояемости пищи могут дать заниженные результаты.

В таких случаях пользуются каким-либо кормом с известным химическим и микробиологическим составом. Например, пищевую активность дождевых червей нередко определяют при кормлении их навозом [Guild, 1955; Pearce, 1972]. Энхитреид культивировали на

аксеничных или моноксеничных средах [Dougherty, Solberg, 1960, 1961]. Здесь следует строго подходить к экстраполяции полученных в лабораторных опытах данных на природные популяции животных с учетом различий механического и химического составов почвенного детрита и субстратов, использованных в модельных опытах.

У микрофитофагов, питающихся различными представителями микроскопических грибов, бактериальными пленками, дрожжами, основным показателем пищевой активности является скорость потребления пищи. Усвояемость микробных клеток у животных довольно высока – 80–90%. Пищевые рационы микроорганизмов определяются только в лабораторных условиях при содержании их на культурах различных бактерий и грибов. Однако экстраполяция результатов опытов затруднена отсутствием достаточно точных методов определения биомассы различных видов микроорганизмов в почве. Здесь имеют большое значение косвенные показатели – скорость прироста массы животных. Сопоставление скорости роста и биомассы животных в различных культурах при лабораторном разведении и в почве дает представление о пищевой ценности определенных микробных объектов. Скорость роста является важным показателем пищевой активности и для детритофагов.

Таким образом, при исследованиях пищевой активности почвенных сапрофагов используются те же показатели, что и в гидробиологии, но значение их в системе оценки роли сапрофагов в экосистеме иное: если в гидробиологии основным и конечным результатом является определение продуктивности животных, то для почвенных сапрофагов продуктивность – только косвенный показатель скорости разложения ими растительных остатков. Биомасса животных и ее динамика сами по себе не могут характеризовать их роль в трансформации органического материала в почве.

Ниже приводится список унифицированных обозначений различных показателей пищевой активности, принятых в почвенно-зоологических исследованиях [Petrusewicz, 1967]:

- C (consumption) – количество пищи, потребляемое животными в единицу времени
- A (assimilation) – усвоенная часть пищи и продукты обмена
- FU (rejecta) – неусвоенная часть пищи
- R (respiration) – трата на обмен или дыхание
- P (production) – прирост массы тела.

Эти величины находятся в следующих соотношениях:

$$C = A + FU,$$

$$A = P + R.$$

Для расчетов усвояемости пищи предложены различные методы. Формула Г.Г. Винберга [1962, 1964] основана на соотношении между потребленной пищей и ее неусвоенной частью (по весу или калорийности):

$$U = \frac{C - FU}{C} \cdot 100\%.$$

Метод Коновера [Conover, 1966] учитывает соотношение между беззольным и сухим весом пищи исходя из того, что в пищеварении участвуют только органические компоненты пищи:

$$U = \frac{F' - E'}{(1 - C')F'} \cdot 100\%,$$

где  $F'$  – отношение беззольного сухого веса к сухому весу потребленной пищи;  $E'$  – то же в экскрементах.

Количество потребленной пищи можно определить на основе показателей усвояемости и веса экскрементов [Phillipson, 1960]:

$$I = \frac{W \cdot 100}{100 - U'},$$

где  $W$  – вес экскрементов.

Вес ассимилированной пищи определяют по величине рациона и усвояемости [Phillipson, 1960]:

$$A = \frac{I \cdot U'}{100}.$$

Пищевой рацион животных соотносят обычно с массой их тела, так как вес представителей отдельных видов даже в пределах одного или близких семейств может различаться на порядок. Например, у кивсяков вес взрослых особей тропических форм достигает 30 г, вес самых крупных представителей фауны СССР – *Pachyiulus* – составляет 2–3 г, вес *Cylindroiulus* – 66 мг. На порядок различается масса тела у взрослых особей разных видов мокриц, энхитреид, коллембол. Поэтому при межвидовых сравнениях пищевой активности используется, как правило, коэффициент потребления пищи  $k$  (отношение веса съеденной пищи к массе тела).

Пищевой рацион определяют в весовых единицах абсолютно сухого веса. Величина  $k$  рассчитывается либо на сухой, либо на живой вес тела. Более точным является, безусловно, соотношение с сухим весом, так как содержание воды в теле животного может колебаться в зависимости от влажности почвы или подстилки.

Скорость потребления пищи у сапрофагов колеблется в зависимости от разных факторов, которые подробно будут обсуждаться ниже. Для характеристики пищевых потребностей животных более информативным показателем является масса усвоенной пищи ( $A$ ) или ее отношение к массе тела. Для сравнения пищевой активности сапрофагов, различающихся размерами тела, пищевой избирательностью и уровнем метаболизма, предлагается показатель удельной усвояемости пищи  $k_A$ :

$$k_A = \frac{C \cdot U}{W}, \quad [\text{Стриганова, 1977a}]$$

где  $W$  – масса тела.

При сравнительном изучении показателей пищевой активности разных видов в их естественных местообитаниях следует учитывать, что даже у форм с четко выраженной пищевой специализацией наблюдается регулярная смена пищевых объектов. При этом изменяются и скорость потребления, и усвояемость пищи.

Для сапрофагов запасы пищи в почве в большинстве случаев неограничены и намного превышают потребности животных. У хищников или водных беспозвоночных – фильтраторов установлена прямая зависимость между плотностью кормовых объектов, пищевой активностью и продукцией [Ивлев, 1955]. У сапрофагов уровень пищевой активности не регулируется количеством растительных остатков, а находится в первую очередь под контролем гидротермических условий в почве. Последние, с одной стороны, определяют уровень метаболической активности и скорость роста и развития животных, а с другой – доступность пищевого субстрата. Как показано во второй главе, растительные остатки в почве или на ее поверхности быстро изменяют свои механические свойства, структуру и химический состав прежде всего под действием атмосферных осадков, почвенной влаги и активности микроорганизмов. По мере размягчения листовых пластинок, выщелачивания полифенольных соединений и разложения клетчатки бактериями и грибами до растворимых сахаров, усваиваемых сапрофагами, пищевая ценность опада для животных повышается. При разложении большей части азотсодержащих соединений и клетчатки в растительных тканях там остаются лигнинизированные компоненты, малосъедобные для сапрофагов. Осенью неразрушенная листва, пролежавшая на поверхности почвы всю зиму и лето, почти не потребляется животными.

Поэтому у первичных разрушителей и наблюдается сезонная смена предпочитаемых видов опада. Например, в широколиственных лесах весной диплоподы потребляют преимущественно опад граба и клена, летом они питаются дубовым опадом, так как в листве клена и граба остаются в основном проводящие пучки или сильно выщелоченные обрывки листовых пластинок. Осенью в дубовом опаде остаются лишь следы клетчатки, органическая часть листовых пластинок в основном состоит из богатых лигнином элементов. Эти листья мало потребляются животными, которые переходят на питание новым опадом “хрупких” видов листвы, например, бузины, лещины.

На примере дубового опада можно продемонстрировать колебания показателей пищевой активности животных, зависящие только от свойств пищи. Некоторые исследователи рассматривали дубовые листья как малосъедобную пищу для сапрофиллофагов [Dunger, 1958]. Однако скорость разложения зависит от степени выщелоченности: в полевых опытах листва дуба, пролежавшая зиму на земле, разрушалась сапрофагами в 5 раз быстрее, чем невыщелоченная листва зимней формы дуба, провисевшая зиму на деревьях [Курчева, 1966]. Усвояемость листвы летней формы дуба весной составляет 32–39%, а зимнего дуба – 20% [Стриганова, 1969а, 1971а]. При кормлении кивсяков опадом дуба, собранным из подстилки ле-

са летом, скорость его потребления возрастает почти вдвое, что было показано на примере кивсяков *Pachyiulus foetidissimus* [Стриганова, 1969а].

Если попытаться математически выразить избирательность почвенных сапрофагов по отношению к пищевым объектам, например, методом определения показателя элективности [Ивлев, 1955], то для одного и того же вида в разные сезоны или в разных местобитаниях получились бы противоречивые результаты. Доступность растительных остатков для сапрофагов зависит не столько от их количества, распределения, сколько от физико-химических свойств, постоянно изменяющихся под действием абиотических факторов и микрофлоры. Смена пищевых объектов у почвенных сапрофагов является характерной чертой их пищевой активности, не исключающей, а усложняющей пищевую специализацию. При этом меняется и величина рационов животных, что необходимо учитывать при количественных исследованиях.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПИЩЕВОЙ АКТИВНОСТИ САПРОФАГОВ

Методические приемы изучения питания почвенных беспозвоночных определяются спектром их пищевых связей, величиной животных и особенностями пищеварения. Методы изучения пищевых режимов сапрофагов модифицируются также в зависимости от механических свойств пищи (крупные частицы растительных тканей, аморфный детрит, жидкие продукты разложения, микробальные и грибные клетки). Поэтому универсальные методы изучения пищевой активности сапрофагов отсутствуют. Они специфичны для отдельных размерных групп животных и для учета разных органических компонентов почвы.

У первичных разрушителей, потребляющих крупные кусочки растительных тканей, хорошо отделяющиеся от минеральной массы почвы, скорость их потребления легко можно определить по разнице веса или объема растительных остатков, предложенных животным и оставшихся после окончания опыта [Стриганова, 1975а]. В этих определениях важно учитывать биологические особенности отдельных видов животных — характер их пространственного распределения, ритмичность питания, потребность в минеральном субстрате наряду с растительными тканями и др. [Стриганова, 1975а]. Для получения репрезентативных результатов, которые могут быть экстраполированы на природные популяции сапрофагов, необходимо варьировать условия содержания и кормления животных во время опыта.

Количество растительных остатков, используемых в лабораторных опытах в качестве объекта питания, должно превышать в опытном сосуде максимальные пищевые потребности животных не менее чем в 5–10 раз. Для них, особенно для подстилочных сапрофагов,

растительный опад служит не только пищей, но и средой обитания, поддерживающей определенный режим влажности, освещенности и т.д. В конце опыта, когда часть опада выедается, должно остаться количество растительной массы, достаточное для поддержания стабильных условий. Например, в опытах с кивсяками *Sarmatiulus kessleri* (живой вес 350 мг) при суточном потреблении 20–40 мг опада в бокс объемом 70–100 см<sup>3</sup> нужно помещать не менее 200–300 мг опавшей листвы (воздушно-сухой вес). При навеске листвы 50–100 мг у кивсяков скорость потребления листвы резко возрастает, и через сутки они съедают обычно полностью листовые пластинки, оставляя лишь крупные жилки. Это наблюдалось и в тех случаях, когда боксы с животными находились в эксикаторе, где влажность воздуха близка к насыщению. Соприкосновение животных с сухой поверхностью стекла приводит к ускорению потребления пищи в первую очередь как источника влаги. В таких случаях животные часто потребляют свои экскременты [Стриганова, 1975а].

При выборе объема опытного сосуда следует учитывать размеры животных. Для нормального питания животные должны иметь возможность передвижения, чтобы выбрать наиболее легко разрушаемые края растительных тканей. Растительный материал должен заполнять большую часть объема сосуда и быть несколько уплотненным. Это повышает влажность воздуха между частями растительных остатков и имитирует условия нижнего слоя подстилки, где опад спрессован.

Большое влияние на пищевую активность отдельных животных оказывает плотность их популяций в природных условиях и в опытах. При этом разные виды сапрофагов по-разному реагируют на повышение или понижение плотности. В лабораторных условиях у многих беспозвоночных скорость потребления пищи резко различается при одиночном и групповом содержании, даже при избытке корма. Например, кивсяки *Pachyiulus foetidissimus*, плотность которых в подстилке составляет 2–3 экз./м<sup>2</sup>, при содержании в сосудах по 10–20 особей через сутки перестают питаться. У кивсяков *Amblyiulus continentalis*, наоборот, при одиночном содержании наблюдалось резкое снижение пищевой активности. У них суточное потребление опада каштанового дуба составляло всего 7,7 мг, а при содержании группами по 10 особей потребление дуба достигало 18 мг/сутки/экз. В лесах на склонах Талыша, где был собран материал, эти кивсяки встречаются в лесной подстилке по 65–80 экз./м<sup>2</sup> [Стриганова, Рахманов, 1973]. Таким образом, тип пространственного распределения видов определяет характер зависимости пищевой активности от плотности.

Особенно сильное влияние плотности животных на скорость индивидуального потребления и усвоения пищи обнаружено у колониальных форм. Оно изучено на примере личинок *Bibionidae*. Личинки этого семейства встречаются в почве плотными колониями — по 100–500 экз. в каждой. Питающаяся колония *Vibio marci* численностью в 200–300 особей занимает площадь около 1000 см<sup>2</sup>, а мощность ее по вертикали составляет несколько сантиметров. По

Таблица 26

Влияние плотности личинок *Vibio magis* на потребление и усвоение пищи (дубовые посадки в Уральской обл., сентябрь 1974 г.)

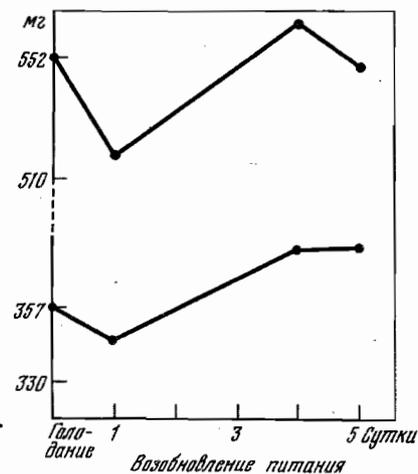
Плотность личинок в сосуде	Кол-во повторностей (опытных сосудов)	Рацион, мг/сутки/экз.	Усвояемость опада, %	Кол-во усвоенной пищи, мг
1	15	31,5	79,1	24,9
10	5	7,4	46,7	3,4
20	5	4,7	43,8	2,1
50	5	3,7	41,1	1,5

мере переработки опада в одном участке колония перемещается на соседний. В лаборатории определяли величину рациона и усвоения опада личинками *V. magis*. Личинок кормили опадом дуба, которым они питались и в природных местообитаниях. В каждом боксе было около 1 г. опада (сухой вес). Параллельно определяли параметры пищевой активности у личинок, содержащихся в боксах по 1, 10, 20 и 50 особей. В опытах использованы активно питающиеся личинки весом по 30-50 мг (табл. 26).

В вариантах с одиночным содержанием личинок 2 особи погибли в течение 48 ч, 2 личинки не питались: ни экскрементов, ни следов погрызов не было обнаружено. У оставшихся 11 личинок показатели пищевой активности оказались чрезвычайно высокими, у большинства из них отмечена прибавка живого веса на 3-11%, но у некоторых особей наблюдалась потеря веса. При содержании личинок небольшими группами (по 10 экз.) пищевая активность резко падает, что отражается и на величине экз. суточного рациона и на усвояемости пищи: количество ассимилированной пищи снижается в 7 раз.

При дальнейшем увеличении плотности личинок падение уровня пищевой активности продолжается, но не так интенсивно. При групповом содержании случаев гибели личинок во время опыта не было и у всех особей отмечен небольшой прирост массы, порядка 0,5-1% в сутки. Очевидно, что в колониях личинок бибионид в природных местообитаниях фактическая пищевая активность отдельных особей намного ниже потенциальной. Однако колониальный образ жизни дает этим насекомым ряд преимуществ, обеспечивающих их высокую выживаемость и возможность развития в широкой амплитуде экологических условий, а также регулирует жизненный цикл в зависимости от сезонной смены условий. Поэтому при определении параметров пищевой активности таких сапрофагов, которые в естественных условиях встречаются агрегациями или колониями, необходимо учитывать стимулирующее или тормозящее влияние высокой плотности на пищевую активность.

Рис. 17. Колебания веса кивсяков *S. kessleri* при голодании (1 сутки) и возобновлении питания в последующие трое суток



Продолжительность опытов по определению пищевых рационов отдельных видов животных должна соответствовать ритмичности их питания, определяемой эндогенными факторами, а также условиями их местообитаний. У некоторых животных прием пищи в периоды пищевой активности наблюдается и днем, и ночью, с небольшими перерывами, что было описано у кивсяков. У мокриц периоды приема пищи длятся — 2-3 дня, после чего животные несколько дней не питаются. Поэтому длительность опытов должна превышать по крайней мере один период приема пищи и перерывы между двумя приемами пищи. Для разных групп животных поэтому продолжительность определений скорости потребления и усвояемости растительных остатков варьирует от 24 ч до двух недель.

Ритм приема пищи у некоторых беспозвоночных можно синхронизировать, выдерживая их перед опытом без пищи в течение 1-2 суток. Более длительное голодание приводит к нарушению водного баланса, в результате чего при возобновлении питания сначала наблюдается слишком высокое потребление пищи, а затем оно падает ниже нормы. Это отражается на колебаниях живого веса. На рис. 17 показано колебание массы тела у кивсяков *Sarmatiulus kessleri* при голодании и при возобновлении питания. У разных весовых групп в течение суток голодания вес уменьшается на 3-6% от исходного. Через 4 суток после начала потребления опада дуба вес резко возрастает — на 102-109%, а на 5-й день начинается стабилизация веса либо небольшая потеря его за счет снижения скорости потребления пищи.

Перенесение почвенных и подстилочных животных в лабораторные условия и содержание их в сосудах при выровненной температуре само по себе является стрессовым фактором, отражающимся на характере пищевой активности. Гере [Gere, 1956, 1962] установил, что сразу после перенесения в лабораторию почвенные сапрофаги либо перестают на несколько дней питаться, либо, наоборот, потребление пищи у них намного превышает норму. Поэтому определение пищевой активности у почвенных сапрофагов в лабораторных условиях следует проводить после акклиматизации в течение 3-5 дней [Стриганова, 1975а]. При длительном содержании в лаборатории животные через несколько недель снижают уровень своей пищевой

активности и темпы роста. Характер питания почвенных сапрофагов предположительно приближается к природной норме лишь в первые 2 недели после перенесения из естественных местообитаний [Gere, 1956].

Обычно потребление пищи, определяемое весовым методом, выражается в единицах абсолютно сухого веса. При этом животным дают растительные остатки, взятые непосредственно перед опытом из почвы, и параллельно определяют в них содержание воды. Так проводят опыты в первую очередь с сапроксилофагами. Листовой или травяной опад предварительно высушивают при 50°C и взвешивают, а затем увлажняют до его размягчения.

В ряде случаев расчет потребления и усвояемости растительных остатков проводится не в весовых, а в энергетических единицах методом прямой калориметрии [Стриганова, 1975]. При этом весовые и энергетические показатели в большинстве случаев не совпадают. Например, усвояемость опада моллюсками-сапрофагами, определенная калориметрическим методом, составляет 70-80%, а весовым - лишь 60%. Причиной такого несовпадения, наблюдавшегося почти во всех случаях, является присутствие в растительных остатках и кишечнике животных богатой микрофлоры, что отражается на значениях калорийности растительного материала. При применении весового метода масса микроорганизмов в растительных остатках и экскрементах животных не учитывается. При определениях усвояемости пищи следует анализировать соотношение содержания различных групп углеводов и азотсодержащих соединений, составляющих основу рациона сапрофагов. Например, один из существенных источников энергии для первичных разрушителей - клетчатка. Способность отдельных групп почвенных сапрофагов к разложению клетчатки и ее количество, расщепляющееся в кишечнике животных, имеют большое значение для динамики процессов деструкции растительных остатков. Для мокриц, например, клетчатка составляет существенную часть рациона [Стриганова, Валиахмедов, 1975]. У этих животных количество расщепленной клетчатки может служить мерой утилизации пищи. Количество усвоенной пищи у них пропорционально интенсивности разложения клетчатки [Kozlowskaja, Striganova, 1977].

Эффективные результаты оценки пищевой активности почвенных сапрофагов дает радиоизотопный метод. Подробное описание его применительно к задачам экологии животных дано Добсоном и Даудесвеллом [Dowdeswell, 1959]. Этим методом были получены количественные данные по пищевой активности панцирных клещей [Berthet, 1964] и мокриц [Reichle, 1967; Paris, Sikora, 1967; Radu et al., 1971].

При определениях усвояемости пищи наиболее часто используется растительный материал, меченный по  $^{45}\text{Ca}$ ,  $^{90}\text{Sr}$  и  $^{14}\text{C}$ . Содержание первых двух элементов в пище определяет в значительной степени ее усвояемость. Стронций является аналогом кальция и особенно эффективен для определений усвоения растительных остатков калькофильными формами (диплоподы, мокрицы). При исследо-

вании мокриц эффективно также использование изотопов меди. Этот элемент потребляется ими из пищи в значительном количестве [Wieser, 1966].

Выбор изотопа для опытов с отдельными сапрофагами определяется тем, чтобы он не был токсичен для животных и чтобы период его полураспада превышал продолжительность опыта. В зависимости от задач исследования животные содержатся в меченом опад от 1 до 20 суток. Изотопный метод применяется для измерения потребления и усвоения пищи у мелких форм почвенных сапрофагов, для которых весовой и калориметрический методы неприменимы.

Как уже отмечалось выше, наиболее затруднительны количественные определения пищевой активности у детритофагов, питающихся сильно разложившимися остатками, в которых процессы деструкции и минерализации сбалансированы с ресинтезом органических соединений, осуществляющимся сапротрофной микрофлорой. В литературе имеются данные по величине пищевых рационов детритофагов, рассчитанных на основе определений массы пищевого комка и частоты заполнения кишечника. Для этого животных предварительно выдерживались некоторое время без пищи для освобождения кишечника, а затем помещались в пищевую субстрат. Сразу после заполнения кишечника их отсаживали в другой сосуд с влажной фильтровальной бумагой, где можно наблюдать длительность переваривания пищи и момент освобождения кишечника. После этого животных снова помещали в сосуд с почвенным детритом и т.д. Если принять, что они питаются непрерывно, то суточный пищевой рацион можно рассчитать по формуле:  $R = n \cdot w^*$ , где  $n$  - количество наполнений кишечника,  $w$  - масса пищевого комка в кишечнике. Подробные определения наиболее применимы для дождевых червей, энхитриды и коллембол, питающихся почвенным детритом. Другие методы определения пищевых рационов для этих беспозвоночных малоэффективны.

У некоторых сапрофагов содержимое кишечника просвечивает сквозь покровы тела, поэтому моменты заполнения и освобождения кишечника легко регистрируются на живых животных. Было рассчитано, что суточное потребление детрита коллемболами составляет  $2,4 \text{ мм}^3$  [Soudek, 1928] или  $0,01 \text{ мг}$  [Schaller, 1950]. Однако этот метод наименее точен по сравнению с другими, описанными выше. В природных условиях полное опустошение кишечника наблюдается у таких форм, у которых имеются длительные перерывы в питании. У многих сапрофагов в период активности кишечник постоянно заполнен пищевой массой. Выбрасывание продуктов пищеварения и непереваренных остатков происходит тогда, когда передняя часть средней кишки уже заполнена новой порцией пищи. Поэтому уже условия опыта, при которых можно учесть частоту приема пищи, сами по себе нарушают нормальный ритм питания.

\* Формула и соответствующие обозначения используются в гидробиологических исследованиях [Сушеня, 1975].

Для микрофитофагов методы определения пищевого рациона разработаны в основном на примере микофагов. Избирательность животных в отношении разных видов грибов определяется при кормлении их пленками грибных культур, выращенных на жидкой среде, или при содержании животных на культурах с агаризованным субстратом. Количество съеденного мицелия определяют на агаризованных культурах путем учета выеденной площади мицелия либо по косвенным показателям — по приросту живого веса животных, либо по количеству экскрементов [Müller, Beyer, 1965; Hartenstein, 1962a]. При работе с культурами на агаризованной среде грибы выращивают сплошным газоном в чашках Петри и затем в них пускают животных. Через несколько недель определяют суммарную биомассу животных, включающую и массу тех особей, которых помещали в сосуд в начале опыта, и молодых особей, родившихся во время опыта. При использовании грибных пленок их помещают в стерильные сосуды на кварцевый песок. При определении массы грибного мицелия до и после опыта контролем служит такой же сосуд без животных. При длительных опытах грибной мицелий нужно сменять не реже чем раз в месяц, так как выделения старых колоний могут быть токсичными для почвенных сапрофагов.

## ВЕЛИЧИНА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА САПРОФАГОВ

Количественные исследования пищевых потребностей и рационов у почвенных сапрофагов начали проводиться в 50-х годах. На основании закона о соотношении поверхности и массы Ван дер Дрифт установил прямую зависимость между потреблением растительных остатков и весом животных в степени  $2/3$ . Им была применена известная для определения величины пищевого рациона у сапрофагов формула:  $C = g^{2/3} \cdot K$  [Drift van der, 1951], где  $C$  — суточное потребление опада в единицах сухого веса;  $g$  — абсолютно сухой вес животного,  $K$  — постоянный коэффициент для определенной экологической группы животных. Под экологической группой в данном случае подразумевалась "группа видов членистоногих со сходной биологией питания в пределах однородного местообитания" [Drift van der, 1951]. Опыты Ван дер Дрифта были проведены на диплоподах, обитающих в подстилке букового леса. Поэтому его расчеты касаются в первую очередь первичных разрушителей листового опада. Позднее коэффициент  $K$  получил название "константы Ван дер Дрифта" [Balogh, 1953; Balogh, Gere, 1953; Gere, 1956]. Ван дер Дрифт полагал, что значение  $K$  не зависит ни от величины животных, ни от их видовой специфики.

Уравнение Ван дер Дрифта было проверено Гере [Gere, 1956, 1962] экспериментальным путем на примере диплопод и мокриц, распространенных в подстилке дубово-грабовых лесов Венгрии. Им было установлено, что величина константы Ван дер Дрифта составляет у *Glomeris* 0,21–0,27, у мокриц (*Prottracheoniscus* — 0,11–

0,14 и у кивсяков (*Chromatoiulus*) — 0,054–0,081. Таким образом, у представителей разных таксономических групп первичных разрушителей были обнаружены существенные различия этого коэффициента. Однако Гере рассматривал их как следствие сдвига уровня пищевой активности животных в условиях длительного лабораторного содержания. Ван дер Дрифт и Гере использовали величину суточного рациона сапрофагов как основной показатель пищевой активности. Они исходили из того, что животные усваивают лишь ничтожную часть потребляемых растительных тканей. Потребление животными растительных тканей и пропускание их через кишечный тракт рассматривалось в основном как механический процесс, при котором растительный материал размельчается и мацерируется и из него извлекаются бактериальные и грибные клетки. В работах 50-х и начала 60-х годов почти не обсуждался вопрос об усвояемости различных видов растительных остатков почвенными сапрофагами.

Различия в скорости потребления растительных остатков определяются, с одной стороны, пищевыми потребностями животных в разных элементах питания, а с другой — составом самой растительной пищи. В некоторых случаях низкая скорость потребления тех или иных видов опада определяется их высокой питательной ценностью, в других — причиной этого может быть слишком высокая механическая прочность растительных тканей либо наличие в них соединений, оказывающих репеллентное действие на животных. В последних случаях при соответствующей обработке растительных тканей скорость их потребления возрастает. Например, при кормлении кивсяков *Cylindroiulus caeruleocinctus* цельными листьями дуба из верхнего слоя подстилки  $A_{01}$  скорость их потребления составляет 6,6 мг/сутки. Сильно склеротизованные покровы этих листьев трудно поддаются разрушению мандибулами животных. При разрезании листьев ножницами на кусочки площадью около 2 см<sup>2</sup> скорость потребления возрастает до 14,6 мг. Скорость потребления того же опада из ферментативного слоя подстилки, где листовые пластинки разломаны и ткани сильно вышелочены, достигает 20,8 мг [Strigapova, 1967]. В данном случае для животных имеет значение не величина кусочков, а прочность тканей опада. При механических нарушениях потребление увеличивается более чем в 2 раза.

Большие различия в скорости потребления сапрофагами разных видов растительных остатков позволяют предполагать, что величина Ван дер Дрифта должна варьировать в зависимости от характера пищи (табл. 27).

Значение  $K$  в разных видах листового опада и древесины колеблется в очень широких пределах — от 0,12 до 3,53, хотя три исследованных вида животных имеют весьма сходный характер питания. В данном случае колебания суточного рациона у представителей каждого вида при кормлении разной пищей перекрывают межвидовые различия.

При кормлении животных одного вида различной пищей величина

Таблица 27

Константы Ван дер Дрифта ( $K = C/G^{2/3}$ ) у кивсяков в разных видах опада

Вид пищи	Сухой вес, мг		
	<i>P. foetidissimus</i>	<i>J. colchicus</i>	<i>C. ruber</i>
	202,5	23,0	16,5
Опад бука	0,34	0,12	0,16
Опад дуба	0,63	0,40	0,38
Опад клена	0,95	0,36	0,94
Опад граба	1,19	1,73	2,15
Смесь листового опада	1,48	1,54	1,89
Древесина бука	2,53	2,35	2,39

К сильно меняется в зависимости от скорости потребления того или иного вида растительных остатков.

Табл. 28 показывает величину пищевых рационов первичных разрушителей в отношении к единице сухого веса (k). Наиболее широка амплитуда колебаний k у диплопод. Среди них особенно высоко значение k у обитателей полупустынь Средней Азии *Dangaroiulus valiachmedovi*, достигающее 139%. Такое высокое потребление пищи объясняется тем, что в условиях аридного климата период активного питания и роста этих кивсяков относительно короткий, большую часть года они проводят в состоянии диапаузы. Поэтому в течение 1,5 месяцев активности эти животные должны накопить достаточное количество питательных веществ для роста, размножения и перенесения длительной диапаузы.

Амплитуда колебаний коэффициента потребления пищи зависит скорее от характера пищи и особенностей сезонных ритмов питания животных, нежели от массы их тела. Например, среди мокриц самые низкие и самые высокие значения k наблюдаются у представителей наиболее крупных в фауне СССР форм - *Hemilepistus* и *Atmadillidium*. Большое значение имеет также видовая специфика избирательности в отношении отдельных видов опада. У диплопод, например, значение k ниже 10% наблюдалось лишь при кормлении животных малосъедобным для них опадом бука. Однако в пределах одной таксономической группы на уровне семейства в одинаковых условиях и при кормлении одинаковой пищей обнаруживается тенденция к снижению коэффициента потребления пищи у животных с большей массой тела. В частности, у кивсяков, распространенных в широколиственных лесах, при кормлении опадом граба отмечена обратная зависимость между величиной k и весом взрослых живот-

Таблица 28

Пищевой рацион сапрофагов, питающихся листовым опадом

Вид животных	Вид опада	Сухой вес, мг	Суточный рацион, мг/экз.	k, %	Автор, год
1	2	3	4	5	6
<i>L. terrestris</i>	Лещина		20,4	2,7	Franz, Leitenberger, 1948
<i>S. magnus</i>	Ясень		3,5		Berthet, 1964
	Дуб + бук		5,2		
	Граб + лещина		8,3		
<i>H. cristatus</i>	Вереск		6,3		Webb, Elmes, 1972
	Зонник	107	24,0	22,5*	
<i>A. pallasii</i>	Цолликоферия	101	14,0	13,9	
	Дуб	73	9,8	13,3	
	Береза	87	18,4	22,4	
<i>Desertillio sp.</i>	Липа	76	37,7	49,9	
	Фисташка	31	6,2	20,2	
<i>P. orientalis</i>	"	9	1,8	21,0	Striganova, 1967
<i>L. hypnorum</i>	Дуб		2,9		
	Клен		6,4		
<i>P. flavipes</i>	Граб	662	141,8	21,4	
<i>P. foetidissimus</i>	Бук	202	12,0	5,9	
	Дуб	202	22,0	10,8	
	Клен	202	36,0	17,7	
	Граб	202	42,0	20,7	
<i>O. caspius</i>	Смесь листьев	202	52,0	25,6	
	Железное дерево	133	29,0	21,9	
<i>S. kessleri</i>	Дуб	133	14,8	11,1	
	"	114	36,9	32,4	
	Клен	114	35,0	30,8	
<i>Ch. projectus kochi</i>	Граб	118	25,6	21,5	Striganova, 1975
	"	97	24,8	25,5	
<i>A. continentalis</i>	Железное дерево	68	7,7	11,2	Стриганова, 1971a
	Каштановый дуб	67	19,8	29,5	

Таблица 28 (окончание)

1	2	3	4	5	6
<i>L. polonicus</i>	Граб	43	25,8	60,1	
<i>U. foetidus</i>	"	33	26,9	81,2	
<i>C. burzenlandicus</i>	"	30	9,8	32,4	
<i>C. ruber</i>	Бук	16	1,1	6,6	Стриганова, 19696
	Дуб	16	2,5	15,1	"
	Клен	16	6,1	36,9	"
	Граб	16	11,3	68,4	"
	Смесь	16	12,3	74,5	"
	листвы				
<i>J. colchicus</i>	Бук	23	1,0	5,2	"
	Дуб	23	3,3	14,3	"
	Клен	23	11,0	47,8	"
	Граб	23	14,0	60,9	"
	Смесь	23	12,5	54,3	"
	листвы				
<i>D. valiachmedovi</i>	Фисташка	60	21,0	139,0	Striganova, Valiachmedov, 1976
<i>T. peliostigma</i>	Береза	73	40,8	56,0	Стриганова, 1975
	Дуб	62	24,5	39,9	"
	Липа	68	22,3	32,8	"
	Клен	79	12,8	16,2	"
	Вяз	75	50,8	67,4	"
<i>Bibio</i> sp.	Береза	8,1	5,4	60,7	

Примечание. Там, где нет ссылок на авторов, данные публикуются впервые.

ных (рис. 18): при массе тела 100–200 мг этот коэффициент составляет 60–80%, а при 400 мг – 21–25%.

Различия в скорости потребления опада определяются также его усвояемостью. У диплопод и мокриц основным компонентом, усваиваемым из растительных тканей, являются углеводы, в том числе клетчатка. Масса потребляемой пищи в какой-то степени у них зависит от содержания углеводов. По нашим определениям, содержание клетчатки в опаде из горного леса Северного Кавказа в мае составляло в листе граба 18,5%, клена – 19,8, дуба – 28,3%. Сравнение скорости потребления этой листвы показывает четкую обратную зависимость между содержанием клетчатки и величиной  $k$  у кивсяков *P. foetidissimus*, *J. colchicus* и *C. ruber* (рис. 19).

У сапрофагов, которые наряду с листовым опадом питаются и гнилой древесиной, коэффициент ее потребления значительно выше, несмотря на высокое содержание клетчатки, составляющее более 50%. У диплопод суточное потребление древесины почти вдвое

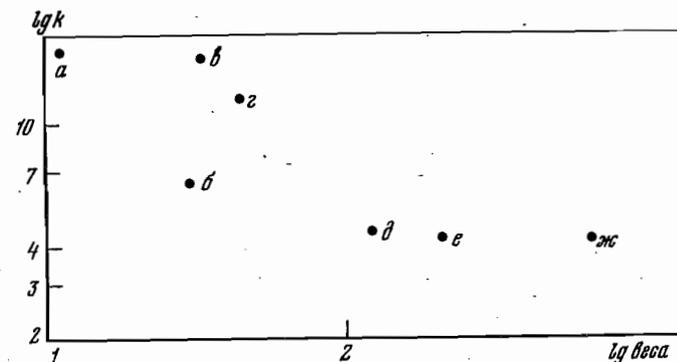


Рис. 18. Колебания коэффициента потребления ( $k$ ) опада граба у кивсяков в зависимости от массы тела  
 а – *C. ruber*; б – *C. burzenlandicus*; в – *U. foetidus*; г – *L. polonicus*;  
 д – *S. kessleri*; е – *P. foetidissimus*; ж – *F. flavipes*

выше, чем листового опада. У *P. foetidissimus*, *J. colchicus* и *C. ruber* значение  $k$  достигает соответственно 60,2; 82,6 и 93,9%. Древесина содержит гораздо меньше белковых соединений, чем листва, и соотношение C:N в ней составляет 45–55, в то время как в опаде 18–30. Для покрытия потребностей в азоте животные должны потреблять большое количество древесных тканей. Благодаря низкому содержанию дубильных веществ древесины и по "вкусовым" качествам оказывается привлекательной для сапрофагов. Поэтому она потребляется в большом количестве представителями разных групп животных (дождевые черви, мокрицы, диплоподы, личинки жуков и двукрылых, термиты, муравьи).

У микроартропод, потребляющих ткани опавшей листвы, коэффициенты потребления пищи относительно высокие. Например, у орибатид они достигают 40% [Engelmann, 1961]. У коллембол *F. fime-taria* суточное потребление листвы составляет 0,049 мг [Dunger, 1956].

У дождевых червей *L. terrestris* коэффициент потребления опавшей листвы невелик – 2,7% [Needham, 1957]. В опытах с червями-детритофагами часто в качестве пищевого субстрата используется навоз, который активно потребляется и усваивается животными. Коэффициент его потребления (в отношении к живому весу) составляет: у *N. caliginosa* 2,0–8,6%, *N. roseus* – 3,5–4,0% [Guild, 1955; Barley, 1959; Pearce, 1972]. При кормлении этих же видов червей почвой коэффициент потребления возрастает до 20–40% у *N. caliginosa* и 28% у *N. roseus* [Barley, 1959].

Таким образом, у червей коэффициент потребления пищи находится в обратной зависимости от содержания в ней органики или азота.

У микроартропод, питающихся органическим детритом в нижней части подстилки, коэффициент потребления сильно варьирует. Например, у коллембол этот показатель составляет всего 1,8% [Kowal, Crossley, 1971], у клещей *Cultoribula juncta* при кормлении

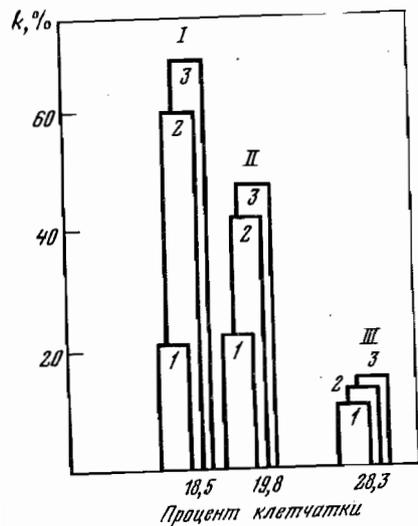


Рис. 19. Зависимость коэффициента потребления опада ( $k$ ) у кивсяков от содержания клетчатки

I - граб; II - клен; III - дуб.  
1. - *P. foetidissimus*; 2 - *J. colchicus*; 3 - *C. ruber*

основным детритом суточный рацион достигал 1,06 мг, а величина  $k$  колебалась в пределах 25-125% [Kowal, 1969]. В детрите, состоящем из обломков и непереваренных частичек растительных тканей, преобладают структурные элементы, медленно разлагающиеся при воздействии

почвенных энзимов. Пищевая ценность растительного детрита по сравнению с малоразрушенными растительными остатками гораздо ниже, и у животных усвояемость его невелика, тем более что частицы органических остатков перемешаны с минеральной массой почвы. Поэтому детритофаги пропускают через свой кишечник относительно большую массу органического и минерального материала, усваивая его незначительную часть. Естественно, что интенсивность их питания и коэффициенты потребления должны быть выше, чем у специализированных форм сапрофагов, избирающих определенные виды и части отмерших растений. Амплитуда колебаний коэффициента потребления пищи у детритофагов гораздо шире, чем у потребителей листового опада.

Большой интерес для изучения трофических цепей в почве представляет вопрос об интенсивности питания микрофитофагов, но количественные данные об их пищевых рационах весьма немногочисленны. Установлено, что потребление дрожжей клещами *Nothrus biciliatus* составляет 6,5 мг/сутки, потребление микроскопических грибов у *Damaeus clavipes* - 4,4-5,8 мг [Harding, Stuttard, 1974; Luxton, 1972]. У последних коэффициент потребления грибов колеблется в пределах 40-70%. У коллембол, питающихся грибами, эти коэффициенты несколько ниже, например у *Onychiurus proscampatus* 25-38% [Nealey, 1967]. Эти коллемболы потребляют в сутки около 0,1 мм<sup>3</sup> грибной пленки. Почвенные бактерии и грибы - легкоусвояемая пища, тем более что у специализированных микрофитофагов имеются энзимы для расщепления соединений, исполняющих опорные функции в тканях низших растений. Микрофитофаги, как и потребители остатков высших растений, проявляют определенную избирательность в отношении видов бактерий и грибов. При культивировании разных видов панцирных клещей в лаборатории было уста-

новлено, что *Epidamaeus kamaensis* предпочитает мицелий *Trichoderma* sp., *Oppia concolor* - *Fusarium* sp. Показателями степени предпочтения служили количество животных в опытных сосудах через 3 месяца и количество отложенных ими яиц [Shereef, 1971]. Эта избирательность определяется рядом факторов, среди которых большое значение имеют питательная ценность клеток микроорганизмов, а также наличие или отсутствие веществ, которые оказывают репеллентное воздействие на животных и ограничивают их потребление. Интенсивность потребления многих почвенных грибов, например, зависит от возраста мицелия: по мере его старения вокруг него накапливаются вещества, подавляющие активность животных.

Изложенные выше данные позволяют выделить основные факторы, определяющие величину пищевых рационов почвенных сапрофагов. 1. Характер пищевой специализации сапрофагов. Коэффициент потребления пищи у детритофагов с неизбирательным питанием, как правило, выше, чем у потребителей определенных групп микрофлоры и остатков высших растений. 2. Степень усвояемости пищи. Между скоростью потребления и усвояемостью пищи существует обратная зависимость: пища, бедная белками или углеводами, усваивающимися в организме животного, потребляется в большем количестве.

Зависимость пищевого рациона от веса животных специфична для представителей различных таксономических групп. Однако в пределах отдельных таксономических групп у форм со сходным характером питания имеется тенденция к снижению средней величины у более крупных животных, но при этом величина пищевого рациона непропорциональна весу животных в степени 2/3 (см. рис. 18).

## УСВОЯЕМОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ

Коэффициент усвоения растительных остатков является важным показателем пищевой активности почвенных сапрофагов. Растительные ткани усваиваются в организме животных гораздо хуже, чем бактериальные клетки или животная пища, вследствие высокого содержания целлюлозно-лигнинных компонентов. Если у некоторых форм имеется способность к перевариванию клетчатки с помощью симбионтов и собственной целлюлазы, то лигнин почти не расщепляется животными. Колебания усвояемости пищи сапрофагами определяются ее составом и степенью ее соответствия пищевым потребностям животных.

У первичных разрушителей, питающихся растительными остатками, не перемешанными с почвой, усвояемость определяют весовым методом, а также по разнице калорийности растительных остатков, и экскрементов животных [Стриганова, 1969а, 1975а].

Для детритофагов и микрофитофагов, среди которых много мелких форм, более эффективен радиоизотопный метод. Коэффициент

ассимиляции при этом определяется по следующим формулам:

$$dA(t)/dt = 1 - kA(t), \quad [\text{Kowal, 1969}],$$

где  $A(t)$  – количество усвоенного материала (в мг/экз.);  $t$  – продолжительность опыта (в сутках);  $A$  – скорость потребления растительного материала (в мг/экз./сутки);  $k$  – коэффициент выведения радионуклида;

$$I = \frac{kQeM}{a}, \quad [\text{Reichle, 1967}]$$

где  $I$  – коэффициент накопления радионуклида;  $k$  – биологический коэффициент выведения радионуклида;  $Qe$  – активность накопления радионуклида в теле животного;  $M$  – вес тела (сухой);  $a$  – эмпирическая константа накопления радионуклида, она зависит от химических свойств элемента и особенностей животного организма. Коэффициенты усвояемости разных видов листового и травяного опада колеблются в пределах от 13 до 78% (табл. 29). При этом четко проявляются различия питательной ценности разных видов растительных остатков и видоспецифические особенности пищевой избирательности животных.

Среди исследованных нами сапрофагов 4 вида диплопод – *Ch. projectus*, *L. polonicus*, *U. foetidus* и *C. burzenlandicus* – были собраны в одном лесу в предгорьях Карпат. Характер их пространственного распределения и скорость потребления разных видов листового опада свидетельствуют о явном предпочтении листьев граба [Стриганова, 1974]. Однако усвояемость ее у этих кивсяков варьирует от 13,8 до 43,5%. Расчеты количества ассимилированной пищи на основе скорости потребления и усвоения опада граба у этих видов животных показали, что у них значения  $A$  (усвоенная пища) довольно сходны: 5,4; 5,7; 3,6 и 4,3. Таким образом, колебания скорости потребления пищи несколько компенсируются степенью ее усвоения у животных со сходным характером питания.

Усвояемость разных видов опада у одних и тех же животных широко различается. Например, у личинок типулид значение  $1/A$  колеблется от 27,5 до 55,7%, что отражается и на количестве усвоенного растительного материала. При кормлении опадом дуба и березы в лабораторных условиях они усваивают 20–22 мг опада в сутки, а при питании опадом липы и клена – 4,8–6,1 мг. В лесополосах Уральской обл., где были собраны эти личинки, они локализовались преимущественно в насаждениях дуба, березы и тополя. В посадках клена татарского они отсутствовали. При питании опадом липы из Подмосквья личинки типулид активно потребляли его и величина  $k$  у них составляла 32,8% (как и при питании дубом). Но усвояемость опада липы почти вдвое ниже.

Существенные различия усвояемости разных видов листовой подстилки наблюдались и у кивсяков. Сравнивались коэффициенты усвоения трех видов опада у *Samaritulus kessleri*. В опыте использованы животные старших возрастов весом 350–450 мг. Кивсяков кор-

Таблица 29

Усвояемость растительных остатков почвенными сапрофагами

Вид животных	Живой вес, мг	Вид опада	1/A, %	A, мг	$k_A$ , %
<i>P. flavipes</i>	2650	Граб	19,4	36,9	5,6
<i>P. foetidissimus</i>	1200	"	39,4	16,5	8,1
	1200	Дуб	37,6	8,3	4,1
<i>S. kessleri</i>	500	Бук	26,0	6,6	5,8
	500	Дуб	21,0	7,7	6,9
	500	Граб	38,0	11,6	9,8
	500	Клен	26,0	9,1	8,0
<i>O. caspius</i>	530	Дуб	32,7	4,6	3,4
	530	Железное дерево	36,0	8,4	9,3
<i>Ch. projectus kochi</i>	388	Граб	21,6	5,4	5,5
<i>A. continentalis</i>	275	Дуб	33,0	8,9	16,0
	275	Железное дерево	43,0	3,3	4,9
<i>L. polonicus</i>	172	Граб	22,0	5,7	13,3
<i>U. foetidus</i>	133	"	13,8	3,6	11,8
<i>C. burzenlandicus</i>	120	"	43,5	4,3	14,2
<i>D. valiachmedovi</i>	60	Фисташка	31,6	6,6	43,7
<i>H. cristatus</i>	380	Зопник	45,6	11,0	10,3
	359	Полликоферия	78,8	11,0	10,0
<i>Desertillio sp.</i>	110	Фисташка	42,2	2,6	8,8
<i>A. pallasii</i>	311	Дуб	27,2	2,7	3,9
	311	Береза	27,7	5,1	5,9
<i>p. orientalis</i>	31	Фисташка	32,1	0,6	6,9
<i>B. marci</i>	49	Дуб	45,2	4,7	42,3
	49	Тополь	50,3	4,6	43,2
<i>Bibio sp.</i>	34	Береза	29,8	1,6	19,7
	34	Ольшатник	55,0	2,9	35,8
<i>T. peliostigma</i>	230	Дуб	37,4	15,2	20,9
	230	Береза	55,7	13,6	22,1
	230	Клен	27,5	6,1	8,9
	230	Липа	37,5	4,8	6,0

мили листовым опадом из широколиственных лесов Крыма, собранным ранней весной. В опытах использовали листву бука, дуба, клена и граба. Усвояемость этих видов опада 26–38%. Но, несмотря на большие различия усвояемости, количество ассимилированного материала в тканях дуба, клена и граба составляет 8,6–11,6 мг/экз. Опад бука потребляется и усваивается в незначительных количествах.

Определение коэффициентов усвоения растительных остатков животными дает возможность прямого расчета пищевых потребностей сапрофагов. Показатели усвояемости во многих случаях характеризуют пищевую избирательность сапрофагов. Расчеты суточного усвоения пищи (А), показанные в табл. 29, свидетельствуют о том, что оно зависит не только от скорости потребления растительного материала, но и от его усвояемости. При учете этих двух показателей количество ассимилированной пищи при питании разными видами опада оказывается сходным. Здесь же более четко выявляются различия между предпочитаемыми и малосъедобными растительными тканями, так как при учете показателя усвояемости исключается фактор механической прочности опада, который нередко является причиной его низкого потребления. Например, у кивсяков *P. foetidissimus* скорость потребления опада граба почти вдвое выше, чем дуба. Но коэффициенты усвоения этих двух видов листвы почти одинаковы - 39,4 и 37,6%. Таким образом, листва дуба обладает более высокими пищевыми качествами. Ее медленное потребление животными связано в основном с высокой механической прочностью [Striganova, 1967].

В целом усвояемость растительных остатков сапрофагами оказалась не такой низкой, как это предполагалось ранее. У разных видов животных этот показатель превышает 30% (см. табл. 29).

Величина усвояемости пищи имеет значение как при определении пищевых потребностей отдельных представителей комплекса сапрофагов, так и при оценке роли животных в трансформации органического вещества почвы. Если коэффициент потребления в соотношении с численностью и биомассой почвенных сапрофагов служит основой для определения интенсивности механического разрушения растительных остатков животными, то уровень усвояемости показывает характер химических изменений растительных тканей в организме животного. Для почвенных процессов существенно не только количество вещества, использованного для формирования вторичной продукции, но и масса органического вещества, которая после обработки в кишечнике животных переходит в почвенный детрит.

Величина коэффициента усвоения растительных остатков зависит не только от питательной ценности растительного материала, но и от ряда внешних факторов, например от температуры. При этом амплитуда колебаний усвояемости определяется экологическими особенностями животных [Striganova, 1972; Стриганова, 1972, 1975]. В почвах с контрастным гидротермическим режимом, где активная жизнедеятельность почвенных беспозвоночных возможна лишь в определенных сезонах, наблюдаются четкие сезонные ритмы пищевой активности с закономерными колебаниями интенсивности потребления и усвояемости [Стриганова, Рахманов, 1973]. Усвояемость пищи изменяется с возрастом и весовым ростом животных, что было установлено у особой одного вида. Например, у *Pachyiulus flavipes*, у которых вес взрослых самок достигает 2,5 г, усвояемость

пищи в течение развития колеблется в пределах 55,2-19,4%. Это объясняется возрастными различиями интенсивности обмена и роста.

При сопоставлении величины  $k_A$  у представителей диплопод, различающихся по весу, корреляции между коэффициентом ассимиляции и весом отсутствуют (см. табл. 29). Как известно, энергия, затраченная на обмен, пропорциональна у пойкилотермных животных весу в степени 0,65-0,70. У отдельных видов количество энергии, расходуемой на рост в определенный отрезок времени, сильно варьирует. В 1-3-дневных опытах у животных невозможно точно измерить темпы прироста массы тела. Однако характер изменений индивидуального веса при работе с массовым материалом даже за такой короткий срок свидетельствует о больших различиях темпов прироста. При кормлении подстилочных сапрофагов наиболее предпочитаемыми видами опада суточные колебания веса тела составляют  $0 \pm 7,0\%$ .

В табл. 30 приведена величина траты на обмен у представителей семи видов первичных разрушителей. Определения проведены на неполовозрелых стадиях (диплоподы, мокрицы) или на личинках двукрылых средних возрастов (*Tipula*, *Bibio*) в период их активного роста. На основе показателей скорости потребления и усвояемости пищи рассчитано количество ассимилированного материала в течение суток.

Величина траты на обмен связана с весом животных степенной зависимостью, которая описывается уравнением:

Таблица 30

Суточный прирост массы тела и трата на обмен у почвенных сапрофагов

Вид сапрофагов	Сухой вес, мг	Прирост, мг/сутки	Отношение прироста к исходному весу, %	А, мг	Трата на обмен, мг
<i>Bibio marci</i>	11,3	+0,3	27,0	4,7	4,4
<i>Dangaroiulus valiachmedovi</i>	14,4	+1,0	7,0	7,6	6,6
<i>Amblyiulus continentalis</i>	39,1	+0,3	0,76	8,9	8,6
<i>Tipula peliostigma</i>	62,9	+4,2	6,6	15,2	11,0
<i>Armadillidium pallasii</i>	73,5	+0,9	1,22	11,7	10,8
<i>Hemilepistus cristatus</i>	106,3	-2,2	2,0	9,6	11,8
<i>Sarmatulus kessleri</i>	117,9	+0,8	0,68	9,8	9,0

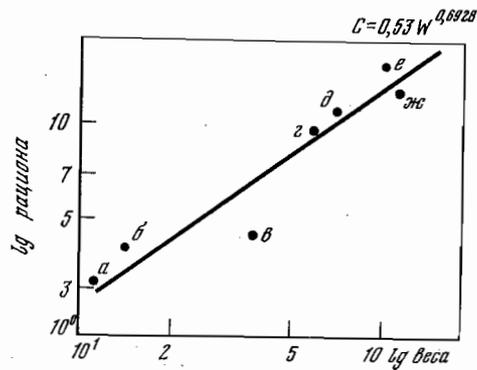


Рис. 20. Зависимость величины траты на обмен от массы тела у подстильных сапрофагов при питании наиболее предпочитаемой пищей

а — *B. marci*; б — *D. valiachmedovi*; в — *A. continentalis*; г — *T. peliostigma*; д — *A. pallasii*; е — *H. cristatus*; ж — *S. kessleri*

$T = 0,53W^{0,6928 \pm 0,018}$ . На рис. 20 показана линия регрессии, рассчитанная по данному уравнению для восьми видов сапрофагов.

Таким образом, величина пищевого рациона и масса усвоенной пищи не связаны с весом тела животных определенной зависимостью, а в большей степени определяются особенностями растительных остатков, характером пищеварения животных и динамикой их роста и развития. Функцией веса является количество вещества или энергии, затраченное на обменные реакции. Поэтому уравнение Ван дер Дрифта, описывающее степенную зависимость скорости потребления пищи от веса, представляет, очевидно, частный случай. В опытах Ван дер Дрифта и Гере скорость прироста массы у животных была незначительна, порядка 0,01–0,08% от веса.

Среди сапрофагов можно выделить 3 группы в соответствии с величиной удельной ассимиляции пищи  $k_A$ : 1)  $k_A < 10\%$ ; 2)  $k_A = 10-20\%$ ; 3)  $k_A > 30\%$  (табл. 31). К группе с наиболее низкими коэффициентами удельной усвояемости относятся формы с медленными темпами роста. Среди диплопод это в основном обитатели широколиственных лесов умеренного пояса. В подстилке поддерживается благоприятный для многих животных гидротермический режим в течение всего лета, и они могут питаться практически в течение всего безморозного периода (*P. foetidissimus*, *Ch. projectus*). К этой группе относятся также лесостепные виды *S. kessleri* и *O. caspius*, отличающиеся широкой экологической пластичностью и питающиеся при высоких температурах почвы [Striganova, 1972; Striganova, Рахманов, 1973; Striganova, 1976]. Эти виды встречаются не только под пологом лесонасаждений, но и на обработанных землях, где питаются живыми растениями. Низкие значения  $k_A$  характерны для мокриц *Armadillidium*, *Desertillio*. Они ведут активный образ жизни в течение большей части года с перерывами в периоды понижения температуры ниже  $0^\circ$  и засухи в середине лета. При наступлении благоприятных условий они возобновляют питание. У этих сапрофагов период активного роста в течение года довольно продолжителен. При этом скорость их роста ниже, чем у форм, имеющих длительные периоды покоя зимой и летом.

Таблица 31

Удельная усвояемость опада у различных видов первичных разрушителей

	$k_A < 10\%$	$k_A = 10-20\%$	$k_A > 20\%$
<i>S. kessleri</i>	6,9	<i>P. flavipes</i> 16,8	<i>D. valiachmedovi</i> 43,7
<i>P. foetidissimus</i>	8,1	<i>A. continentalis</i> 16,0	<i>B. marci</i> 43,2
<i>O. caspius</i>	9,3	<i>L. polonicus</i> 13,3	<i>Biblio sp.</i> 35,8
<i>Ch. projectus</i>	5,5	<i>U. foetidus</i> 11,8	<i>T. peliostigma</i> 22,0
<i>A. pallasii</i>	3,9	<i>C. burzenlandicus</i> 14,2	
<i>Desertillio sp.</i>	8,8	<i>H. cristatus</i> 10,9	
<i>P. orientalis</i>	6,9		

Для второй группы сапрофагов коэффициент ассимиляции равен 10–20%. Характерно наличие регулярной летней диапаузы (*P. flavipes*, *A. continentalis*). У этих кивсяков активное питание и рост имеют место только весной и осенью. В эти периоды прирост массы тела у особей младших и средних возрастов идет более быстрыми темпами. К этой же группе относятся и лесные виды с повышенной чувствительностью к высоким температурам летом и имеющие регулярные продолжительные периоды физического покоя в своих естественных местообитаниях (*L. polonicus*, *U. foetidus*, *C. burzenlandicus*). В Закарпатье в июле – августе они находились в неактивном состоянии в почве [Стриганова, 1974].

Из мокриц в эту группу входят *H. cristatus*, живущие в пустыне, в глубоких почвенных норах. Летом мокрицы не выходят из нор и питаются запасенными в них растительными остатками [Лашак, 1952]. В этот период уровень их метаболизма понижается и рост замедляется. Активный рост и размножение у *H. cristatus* наблюдаются в конце зимы – начале весны.

У третьей группы значения  $k_A$  порядка 20–40%. Это обитатели районов с пессимальными климатическими условиями, где животные имеют возможность активного существования лишь в течение очень короткого периода. Сюда относятся кивсяки *D. valiachmedovi*, обитающие в полупустынных фисташниковых ландшафтах Средней Азии с очень резкими сезонными перепадами гидротермического режима почвы и с очень коротким периодом, когда температура и влажность не выходят за пределы, в которых возможна активная жизнедеятельность кивсяков (1,5–2 месяца). У *D. valiachmedovi* уровень потребления и ассимиляции пищи очень высок, что определяется, во-первых, повышением уровня метаболизма в условиях высоких температур и, во-вторых, высокими темпами роста в активный период [Striganova, Valiachmedov, 1976].

Измерения пищевой активности личинок *Tipula* и *Vibio* проводились на популяциях, заселяющих подстилку искусственных лесопосадок в полупустыне Закаспия. У типулид период личиночного развития ограничен осенью и весной следующего года. За это время личинки достигают массы 400–450 мг. У личинок бибионид в зоне умеренного климата основной период роста – осень. В условиях полупустыни, где период осенних дождей, когда личинки бибионид активны, короче, чем в лесной зоне, сроки осеннего питания и роста *Vibio magi* сокращаются почти вдвое по сравнению, например, с Тульской или Московской областью. Ограничение периода роста климатическими условиями определяет и высокие темпы роста у исследованных нами личинок двух видов двукрылых (рис. 14). То же наблюдалось и у личинок бибионид, обитающих в тундре. Там возможность активной жизнедеятельности ограничивается низкими температурами в течение большей части года. Рост и питание наблюдаются там только в июле – августе. В связи с этим величина  $k_A$  достигает 20–35% (см. табл. 29). Таким образом, коэффициент ассимиляции пищи у сапрофагов разных таксономических групп отражает специфику экологической пластичности животных.

Колебания основных показателей питания почвенных сапрофагов подчиняются иным закономерностям, чем водных беспозвоночных, питающихся водным детритом. Эта специфика прежде всего определяется особенностями пищевых ресурсов почвенных сапрофагов, т.е. растительных остатков, разлагающихся в почве, о которых говорилось в начале этого раздела.

Масса потребленной пищи у сапрофагов не зависит от количества растительных остатков (как у водных фильтраторов и хищников), а определяется их механическими и химическими свойствами. Величина пищевого рациона находится в обратной зависимости от механической прочности растительных тканей и их пищевой ценности для животных. Величина количественных показателей зависит от пищевой избирательности почвенных сапрофагов. Коэффициент потребления пищи не имеет строгой математической зависимости от массы тела животных при сравнении форм, питающихся разной пищей. Тенденция к снижению величины  $k$  проявляется лишь у близких видов животных при условии питания одинаковой пищей и при одинаковой степени ее предпочтения другим видам растительных остатков [Drift van der, 1951].

При определениях гравиметрическим методом усвояемость растительных остатков составляет 30–40%. Это показывает, что по крайней мере треть потребленного почвенными животными органического вещества трансформируется в организме животных и полученная энергия расходуется на формирование вторичной продукции (рост + расход на дыхание). Отношение количества ассимилированного материала к массе тела животных колеблется от 5 до 45%. Колебания показателя  $k_A$  с одной стороны, определяются различными энергетическими потребностями животных, связанных с энергетической зависимостью с массой тела, с другой стороны, динамика  $k_A$  зави-

сит от скорости роста животных, которая различается у представителей разных возрастных групп одного и того же вида. Скорость роста находится в обратной зависимости от длительности активного периода.

Характер колебаний показателей пищевой активности почвенных сапрофагов следует учитывать при определениях пищевых потребностей животных и оценке их роли в процессах разложения. Значительная величина усвояемости растительных тканей животными показывает, что их нельзя рассматривать лишь как механических разрушителей растительных остатков. Количество ассимилированного вещества вполне покрывает энергетические расходы животных на обменные процессы и прирост массы тела. Поэтому потребление бактериальных клеток или дополнительное питание живыми растительными тканями наблюдается у первичных разрушителей лишь при недостатке предпочитаемой ими пищи или при неблагоприятных условиях. Показатель  $k_A$  может использоваться для оценки активности животных в переработке растительного опада и процессах гумификации и минерализации органического вещества в почве.

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА АКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ САПРОФАГОВ

Температурные режимы поверхности почвы и глубоких горизонтов резко различаются. Это относится как к абсолютным значениям максимальных и минимальных температур, так и к характеру суточной и сезонной динамики температуры. В умеренном климате суточные колебания температуры на поверхности почвы составляют почти  $30^{\circ}$ , а на глубине 40 см — всего лишь  $1-1,5^{\circ}$ . Различия тепловых режимов на поверхности почвы в подстилке и в глубоких слоях оказывают существенное влияние на термопреферендумы животных и температурные границы пищевой активности обитателей различных горизонтов.

Весной глубокие слои почвы прогреваются значительно медленнее поверхностных. Так, на глубине 160 см максимальные среднесуточные температуры наблюдаются на месяц позже, чем на поверхности. Зимой поверхность почвы охлаждается быстрее, и вертикальное распределение температур противоположно летнему режиму. Амплитуда температурных колебаний на поверхности почвы зависит от интенсивности солнечной радиации и от структуры и мощности растительного покрова, экранирующего поверхность почвы. Таким образом, минеральные горизонты почвы имеют относительно стабильный тепловой режим. У почвообитающих беспозвоночных температурные пределы пищевой активности гораздо более узкие, чем у наземных форм, а зона предпочитаемых температур ниже, порядка  $10-18^{\circ}$ . Многие беспозвоночные могут сохранять локомоторную и пищевую активность и при отрицательных температурах. Например, личинки бибионид в Подмосковье потребляют листовую опад при температуре около  $0^{\circ}$ . В полярных пустынях вся активная жизнь почвенных беспозвоночных происходит при температурах не выше  $5^{\circ}$  [Chernov et al., 1977].

Почвенные животные особенно чувствительны к высокой температуре, при повышении которой возникает дефицит влаги в почве и в организме животных за счет испарения влаги с поверхности почвенных частиц и покровов животных, что создает опасность гибели от иссушения. Поэтому для многих из них характерны регулярные суточные и сезонные вертикальные миграции, рассматриваемые М.С. Гиляровым [1970а] как одна из важных адаптаций животных к обитанию в почвах с контрастным гидротермическим режимом. В умеренном поясе вертикальные миграции обеспечивают животным постоянное пребывание в условиях благоприятного для

них режима температуры и влажности, близкой к насыщению, при которой они могут активно питаться в течение всего безморозного периода.

Многие группы почвообитающих клещей чувствительны даже к суточным перепадам температуры. У панцирных клещей описаны суточные миграции в условиях морского климата Англии [Wallwork, 1960]. Зона термопреферендума и толерантная зона сильно различаются у разных видов, их амплитуда определяется климатическими условиями естественных местообитаний животных. Например, у африканских видов орибатид предпочитаемая температура  $24-31^{\circ}$ , толерантная зона  $18-36^{\circ}$ , верхний температурный предел выживаемости  $30-40^{\circ}$ . У североамериканских видов (*Tectocepheus velatus*, *Gymnodamaeus bicostatus*, *Fuscozetes fuscipes*, *Phthyracarus borealis*, *Oppia neerlandica*, *Achiptera coleoptata*) пределы предпочитаемой зоны составляют  $21-26^{\circ}$ , толерантной зоны  $16-28^{\circ}$  и летальные температуры  $30-32^{\circ}$ . В лабораторных опытах даже при достаточной влажности клещи избегают участков с температурой ниже  $20^{\circ}$  и выше  $25^{\circ}$  и мигрируют в зону температурного преферендума. У некоторых видов зона термопреферендума очень узка, например у *Belba geniculata*  $12-14^{\circ}$  (при влажности 80–100%) [Madge, 1961]. Под пологом пихтовых лесов на Дальнем Востоке более 80% орибатид в течение влажных летних месяцев находится в подстилке, сохраняющей достаточную для нормальной жизнедеятельности клещей влажность [Голосова, 1969]. В сентябре в подстилке остается лишь 45,5% орибатид, а 48,2% было обнаружено на глубине 70–80 см. В сентябре верхние слои почвы в том районе прогреваются и пересыхают и клещи уходят в минеральные горизонты почвы с более стабильным гидротермическим режимом. Глубина сезонных миграций клещей может превышать 1,5 м [Кривоуцкий, 1972]. При этом клещи активно питаются даже зимой разлагающейся органикой или микрофлорой и заносят растительные остатки и споры грибов в своих кишечниках в глубокие горизонты, способствуя обогащению их продуктами разложения и микрофлорой.

Термопреферендумы широко различаются и у коллембол, обитающих в разных условиях. Например, у подстилочных видов температурный оптимум находится в пределах  $10-15^{\circ}$ , у нижнеподстилочных — около  $10^{\circ}$ , у почвенных — около  $5^{\circ}$  [Agrell, 1941]. У ксерофильных форм, обитающих в гнездах птиц, предпочитаемые температуры  $23-26^{\circ}$  [Nordberg, 1936]. На основании экспериментального изучения термопреферендумов коллембол выделены 3 группы [Стебаева и др., 1977]: 1) почвенные обитатели с низкими термопреферендумами ( $9-11^{\circ}$ ); 2) подстилочные виды, у которых имеются две предпочитаемые температурные зоны — низкая ( $12-18^{\circ}$ ) и высокая ( $21-26^{\circ}$ ); 3) поверхностно-обитающие формы, выходящие в травянистый ярус, с широкой амплитудой предпочитаемых температур. Таким образом, у коллембол способность к перенесению широких температурных колебаний определила возможность обитания на поверхности почвы и даже выхода из почвы в наземный ярус.

Сезонные вертикальные миграции характерны для многих личинок насекомых (хрушей, шелкоунов, пыльцеядов, долгоносиков) и дождевых червей. При этом у насекомых-сапрофагов смещается зона пищевой активности по профилю почвы, а у фитофагов, питающихся корнями растений, при миграции в более глубокие слои почвы, где мало корней, питание прекращается. В течение жаркого периода эти насекомые живут за счет резервных веществ. Летние миграции почвенных беспозвоночных более глубокие, чем зимние, что особенно четко проявляется в районах с мягкой зимой и жарким летом. М.С. Гиляровым [1949] была показана прямая зависимость между глубиной вертикальных миграций и температурой почвы в разных природных зонах.

При сильном прогревании почвы летние миграции у сапрофагов также сопровождаются прекращением пищевой активности. Причиной этого является не отсутствие пищи, а физиологическая реакция организма на высокую температуру. Периоды летнего покоя часто наблюдаются у дождевых червей в лесостепи и степной зоне. В жару черви опустошают кишечники. Они опускаются в глубокие почвенные горизонты, сворачиваются и находятся в неактивном состоянии до наступления благоприятных условий.

Черви *Vimastus zeteki* в лаборатории при температурах 22–26° достигали половой зрелости через 3–4 месяца, а в природных условиях развивались около года [Murchie, 1960]. Температура является ведущим фактором пищевой активности и роста червей. Период роста от выхода из коконов до размеров взрослых особей у ряда широко распространенных видов на севере Европы более продолжителен, чем, например, в Англии, это определяется длительностью зимней и летней диапаузы. Период активного роста примерно одинаков у разных популяций одного вида [Nordström, 1976]. У червей уровень пищевой активности меняется даже при небольших отклонениях температурного режима: в условиях лабораторных опытов у *Dendrobaena subrubicunda* период развития при 18° занимает 100 дней, а при 9° – 140 дней [Satchell, 1967].

Таким образом, у беспозвоночных, способных активно передвигаться по почвенным ходам, колебания температуры вызывают миграции в более благоприятные условия либо временное прекращение питания. Животные, способные к активной жизнедеятельности в разных горизонтах почвы, характеризуются, как правило, длительным периодом пищевой активности в годичном цикле.

У беспозвоночных, обитающих на поверхности почвы в условиях широкой амплитуды температурных колебаний, выработались более сложные физиологические механизмы поддержания нормальной жизнедеятельности при переменной температуре. У них питание является одним из путей компенсации расхода влаги на транспирацию при высоких температурах. Как правило, беспозвоночные, обитающие в верхнем слое почвы, особенно в подстилке, способны к пищевой и локомоторной активности в широком диапазоне температур, что особенно показательно у форм, распространенных в районах континентального климата с резкими сезонными и суточными колебаниями температуры почвы.

Нами исследовалось влияние температурных колебаний на основные параметры пищевой активности беспозвоночных-сапрофагов: скорость потребления и коэффициент усвоения пищи. В качестве объектов исследования были выбраны подстилочные формы первичных разрушителей – диплоподы и иичинки типулид, питающиеся листовым опадом в подстилке лесов и лесонасаждений. Опыты проводились в лабораторных условиях. Животные содержались при постоянной температуре в сосудах с почвой и опадом. В ходе эксперимента определяли температурные границы пищевой активности беспозвоночных. После недельной акклиматизации к постоянной температуре около 20° одну партию животных поместили в термостат с температурным режимом выше комнатного, в котором температуру повышали на 1°, начиная с 20°, через каждые трое суток. Другую партию животных помещали в холодильную камеру, где температуру снижали на 1° от уровня комнатной через каждые трое суток.

Для определения параметров пищевой активности животных отсаживали из сосудов с почвой и опадом в чашки Петри с определенной навеской увлажненного опада на 24 ч. Определения проводили на третьи сутки после каждой смены температурного режима. Повторность всех вариантов опыта 10-кратная. Расчеты показателей пищевой активности велись по стандартной методике.

Диплоподы. Опыты проведены на кивсяках *Sarmatiulus kessleri* из полевых лесополос степной зоны Украины (Деркульская опытная станция, Ворошиловоградская обл.). Климат этого района характеризуется частыми засухами в первой половине лета и осенью. Максимум активности кивсяков наблюдается весной, когда почва и подстилка достаточно увлажнены. *S. kessleri* обитают там в байрачных лесах и под пологом лесополос, где уровень их численности достигает 150–400 экз./м<sup>2</sup> [Гиляров, 1957, 1965]. Эти диплоподы при нормальных условиях питаются листовым опадом, но могут потреблять и живые растительные ткани при высоких температурах. Они подгрызают корни и зеленые части травянистых растений. В степи и лесостепи эти кивсяки выходят из-под полога древесных насаждений и встречаются на полях, причем в отличие от многих других представителей диплопод *S. kessleri* может без ущерба для себя переносить действие прямых солнечных лучей, как и *Schizophyllum sabulosum* [Тишлер, 1971].

Сбор материала и экспериментальные исследования питания *S. kessleri* проводились в первой половине мая, после выхода животных из зимней диапаузы и линьки, когда животные активно питались перезимовавшим опадом дуба и ясеня. В опытах использован дубовый опад из лесополос [Striganova, 1972]. Температурная зона пищевой активности *S. kessleri* довольно широкая – от 0 до 34°. При отрицательных температурах кивсяки перестают питаться, свертываются и впадают в состояние холодого оцепенения. При комнатной температуре они возобновляют питание через несколько ча-

Таблица 32

Пищевая активность кивсяков *Sarmatiulus kessleri* при разных температурах

°C	Суточный рацион, мг/экз.		Усвояемость пищи, %	
	неполовозрелые	половозрелые	неполовозрелые	половозрелые
2	14,9	40,6	93,0	88,0
3	9,5	8,5	61,0	67,0
4	9,5	5,4	39,0	62,0
5	12,4	10,3	18,0	20,0
7	19,5	22,6	22,0	29,0
21	63,5	49,0	46,0	20,0
25	41,9	39,5	31,0	18,0
30	27,4	28,1	18,0	22,0
32	17,5	7,0	20,0	15,0
33	13,2	26,7	27,0	15,0
34	26,2	33,7	78,0	53,0

сов. При 35° кивсяки также прекращают питание, но активно двигаются, а при 37° – погибают. Таким образом, верхняя температура пищевой активности у этих животных лишь немного ниже верхнего температурного порога выживаемости.

Результаты определений приведены в табл. 32. В опытах были использованы две возрастные группы: неполовозрелые особи средних возрастов весом 300–350 мг и взрослые животные весом 400–450 мг.

Кривые суточного рациона и усвояемости пищи (рис. 21) имеют более или менее четко выраженные пики при 21°. Эта температура, по-видимому, оптимальна для пищевой активности данного вида. Особенностью кривых является симметричное снижение показателей при удалении в обе стороны от оптимальной температуры. У верхней и нижней границ температурной шкалы наблюдалось некоторое увеличение скорости потребления и усвояемости пищи. Таким образом, температурная зависимость интенсивности питания кивсяков не соответствует правилу Вант-Гоффа – Аррениуса, которое считалось применимым ко всем пойкилотермным животным. Зависимость скорости биохимических процессов, связанных с приемом и перевариванием пищи, от температуры среды модифицируется адаптивными регуляторными механизмами. Повышение температуры сверх оптимальной зоны в период питания снижает скорость приема пищи и ее усвоение в той же мере, как и охлаждение. У взрослых и ювенильных особей *S. kessleri* минимальное потребление наблюдалось

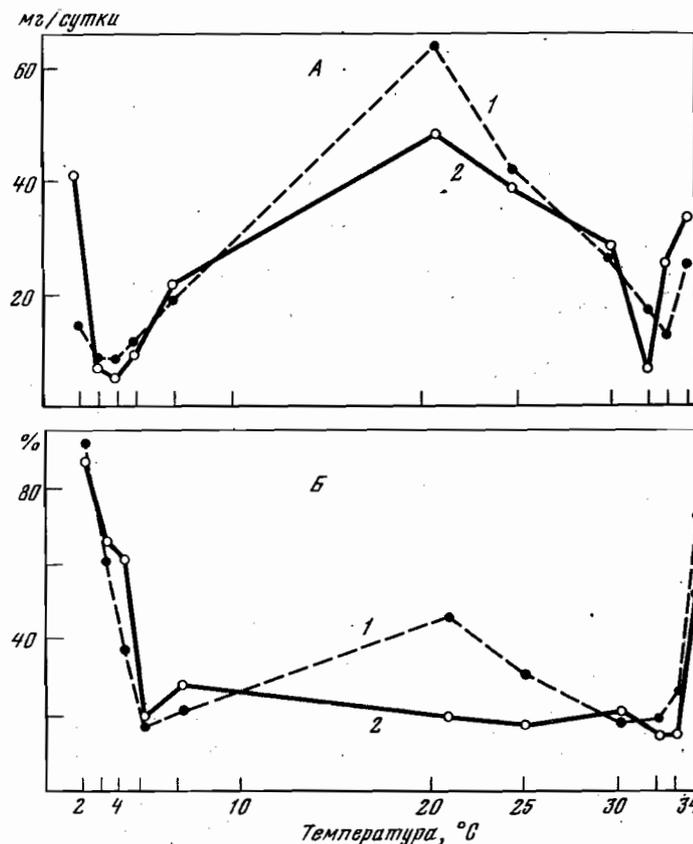


Рис. 21. Влияние температуры на потребление (А) и усвояемость (Б) пищи у кивсяков *Sarmatiulus kessleri*  
1 – неполовозрелые особи; 2 – взрослые

при 4°:  $5,4 \pm 0,2$  мг и  $9,5 \pm 0,3$  мг в сутки, а также при 33°:  $7,0 \pm 0,2$  и  $13 \pm 0,2$  мг/сутки. При предпороговой температуре у нижнего предела шкалы потребление пищи у кивсяков резко возрастает, что особенно выражено у взрослых особей. При 2° суточный рацион достигает  $40,6 \pm 0,2$  мг, т.е. уровня, характерного для оптимальной тепловой зоны. При 1° скорость потребления пищи снова резко снижается. На листьях заметны лишь следы погрызов, и величина суточного рациона была исчезающе мала. У верхнего конца температурной шкалы между 32 и 34° пищевой активности скорость потребления пищи у взрослых и ювенильных форм возрастает. При 35° потребление пищи прекращается.

Подобную же конфигурацию имеет и кривая усвояемости пищи с минимальными значениями при 5° и 30–32° и резким увеличением при предпороговых температурах (см. табл. 31, рис. 21). У неполовозрелых животных отмечается четкий максимум усвояемости –

46% при 21° с симметричным снижением при повышении и снижении температуры. У взрослых особей в температурной зоне от 5 до 30° коэффициент усвоения пищи составляет в среднем 22% и колеблется очень незначительно. Увеличение усвояемости пищи при предпороговых температурах достигает 88–93% (при 2°) и 53–78% (при 34°).

Личинки тигулид: опыты проводились на личинках *Tipula peliostigma*, в массе встречающихся в листовой подстилке искусственных лесопосадок в полупустынных районах Заволжья. Сбор материала и опыты проводились на Джаныбекском стационаре АН СССР (Уральская обл.). Личинки тигулид являются там основными первичными разрушителями листового опада. Наибольшая пищевая активность у них наблюдается в апреле и сентябре–октябре [Стриганова, 1975г.]. В эти периоды почва и подстилка достаточно увлажнены и опад перерабатывается животными. Среднемесячные температуры апреля и октября 7,5–8°. Однако именно в эти месяцы суточные перепады температуры воздуха достигают 20° (от 5 до 25°).

В опытах использовали личинок III возраста весом 125–140 мг, предварительно акклиматизированных к постоянной температуре 20–21° в лабораторных условиях [Стриганова, 1976а]. Результаты определений пищевой активности тигулид при разных температурах показаны в табл. 32 и рис. 22.

Наибольшая скорость потребления опада наблюдалась в интервале температур 3–28°, составляя  $24,5 \pm 1,6$  –  $35,9 \pm 2,0$  мг/сутки. Ниже 3° и выше 28° происходит значительное снижение скорости потребления пищи – до  $6,6 \pm 2,5$  –  $7,0 \pm 2,0$  мг при 1–0° и до  $8,9 \pm 2,0$  мг при 30°. При 31° потребление возрастает до  $14,5 \pm 0,1$  мг, а при 32° личинки тигулид погибают меньше чем через 24 ч. При отрицательных температурах личинки тигулид не питаются, но при возвращении их в нормальные условия начинают потреблять опад уже через 2–3 ч.

В интервале 3–21° величина усвояемости опада поддерживается на уровне  $65,0 \pm 15,8$  –  $55,7 \pm 2,1$ % со слабой тенденцией к снижению по мере увеличения температуры. При 30° коэффициент усвоения пищи резко снижается – до  $9,9 \pm 0,6$ %, а затем следует небольшой подъем – до  $20,2 \pm 1,5$ % при 31°. У нижней границы температурной шкалы наблюдались большие индивидуальные колебания коэффициента усвоения. В среднем его величина составляла  $30,2 \pm 11,6$ % при 1,5° и  $92,5 \pm 1,9$ % при 0°.

Таким образом, личинки *T. peliostigma*, как и кивсяки *S. kessleri*, способны потреблять и усваивать пищу в относительно широком диапазоне температур – от 0 до 31°. У верхнего и нижнего пределов температурной зоны пищевой активности наблюдается значительное снижение, а затем некоторое увеличение ее показателей при предпороговых температурах. Последнее особенно хорошо выражено на кривой усвояемости пищи (см. рис. 22). Но в отличие от кивсяков у личинок тигулид нет четкого максимума в какой-либо

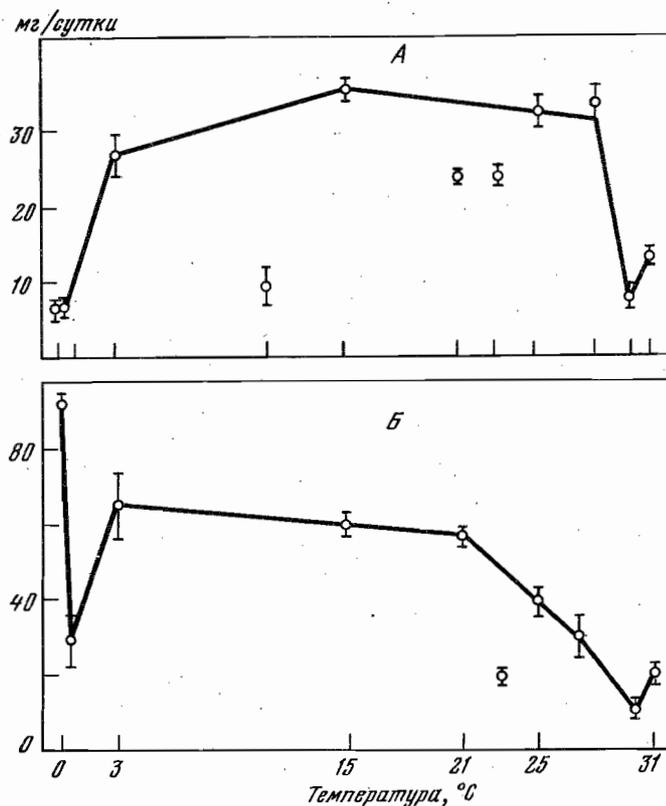


Рис. 22. Влияние температуры на потребление (А) и усвояемость (Б) пищи у личинок *Tipula peliostigma*

узкой температурной зоне. Кривые потребления и усвояемости пищи характеризуются у них широкой стабильной зоной пищевой активности, охватывающей большую часть температурной шкалы (см. рис. 22). Наличие такой широкой зоны следует рассматривать как приспособление к сильным кратковременным перепадам температур в природных местообитаниях.

Характер зависимости активности питания почвенных и подстилочных беспозвоночных от температуры окружающей среды, очевидно, определяется особенностями климатических условий в природных местообитаниях отдельных видов. Верхний термальный предел пищевой активности поверхностных и не мигрирующих в глубокие слои почвы животных может быть очень высоким у форм, распространенных в сильно прогреваемых почвах. У обитателей пахотных почв, например, эти температурные границы превышают 35° [Тишлер, 1971]. Способность к активной жизнедеятельности в широком температурном интервале свойственна и многим обитателям лесной подстилки в условиях теплого и сухого климата.

Таблица 33

Влияние температуры на пищевую активность личинок типулид (*Tipula peliostigma*)

°C	Суточный рацион, мг/сухой вес/экз.	Усвояемость опада, %
0	6,6	92,5
1,5	7,0	30,2
3	27,2	65,0
15	35,9	59,8
21	24,5	55,7
23	25,0	19,2
25	33,4	38,9
28	34,3	29,8
30	8,9	9,9
31	14,5	20,2

Влияние температуры на пищевую активность беспозвоночных, обитающих в подстилке, исследовалось на примере диплопод и мокриц в широколиственных лесах [Drift van der, 1951; Gere, 1956]. Установлено, что при повышении температур от 16 до 22° скорость потребления пищи увеличивается в 2 - 3 раза. На этом основании было сделано заключение, что потребление пищи у почвенных беспозвоночных, как и всякая метаболическая активность, находится в прямой зависимости от температуры. Температурный оптимум пищевой активности исследованных подстилочных беспозвоночных составлял в опытах Ван дер Дрифта 17,5-22,5°, в опытах Гере - 19,5-22°. Эти различия определялись, видимо, климатическими различиями районов, где был собран материал для исследования.

У кивсяков *S. kessleri* в условиях степной зоны намечается тенденция к стабилизации уровня усвояемости пищи в широком температурном диапазоне. В лабораторных опытах это было констатировано только у взрослых особей. У личинок типулид, обитающих в полупустыне, где колебания гидротермического режима почвы выражены еще более резко, такая стабилизация проявляется отчетливо не только в усвояемости, но и в потреблении пищи (табл. 33).

При 21° у личинок типулид резко снижается коэффициент усвояемости пищи, а скорость ее потребления и при 25-28° остается довольно высокой. Известно, что для многих наземных беспозвоночных пища является основным источником влаги. В литературе имеются данные об увеличении потребления пищи (избыточное питание) при снижении влажности и повышении температуры почвы, так как при этом создается опасность гибели животного от потери влаги. При высокой температуре почвенные животные переходят

к питанию объектами, богатыми влагой. М.С. Гиларов [1970] рассматривает переход многих сапрофагов к фитофагии именно как адаптацию к компенсации потери влаги в сухой почве. При этом в животном организме потребляется в основном вода, а усвоение энергетических ресурсов низкое. У личинок *T. peliostigma* высокая скорость потребления листы на фоне снижения ее усвояемости при 25-28°, очевидно, представляет случай избыточного питания для компенсации потери влаги на транспирацию. Таким образом, в этой части температурной шкалы уже начинается дискоординация нормального пищеварения. Выше 28° пищевая активность личинок резко снижается.

*T. peliostigma* - средиземноморский по происхождению вид, ареал которого простирается на восток до Туркмении и Казахстана. Личинки развиваются в умеренно влажных и сухих почвах под пологом древесной и кустарниковой растительности [Савченко, 1961, 1964]. Этот вид приспособлен к обитанию в районах с резкими суточными и сезонными колебаниями температуры на поверхности почвы и в подстилке. Способность к активному питанию в широком температурном диапазоне является адаптацией к условиям среды, позволяющей поддерживать высокий уровень численности личинок *T. peliostigma*. Представители этого вида единично встречаются в полупустынных ландшафтах Закаспия, в балках, заросших кустарниками. В лесных насаждениях этого района численность личинок достигает 130 экз./м<sup>2</sup> [Стриганова, 1975]. В Джаныбеке продолжительность периода со среднесуточными температурами 5-15° весной и осенью составляет всего лишь 72 дня [Карандина, Эрперт, 1972]. В остальное время суточные температурные колебания выходят далеко за пределы нормальной жизнедеятельности беспозвоночных: подстилка либо высыхает, либо промерзает. Именно в 72 дня и складывается срок личиночного развития данного вида. Масса тела личинок последнего возраста, готовых к окукливанию, составляет 350-400 мг. Скорость роста у них весьма значительна: прирост массы за 10 дней составляет 45-75%. Способность к быстрому потреблению и перевариванию пищи и высокому усвоению при резко меняющейся температуре обеспечивает завершение личиночного развития в сравнительно короткий срок. Это и позволило данному виду распространиться в полупустынных районах.

В период исследований, в середине апреля, в Джаныбеке амплитуда суточных колебаний температуры составляла 4-25°. Пищевую активность личинок типулид измеряли в полевых условиях: чашки Петри с определенной навеской опада и животными ставили на поверхность почвы и закрывали сверху подстилкой. Измерения проводились в 30 повторностях на личинках второго возраста (вес 130 мг). Суточный рацион составлял у них 39,3±5,9 мг/экз., а усвояемость опада - 31,3±10,2%. Фактически потребление опада личинками при переменной температуре превышает максимум, зарегистрированный в лабораторных условиях, а коэффициент усвояемости пищи несколько ниже, чем в "стабильной" зоне пищевой актив-

ности при постоянных температурах (см. табл. 33). Кратковременные перепады температуры в течение суток являются важным фактором, определяющим уровень пищевой активности насекомых в естественных условиях. Они по-разному воздействуют на скорость потребления и усвояемость пищи, что связано с различными механизмами регуляции водного баланса животного. Так, у рыб скорость роста, потребление и переваривание пищи реагируют на температурный фактор независимо друг от друга. При этом скорость переваривания пищи оказывается наиболее чувствительной к колебаниям температуры [Kinpe, 1960]. Суточные колебания температуры среды рассматриваются как сигнальные факторы, необходимые для нормальной жизнедеятельности многих наземных членистоногих [Cloudsly-Thompson, 1975; Макфедьен, 1965]. Для обитателей подстилки и верхнего почвенного горизонта, особенно в районах с континентальным климатом, такие перепады температуры являются постоянным фактором, определяющим ритм и уровень их пищевой активности. Поэтому результаты измерений параметров этой активности в лабораторных условиях при постоянной температуре могут отражать лишь общие тенденции колебаний потребления и усвояемости пищи, но не дают их точной количественной оценки. Они часто оказываются заниженными.

Резкие кратковременные колебания температуры среды вызывают у пойкилотермных животных явления сверхкомпенсации, обеспечиваемые изменениями интенсивности дыхания и нервной деятельностью [Grainger, 1958; Kerkut, Taylor, 1956]. У ряда видов насекомых при резких колебаниях температуры ускоряется рост, что было показано на примере саранчовых. Влияние температуры особенно эффективно, когда она резко опускается ниже порога развития [Parker, 1930; Шовен, 1953]. При понижении температуры почти до нижнего порога активности и в лабораторных условиях регистрируется повышение скорости потребления и усвояемости пищи, что наблюдалось нами как на диплоподах, так и на личинках типулид (см. рис. 21-22). Суточные перепады температуры повышают, очевидно, общую активность питания беспозвоночных. Именно наличием компенсационных механизмов можно объяснить стабильность и высокий уровень пищевой активности у личинок типулид в широком диапазоне температур.

Действие слишком высоких и слишком низких температур на питание животных нами исследовалось в период весеннего максимума их пищевой активности и роста. Поэтому явления компенсации наблюдались и при больших температурных отклонениях от оптимума, тем более что в естественных местообитаниях обоих исследованных видов такие резкие суточные колебания температуры закономерны.

В природных условиях колебания суточного рациона и усвояемости пищи у поверхностных обитателей почвы и подстилки более сглажены, чем в эксперименте. У них реальная температурная зона пищевой активности несколько уже потенциальной, и ее диапазон оп-

ределяется адаптацией к условиям конкретных местообитаний. При исследовании сезонной динамики пищевой активности у *Glomeris marginata* в лесах Западной Европы было установлено, что весной эти беспозвоночные начинают питаться, когда среднесуточная температура достигает 5 - 6°, а осенью при температурах около 6° большая часть особей переходит к зимнему покою [Vosock, Heath, 1967]. У некоторых других видов диплопод пищевая активность в естественных местообитаниях зарегистрирована в интервале 2-30° [Thiele, 1959]. Таким образом, влияние экстремальных температур в периоды активности подстилочные беспозвоночные испытывают лишь при случайных погодных колебаниях.

У многих пойкилотермных животных интенсивность метаболизма при изменениях температуры среды может регулироваться в определенных пределах. У форм, приспособленных к тем или иным термическим режимам, колебания температуры в пределах нормальной жизнедеятельности не оказывают существенного влияния на интенсивность дыхания. Это было продемонстрировано на примере ряда наземных беспозвоночных и обитателей прибрежных вод, жизнедеятельность которых протекает в условиях постоянных значительных температурных колебаний [Newell, 1966]. Амплитуда температурных колебаний, в пределах которых интенсивность метаболизма мало изменяется, определяется особенностями местообитания животного. Например, у актиний верхний предел этой стабильной зоны 15°, а у саранчи шистоцерки - 35°. В местообитаниях *Actinia equina*, где проводились исследования, максимальная температура достигает 17°, а в местообитаниях шистоцерки - 39°. При повышении температуры за пределы стабильной зоны у животных наблюдается уже строгая зависимость дыхания от температуры среды.

Исследования активности дыхания кивсяков *S. kessleri* и *A. continentalis* при разных температурах также выявили у них относительно стабильную зону активности дыхания в пределах 5-30°. Увеличение скорости потребления кислорода с повышением температуры выражено здесь слабее, чем при более высоких температурах [Byzova, 1971]. Эта температурная амплитуда соответствует в целом границам нормальной пищевой активности кивсяков. *Ommatojulus caspius* и *S. kessleri* могут потреблять и переваривать пищу при температуре не выше 34°, *A. continentalis* - до 28° [Стриганова, Рахманов, 1973].

Многие виды пойкилотермных беспозвоночных способны регулировать интенсивность обмена в различных температурных условиях. У родственных видов в местообитаниях с различными термическими условиями показатели уровня метаболизма гораздо ближе, чем можно было бы ожидать при наличии строгой зависимости от температуры [Bullock, 1955; Fry, 1958]. У типулид *Molophilus ater* и *Tipula subnodicornis*, обитающих в горных местностях на разной высоте, сроки развития популяций из разных вертикальных поясов сближены и не коррелируют с большими различиями суммы годовых температур. Личинки, взятые зимой с любой высоты, окукли-

ваются в те же сроки, что и особи, воспитывающиеся в лабораторных условиях [Coulson et al., 1976]. Для личинок типулид установлена относительная независимость скорости роста и развития от температуры, что обеспечивается, во-первых, сезонным ритмом развития и, во-вторых, стабилизацией уровня пищевой активности.

Таким образом, поверхностно обитающие почвенные беспозвоночные в отличие от глубокопочвенных и мигрирующих в минеральные горизонты способны питаться в широком температурном диапазоне — от 0 до 30° и более. Амплитуда активных температур у них почти так же широка, как у наземных форм. Нижний температурный предел пищевой активности близок, как правило, к нулю, отклоняясь на 2–3°. Верхний предел может быть очень высоким — до 34–35°. У разных видов верхний и нижний пределы пищевой активности, а также зона температурного оптимума колеблются в пределах нескольких градусов в зависимости от характера термического режима природных местообитаний животных. У форм, живущих в районах с резкими суточными колебаниями температуры, намечается тенденция к стабилизации уровня потребления и усвояемости пищи в определенных пределах. Прямая зависимость активности питания от количества тепла наблюдается лишь на небольших отрезках температурной шкалы и лучше выражена у стенотермных форм, обитающих в выровненных условиях. Стабилизация пищевой активности в широком температурном интервале является отражением общей тенденции приспособлений пойкилотермных животных к обитанию на суше в условиях сезонных и суточных колебаний температуры окружающей среды.

## ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ УРОВЕНЬ ТРОФИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ САПРОФАГОВ

Темпы переработки растительных остатков зависят не только от численности и биомассы отдельных видов сапрофагов и их пищевой избирательности. Большое значение имеют также возрастная структура популяций, сезонные ритмы пищевой активности и характер пространственного распределения животных. Как известно, молодые, быстро растущие особи отличаются более высокими показателями метаболизма и пищевой активности в расчете на единицу массы, чем взрослые формы. Скорость роста животных и соотношение разных возрастных групп в популяции определяют в известных пределах результаты деятельности отдельных видов сапрофагов. В зависимости от характера адаптаций беспозвоночных к гидротермическим факторам у одних форм имеются ясно выраженные пики и спады пищевой активности, совпадающие с колебаниями температуры и влажности, другие в течение всего безморозного периода поддерживают более или менее стабильный уровень потребления и усвоения пищи. В лабораторных условиях животные нередко потребляют более широкий круг пищевых объектов, чем это фактически наблюдается в природных условиях. Характер пространственного распределения сапрофагов зависит от особенностей микрорельефа, состава растительного покрова, массы растительных остатков, а также от конкурентных отношений разных видов, что ограничивает фактические возможности выбора пищи. Поэтому пищевая активность сапрофагов в природе может не соответствовать данным лабораторных определений.

## ВОЗРАСТНЫЕ КОЛЕБАНИЯ ПИЩЕВОЙ АКТИВНОСТИ САПРОФАГОВ

Интенсивность метаболизма и масса тела животных связаны степенной зависимостью. У беспозвоночных показатель степени колеблется в пределах 0,6–0,8. Зависимость пищевого рациона от массы тела определяется как метаболическими потребностями животного, так и скоростью прироста массы, которая варьирует в широких пределах у представителей разных таксономических групп. Среди почвенных сапрофагов имеются формы, полный цикл развития которых длится несколько недель, а также животные с продолжительностью жизни более 10 лет. В течение индивидуального развития у беспоз-

воночных наблюдаются колебания скорости потребления и усвояемости пищи. Амплитуда этих колебаний зависит от темпов роста и уровня метаболизма. Динамика этих колебаний исследовалась нами на примере представителей двух групп первичных разрушителей листового опада — диплопод и личинок типулид. Первые относятся к формам почвенных беспозвоночных с очень большой продолжительностью жизни — 7–12 лет [Verhoeff; 1928]. Определения проведены на кивсяках *Sarmatiulus kessleri* и *Pachyiulus flavipes*. Личинки типулид развиваются в разных природных зонах в течение 1–3 лет. В данном случае был использован вид *Tipula peliostigma* с годичным циклом развития.

*P. flavipes* является одним из наиболее крупных представителей диплопод в фауне СССР. Вес взрослых самок достигает 3 г. Взрослые особи *S. kessleri* весят 0,5–0,6 г. У кивсяков не были установлены морфологические возрастные различия, поэтому основным критерием при разделении их на группы служила масса тела. Фактически определялась зависимость между показателями пищевой активности и весом животных. Сбор материала проводился весной, в период активного питания кивсяков после выхода из зимней диапаузы и линьки. *P. flavipes* собраны в Крыму в середине апреля, а *S. kessleri* — в лесопосадках Луганской обл. (УССР) в начале мая 1970 г. Определения проведены в лаборатории при постоянной температуре 19–20°. Диплопод кормили опадом, собранным в их естественных местообитаниях: *P. flavipes* — опадом грабника и *S. kessleri* — опадом дуба [Стриганова, 1971]. Результаты определений представлены в табл. 34.

Таблица 34

Зависимость показателей пищевой активности от массы тела у диплопод

Вид животных	Средний суточный вес, мг	Суточный рацион мг/экз.	Усвояемость опада, %	Суточный прирост, % от живого веса
<i>Pachyiulus flavipes</i>	11,0	3,8±0,2	55,2±2,8	-0,3
	26,3	19,8±1,9	67,1±6,2	-5,3
	38,5	13,4±0,6	49,2±2,4	-4,1
	185,3	88,5±1,1	23,8±0,3	+4,1
	645,4	96,6±0,4	19,4±0,1	-1,3
<i>Sarmatiulus kessleri</i>	927,4	141,8±0,4	26,3±0,1	-1,1
	55,8	28,6±0,5	20,3±0,4	+1,7
	89,1	42,0±0,7	12,0±0,2	-2,3
	125,2	35,8±0,4	15,4±0,2	-3,0
	160,41	45,3±0,5	12,0±0,2	-3,2
	193,2	65,0±1,9	11,2±0,3	-6,9

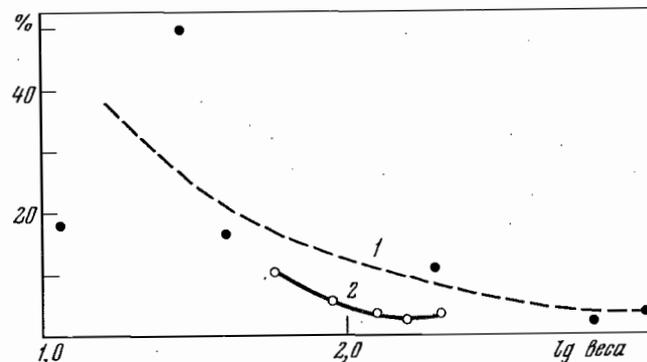


Рис. 23. Зависимость удельной усвояемости пищи от массы тела у кивсяков  
1 — *P. flavipes*; 2 — *S. kessleri*

В популяции *P. flavipes* выделено 6 весовых групп (от 31 до 2650 мг). Измерения в каждой группе проведены на 15 особях близкого веса. По мере возрастания веса наблюдалось неравномерное снижение коэффициента потребления и усвояемости пищи. Количество усвоенной пищи в отношении к единице веса кивсяков снижается у более крупных особей. В двух группах с наибольшим весом величина коэффициента потребления пищи одинакова, но усвояемость у последней группы выше.

Зависимость потребления пищи от веса описывается уравнением  $C = 1,1W^{0,73}$ . В данном случае вся энергия пищи расходуется на метаболические реакции. В суточных опытах наблюдалась небольшая потеря живого веса (порядка 1–5%), что связано, очевидно, с потерей влаги кивсяками.

Среди *S. kessleri* в мае преобладали средние и старшие возрастные группы. В определениях было использовано по 20 кивсяков в каждой из пяти весовых групп. У *S. kessleri* отмечена низкая усвояемость дубовой листвы, не превышающая 20% у самых младших особей. В лесополосах, где проводили сбор материала, распространена зимняя форма дуба, опадающего весной. Листья, провисевшие зиму на дереве, весной мало потребляются сапрофагами, так как сохраняют высокое содержание полифенолов. Поэтому у *S. kessleri* потребление и усвоение листвы зимнего дуба весной ниже нормы. Однако на этом фоне проявляется определенная тенденция к постепенному снижению пищевой активности у животных по мере увеличения веса и стабилизации ее у наиболее крупных половозрелых особей. Форма кривых сходна у обоих исследованных видов (рис. 23).

Динамика возрастных колебаний пищевой активности у кивсяков соответствует результатам исследований интенсивности дыхания, проведенных на этих же видах [Бызова, 1973]. Активность потребления кислорода резко снижается в младших возрастах и становится постоянной после достижения животными определенного веса. Это

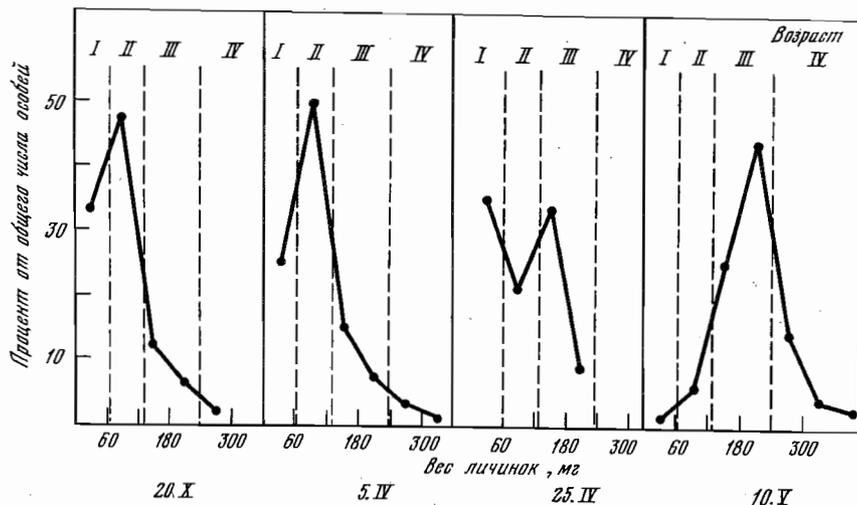


Рис. 24. Сезонная динамика возрастного и весового состава личиночной популяции *T. peliostigma* (Джаныбек, Уральская обл.)

установлено и у представителей других видов диплопод [Phillipson, 1967]. У *P. flavipes* зависимость дыхания от веса имеет форму  $Q = 36,5W^{0,73}$  [Бызова, 1971]. Показатель степени здесь совпадает с тем, что был получен в определениях пищевой активности.

У кивсяков возрастная структура популяций отличается относительной стабильностью. Они размножаются раз в год, весной или летом. Молодые особи быстро растут и к осени достигают VI–VII возраста. Кивсяки живут свыше 10 лет, поэтому в популяции постоянно присутствует значительное количество средних и старших возрастов, которые и составляют основную массу животных. При изучении структуры популяции диплопод в Англии было установлено, что в течение весны, лета и осени наблюдается лишь небольшой сдвиг в сторону увеличения относительного количества представителей более старших возрастов [Blower, 1970]. В апреле в популяции *P. flavipes* в Симеизе преобладали животные весом 500–900 мг, составлявшие более 50% общей численности. Сборы проводились до появления нового поколения. В этот период 100 особей данного вида с учетом возрастных различий пищевой активности могут переработать свыше 4 г опада в сутки, из них 1–1,5 г ассимилируется.

Личинки *Tipula peliostigma* были собраны в искусственных лесополосах Джаныбекского стационара АН СССР Уральской об. Лёт взрослых долгоножек *T. peliostigma* наблюдается в середине лета. Из отложенных яиц часть личинок выходит в сентябре – октябре, после выпадения первых теплых дождей. Личинки питаются до конца октября и зимуют во II–III возрастах. Весной пищевая активность у них возобновляется в начале апреля, а в конце мая появляются первые куколки. Весной происходит вылупление личинок из зимовар-

Таблица 35

Скорость роста личинок *T. peliostigma* в разных видах опада

Опад	Средний вес личинок до опыта, мг	Средний вес личинок после опыта, мг	Средний прирост	
			мг	%
Дуб	121,2	189,4	68,2±4,1	56,2±2,0
Тополь	95,2	166,6	71,4±5,3	75,0±4,0
Береза	86,9	152,4	65,5±2,9	75,3±1,4
Вяз	128,4	222,3	93,9±4,4	73,1±0,9

ших яиц, поэтому в личиночной популяции постоянно присутствуют особи разных возрастов. Некоторые личинки не успевают окуклиться весной, они заканчивают личиночное развитие осенью и зимуют в последнем возрасте. На рис. 24 показана сезонная динамика возрастного и весового состава популяции личинок *T. peliostigma* в Джаныбеке. В лабораторных опытах личинки проявляли избирательность по отношению к опаду разных пород деревьев из лесопосадок [Стриганова, 1975]. Сравнивалась скорость роста личинок при кормлении листовой вяза, березы, дуба и тополя (табл. 35). Для каждого варианта опытов использовали по 30 личинок близкого веса, которые содержались в сосудах с хорошо увлажненным опадом. Личинок взвешивали с интервалом в 10 дней. Наибольшая скорость роста наблюдалась при питании листовой березы и тополя и наименьшая – листовой дуба. Анализ индивидуальных показателей роста выявил большие колебания при потреблении опада тополя (рис. 25). У личинок отмечена тенденция к замедлению темпов прироста с увеличением массы тела. Например, в опыте у особей с исходным весом

Таблица 36

Возрастные изменения пищевой активности личинок *T. peliostigma*

Возраст	Живой вес, мг	Средний абсолютный суточный вес, мг	Суточный рацион, мг	Усвояемость опада, %
I	12–24	5,91	7,5±0,5	78,6±2,1
II	42–64	15,66	18,4±0,8	35,9±0,9
III	98–110	31,08	29,2±1,6	45,9±1,3
IV	156–180	51,33	46,2±1,7	34,6±0,7
V	207–238	66,45	50,8±1,9	26,4±0,8

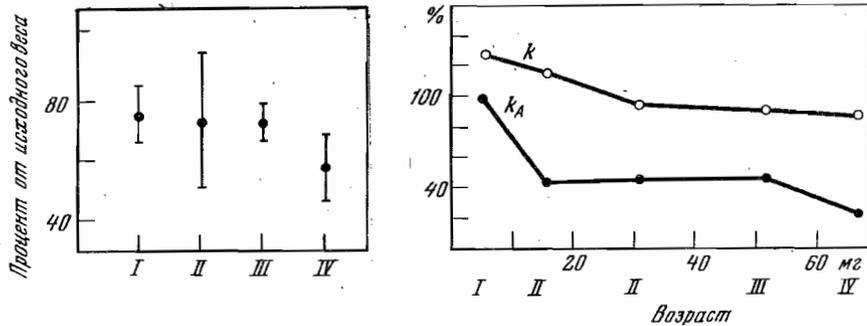


Рис. 25. Скорость прироста массы тела у личинок *T. peliostigma* при кормлении разными видами опада в течение 10 суток  
I - береза; II - тополь; III - вяз; IV - дуб

Рис. 26. Возрастные колебания коэффициента потребления ( $k$ ) и удельной усвояемости ( $k_A$ ) пищи у личинок *T. peliostigma*.

50-100 мг прирост в опаде тополя составлял 60-80%, дуба - 40-60, с исходным весом 150-180 мг - 40-70 и 36 - 45% соответственно.

Личинки *T. peliostigma* после выхода из яйца весят меньше 10 мг, а перед окукливанием - 400-450 мг. Они отличаются весьма значительными темпами роста, что и подтвердилось в лабораторных определениях. При питании лиственной дуба и тополя они уже через 2 месяца достигают веса 300-350 мг. Продолжительность периода питания личинок в данном районе в целом составляет около 2,5 месяца.

Для определений возрастных колебаний пищевой активности этих личинок использовали опад вяза. Потребление этого опада и прирост отличаются наибольшей стабильностью (см. рис. 25). Измерения проведены на личинках пяти весовых групп (в. 10 повторностях) I, II и III возрастов в апреле. Для опытов отобраны личинки, активно питающиеся между линьками. У всех особей в течение суточного опыта наблюдался незначительный прирост массы (табл. 36).

Коэффициент потребления пищи у мелких личинок превышает 100%. У последней весовой группы он снижается почти в 1,5 раза (рис. 26). Усвояемость пищи также снижается. Характер колебаний пищевой активности особенно четко проявляется при сравнении величин удельной ассимиляции пищи (см. рис. 26). Она уменьшается неравномерно и непропорционально весу. Максимальное значение этого показателя характерно для личинок I возраста. Во II и в начале III возраста значение  $k_A$  почти не меняется, составляя около 40%. В конце третьей стадии  $k_A$  резко снижается - до 26%. Здесь наблюдается связь пищевой активности с возрастными особенностями питания. Во втором возрасте, например, в интервале веса 42-150 мг величина  $k_A$  остается постоянной.

Было рассчитано количество опада, разрушаемого личинками

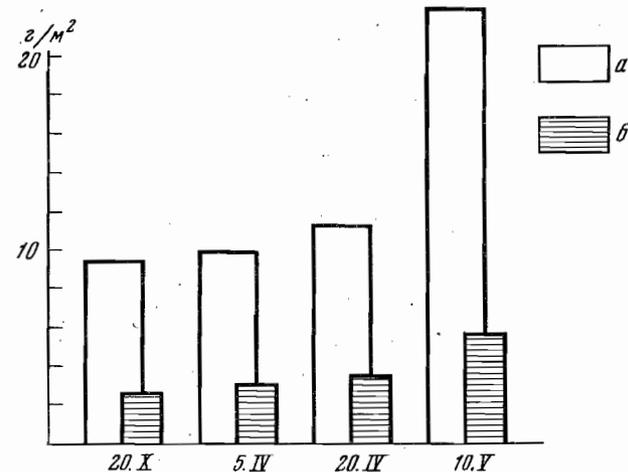


Рис. 27. Сезонные изменения биомассы личинок *T. peliostigma* и скорости разрушения лиственной подстилки в лесопосадках (Джаныбек, Уральская обл.)

a - биомасса личинок тигулид; б - масса разрушенной подстилки в течение суток

*T. peliostigma* в разные сезоны в лесополосе смешанного состава при средней плотности 120 экз./м<sup>2</sup> (рис. 27). В ходе развития личинок общее количество потребляемого ими опада возрастает почти вдвое. Эффективность деятельности этих первичных разрушителей зависит от возрастного состава личиночной популяции, который резко изменяется примерно через каждую декаду в периоды активного питания.

### ВЛИЯНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ САПРОФАГОВ НА СКОРОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ

Пространственное распределение почвенных сапрофагов исследовали в горно-лесных почвах предгорий Карпат, где доминирующей группой первичных разрушителей в подстилке являются диплоподы [Стриганова, 1974].

Количественные учеты и определения пищевой активности животных проводили с мая по октябрь в участке широколиственного леса. По составу древостоя и подстилки в нем выделены три варианта: 1) чистые густые букняки с плохо развитым подростом. В подстилке преобладал опад бука с небольшой примесью граба, встречающегося в подлеске; 2) дубняки на возвышенных элементах мезо-

Таблица 37

Численность диплопод ( $M$ , экз./м<sup>2</sup>) и степень агрегации ( $\lambda$ ) в разных участках широколиственного леса (Мукачевский р-н Закарпатской обл., сентябрь-октябрь 1972 г.)

Вид животных	Участки чистого бука		Дубняки на возвышенных местах		Дубняки в понижениях	
	$M$	$\lambda$	$M$	$\lambda$	$M$	$\lambda$
<i>Cylindroiulus burzenlandicus</i>	13,6	1,4	3,8	1,7	17,7	1,2
<i>Polyzonium germanicum</i>	-	-	-	-	29,8	2,4
<i>Chromatoiulus projectus kochi</i>	5,6	0,9	24,3	1,9	29,0	1,3
<i>Leptoiulus polonicus</i>	7,2	1,4	9,1	1,3	8,8	1,1
<i>Unciger foetidus</i>	2,4	0,9	3,1	0,9	2,2	0,9
<i>Heteroporatia bosniense</i>	-	-	3,8	0,9	-	-
<i>Polydesmus complanatus</i>	0,8	1,1	2,2	0,9	-	-
Общая численность и степень агрегации диплопод	30,4	1,1	46,4	2,3	87,2	3,5

рельефа в более сухих участках. Преобладал дуб, в подлеске граб. Опад этих пород составлял основу подстилки; 3) дубняки в понижениях. В первом ярусе доминировал дуб, в подстилке преобладал опад граба с примесью дубового и букового. Выбранный лесной массив по характеру рельефа и растительности является типичным для низких склонов Карпат и может послужить модельным участком для исследования пространственного распределения почвенных животных и зоогенных процессов разложения подстилки в данном горном районе.

В почвенных раскопках найдено 7 видов диплопод. Их распределение и численность в трех различных парцеллах показаны в табл. 37. В каждом варианте участков было проанализировано по 20 почвенных проб площадью 1/16 м<sup>2</sup> и глубиной до 20 см. Диплоподы учитывались ручной выборкой.

Наиболее низкая численность диплопод оказалась в буковых парцеллах - под пологом чистых буков диплоподы вообще отсутствовали. Наиболее часто встречался *C. burzenlandicus*, доминировавший в пробах. На возвышенных местах под пологом дубов общая численность беспозвоночных несколько ниже, чем в букняках, что объясняется, очевидно, низкой влажностью почвы. Однако диплопод там больше, в пробах по численности преобладал *Ch. projectus* и часто

встречался *L. polonicus*. Во влажных дубовых участках установлены максимальные значения общей плотности беспозвоночных и диплопод (см. табл. 36). Там доминировали *P. germanicum* и *Ch. projectus*. Последний не встречался в других участках леса. Высокой была и численность *C. burzenlandicus*.

Таким образом, в отдельных группировках наблюдаются четкие различия в составе и численности отдельных видов диплопод. *C. burzenlandicus* (частота более 50%) чувствителен к влажности почвы, поэтому его плотность на возвышенных элементах рельефа ниже, а в буковых и дубовых участках она мало различается - 13 и 17 экз./м<sup>2</sup>. Для *Ch. projectus* влажность имеет, очевидно, второстепенное значение, но он более избирателен к составу подстилки: в буковых участках плотность этого вида в 4-5 раз ниже, чем в дубовых. Численность *L. polonicus* сходна во всех типах участков.

Для более четкой характеристики пространственного распределения диплопод в лесу были рассчитаны индексы видовой сопряженности по их встречаемости [Чернов, 1971]:

$$K_a = \frac{P_{a\beta}}{P_a + P_\beta - P_{a\beta}}$$

где  $K_a$  - степень ассоциации между двумя видами, рассчитанная на основе их "присутствия - отсутствия",  $P_{a\beta}$  - количество проб с видами  $a$  и  $\beta$ ;  $P_a$  - то же с видом  $a$ ;  $P_\beta$  - то же с видом  $\beta$  [Чернов, 1971]. Наиболее высокие индексы оказались у *C. burzenlandicus*, *P. germanicum*, *Ch. projectus* и *L. polonicus*, которые образуют единую группу (табл. 38). Вторую группу с высокими индексами совместной встречаемости представляют *U. foetidus*, *H. bosniense*, *Ch. projectus*, *L. polonicus*. Последние два вида оказываются связанными с наибольшим числом других видов и имеют самую высокую сумму индексов, которую можно использовать в качестве показателя специфичности видовой диапозона. *P. germanicum* имеет максимальный индекс совместной встречаемости с *C. burzenlandicus* и не встречается вместе с *H. bosniense* и *P. complanatus*. Последний оказывается наиболее специфичным видом, так как имеет наименьшую сумму индексов. Сопоставление данных по распределению диплопод с индексами их совместной встречаемости показывает, что первая группа (см. табл. 38), имеющая наиболее высокие показатели сходства, характерна для пониженных участков с дубово-грабовой подстилкой. Вторая группа составляет основу комплекса диплопод в сухих дубовых участках. В букняке встречаются 5 из 7 видов, причем большая часть единично.

В табл. 38 приведены значения индекса агрегации  $\lambda$ . В большинстве случаев его величина варьирует в пределах 0,9-1,4, что свидетельствует о случайном характере распределения диплопод в пределах каждого из трех участков. Четкую тенденцию к формированию скоплений проявляет *P. germanicum* ( $\lambda = 2,4$ ), а также *C. burzenlandicus*.

Таблица 38

Индексы видовой сопряженности диплопод по их встречаемости

Вид	<i>C. burzenlandicus</i>	<i>P. germanicum</i>	<i>Ch. projectus</i>	<i>L. polonicus</i>	<i>U. foetidus</i>	<i>H. bosniense</i>	<i>P. complanatus</i>
<i>C. burzenlandicus</i>	100						
<i>P. germanicum</i>	35	100					
<i>Ch. projectus</i>	33	22	100				
<i>L. polonicus</i>	28	17	30	100			
<i>U. foetidus</i>	12	10	20	18	100		
<i>H. bosniense</i>	7	0	15	17	15	100	
<i>P. complanatus</i>	3	0	3	8	8	12	100

Таблица 39

Пищевая активность диплопод в широколиственных лесах Карпат [по Striganova, 1975]

Вид животных	Число животных в опыте	Средний живой вес, мг	Суточный рацион, мг/экз.	Усвояемость, %	Кол-во усвоенного опада, мг/сутки/экз.
<i>Ch. projectus</i>	15	388,0	24,8±8,0	21,6±7,0	5,4
<i>L. polonicus</i>	24	171,5	25,8±2,5	22,0±4,6	5,6
<i>U. foetidus</i>	10	132,6	26,9±6,4	13,8±3,9	3,7
<i>C. burzenlandicus</i>	12	120,3	9,8±2,2	43,5±8,6	5,4

*zenlandicus* и *Ch. projectus* в сухих дубовых участках ( $\lambda = 1,7$  и  $1,9$  соответственно). Степень агрегации в данном случае определяется конкретными условиями. Например, у *Ch. projectus* тенденция к агрегации проявляется лишь в самых сухих участках, хотя их уровень численности почти одинаков и в сухих, и в более влажных участках дубняков.

Таблица 40

Количество опада, разрушаемого кивсяками (мг сухого веса/м<sup>2</sup>) в разных участках леса

Вид животных	Буковые участки	Дубовые участки	
		на гребнях	в понижениях
<i>Ch. projectus</i>	139	603	719
<i>C. burzenlandicus</i>	133	37	171
<i>L. polonicus</i>	186	235	227
<i>U. foetidus</i>	65	83	59
Общий вес листы, разрушенной кивсяками, мг/сутки/м <sup>2</sup>	523	958	1176

Измерения пищевой активности проведены у четырех видов кивсяков, наиболее многочисленных в исследованном лесу. Диплопод кормили в лаборатории подстилкой, перезимовавшей на поверхности почвы. Животные предпочитали грабовый опад и почти не потребляли листву бука. Характер распределения их в лесу и уровень плотности коррелируют прежде всего с количеством съедобного опада в листовой подстилке. Пищевые рационы четырех исследованных видов кивсяков представлены в табл. 39.

У первых трех видов суточное потребление листы составляет 24–26 мг, у *C. burzenlandicus* скорость приема пищи в 1,5 раза ниже и компенсируется высокой степенью ее усвояемости. Усвоение листового опада колеблется у исследованных видов кивсяков в широких пределах. При этом количество усвоенной пищи мало различается, как и темпы прироста в краткосрочных опытах – 0,5–1% от живого веса в сутки.

На основании полученных данных по пищевой активности диплопод в подстилке исследованного леса было рассчитано количество опада, разрушаемого ими в течение суток в разных участках (табл. 40).

Общее количество опада, переработанное кивсяками, в буковых участках почти вдвое ниже, чем в дубовых. Здесь активность переработки подстилки почти одинакова у *Ch. projectus*, *C. burzenlandicus* и *L. polonicus*. В дубовых группировках преобладающую роль играет *Ch. projectus*, а второе место занимает *L. polonicus*, несмотря на относительно низкую численность. Деятельность *C. burzenlandicus* имеет существенное значение только во влажных местах. На рис. 28 представлены соотношения общей плотности четырех видов кивсяков, численность каждого из них и скорость разрушения ими подстилки. Последняя непропорциональна общей численности кивсяков, а зависит от плотности "активных" видов с высоким пищевым рационом. В данном случае такими видами являются *Ch. projectus* и *L. polonicus*.

### ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕРАБОТКИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В КИШЕЧНИКЕ САПРОФАГОВ

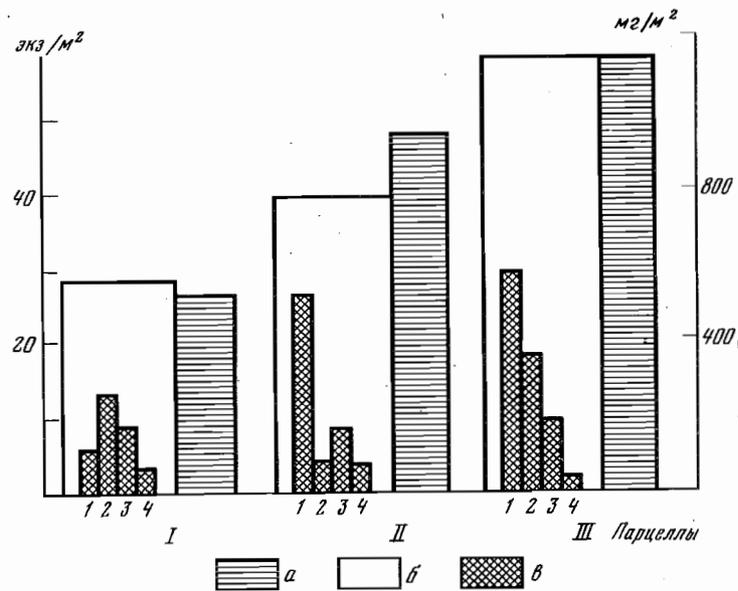


Рис. 28. Соотношение численности диплопод и скорости разрушения листовой подстилки  
 а – масса разрушенного опада; б – общая численность кивсяков; в – численность; 1 – *Ch. projectus*, 2 – *S. burzenlandicus*, 3 – *L. polonicus*, 4 – *U. foetidus*

Таким образом, в подстилке леса можно выделить участки с различной интенсивностью разложения растительных остатков беспозвоночными. Скорость его зависит не только от общей плотности сапрофагов, но и от видового состава и характера пищевой активности преобладающих видов.

Приведенные выше примеры показывают, что характер рельефа, структура растительного покрова, состав растительных остатков в почве влияют на распределение животных, что определяет в свою очередь локализацию очагов разложения в почве. Расчлененный рельеф, различия в составе растительного покрова и неравномерность распределения сапрофагов коррелируют с мозаичностью в строении почвенного профиля на отдельных элементах рельефа, обусловленной разными темпами биогенной деструкции.

Почвенные сапрофаги непосредственно участвуют в химическом преобразовании тканей растительных остатков, в их минерализации и гумификации. Первичные разрушители усваивают примерно треть потребляемой пищи. В их кишечнике происходит переваривание в первую очередь белков и углеводов. Многие первичные разрушители могут утилизировать структурные углеводы. В растительных остатках содержание углеводов превышает 50% от общей массы, причем большая часть их представлена клетчаткой и гемицеллюлозами, образующими клеточные стенки. В обзоре питания различных представителей почвенных сапрофагов подчеркивалось, что у некоторых животных эти соединения используются в качестве энергетического материала. Разложение клетчатки и разрушение клеточных стенок в кишечнике животных имеют большое значение для дальнейших химических преобразований органического вещества растительных остатков.

Продукты гидролиза углеводов и белков и непереваренные компоненты растительных тканей в организме животных или в их экскрементах подвергаются дальнейшим изменениям под действием микробных ферментов и включаются в химические процессы, приводящие к новообразованию гумусовых веществ. Ниже приводятся результаты исследований процессов разложения клетчатки и гумификации растительных остатков в кишечнике различных групп сапрофагов – первичных разрушителей.

Активность разложения клетчатки определялась путем сравнения ее содержания в пище и экскрементах животных. В опытах животных содержали в сосудах с определенным видом растительного материала (листовой опад, древесина), очищенным от минеральных частиц и предварительно высушенным при 50°. Перед опытом животные выдерживались сутки без пищи для освобождения кишечника, а затем их пересаживали в увлажненный опад. Определения содержания клетчатки проводились методом кислотного гидролиза растительного материала и измерением концентрации образующейся глюкозы по антроновому методу Стриганова, 1975а. Количество глюкозы, образовавшейся в результате гидролиза, рассчитывали по разности ее содержания в гидролизате и в водном экстракте. Содержание клетчатки составляет 0,9 от количества глюкозы. [Кизель, 1936]. Сравнения содержания клетчатки и растворимых сахаров в растительных остатках и экскрементах животных проводились в расчете на сухой вес материала (табл. 41).

Таблица 41

Содержание клетчатки в листовом опаде и экскрементах кивсяков в лесах Северного Кавказа (Гузеришль, Майкопский р-н, май 1967 г.)

Вид пищи	Содержание клетчатки, % от сухого вещества			
	опад	<i>P. foetidissimus</i>	<i>C. ruber</i>	<i>J. colchicus</i>
Опад	18,5	11,1	5,0	12,9
Клен	19,8	5,8	11,7	-
Дуб	28,3	4,3	9,1	-
Бук	33,3	9,7	-	-

Опад указанных пород составлял основную массу листовой подстилки и являлся основной пищей подстилочных сапрофагов. Отдельные виды листы потреблялись кивсяками с разной скоростью в зависимости от их избирательности. Активность разложения клетчатки в разных вариантах опыта сильно варьирует. Например, у *P. foetidissimus* при кормлении грабом суточный рацион составляет 42 мг/экз., усвояемость - 39,6% [Стриганова, 1969а,б], количество ассимилированной пищи - 16,6 мг/сутки. Кивсяки утилизируют 4,95 мг клетчатки и выбрасывают с экскрементами 2,82 мг. Клетчатка составляет у них почти треть усвоенной пищи. При кормлении этих же кивсяков опадом дуба при суточном рационе 22,0 мг/экз. и усвояемости 37,4% они усваивают всего 8,2 мг сухого вещества, при этом клетчатка составляет 4,4 мг - половину ассимилированного материала. Таким образом, при питании разной пищей эти животные ассимилируют примерно одинаковое количество клетчатки. Интенсивность разложения клетчатки исследовали также у кивсяков *Amblyiulus continentalis* из горных лесов Ленкоранской зоны Азербайджана (табл. 42).

Таблица 42

Содержание клетчатки в опаде и экскрементах *A. continentalis* (Исти-Су, Ленкоранский р-н, октябрь 1968 г.)

Исследуемый субстрат	Содержание клетчатки, % от сухого вещества		
	железное дерево	каштанолыственный дуб	старая подстилка (смесь)
Опад	13,5	5,3	11,4
Экскременты	10,7	4,1	11,0

Для анализов использованы экскременты взрослых животных, у которых ранее измерялись величина пищевого рациона и усвояемость опада каштанолыственного дуба и железного дерева [Стриганова, 1971а]. Суточное усвоение клетчатки составляло 0,5 и 0,54 мг. При кормлении старой подстилкой, пролежавшей на земле 2 года, усвояемость пищи не определялась. Потребление ее было весьма незначительным, содержание клетчатки в экскрементах кивсяков почти такое же, как в опаде. В опаде железного дерева и каштанолыственного дуба суточное усвоение клетчатки было почти одинаковым и составляло 0,08-0,16 часть рациона. Очевидно, у этих кивсяков характер пищеварения отличается от того, что наблюдалось, например, у *P. foetidissimus*. Они мало используют энергию структурных углеводов и переваривают в большей степени азотсодержащие соединения или даже микроорганизмы, попадающие в кишечник вместе с пищей. Это подтверждается и низкой величиной их пищевых рационов (9-18 мг).

Среди диплопод разные формы, очевидно, сильно различаются по способности к утилизации клетчатки. У некоторых представителей гломерид и кивсяков степень утилизации растительных тканей низка [Drift van der, 1951; Gere, 1956; Воскок, 1963]. Некоторые виды диплопод регулярно потребляют собственные экскременты, в которых усваивают растворимые сахара, образующиеся при разложении клетчатки микроорганизмами после выбрасывания непереваренных остатков в почву [MacBrayer, 1973]. В то же время у кивсяков *P. foetidissimus*, *C. ruber*, *J. colchicus*, *Dangaroiulus valiachmedovi* наблюдается очень активное разложение клетчатки в кишечнике [Стриганова, 1970; Striganova, 1971b; Striganova, Valiachmedov, 1976]. Таким образом, в данной группе сапрофагов можно выделить активных разрушителей клетчатки и потребителей белковой пищи.

Высокая целлюлозоразрушающая активность установлена и в кишечнике мокриц. Нами проводилось исследование потребления пищи пустынными мокрицами *Hemilepistus cristatus* в разных районах Средней Азии. В Дангарском районе Таджикистана основной пищей этих мокриц весной является опад зопника. Суточное потребление и усвоение пищи взрослыми животными составляют 24,0 мг и 10,9 мг. Содержание клетчатки в опаде стеблей зопника достигает 28,6%, а в экскрементах - 13,7% [Стриганова, Валиахмедов, 1975]. Масса клетчатки, усваиваемой в течение суток, 5,8 мг, т.е. почти половина ассимилированного сухого вещества.

У мокриц того же вида в Бадхызе (Южная Туркмения) основным пищевым объектом является опад полукустарника *Zollikoferia*. Его потребление составляет 14,0 мг/сутки, а усвояемость - 78,8%. Соотношение содержания клетчатки в пище и экскрементах мокриц близко к тому, что наблюдалось в стеблях зопника, - 37,3% (опад) и 11,4% (экскременты). При ассимиляции 11,03 мг/сутки количество переваренной клетчатки - 3,9 мг, треть рациона [Kozlovskaja, Striganova, 1977].

Разложение клетчатки в кишечнике почвенных сапрофагов осу-

Таблица 43.

Состав микрофлоры в опале, кишечнике и экскрементах пустынных мокриц *Hemilepistus cristatus* (Бадхыз, Туркменская ССР, апрель 1975 г.)

Исследуемый субстрат	Аммонификаторы		Олигонитрофилы, агар Эшби	Пектино-разрушающие	Целлюлозо-разрушающие, агар Гетчинсона	Микроскопические грибы на СА	Споровые, МПА+СА
	МПА	КАА					
	млн./г сухого в-ва				тыс./г сухого в-ва		
Опад	1275,4	1204,0	1428,0	12,5	266,0	154,7	59,5
Кишечник	873,2	1604,8	519,2	250,0	7788,0	84,56	342,0
Экскременты	5874,44	21819,3	16273,0	250,0	3393,86	6117,3	175,0

существляется в основном микроорганизмами, расщепляющими ее молекулы до гемицеллюлоз, которые разрушаются уже собственными ферментами животных [Nielsen, 1962]. У мокриц и некоторых диплопод имеется собственная целлюлазная активность, которая, однако, гораздо слабее, чем активность симбионтов [Hartenstein, 1964; Стриганова, 1970].

У мокриц *H. cristatus* был проведен микробиологический анализ содержимого кишечника и экскрементов, результаты которого показаны в табл. 43.

В кишечнике мокриц снижается численность аммонифицирующих бактерий — флуоресцирующих, вегетативных форм споровых и желтопигментных, но при этом в десятки раз возрастает число целлюлозоразрушающих бактерий. Разложение клетчатки осуществляется преимущественно миксобактериями и в меньшей степени миксомицетами. В кишечнике происходит бурное развитие пектино-разрушающих форм бактерий. Развитие грибов подавляется, за исключением мукооровых, участвующих в начальных стадиях разложения органического вещества. В экскрементах животных продолжается активное разложение клетчатки и пектина. Таким образом, данные микробиологических исследований совпадают с результатами химических анализов [Kozlovskaja, Striganova, 1977].

Вспышка массового размножения целлюлозоразрушающих микроорганизмов в процессе переваривания пищи у мокриц представляет пример временно-симбиотических связей сапрофагов с почвенной микрофлорой, которые были подробно описаны Л.С. Козловской [1976]. Сравнение состава микрофлоры кишечника разных видов мокриц из Бадхыза показало, что групповой состав временных симбионтов у животных из одного местообитания и при кормлении одинаковой пищей различается. У мокриц *Desertillio sp.*, обитающих на территории колоний *H. cristatus*, в кишечнике основными разрушителями клетчатки были грибы и актиномицеты, а миксобактерии играли меньшую роль. Согласно любезному сообщению Л.С. Козловской, общая численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов в кишечнике *Desertillio sp.* была почти вдвое ниже, чем у *H. cristatus*. Это соответствует показателям усвояемости растительных остатков,

Рис. 29. Содержание клетчатки (а) и золы (б) в опале и экскрементах пустынных мокриц *H. cristatus*

определенным весовым методом:  $78,8 \pm 2,6$  у *H. cristatus* и  $42,2 \pm 2,1$  % у *Desertillio sp.* Таким образом, у первичных разрушителей интенсивность разложения клетчатки и усвояемость пищи прямо пропорциональны возрастанию численности микроорганизмов в кишечнике.

При разложении клетчатки и разрушении клеточных стенок высвобождаются азотсодержащие соединения, которые перевариваются в кишечнике животных до легкогидролизуемых форм. Минерализация растительных остатков начинается уже в организме животных и продолжается в их экскрементах. Табл. 43 показывает, что у *H. cristatus* в экскрементах возрастает число микроорганизмов, утилизирующих органические и минеральные соединения азота. Увеличивается плотность вегетативных форм споровых бактерий *Bacillus agglomeratus* и *B. idosus* — фиксаторов атмосферного азота [Kozlovskaja, Striganova, 1977]. Результаты химических анализов также показывают, что в процессе пищеварения у мокриц развиваются процессы минерализации: содержание золы в экскрементах втрое превышает зольность пищи. Содержание золы в опале зопника и экскрементах мокриц составляет соответственно 11,0 и 40,4%, в опале *Zollikoferia* и экскрементах тех же мокриц — 14,5 и 43,9%. На рис. 29 показано соотношение содержания клетчатки и золы в пище и экскрементах *H. cristatus* [Стриганова, Валиахмедов, 1975]. Наблюдается обратная зависимость между скоростью разрушения клетчатки и увеличением зольности.

Результаты определений активности расщепления клетчатки личинками типулид представлены в табл. 44.

Соотношение общего количества усвоенной пищи и клетчатки составляет при питании лиственной дуба 13,6 и 0,4 мг, березы — 15,1 и 3,3, липы — 6,1 и 2,6, клена — 4,8 и 0,8 мг соответственно. У этих сапрофагов использование клетчатки в процессе переваривания растительных остатков сильно варьирует в разных видах пищи. В опале дуба и клена, где основная масса клетчатки уже разложилась, усвоение ее незначительно. В листьях с более высоким содержанием клетчатки она усваивается в большем количестве, однако составляет небольшую часть рациона. Характер симбиотических связей с почвенной и подстилочной микрофлорой у личинок двукрылых имеет несколько иной характер, чем у мокриц и диплопод.

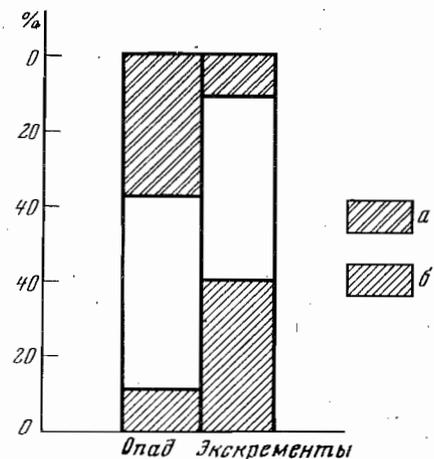


Таблица 44

Содержание клетчатки в опаде и экскрементах личинок *Tipula peliostigma* (Джаныбек, Уральская обл., апрель 1973 г.)

Исследуемый субстрат	Опад				
	дуба	вяза	березы	липы	клена
Опад	1,9	5,7	14,8	14,3	1,9
Экскременты	0,6	2,8	10,5	3,5	8,6

Исследования микробиальной активности в кишечнике личинок различных представителей длинноусых двукрылых (*Tipulidae*, *Bibionidae*, *Sciariidae*) показали, что у них стимулируется развитие аммонификаторов, число которых в сравнении с контролем возрастает в 3–6 раз. У всех исследованных форм преобладали неспорозные формы, что свидетельствует о начальных стадиях разложения органического вещества. Целлюлозоразрушающие бактерии в кишечнике не были обнаружены [Козловская, Загуральская, 1967]. Здесь надо оговорить, что опыты Л.С. Козловской и Л.М. Загуральской были поставлены на обитающих в болотных почвах формах, которые наряду с растительными остатками потребляют и животную пищу (личинки *Priocera*). Поэтому у них целлюлозоразрушающая активность должна по крайней мере быть ниже, чем у специализированных потребителей листового опада – первичных разрушителей, к которым относятся многие представители подрода *Lunatipula*, в частности *T. peliostigma*. Последние могут в некоторых случаях переваривать значительные количества клетчатки (в березовом и липовом опаде). При питании иными видами пищи эти личинки утилизируют главным образом азотсодержащие соединения.

В литературе высказывались различные мнения по поводу способности личинок типулид переваривать клетчатку. Браунс [Brauns, 1954] считал, что они не могут разлагать структурные компоненты растительных тканей. Другие авторы [Seguy, 1955] предполагали наличие целлюлозоразрушающих симбионтов в кишечнике типулид. У форм, питающихся разрушенной древесиной, в слепых выростах кишечника были обнаружены бактерии *Bacterium cellulorum*, способные расщеплять клетчатку [Priesner, 1961].

Анализ пищевых связей личинок типулид показывает, что у разных видов способность к утилизации клетчатки различается в зависимости от их пищевых режимов: у хищников и детритофагов она отсутствует, у сапрофагов и сапроксилофагов имеются симбиотические микроорганизмы, способные расщеплять значительные количества клетчатки.

Целлюлозолитическая активность обнаружена и в кишечнике дож-

девых червей, у которых имеется собственная целлюлаза [Trasey, 1951]. Эти животные могут разрушать клеточную структуру частей растительных тканей, не переваренных другими сапрофагами.

Однако у дождевых червей еще в большей степени, чем у личинок двукрылых, наблюдается активизация микрофлоры, участвующей в трансформации азотсодержащих соединений. При этом происходят минерализация органических соединений и возрастание численности бактерий, утилизирующих минеральные формы азота.

Таким образом, среди первичных разрушителей растительных остатков выделяются две группы по способности к разложению клетчатки. У многих диплопод и мокриц клетчатка составляет основную часть рациона. В процессе переваривания растительных остатков в кишечнике животных расщепляется более половины содержащейся в них клетчатки. Этот процесс сопровождается интенсивной минерализацией растительного материала, что подтверждается данными микробиологических и химических исследований [Biver, 1960; Воскок, 1963; Стриганова, 1970; Стриганова, Валиахмедов, 1975; Козловская, 1976].

У диплопод *Glomeris marginata* при кормлении опадом ясеня усваивается 28,7% содержащихся в нем растворимых сахаров, 28,4% клетчатки и 0,4% азота [Воскок, 1963]. Здесь углеводы составляют 70% ассимилированного вещества.

В процессе пищеварения у диплопод отношение C:N в экскрементах в большинстве случаев мало изменяется в сравнении с пищей. Например, у *G. euganeorum* и *G. conspersa* при кормлении опадом значения этого показателя в пище и экскрементах составляли: 31 и 20, 44 и 25, 38, 79 и 25, 61 соответственно [Maccuzzi, 1970]. Это также свидетельствует о том, что они мало используют азотсодержащие соединения.

Способность животных к разложению клетчатки в растительных остатках с помощью симбиотической микрофлоры имеет большое значение для процессов гумификации органического вещества в почве. В ходе микробиального разложения клетчатки образуются продукты обмена и ресинтеза микроорганизмов, которые могут служить структурными единицами при формировании молекул гумусовых веществ [Кононова, 1963]. В лабораторных опытах неоднократно описаны случаи образования гумусоподобных веществ плесневыми грибами при выращивании на средах, где единственными источниками питания были углеводы [Кононова, Александрова, 1958]. Радиоизотопным методом было установлено, что при внесении в почву глюкозы, гемицеллюлозы и клетчатки, меченных по  $^{14}\text{C}$ , через несколько дней там были обнаружены гумусовые соединения с радиоактивным углеродом.

Разложение клетчатки имеет большое значение и для активизации лигнина, составляющего в остатках разных частей растений 10–30%. Лигнин – совокупность полимерных соединений ароматической природы. Его структура варьирует в зависимости от характера составляющих компонентов. Это – инкрустирующее вещество в стенках

растительных клеток. Лигнин трудно поддается энзиматическому разложению и в кишечнике животных практически не переваривается. Однако при разложении значительной части клетчатки в кишечнике диплопод и мокриц происходит высвобождение лигнина от глюкозидных связей, после чего начинается его разложение: лигнин включается в окислительные реакции. При этом большое значение имеет конденсация лигнина с аммиаком, выделяющимся в кишечнике многих сапрофагов (диплоподы, мокрицы, дождевые черви, личинки жесткокрылых) [Проссер, Браун, 1967]. Например, у *G. marginata* в кишечнике содержание аммонийного азота составляет 175 мкг/г, а в экскрементах — 1385 мкг/г. Содержание азота аминокислот снижается со 193 до 103 мкг/г [Воссок, 1963].

М.М. Кононова [1963] придает большое значение процессам конденсации лигнина с аммиаком и рассматривает это как один из важных этапов гумификации растительных остатков. В опытах по разложению соломы было установлено, что продукты разложения лигнина в почве реагируют с продуктами метаболизма микрофлоры. В результате этого в составе лигнина наблюдалось снижение содержания углерода и увеличение азота [Flaig, 1959]. Отношение C:N в растительных остатках является важным показателем степени их разложения и гумификации [Кононова, 1963; Müller, 1965]. Все это свидетельствует о том, что непосредственное участие животных в разложении клетчатки и стимуляции микробальной целлюлозолитической активности играет большую роль для дальнейших этапов трансформации органического вещества в почве.

Пищевая активность почвенных сапрофагов прямо или опосредованно через микрофлору стимулирует разложение целлюлозолигнинного комплекса. Помимо рассмотренных выше первичных разрушителей, большое значение имеет деятельность коллембол [Чернова, 1966; Törne, 1966, 1967], клещей [Эйтминавичюте, 1975], дождевых червей [Атлавитите, 1975].

При удобрении соломой численность червей через 10 дней возрастает почти вдвое. Через месяц в слое соломы появляются копролиты червей, масса которых быстро увеличивается. При подавлении активности животных внесением нафталина на опытных делянках скорость разложения соломы замедляется на 17–23,9%, а при искусственном увеличении численности беспозвоночных — возрастает на 14,8–41,8% [Атлавитите, 1975]. Эти данные также свидетельствуют об участии сапрофагов в разных этапах разложения растительных остатков.

Животные являются важным фактором разложения древесины и ее гумификации. На последних стадиях разложения древесина заселяется почвенными сапрофагами, которые превращают ее в тонкозернистую гумифицированную массу и перемешивают с минеральной почвой [Deshamps, 1953]. На последних стадиях разложения древесины большую роль играют личинки усачей, бронзовок, диплоподы, дождевые черви, муравьи [Мамаев, 1960]. В древесине клетчатка — важный составной компонент. Большинство сапроксилофагов отли-

чаются высокой целлюлозоразрушающей активностью за счет собственных ферментов и деятельности симбионтов. В кишечнике беспозвоночных существенная часть клетчатки и древесных тканей разрушается, что приводит к стимуляции процессов гумификации.

Вопрос о том, в какой мере происходит в организме животных новообразование гумусовых веществ, неоднократно дискутировался в литературе. При разложении лигнина с высвобождением групп, реагирующих с аминокислотами, формируются исходные формы гумусовых соединений. М.М. Кононова [1963] поддерживает высказанные ранее предположения о возможности образования молекул гумусовых веществ в кишечнике сапрофагов при взаимодействии продуктов распада лигнина и азотсодержащих соединений. Конденсация этих веществ стимулируется действием ферментов типа фенолоксидаз, выделяемых эпителиальными клетками. При этом полифенолы окисляются до хинонов и последние вступают в соединение с аминокислотами. В кишечнике животных было обнаружено, что под действием фенолазы катехин окисляется до ортохинона, который конденсируется с азотсодержащими соединениями [Mason, 1955]. Было описано окисление моно- и дифенолов в кишечнике многих насекомых [Whitehead et al., 1960]. Таким образом, в кишечнике беспозвоночных имеют место процессы, при которых может осуществляться формирование молекул гумусовых веществ при активном участии симбиотических микроорганизмов.

Действительно, исследование состава экскрементов животных показало, что в процессе переваривания растительных остатков у некоторых форм идет новообразование гумусовых веществ. Например, при переваривании корней люцерны личинками мушек *Sciaga* их экскременты представляют аморфную гумифицированную массу, в которой обнаружены низкомолекулярные бурые соединения, характерные для ранних этапов гумусообразования. Эти соединения названы "прогумусовыми" [Кононова, 1944]. В кишечнике дождевых червей было обнаружено активное новообразование гумусовых веществ, в том числе высокомолекулярных гуминовых кислот. Концентрация их в экскрементах червей, питающихся навозом, в несколько раз выше, чем в исходном субстрате [Meyer, 1943; Gawronski, 1963]. У червей процессы гумификации растительных остатков более продвинуты, чем у других сапрофагов. У них происходит не только новообразование низкомолекулярных исходных форм, но и полимеризация их, в результате чего образуются высокомолекулярные соединения типа гуминовых кислот. Формирование этих кислот является признаком зрелых стадий гумификации.

Мы определяли содержание гумусовых соединений в экскрементах различных групп сапрофагов в сравнении с их пищей. Использовали метод определения оптической плотности щелочных экстрактов гумусовых веществ по Кулльману и Фрейтагу в модификации Дунгера [Стриганова, 1968, 1975a]. Измерения оптической плотности проводили на спектрофотометре СФ-4а при длинах волн 465–726 мкм. Кривые оптической плотности растворов в указанном диа-

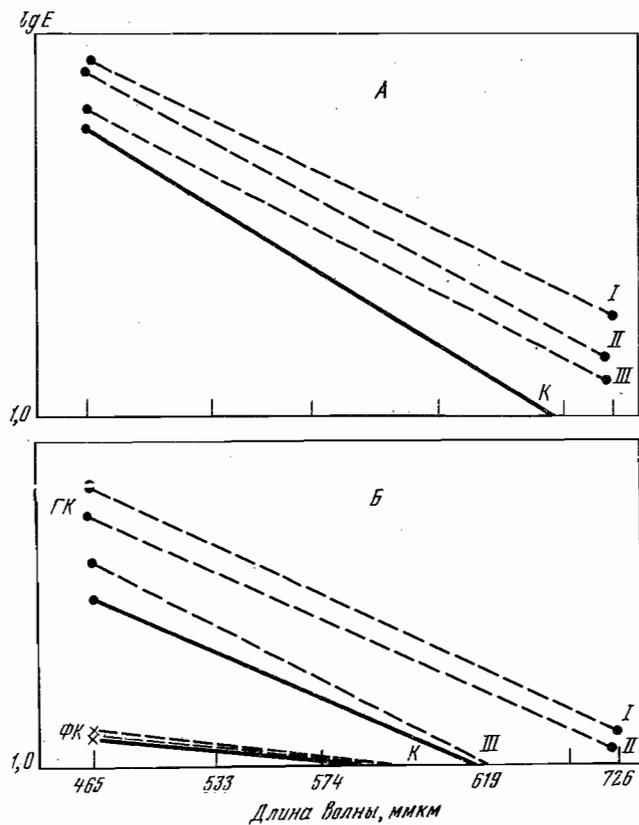


Рис. 30. Кривые оптической плотности экстрактов гуматов (А) и растворов гуминовых кислот (Б) в опаде дуба (К, контроль) и экскрементах *S. rubeus* (I), *P. foetidissimus* (II), *J. colchicus* (III).  
ГК — гуминовые кислоты; ФК — фульвокислоты (для рис. 30–37).

пазоне отличаются по положению и крутизне падения при переходе от длинноволновой к коротковолновой части спектра, что дает представление о концентрации и составе гуматов в растительных субстратах. Данный метод не определяет абсолютное содержание гуматов, однако он позволяет судить о динамике гумусовых веществ в процессе обработки растительных остатков в кишечнике сапрофагов.

Измерения оптической плотности проведены в щелочных экстрактах экскрементов диплопод, мокриц, дождевых червей, личинок типулид. У разных видов кивсяков при питании опадом граба в экскрементах повышается общее количество гумусовых веществ по сравнению с их пищей (рис. 30). Наибольшее увеличение характерно для *Cylindroiulus rubeus*. При этом кривые оптической плотности фульвокислот в пище и экскрементах всех трех видов животных практи-

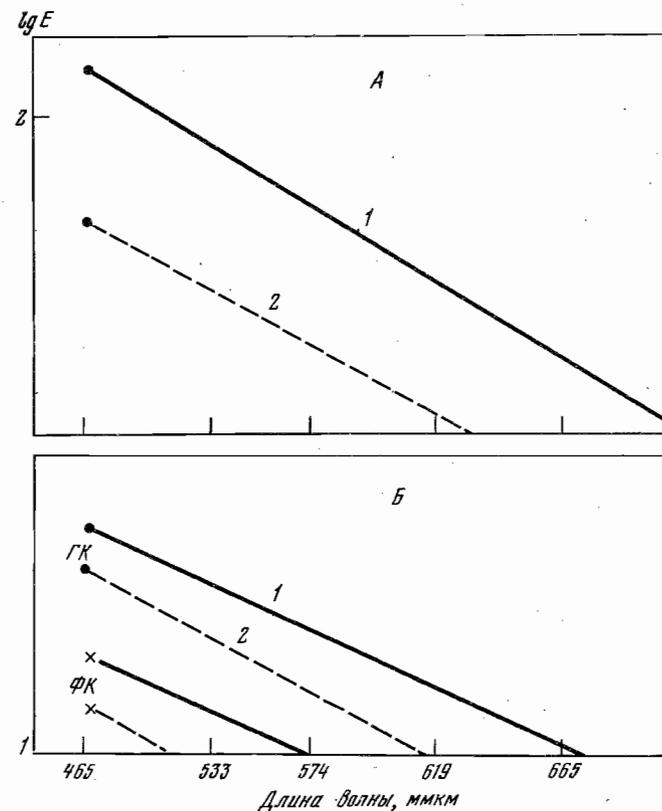


Рис. 31. Кривые оптической плотности экстрактов гуматов (А) и растворов гуминовых кислот (Б) в опаде дуба (1) и экскрементах *P. foetidissimus* (2)

чески накладываются друг на друга. Оптическая плотность раствора гуминовых кислот значительно выше в экскрементах, чем в контроле. Это показывает, что в кишечнике животных происходит не только новообразование отдельных структурных элементов гумусовых веществ, но и их полимеризация. Активная гумификация остатков листьев граба в кишечнике кивсяков и мокриц была установлена впервые Дунгером [Dunger, 1958в, 1960, 1963].

При питании диплопод опадом других пород (дуба, клена, бука) в экскрементах снижается содержание гуматов (рис. 31). То же наблюдается при переработке животными древесины бука (рис. 32). Различия в характере разложения тканей разных видов растительных остатков объясняются их химическими особенностями и связанным с этим составом сапротрофной микрофлоры. В грабе по сравнению с другими видами листового опада отмечено самое высокое содержание азота, что рассматривается как основная причина высокой степени предпочтительности этой листвы [Dunger, 1958б]. Количество ассимилированного материала при питании кивсяков опадом граба

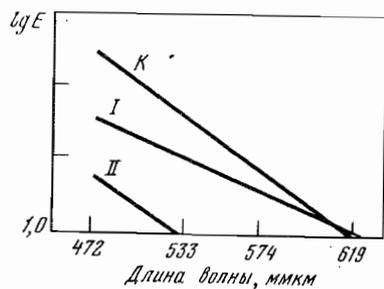


Рис. 32. Кривые оптической плотности экстрактов гуматов из древесины бука (К) и экскрементов кивсяков *Cylindroiulus ruber* (I), *Pachyiulus foetidissimus* (II)

почти вдвое выше, чем при питании опадом дуба, но количество усвоенной клетчатки одинаково. Поэтому можно полагать, что при кормлении грабовым опадом диплоподы усваивают значительно большее количество белков. Продукты их переваривания включаются в процессы гумусообразования.

Снижение концентрации гумусовых веществ в растительных остатках после прохождения их через кишечник кивсяков можно объяснить интенсивным развитием процессов минерализации и разложением части гуматов микроорганизмами. Животные не могут усваивать гуминовые кислоты. Поэтому их частичное разрушение представляет побочный эффект, связанный с активизацией микроорганизмов-минерализаторов.

Разложение гумусовых соединений наблюдалось и при анализе экскрементов разных видов мокриц. В лабораторных условиях содержались мокрицы *Porcellio scaber*, *Tracheoniscus rathkei*, *Armadillidium pulchellum*, собранные по корой липовых колод. Их кормили кусочками отставшей мертвой коры, которую мокрицы активно поедали. Сравнение общей концентрации гуматов, фульвокислот и гуминовых кислот в коре и экскрементах показано на рис. 33. В экскрементах наблюдается снижение оптической плотности гуматов в основном за счет разложения гуминовых кислот.

Процессы минерализации растительных тканей преобладают над формированием гумусовых веществ также и в кишечнике пустынных мокриц *H. cristatus* (рис. 34). В данном случае было рассчитано содержание гумуса в исследуемых субстратах по методу Вельте [Welte, 1956] по формуле  $S = 79,9 \cdot I \cdot D_{472} - 103,0 \cdot I \cdot D_{665}$ \*. Рассчитанная величина S соответствует количеству (мг) гуминовых кислот в 100 мл раствора.

Содержание гумуса в стеблях зопника, которым питались мокрицы, составляет 1,96%, а в экскрементах мокриц - 1,6%. В процессе пищеварения животных несколько снижается концентрация гуминовых кислот, а оптическая плотность фульвокислот в коротковолновой части спектра несколько возрастает. В данном случае происходят некоторые изменения состава гуматов, в первую очередь разлагаются высокомолекулярные соединения.

\*1 - толщина кюветы,  $D_{472}$ ;  $D_{665}$  - величины оптической плотности растворов при соответствующих длинах волн.

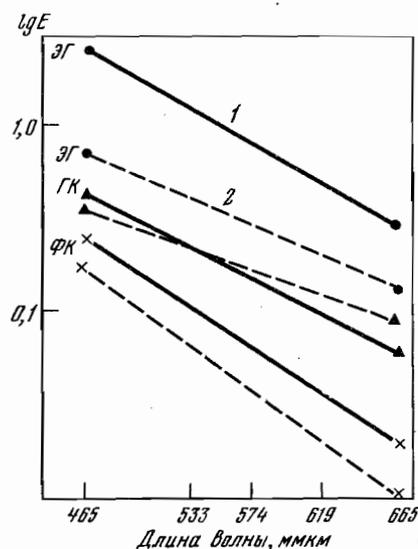


Рис. 33. Кривые оптической плотности экстрактов гуматов (ЭГ), гуминовых кислот и фульвокислот из древесины липы (1) и экскрементов мокрицы (2)

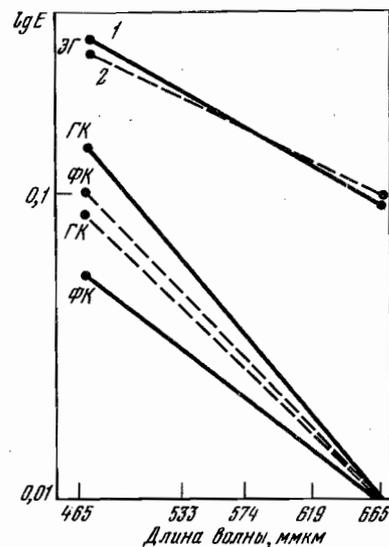


Рис. 34. Кривые оптической плотности экстрактов гуматов, гуминовых кислот и фульвокислот в опаде зопника (1) и экскрементах мокрицы *H. cristatus* (2)

Таким образом, у диплопод и мокриц при переваривании растительных тканей некоторая часть гумусовых соединений вовлекается в процессы минерализации, активно протекающие в кишечнике этих форм сапрофагов. Гуминовые кислоты могут, в частности, использоваться некоторыми видами плесневых грибов, актиномицетами и дрожжами в качестве источника азота [Кононова, 1963]. Экспериментальным путем установлено, что интенсивность разложения гумусовых веществ повышается в присутствии легко мобилизуемых органических соединений, например глюкозы или белков. При добавлении к питательной среде с гуминовыми кислотами, на которой культивировали *Pseudomonas fluorescens*, доступных форм углеводов или азота среда полностью обесцвечивается [Мишустин, Никитин, 1961]. Принимая во внимание, что в кишечнике диплопод и мокриц происходит интенсивное разложение клетчатки с образованием глюкозы, там может активизироваться деятельность микроорганизмов, утилизирующих гумусовые вещества в присутствии глюкозы.

В кишечнике дождевых червей происходит ресинтез и гумификация органического материала. Мы определяли изменения в составе гуматов у червей *Bimastus tenuis*, питавшихся древесиной липы. В экскрементах установлено возрастание концентрации фульвокислот и гуминовых кислот (рис. 35). Содержание последних намного

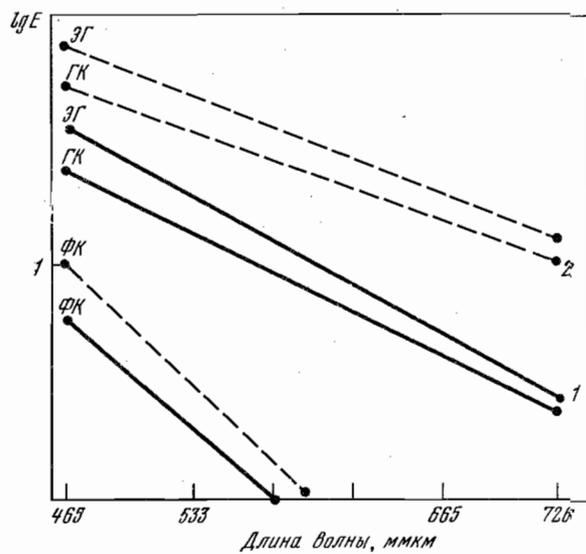


Рис. 35. Кривые оптической плотности экстрактов гуматов, гуминовых кислот и фульвокислот, из древесины (1) и экскрементов дождевых червей *Bimastus tenuis* (2)

превышает общую концентрацию гуматов в пище. Отношение С: N в экскрементах снижается в 3 раза по сравнению с пищей [Стриганова, 1968]. В организме червей происходит новообразование и стабилизация гумусовых веществ путем формирования глинисто-гуминовых комплексов. Копролиты червей – водопрочные агрегаты, в которых отдельные компоненты скреплены слизистыми выделениями. Мукопротеины, входящие в состав слизи, являются дополнительным источником азота, поэтому гумификация продолжается и в копролитах червей в почве. Последние долго сохраняются в почве и не разрушаются под действием влаги [Высоцкий, 1900; Димо, 1938; Meyer, 1943; Пономарева, 1949, 1953; Зражевский, 1957].

Гумификация растительных остатков отмечена и у личинок типулид. Л.С. Козловская [1976] установила увеличение количества флуоресцирующих и спорных бактерий, активную аммонификацию в кишечнике и экскрементах этих сапрофагов, что свидетельствует о глубоком разложении органического вещества. В табл. 45 приведены результаты сравнений содержания гуматов в разных видах опада и экскрементах личинок *Tirula peliostigma*. Наибольшее увеличение содержания гумусовых веществ наблюдалось в опаде дуба и березы – предпочитаемых видах растительных остатков.

На основании исследований характера пищеварения и трансформации органического вещества в кишечнике различных групп почвенных беспозвоночных-сапрофагов нами были выделены группы минерализаторов и гумификаторов растительных остатков [Стриганова, 1971б]. Первые отличаются высокой целлюлозоразрушающей

Таблица 45

Содержание гумуса в листовом опаде и экскрементах личинок *T. peliostigma* (Джаныбек, Уральская обл., апрель 1973 г.)

Исследуемый субстрат	Дуб	Вяз	Береза	Клен
Опад	9,1	11,6	6,4	9,2
Экскременты	12,2	11,8	8,5	10,9

способностью, в их кишечнике образуется большое количество подвижных форм элементов питания растений. Активное разложение клетчатки в растительных остатках в конечном счете стимулирует процессы гумификации, которые осуществляются в экскрементах животных в почве соответствующими группами микрофлоры. Важным моментом пищеварения минерализаторов является высвобождение лигнина от глюкозидных связей и соединение его с аммиаком, что происходит в кишечнике некоторых активных гумификаторов. К этой группе сапрофагов можно отнести диплопод, мокриц, клещей-фтиракарид, питающихся древесиной, моллюсков.

У представителей группы гумификаторов в кишечнике происходит активное новообразование гумусовых веществ и стабилизация их в форме глинисто-гуминовых комплексов. Основным источником питания гумификаторов являются азотсодержащие соединения. Многие гумификаторы могут разлагать и утилизировать клетчатку. В кишечнике гумификаторов с помощью симбиотических микроорганизмов осуществляется минерализация азотсодержащих компонентов растительных тканей, сопровождающаяся микробным ресинтезом и образованием гумуса. В результате процессов ресинтеза в экскрементах этих форм сапрофагов соотношение С: N в несколько раз снижается по сравнению с пищей. Степень снижения этого показателя коррелирует с интенсивностью процессов гумификации. К группе гумификаторов принадлежат дождевые черви и личинки двукрылых. У червей в кишечнике формируются высокомолекулярные соединения типа гуминовых кислот. У личинок двукрылых образуются лишь исходные продукты гумификации, которые М.М. Кононовой [1944] названы "прогумусовыми" веществами. У них особенно сильно возрастает концентрация фульвокислот по сравнению с пищей.

Это разделение сапрофагов по их функциям в процессах химического преобразования растительных остатков полностью согласуется с комплексной классификацией почвенных сапрофагов, предложенной Л.С. Козловской [1972, 1976]. Она выделяет группы карбо- и нитролиберантов, которые по функциональным особенностям и составу животных соответствуют группировкам минерализаторов и гумификаторов. Л.С. Козловская [1976] выделяет среди нитролиберантов подгруппы собственно нитролиберантов (дождевые черви) и пронитролиберантов (личинки двукрылых). Таким образом, участие

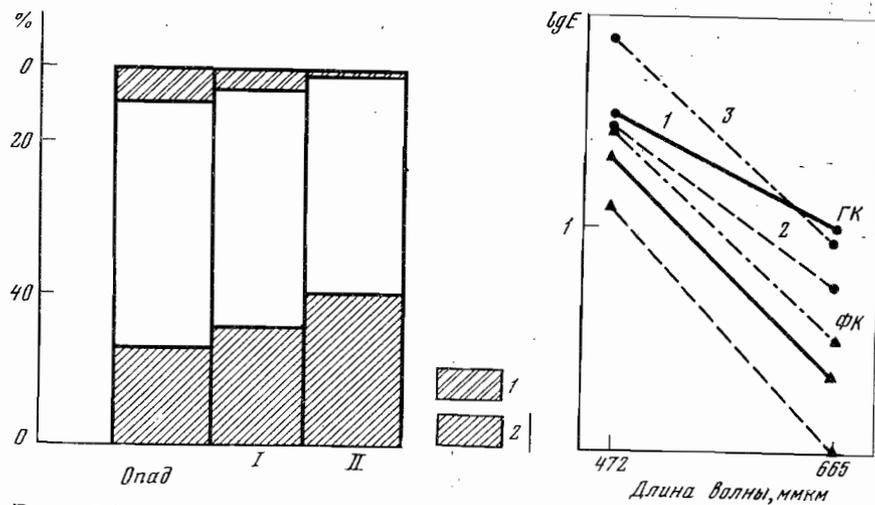


Рис. 36. Содержание клетчатки (1) и золы (2) в опаде фисташки и экскрементах личинок типулид (I) и диплопод (II)

Рис. 37. Кривые оптической плотности гуминовых кислот и фульвокислот в опаде фисташки (1) и экскрементах диплопод (2) и личинок типулид (3)

животных не только многократно ускоряет разложение растительных остатков в почве, но и определяет направление их химических изменений либо в сторону полной минерализации органических соединений с высвобождением элементов питания растений в подвижной форме, либо в сторону формирования резервного гумуса.

Различия в характере переработки растительных остатков в кишечнике минерализаторов и гумификаторов особенно четко проявляются при исследовании пищеварения сапрофагов, питающихся одинаковой пищей. Например, в фисташниках Средней Азии доминирующими группами первичных разрушителей опада фисташки являются диплоподы и личинки типулид, которые относятся соответственно к группировкам минерализаторов и гумификаторов. Нами проведены химические анализы опада фисташки и экскрементов животных, собранных в Дангарском районе Таджикистана [Striganova, Valiachmedov, 1976]. Результаты определений представлены на рис. 36 и 37.

В фисташниках Дангарского района распространены личинки *Tipula pallidithorax* и *Dangaroiulus valiachmedovi*. Плотность личинок типулид составляет 10 экз./м<sup>2</sup>; они сосредоточены под кронами деревьев в сильно затененных местах. Диплоподы встречаются в межкروновых промежутках — в трещинах почвы и под камнями, где скапливается опавшая листва. Их численность достигает 13 экз./м<sup>2</sup>. В течение весны эти сапрофаги перерабатывают до 200 кг листового опада, усвояемость пищи у них колеблется от 30 до 50%.

Животные и лиственный опад были собраны для анализов в начале

апреля, в период активного питания сапрофагов. Содержание клетчатки в это время составляет в листьях фисташки 7,6%, в экскрементах личинок типулид — 4,7%, а у диплопод обнаруживаются лишь следы клетчатки. Здесь четко проявляются различия в целлюлозо-разрушающей способности представителей разных функциональных группировок сапрофагов: диплоподы утилизируют практически всю клетчатку, содержащуюся в опаде. В их кишечнике более интенсивно происходит минерализация растительных остатков. Содержание золы в экскрементах диплопод составляет 41,3%, почти вдвое выше, чем в опаде (26,6%). В экскрементах личинок типулид содержание золы достигает 32,3% (см. рис. 36). Концентрация гуматов рассчитывалась по методу Вельте и составляла в опаде 1,6%, в экскрементах у диплопод — 1,4%, у личинок типулид — 2%. У последних наблюдается небольшое увеличение содержания гумусовых веществ. Показанные на графике (см. рис. 37) кривые оптической плотности фульвокислот и гуминовых кислот в опаде и экскрементах животных позволяют заключить, что возрастание концентрации гуматов в кишечнике личинок типулид происходит в основном за счет фульвокислот. У них осуществляются, таким образом, первые стадии гумификации растительного материала с образованием низкомолекулярных соединений.

Участие личинок типулид в гумификации опада в условиях фисташников оказывается весьма эффективным. При учетах пространственного распределения почвенных сапрофагов в фисташниках южной Туркмении было установлено, что личинки типулид встречаются там многочисленными колониями. Их количество под одним деревом может достигать 100 и более особей. Под фисташками, где встречались такие колонии, личинки типулид формируют гумусовый горизонт мощностью в несколько сантиметров, четко отличающийся темной прокраской от нижележащего слоя. Под фисташками, где личинки отсутствовали, почва имела серый цвет от самой поверхности.

Процессы разложения в типичных сероземах отличаются высокой интенсивностью минерализации и низким содержанием гумуса, порядка 1,5–2% [Ливеровский, 1974]. В фисташниках, произрастающих на типичных сероземах, скорость и характер разложения растительных остатков в целом такие же, как и в степных группировках. Однако под кронами некоторых деревьев свойства почвы несколько отличаются от межкروновых участков, что следует отнести за счет деятельности сапрофагов-гумификаторов. Личинки типулид способствуют созданию небольшого резерва питательных веществ в почве в местах их концентрации. Диплоподы ускоряют минерализацию опада и стимулируют активность соответствующих групп микрофлоры. В результате деятельности этих животных происходит интенсивное высвобождение элементов питания растений в доступной для них форме. Таким образом, сочетание различных группировок сапрофагов в одном местообитании способствует более быстрому и полному разложению растительных остатков и созданию постоянного резерва питательных веществ, вовлекаемых в круговорот в разные сроки.

### ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОМПЛЕКСОВ САПРОФАГОВ В ПОЧВАХ РАЗНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОН

Приведенные выше материалы показывают, что комплекс беспозвоночных-сапрофагов неоднороден по характеру участия в разложении растительных остатков и включает группы животных, кардинально различающихся по своим пищевым связям, особенностям пищеварения и взаимоотношениям с почвенными микроорганизмами. Это определяет и многообразие функций почвенных животных в сложных и многоступенчатых процессах разрушения, гумификации и минерализации растительных остатков. С деятельностью животных связаны следующие этапы деструкции:

1. Пропуская через свой кишечник большую массу растительных остатков, животные осуществляют их механическое размельчение. При этом многократно увеличивается суммарная поверхность растительных тканей, доступная для ферментативной активности микроорганизмов, в первую очередь аэробных, а также для воздействия атмосферных осадков и почвенной влаги. В результате стимулируются разложение растительных остатков и микробиальная активность в почве.

2. С помощью собственных энзимов, а также симбиотических организмов сапрофаги расщепляют в отмерших растительных тканях некоторые клеточные включения и целлюлозные компоненты клеточных стенок и высвобождают лигнин, находящийся в сложном соединении с клетчаткой. В кишечнике многих почвенных животных происходит реакция лигнина с аммиаком, после чего он быстро вовлекается в химические процессы, приводящие к гумификации органических остатков.

В кишечнике сапрофагов в результате переваривания пищи образуются легкоминерализуемые соединения и исходные структурные единицы гумусовых веществ. Минерализация и гумификация растительных остатков заканчивается в почве при участии микроорганизмов, однако начальные этапы этих процессов осуществляются в кишечнике сапрофагов. Отдельные формы животных стимулируют либо минерализацию, либо гумификацию органического материала.

3. В кишечнике сапрофагов избирательно стимулируется развитие отдельных групп микроорганизмов, попадающих туда вместе с пищей. Они осуществляют частичное превращение растительных остатков в организме животных, которое продолжается затем в их экскрементах. Последние отличаются более высоким уровнем микробной активности, чем окружающая почва.

4. Сапрофаги, питающиеся почвенными микроорганизмами (микрорифитофаги), оказывают большое влияние на состав микрофлоры. Избирательно питаясь одними группами, они тем самым стимулируют развитие других. Например, микофаги способствуют смене грибной фазы разложения растительных остатков бактериальной. При отсутствии микофагов в почве накапливаются продукты грибного разложения — низкомолекулярные органические кислоты, грубый или кислый гумус, и минерализация органического вещества замедляется.

5. Роющая деятельность беспозвоночных и их вертикальные миграции способствуют формированию почвенного профиля. Животные заносят растительные остатки и микрофлору в глубокие горизонты вместе со своими экскрементами. При рытье ходов они выбрасывают на поверхность значительную массу почвы из глубоких слоев, обогащенную минеральными солями.

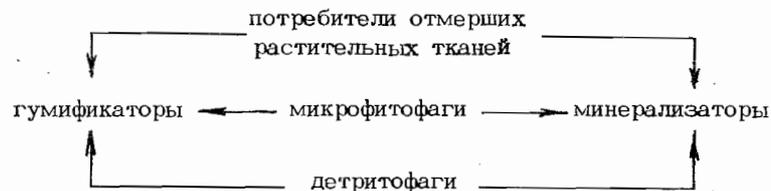
Система ходов животных в почве содействует повышению ее аэрации и развитию аэробных процессов разложения на большой глубине. Таким образом, животные осуществляют перераспределение органического вещества и минеральных солей по почвенному профилю.

Сапрофаги играют важную роль в круговороте зольных элементов. При микробиальном разложении растительных остатков большая часть зольных элементов накапливается в микробиальной биомассе, сосредоточенной в основном в верхних частях почвенного профиля. Активность микрофлоры способствует иммобилизации азота.

Максимум иммобилизации элементов питания растений микроорганизмами совпадает с пиком биологической активности почв [Austin et al., 1976]. Фитосапрофаги и микрорифитофаги переводят большую часть этих элементов, потребленных с пищей, в доступную форму и возвращают их в почву с экскрементами или экзuviaми. Количественная оценка роли беспозвоночных в круговороте зольных элементов показала, что при высокой численности животные вовлекают в круговорот почти весь запас элементов, поступающих в почву вместе с опадом [Соколов, 1956; Гиляров, 1957; Бызова, 1970; Злотин, Ходашова, 1974; Покаржевский, 1976; Edwards et al., 1970; Graff, 1971; Zajonc, 1971].

Все вышесказанное представляет характеристику совокупности всех форм сапрофагов, встречающихся в почве. Однако отдельные виды и группы в зависимости от своей пищевой специализации и эколого-физиологических особенностей могут выполнять лишь некоторые функции в разложении растительных остатков. По характеру пита-

ния и пищеварения среди беспозвоночных-сапрофагов можно выделить следующие функциональные группы:



Эта схема отражает качественную сторону деятельности сапрофагов с учетом только тех процессов, которые происходят в кишке животных. Количественная оценка роли животных в разложении должна проводиться дифференцированно для разных функциональных групп, отличающихся по пищевым связям и по результатам изменений органического вещества в кишечнике в ходе пищеварения. Показатели общей численности, биомассы и суммарного дыхания почвенных сапрофагов недостаточны для характеристики их активности, что уже отмечалось в литературе [Гиляров, 1955].

В зависимости от состава и численного соотношения отдельных функциональных групп комплекса сапрофагов в разных типах почв меняется и соотношение скорости отдельных зоогенных процессов, связанных с разложением органического материала. Таксономическое и функциональное разнообразие комплекса сапрофагов коррелирует с широким участием животных в механическом и химическом разрушении растительных остатков, в минерализации и гумификации растительных тканей. Наоборот, преобладание одних групп и отсутствие других приводят к ограничению значения деятельности животных.

В комплексах почвообитающих беспозвоночных, характерных для зональных типов почв, хорошо выражена тенденция увеличения общей численности и биомассы животных (в частности сапрофагов) от тундры к широколиственным лесам и снижение этих показателей по мере нарастания аридности климата (рис. 38). Почвы разных зон различаются также по составу и обилию отдельных функциональных группировок комплекса сапрофагов, представляющих разные трофические уровни. В табл. 46 приведена схема таксономического состава и функциональной структуры сапрофильного комплекса в различных зональных местообитаниях, составленная по опубликованным в СССР материалам [Гиляров, 1956, 1960, 1965; Козловская, 1957, 1962; Бызова, 1963; Алейникова, 1964; Перель, 1964; Чернов, 1965, 1973, 1975; Криволуцкий, 1967; Арнольди и др., 1971; Курчева, 1971; Чернов и др., 1971; Стриганова, 1974; Гиляров, Чернов, 1975; Ghilarov, Arnoldi, 1963; Striganova, 1967; Chernov et al., 1977].

В полярной пустыне основу почвенного населения составляют коллемболы и энхитреиды, а также почвенные личинки хирономид. В этих условиях беспозвоночные питаются преимущественно водорослями и развивающейся в их талломах микрофлорой. Поэтому

Таблица 46

Состав комплекса беспозвоночных-сапрофагов в зональных типах почв

Природная зона	Микрофитофаги	Детритофаги	Фитосапрофаги
Полярная пустыня	Nematoda		
	Enchytraeidae $\frac{65^*}{0,08}$	Enchytraeidae	
	Collembola $\frac{1900}{0,04}$		
	Chironomidae (1) $\frac{5}{7}$		
Тундра	Mycetophilidae (1)		
	Nematoda $\frac{1,3 \text{ млн.}}{0,1}$		
	Enchytraeidae $\frac{1200}{1,6}$	Enchytraeidae	
	Oribatei $\frac{4500}{0,01}$	Lumbricidae $\frac{10}{1,6}$	
Тайга	Collembola $\frac{44200}{3,0}$	Elateridae (1) $\frac{24}{3}$	Tipulidae (1) $\frac{3}{3}$
	Nematoda $\frac{10 \text{ млн.}}{1,5}$		
	Enchytraeidae $\frac{10000}{2,1}$	Enchytraeidae	
	Oribatei $\frac{80000}{0,4}$	Lumbricidae $\frac{20}{16,5}$	Oribatei
	Collembola $\frac{12000}{2,0}$	Diplopoda $\frac{20}{0,8}$	
		Elateridae (1) $\frac{46}{3}$	Scarabaeidae (1) $\frac{3}{3}$
Широколиственные леса	Tipulidae (1)		Tipulidae (1)
	Nematoda $\frac{17000}{2,0}$		Bibionidae (1)
	Enchytraeidae	Enchytraeidae $\frac{3700}{1,7}$	Enchytraeidae
		Lumbricidae $\frac{200}{40,0}$	Lumbricidae
	Oribatei $\frac{50000}{0,3}$	Oribatei	Oribatei
			Oniscoidea $\frac{90}{0,1}$

Таблица 46 (окончание)

Природная зона	Микрофитофаги	Детритофаги	Фитосапрофаги
			Diplopoda $\frac{133}{3,1}$
	Collembola $\frac{12\ 000}{2,0}$	Collembola	Collembola
		Elateridae (I) $\frac{46}{0,8}$	Bibionidae (I)
			Tipulidae (I)
			Lycoriidae (I)
			Mollusca $\frac{3}{0,4}$
Луговая степь	Nematoda $\frac{30\ \text{млн.}}{7,4}$		
	Enchytraeidae	Enchytraeidae $\frac{2000}{1,6}$	
	Oribatei $\frac{80\ 000}{0,4}$	Lumbricidae $\frac{114}{14,3}$	Lumbricidae
	Collembola $\frac{8\ 000}{1,8}$	Elateridae (I) $\frac{25}{0,4}$	Diplopoda $\frac{80}{2,0}$
		Scarabaeidae (I)	Scarabaeidae $\frac{18}{0,6}$
Суха степь	Nematoda 3,0		
	Oribatei $\frac{50\ 000}{0,3}$	Lumbricidae $\frac{12}{0,2}$	Oniscoidea $\frac{5}{0,1}$
	Collembola	Elateridae (I) $\frac{30}{0,5}$	Diplopoda $\frac{2}{0,4}$
			Scarabaeidae (I) $\frac{7}{2,0}$
Полупустыня	Nematoda		
	Oribatei $\frac{3\ 500}{0,01}$		Oniscoidea $\frac{5}{0,1}$
	Collembola $\frac{4\ 000}{0,1}$	Elateridae (I) $\frac{200}{16}$	
		Tenebrionidae (I) $\frac{16}{30}$	Tenebrionidae (I)
		Scarabaeidae (I)	Scarabaeidae (I) $\frac{30}{30}$

\* В числителе — численность животных в экз./м<sup>2</sup>, в знаменателе — биомасса в г/м<sup>2</sup>.

все вышеуказанные группы можно отнести к микрофитофагам; энхитреиды, впрочем, имеют смешанное питание, в их кишечнике встречаются частицы органического детрита и бактериальные клетки.

В типичной тундре преобладающими по биомассе группами оказываются коллемболы, дождевые черви и энхитреиды (см. табл. 46). Там появляются в значительном количестве панцирные клещи. Однако комплексы микроартропод в тундре и районах бореального климата имеют "коллемболоидный" облик по признаку доминирования этих насекомых [Стебаев, 1962; Козловская, 1962; Чернов, 1965, 1975]. Микроартроподы питаются в основном почвенными микроорганизмами. Микрофитофаги составляют около 40% почвенной зоомассы. Они особенно многочисленны в моховых местообитаниях. В тундре появляется и большое число детритофагов (представители Lumbricidae, Enchytraeidae, Tipulidae); они более характерны для травянистых местообитаний, где участвуют в разрушении остатков корней сосудистых растений. Там же отмечена и концентрация корнегрызущих фитофагов; некоторые формы сочетают фито- и детритофагию в зависимости от условий влажности. К ним относятся личинки ряда видов типулид, шелкоунов, пиллольшиков. В южной тундре в кишечнике личинок Tipulidae и Byrrhidae обнаружены зеленые ткани растений, что было характерно для большинства исследованных животных, собранных в дренированных местах. В арктической тундре дождевые черви и личинки Tipula carinifrons, встречающиеся на пятнах голого грунта, потребляют синезеленые водоросли. Первичные разрушители растительных остатков в тундре практически отсутствуют. На границе с лесотундрой единственной группой первичных разрушителей оказываются колонии личинок бибионид, встречающиеся в значительном количестве в ольшатниках. Эти насекомые связаны в тундре с кустарниковой растительностью. Они представляют скорее элементы лесных комплексов животных, проникшие в тундровые местообитания.

В тайге наблюдается увеличение разнообразия и численности группировки детритофагов, составляющих более 70% от общей массы почвенных беспозвоночных (рис. 38). Здесь появляются многоножки Polyzonium, численность которых достигает 20–30 экз./м<sup>2</sup> [Перель, 1964; Курчева, 1972]. Общая биомасса животных в тайге в 2,5 раза выше, чем в типичной тундре, в основном за счет дождевых червей. Среди микроартропод преобладают панцирные клещи, общая плотность которых на порядок выше, чем в тундре (см. табл. 46). Среди них имеются первичные разрушители хвойного опада и древесины (представители семейства Phthiracaridae). Эти клещи минируют опавшие иглы и играют большую роль в механическом разрушении хвои [Криволицкий, 1967; Гиляров, 1960, 1965; Chilafov, 1964]. К первичным разрушителям относятся также личинки Bibionidae и Tipulidae, которые, однако, предпочитают места с листовой подстилкой, которая служит для них основным источником пищи.

В широколиственных лесах в комплексе сапрофагов преобладают

первичные разрушители (40–45% зоомассы), питающиеся листовым опадом и древесиной. Наиболее активные подстилочные формы – диплоподы, мокрицы, личинки длинноусых двукрылых, численность которых особенно велика на юге лесной зоны и в лесных массивах лесостепи. Огромную роль в разрушении листового опада в данной зоне играют дождевые черви рода *Lumbricus*. Первичные разрушители перерабатывают практически весь опад ливня и древесины, поступающий на поверхность почвы. В лесных почвах встречаются некоторые сапроксилофаги (*Lucanidae*, *Scarabaeidae* – *Cetoniini*, *Alleculidae*). Они играют большую роль и в разрушении подстилки, и в гумификации растительных остатков [Алейникова, 1964; Гиляров, 1960, 1965; Ghilarov, 1964; Гиляров, Чернов, 1975].

В лесах основная масса растительных остатков сосредоточена на поверхности почвы. В лесных буроземах в комплексах почвенных сапрофагов преобладают поверхностно-обитающие и подстилочные формы (диплоподы, мокрицы, энхитреиды). Там процессы разложения опада сосредоточены на поверхности. В серых лесных почвах, где основную массу сапрофагов составляют дождевые черви, они "опускают" растительные остатки в глубокие слои, где и наблюдается наиболее высокая активность процессов разложения. Различия в структуре профиля серых лесных почв и буроземов определяются в основном деятельностью животных [Гиляров, Перель, 1970, 1973].

В луговых степях в комплексах сапрофагов по биомассе преобладают дождевые черви, хотя их плотность несколько снижается по сравнению с лесными почвами [Гиляров, 1949, 1960, 1965; Курчева, 1971; Чернов, 1971; Злотин, Ходашова, 1974; Ghilarov, 1964]. Основная масса сапрофагов принадлежит к группе детритофагов (45%), питающихся разлагающимися в почве корнями и сапротрофной микрофлорой.

Масса детритофагов в степи в целом ниже, чем в лесах, однако имеются существенные различия в развитии данной группировки почвенного населения в разных типах лесных и степных экосистем. Например, численность дождевых червей в горных широколиственных лесах на буроземах составляет 5–28 экз./м<sup>2</sup>, в равнинных лесах – 93–177, в дубравах на серых лесных почвах – 96–500, в дубравах на черноземах – 170, в черноземной степи под Курском – 66, в степных формациях на безлесных вершинах Кавказа на черноземах – 25–34 экз./м<sup>2</sup> [Гиляров, 1965; Курчева, 1971; Гиляров, Перель, 1973; Гиляров, Чернов, 1975; Vorne bush, 1930].

Первичные разрушители представлены лишь некоторыми видами дождевых червей, питающихся опадом на поверхности почвы, и диплоподами. Последние нередко сочетают сапрофагию с потреблением живых растительных тканей в летний сезон.

Кроме того, в травянистых ландшафтах большую роль играют сапроризофаги – личинки пластинчатых жуков.

Среди фитофагов в луговых степях встречаются представители семейств *Alleculidae*, *Tenebrionidae*, *Cerambycidae* (*Dorcadion*). В лесной зоне эти семейства представлены в основном сапроксилофага-

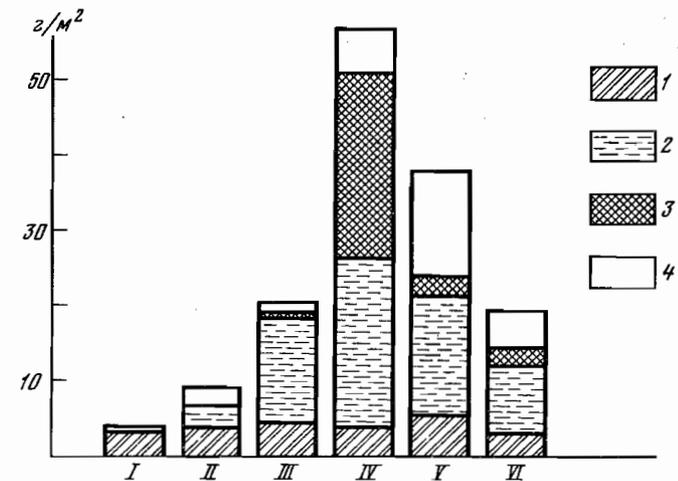


Рис. 38. Биомасса разных трофических группировок сапрофильного комплекса почвенных беспозвоночных в типичных зональных ландшафтах

I – полярная пустыня; II – тундра; III – тайга; IV – широколиственные леса; V – луговая степь; VI – сухая степь, 1 – микрофитофаги; 2 – детритофаги; 3 – фитосапрофаги; 4 – хищники и фитофаги

ми. В травянистых ландшафтах преобладают формы, питающиеся сочными тканями живых корней в минеральных горизонтах. При условиях благоприятной влажности личинки пыльжеедов, чернотелок и шелкоунов могут питаться и почвенным детритом.

В сухих степях обилие почвенных животных, в частности сапрофагов, еще ниже, чем в луговых степях. Сапрофаги едва ли составляют треть от общей зоомассы. При этом наблюдается особенно резкое сокращение обилия детритофагов, в то время как масса первичных разрушителей остается на том же уровне, как в луговой степи (рис. 38).

В полупустыне комплекс сапрофагов обеднен в таксономическом отношении. Общая биомасса сапрофагов почти вдвое ниже, чем в тундре [Арнольди и др., 1971; Гиляров, Чернов, 1975]. Там исчезают дождевые черви; детритофаги представлены весьма немногочисленными энхитреидами, активными лишь в короткие влажные периоды. Большая часть почвообитающих личинок являются потребителями живых корней. В некоторых районах многочисленны мокрицы, которые в засушливых районах переходят к фитофагии, потребляя зеленые ткани растений. Тенденция перехода беспозвоночных от сапрофагии к фитофагии в аридных районах является одной из важных адаптаций почвенных животных к обитанию в условиях дефицита влаги [Гиляров, 1970]. Поэтому роль животных в разложении растительных остатков в полупустыне незначительна.

## ЛИТЕРАТУРА

Таким образом, обнаруживаются определенные тенденции зональных изменений самого сапрофильного комплекса почвообитающих беспозвоночных. Наиболее бедные комплексы характерны для холмных пустынь и тундры, где преобладают микрофитофаги, и среди животных практически отсутствуют специализированные потребители растительных остатков, разрушающие их структуру. Первичные разрушители появляются в лесотундре, где они связаны с древесной и кустарниковой растительностью. Развитие этой группировки достигает максимума в подзоне широколиственных лесов. Здесь животные включаются во все звенья трофической цепи наряду с микроорганизмами. В степях наблюдается снижение обилия и таксономического разнообразия комплекса сапрофагов, однако в нем представлены все функциональные группировки. В аридных условиях нередко наблюдается сочетание сапро- и фитофагии у животных, использующих структурные компоненты растительных тканей.

Различия в составе комплексов сапрофагов разных типов почв и функциональные особенности доминирующих форм животных определяют и характер участия животных в процессах разложения и гумификации растительных остатков. Таким образом, пищевые связи почвенных сапрофагов и трофическая структура их комплексов являются ведущими факторами при определении роли беспозвоночных в динамике почвенных процессов.

- Алейникова М.М. Почвенная фауна различных ландшафтов Среднего Поволжья. – В кн.: Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука, 1964, с. 5–51.
- Ануфриева Р.И. Об участии земляных червей, мокриц и низших насекомых в разложении растительной подстилки. – *Вопр. биол. и краевой мед.*, 1963, 4, с. 265–270.
- Ануфриева Р.И. Роль беспозвоночных животных в разложении растительных остатков в почвах оазисной зоны Узбекистана. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966, с. 14–15.
- Аристовская Т.В. Микробиология подзолистых почв. Ленинград: Наука, 1965.
- Арнольди К.В., Перель Т.С., Шарова И.Х. Влияние искусственных лесных насаждений на почвенный беспозвоночный глинистой полупустыни. – В кн.: Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне. М.: Наука, 1971, с. 34–54.
- Архангельский М.Н. К вопросу о влиянии работы дождевых червей на урожай овса и ячменя в связи с внесением в почву некоторых удобрительных веществ. – *Научно-агрономич. журн.*, 1929, 6, 12, с. 849–862.
- Атлавините О.П. Влияние дождевых червей на биологическую продуктивность ячменя. – *Труды АН ЛитССР*, 1974. Сер. В, 1(65), с. 69–79.
- Атлавините О.П. Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР. Вильнюс: Мокслас, 1975.
- Афанасьева Е.А. Черноземы Средне-Русской возвышенности. М.: Наука, 1966.
- Бабабекова Л.А. К изучению фауны многоножек *Diplopoda* Ленкоранской зоны. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1969, с. 21–22.
- Барцевич В.В. Участие дождевых червей в разложении лесного опада. – В кн.: Природа Серебряноборского лесничества в биогеоэкологическом освещении. М.: Наука, 1974, с. 337–338.
- Бей-Биенко Г.Я. Насекомые таракановые. Фауна СССР. Нов. Сер. 40. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.
- Беккер Э.Г. *Collembola* и споровые растения. – *Зоол. журн.*, 1947, 36, 1, с. 35–40.
- Боква Е.Н. Питание *Idotea baltica* (Pall.) (Isopoda) в Черном море. – *Труды Карадагской биол. станции*, 1952, 12, с. 40–49.
- Боруцкий Е.В. Фауна мокриц Туркмении и сопредельных стран. – *Учен. зап. МГУ*, 83, Биология. М.: Изд-во МГУ, 1945, с. 165–202.
- Боруцкий Е.В. К фауне родниковых мокриц Средней Азии. – В кн.: Сборник памяти акад. С.А. Зернова. М.: Изд-во МГУ, 1949, с. 274–279.

- Боруцкий Е.В. Ракообразные - Crustacea, мокрицы - Oniscoidea. - В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 3, с. 438-440.
- Боруцкий Е.В. Систематика и экология пустынных мокриц подрода *Hemilepistus* (Isopoda, Porcellionidae). - В кн.: Сборник трудов зоомузея МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1978, с. 22-65.
- Бызова Ю.Б. Фауна почвенных клещей и ногохвосток севера северо-европейской тайги. - *Pedobiologia*, 1963, 3, 4, с. 286-303.
- Бызова Ю.Б. О зависимости интенсивности дыхания от экологии и размеров тела у дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta). - *Журн. общей биол.*, 1965, 5, с. 555-562.
- Бызова Ю.Б. Об оценке роли диплопод в круговороте кальция. - *Зоол. журн.*, 1970, 49, 11, с. 1638-1642.
- Бызова Ю.Б. Потребление кислорода в зависимости от веса у многоножек *Pachyiulus flavipes* C.L. Koch (Julidae, Diplopoda). - *Зоол. журн.*, 1971, 50, 11, с. 1737-1740.
- Бызова Ю.Б. Обмен кальция в кутикуле кивсяков (Juloidea) и мокриц (Oniscoidea) в межличиночный период. - *Зоол. журн.*, 1973а, 52, с. 271-274.
- Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. - В кн.: Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973б, с. 3-39.
- Ваксман С.А. Гумус: Происхождение, химический состав и значение его в природе. М.: Сельхозгиз, 1937.
- Винберг Г.Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. - *Зоол. журн.*, 1962, 41, 11, с. 1618-1630.
- Винберг Г.Г. Пути количественного изучения потребления и усвояемости пищи водными животными. - *Журн. общей биол.*, 1964, 25, 4, с. 74-80.
- Винберг Г.Г. (ред.) Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа, 1968.
- Виноградский С.Н. Микробиология почвы: Проблемы и методы. М.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Волгин В.И. Значение крыловых структур в систематике жуков-чернотелок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Л.: ЗИН, 1951.
- Высоцкий Г.Н. Гидрологические и геобиологические исследования в Великом Анатоле. - *Почвоведение*, 1889, 1, с. 85-97.
- Высоцкий Г.Н. Дождевой червь. Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. СПб., 1900, с. 11.
- Гаврилов К.И. Дождевые черви - продуценты биологически активных веществ. - *Журн. общей биол.*, 1963, 23, 2, с. 149-154.
- Гиляров М.С. Факторы, определяющие вредоносность почвенных вредителей, и их значение для культуры каучуконосов. - *Защита растений*, 1937, 13, с. 41-53.
- Гиляров М.С. Почвенная фауна и жизнь почвы. - *Почвоведение*, 1939, 5, с. 3-17.
- Гиляров М.С. Методы количественного учета почвенной фауны. - *Почвоведение*, 1941, 4, с. 48-77.
- Гиляров М.С. Почвенная фауна буроземов орехово-плодовых лесов Ферганского хребта и ее значение для диагностики этих почв. - *Вестник МГУ*, 1947а, 1, с. 97-102.
- Гиляров М.С. Почвенная фауна terra rossa южного берега Крыма. - *Вестник МГУ*, 1947б, 2, с. 106-117.
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых. М.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Гиляров М.С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почв. - *Успехи совр. биол.*, 1951, 31, 2, с. 161-169.
- Гиляров М.С. Почвенная фауна орехово-плодовых лесов южной Киргизии. - *Труды почвенного Ин-та им. В.В. Докучаева*, 1953, 39, с. 239-265.
- Гиляров М.С. Закономерности формирования комплексов вредных насекомых при освоении целинных земель. - *Журн. общей биол.*, 1955, 16, 6, с. 444-457.
- Гиляров М.С. Почвенная фауна бассейна реки Деркуль. - *Труды Ин-та леса*, 1956, 30, с. 235-278.
- Гиляров М.С. Кивсяки и их роль в почвообразовании. - *Почвоведение*, 1957, 6, с. 74-80.
- Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи. - *Труды Центр.-Черноземного Госзаповедника*, 1960, 5, с. 283-320.
- Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965.
- Гиляров М.С. Почвенный ярус биогеоценозов суши. - *Успехи совр. биол.*, 1968а, 66, 1(4), с. 121-136.
- Гиляров М.С. Корневые системы и почвенные беспозвоночные. - В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968б, с. 27-31.
- Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как компоненты биоценозов. - *Журн. общей биол.*, 1969, 26, 3, с. 276-289.
- Гиляров М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970а.
- Гиляров М.С. Беспозвоночные - разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности. - *Экология*, 1970б, 2, с. 8-21.
- Гиляров М.С. Условия обитания беспозвоночных животных разных размерных групп в почве. - В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975, с. 7-11.
- Гиляров М.С., Перель Т.С. Соотношение численности разных групп беспозвоночных-сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв. - *Докл. АН СССР*, 1970, 192, с. 290-299.
- Гиляров М.С., Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв. - В кн.: Экология почвенных беспозвоночных, М.: Наука, 1973, с. 40-59.
- Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ. - В кн.: Итоги науки, зоология беспозвоночных, 5 (почвенная зоология). М., 1978, с. 8-69.
- Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса. - В кн.: Ресурсы биосферы; итоги советских исследований по МБП. Л.: Наука, 1975, с. 218-240.
- Голосова Л.Д. Вертикальные миграции орибатид (Oribatei) в почвах чернопихтарников Приморского края. - В кн.: Пробл. почвенной зоологии. М.: Наука, 1969, с. 53-54.
- Горленко М.В., Воронков И.В., Максимова Т.С. Взаимоотношения *Hylemyia antiqua* и *Eumerus strigatus* с бактериями, вызывающими мягкую красную гниль у растений. - *Зоол. журн.*, 1956, 35, 1, с. 16-20.
- Гурьева Е.Л. Некоторые направления эволюции семейства жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae). - *Энтомол. обзор.*, 1969, 48, 2, с. 263-272.
- Гуссаковский В.В. Жуки (Coleoptera): Вредные животные Средней Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 72.

- Дарвин Ч. Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних. СПб, 1899.
- Димо Н.А. Из наблюдений над муравьями. – Труды Саратовского о-ва естествоиспытателей, 1905, 4, 2, с. 1-13.
- Димо Н.А. Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана. – Русский почвовед, 1916, с. 7-10.
- Димо Н.А. Земляные черви в почвах Средней Азии. – Почвоведение, 1938, 4.
- Димо Н.А. Мокрицы и их роль в почвообразовании пустынь. – Почвоведение, 1945, 2, с. 115-121.
- Докучаев В.В. Русский чернозем: Отчет Вольному экон. о-ву. СПб, 1883.
- Докучаев В.В. К учению о зонах природы. СПб, 1899.
- Долин В.Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) Европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964.
- Знаменский А.В. Насекомые, вредящие полеводству. Ч. 1. Вредители злаков. Полтава, 1926, с. 178-180.
- Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974.
- Зражевский А.И. О значении фауны беспозвоночных в повышении плодородия лесных почв. – Труды Ин-та леса АН СССР, 23, 1954, с. 237-265.
- Зражевский А.И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев: Изд-во АН УССР, 1957.
- Зонн С.В. Почва как компонент лесного биогеоценоза. – В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 372-457.
- Иванов А.В. Класс брюхоногих моллюсков (Gastropoda). – В кн.: Руководство по зоологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, 2, с. 323-455.
- Иванов Н.И. Методы физиологии и биохимии растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1964.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955.
- Кактыня Д.К. Некоторые данные о нематодах почвы и растений Эстонской ССР. – В кн.: Фаунистические заметки о-ва естествоиспытателей при АН ЭССР, 1959, 1, 1 с. 19-22.
- Карандина С.И., Эрперт С.Д. Климатическое испытание древесных пород в Прикаспийской полупустыне. М.: Наука, 1972.
- Карпачевский Л.О., Перель Т.С. Роль почвенных беспозвоночных в разложении лесного опада. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966, с. 63-64.
- Кипенварлиц А.Ф. Изменение почвенной фауны низинных болот под влиянием мелиорации и сельскохозяйственного освоения. Минск: Сельхозгиз БССР, 1961.
- Кирьянова Е.С. Нематоды сельскохозяйственных растений западной полосы СССР. – В кн.: Паразитологический сборник Зоологического ин-та АН СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, 5, с. 253-300.
- Козловская Л.С. Почвенная фауна в заполярной части бассейна реки Усы. – Труды Ин-та леса, 1957, 36; с. 165-178.
- Козловская Л.С. Почвенная фауна и ее сезонная динамика в заболоченных лесах Кадниковского лесничества Вологодской области. – Труды Ин-та леса, 1962, 52, с. 210-229.
- Козловская Л.С. Влияние беспозвоночных животных на активизацию азота, фосфора и калия в торфяных почвах. – В кн.: Особенности болотообразования в некоторых степных и предгорных районах Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1965, с. 165-181.
- Козловская Л.С. Взаимоотношения почвенных беспозвоночных и микрофлоры в лесоболотных биогеоценозах. – Ботан. журн., 1968, 53, 2, с. 234-242.
- Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в круговороте азота и углерода в лесных биогеоценозах. – В кн.: Проблемы почвенной экологии. М.: Наука, 1972, с. 75-76.
- Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука, 1976.
- Козловская Л.С., Жданникова Е.Н. Совместная деятельность дождевых червей и микрофлоры в лесных почвах. – Докл. АН СССР, 1961, 139, 2, с. 470-473.
- Козловская Л.С., Жданникова Е.Н. Взаимоотношения почвенной фауны и микрофлоры. – Изв. СО АН СССР, 1962, 5, с. 107 - 117; 7, с. 78-88.
- Козловская Л.С., Жданникова Е.Н. Взаимодействие дождевых червей и микрофлоры. – В кн.: Заболоченные леса и болота Сибири. М.: Наука, 1963, с. 183-217.
- Козловская Л.С., Загуральская Л.М. Энхитреиды и почвенная микрофлора. – В кн.: Микроорганизмы в борьбе с вредителями лесного хозяйства. М.: Наука, 1966, с. 29-41.
- Козловская Л.С., Загуральская Л.М. Взаимоотношения личинок комаров и почвенной микрофлоры в заболоченных лесах. – В кн.: Взаимоотношения леса и болота. М.: Наука, 1967, с. 89-97.
- Козловская Л.С., Марьина Н.М. Влияние личинок элатерид (Coleoptera, Elateridae) на почвенную микрофлору. – В кн.: Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, 1966, с. 33-35.
- Кононова М.М. К изучению процесса новообразования гумусовых веществ. – Почвоведение, 1944, 10, с. 456-470.
- Кононова М.М. Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Кононова М.М. Органическое вещество почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
- Кононова М.М., Александрова И.В. Биохимия процесса гумусообразования и некоторые вопросы питания растений. – Изв. АН СССР, сер. биол., 1958, 1, с. 79.
- Космачевский А.С. К вопросу о питании личинок жуков-щелкунов (Col. Elateridae). – Энтомол. обозр., 1958, 34, 4, с. 798-806.
- Костычев П.А. Об условиях образования черноземных почв. – Труды Вольного экон. о-ва, 3, 1884.
- Костычев П.А. Почвы Черноземной области России. СПб. 1886.
- Костычев П.А. О некоторых свойствах и составе перегноя. – Сельское хозяйство и лесоводство, 10, 1890.
- Кравков С.П. Материалы по разложению растительных остатков в почве. СПб., 1908.
- Кравков С.П. Исследования в области изучения роли мертвого растительного покрова в почвообразовании. СПб., 1911.
- Криволицкий Д.А. Некоторые закономерности зонального распределения панцирных клещей. – Oikos, 1967, 18, 2, с. 1-6.
- Криволицкий Д.А. Вертикальные миграции панцирных клещей (Oribatiidae) в лесных почвах Подмосквы. – Труды XIII Междун. энт. конгр. Л.: Наука, 1972, с. 286-287.
- Криволицкий Д.А. Роль панцирных клещей в биогеоценозах. – Зоол. журн., 1976, 55, 2, с. 226-236.
- Курт Л.А. Некоторые вопросы экологии почвенных малощетинковых червей

- семейства Enchytraeidae. - Зоол. журн. 1961, 40, 11, с. 1625-1632.
- Курчева Г.Ф. Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада. - Почвоведение, 1960, 4, с. 16-23.
- Курчева Г.Ф. Степень участия беспозвоночных животных в процессе разложения дубового опада в лесу и зависимость их деятельности от погодных условий. - Труды Центр.-Черноземного гос. заповедника, 1965, 8, с. 167-193.
- Курчева Г.Ф. Разложение осеннего и весеннего опада дуба. - В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966, с. 74-76.
- Курчева Г.Ф. Влияние повышенной численности беспозвоночных и увлажнения на скорость разложения дубовой подстилки. - Pedobiologia, 1967, 7, 2/3, с. 228-238.
- Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971.
- Курчева Г.Ф. Почвенные беспозвоночные лесов Закарпатья. - Pedobiologia, 1972, 12, 5, с. 381-400.
- Лашак Т.А. Материалы к биологии пустынной сокрицы *Hemilepistus cristatus* B-L. - Изв. АН ТССР, 1952, 5, с. 52-57.
- Лашак Т.А. Мокрицы подрода *Hemilepistus* как почвообразователи. - Учен. зап. Туркм. ун-та, 1954, 1, с. 108-118.
- Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976.
- Ливеровский Ю.А. Почвы СССР: Географическая характеристика. М.: Мысль, 1974.
- Лихарев И.М. Моллюски - Mollusca: Наземные моллюски. - В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, 4, с. 566-576.
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965.
- Малевиц И.И. О сезонных миграциях дождевых червей в почве. - Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина, 1955, 38, с. 223-230.
- Малевиц И.И., Качанова А.А., Сапрыкина С.П. Сравнительный анализ фауны и распространения дождевых червей в Голосеевском и Велико-анадольском лесничествах Украины. - Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина, 1954, 28, с. 41-54.
- Мамаев Б.М. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины. - Изв. АН СССР, 1960. Сер. биол., 4, с. 610-617.
- Манская С.М. Лигнин различных растительных групп. - Труды биогеохим. лаборатории АН СССР, 1954, 10, с. 311-324.
- Медведев С.И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Мельниченко А.Н. Сравнительно-фаунистический обзор наземных моллюсков Жигулевских гор и Западной области. - В кн.: К фауне Куйбышевского края. Куйбышев, 1936.
- Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1976.
- Мишустин Е.Н. Закон зональности и состав бактериального населения почв. - Труды Юбил. сессии, посвящ. 100-летию со дня рожд. В.В. Докучаева, 1949, с. 3-13.
- Мишустин Е.Н., Никитин Д.И. Атакующая способность гуминовых кислот почвенной микрофлорой. - Микробиология, 1961, 30, 5, с. 841 - 846.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Л.: Гос. изд-во, 1926.
- Мюге С.Г. Сравнительный анализ физиологических адаптаций фитонематод. - В кн.: Сборник работ молодых фитогельминтологов. М.: Изд-во АН СССР, 1958а, с. 59-79.
- Мюге С.Г. Эволюция физиологических адаптаций фитонематод к питанию: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1958б.
- Неуструев С.С., Никитин В.В. Почвы хлопковых районов Туркестана. М.: Сельхозгиз, 1926.
- Николюк В.Ф. Протисты (Protozoa) почв Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1965.
- Оглоблин Д.А., Знойко Д.В. Пыльцееды (сем. Alleculidae). Ч. 2. Фауна СССР. 8. Жесткокрылые, вып. 8, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.
- Орлова Э.А. Влияние состава кишечных симбионтов на интенсивность питания и продолжительность жизни термитов *Reticulitermes*. - Труды энтомол. сектора пробл. н.-и. лаб. по разработке методов борьбы с биол. поврежд. материалов, 5. М.: Изд-во МГУ, 1974, с. 165-180.
- Осмоловский Г.Е. (ред.). Определитель сельскохозяйственных вредителей по повреждениям культурных растений. Л.: Колос, 1976.
- Парамонов А.А. Опыт экологической классификации фитонематод. - Труды ГЕЛАН, 1952, 6, с. 338-369.
- Парамонов А.А. Основы гельминтологии. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Парамонов А.А. Происхождение фитогельминтов и факторы их эволюции. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1968, 3, с. 416-430.
- Парамонов А.А. Основы гельминтологии. Т. 3. М.: Наука, 1970.
- Перель Т.С. Распределение дождевых червей Lumbricidae в равнинных лесах европейской части СССР, Pedobiologia, 1964, 45, с. 92-110.
- Перель Т.С. Жизненные формы Lumbricidae. - Журн. общей биол., 1975, 36, 2, с. 189-202.
- Перель Т.С. Различия организации разных представителей дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) в связи с особенностями их экологии. - В кн.: Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977, с. 129-144.
- Перель Т.С., Соколов Д.Ф. Количественная оценка участия дождевых червей Lumbricus terrestris Linne в переработке лесного опада. - Зоол., 1964, 43, 11, с. 1618-1625.
- Перель Т.С., Карпачевский Л.С. О некоторых особенностях разложения опада в широколиственно-еловых лесах. - Pedobiologia, 1968, 8, 3, с. 306-312.
- Покаржевский А.Д. Участие почвенных сапрофагов в миграции зольных элементов. - В кн.: Биота основных геосистем центральной лесостепи. М.: Наука, 1976, с. 96-105.
- Пономарева С.И. Влияние деятельности дождевых червей на создание устойчивой структуры почвы. - Труды Юбил. сессии, посвящ. 100-летию В.В. Докучаева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 475-483.
- Пономарева С.И. Влияние жизнедеятельности дождевых червей на создание устойчивой структуры дерново-подзолистой почвы. - Труды Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева, 1953, 41, с. 304-378.
- Постолаке Г.Г. Лесная подстилка в круговороте веществ. Кишинев: Штиинца, 1976.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967.
- Ремезов Н.П. О соотношении между биологической аккумуляцией и эволюционным процессом под пологом леса. - почвоведение, 1958, 6, с. 1-12.
- Ремезов Н.П. Разложение лесной подстилки и круговорот элементов в дубовом лесу. - Почвоведение, 1961, 7, с. 1-12.

- Ремезов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. М.: Лесная промышленность, 1969.
- Римский-Корсаков М.Н. Заметка о *Polyzonium germanicum* Brandt. - Труды СПб о-ва естествоиспыт. Отд. зоологии и физиологии, 1895, 25, 1, с. 21-33.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965.
- Рунов Е.В., Соколов Д.Ф. Изучение влияния листового опада на биохимические и микробиологические процессы в почве. - Труды Ин-та леса, 1956, 30, с. 136-170.
- Рунов Е.В., Соколов Д.Ф. Изменение состава органического вещества и микрофлоры выщелоченного чернозема под влиянием лесных насаждений. - Бюл. МОИП, 1958. Отд. биологии, 63, с. 1.
- Савченко Е.Н. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). - В кн.: Фауна СССР. Насекомые-двукрылые. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961 (т. 2), 1964 (т. 4).
- Самойлова Е.М. Изучение корневых систем древесных пород на песчаных почвах. - В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968, с. 200-206.
- Свешникова В.М. Корневые системы растений Памира. - Труды Ин-та ботаники АН ТаджССР. Сталинабад, 1952, 4, с. 1-121.
- Свешникова В.М. Распределение и биомасса корневых систем высокогорных пустынь Памира. - В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968, с. 210-214.
- Семенова Л.М. Зависимость строения пищеварительной системы дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) от характера питания. - Зоол. журн., 1966, 45, 7, с. 986-997.
- Семенова Л.М. Биологическое значение хлорогенной ткани дождевых червей. - Журн. эвол. биохимии и физиол., 1967, 3, 2, с. 115-123.
- Семенова Л.М. Адаптивные черты строения пищеварительной системы некоторых ракообразных (Isopoda) в связи с условиями их жизни. - Зоол. журн., 1970, 49, 6, с. 831-837.
- Семенова Л.М. Морфоэкологическая характеристика пищеварительной системы ногохвосток (Collembola) с грызущим ротовым аппаратом. - Зоол. журн., 1973, 52, 3, с. 379-382.
- Семенова Л.М. Морфоэкологическая специфика пищеварительной системы личинок долгоножек (Tipulidae, Diptera). - Зоол. журн., 1974, 53, 3, с. 394-401.
- Семенова Л.М. Морфоэкологическая характеристика пищеварительной системы личинок шелкунов (Elateridae, Coleoptera) с разным характером питания. - Докл. АН СССР, 1976, 231, 2, с. 467-470.
- Семенова Л.М., Тарба З.М. Адаптивные черты строения пищеварительной системы некоторых панцирных клещей (Oribatidae). - В кн.: Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977, с. 145-150.
- Семенова-Тяншанская А.М. Динамика степной растительности (на примере изучения луговых степей и остепненных лугов центральной лесостепи). Л.: Наука, 1966.
- Силантьев И.М. Материалы для монографии рода *Tipula*. - Защита растений, 1931, 7, с. 1-3.
- Сент-Илер К.К. Наблюдения над фауной почв окрестностей г. Воронежа. - Труды Воронеж. гос. ун-та, 1938, 10, с. 3.
- Соколов А.А. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата, 1956.
- Соколов Д.Ф. О роли кивсяков в разложении органического вещества в почвах под лесными насаждениями в степи. - Докл. АН СССР, 1955, 100, 3, с. 563-566.
- Соколов Д.Ф. О значении кивсяков и муравьев в трансформации органического вещества под лесными насаждениями в условиях сухой степи. - Бюл. МОИП, 1957, 62, 5, с. 57-67.
- Соколов Д.Ф., Иванидкая Е.Ф. Влияние продуктов распада растительных остатков на лесорастительные свойства почв сосняков. М.: Наука, 1971.
- Соловьева Г.И., Васильева А.П., Груздева Л.И. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды северо-запада СССР. Л.: Наука, 1976.
- Стебаев И.В. Роль беспозвоночных в развитии микрофлоры почв Субарктики. - Докл. АН СССР, 1958а, 122, 4, с. 720-722.
- Стебаев И.В. Животное население первичных наскальных почв и его роль в почвообразовании. - Зоол. журн., 1958б, 36, 10, с. 1433-1448.
- Стебаев И.В. Зоологическая характеристика тундровых почв. - Зоол. журн., 1962, 41, 6, с. 816-825.
- Стебаев И.В. Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и рыхлых продуктах выветривания в лесо-луговых ландшафтах Южного Урала. - Pedobiologia, 1963, 2, 4, с. 265-309.
- Стебаева С.К., Сухова Т.И., Шербаков Д.Ю. Отношение ногохвосток (Collembola) различных жизненных форм к градиенту температур. - Зоол., 1977, 56, 7, с. 1021-1029.
- Стриганова Б.Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. М.: Наука, 1966.
- Стриганова Б.Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины. - Почвоведение, 1968, 8, с. 85-90.
- Стриганова Б.Р. Оценка усвояемости кивсяками (Diplopoda) разных видов листового опада. - Зоол. журн., 1969а, 48, 6, с. 821-826.
- Стриганова Б.Р. Распределение двупарноногих многоножек (Diplopoda) в смешанных лесах Северного Кавказа и их роль в разрушении лесной подстилки. - Зоол. журн., 1969б, 48, 11, с. 1623-1628.
- Стриганова Б.Р. О разложении целлюлозы в кишечнике кивсяков *Rachyriulus foetidissimus* (Mug.) (Julidae, Diplopoda). - Докл. АН СССР, 1970, 190, 3, с. 703-705.
- Стриганова Б.Р. Возрастные изменения активности питания у кивсяков (Diplopoda). - Зоол. журн., 1971а, 50, 10, с. 1472 - 1476.
- Стриганова Б.Р. Сравнительная характеристика деятельности разных групп почвенных беспозвоночных в процессах разложения лесной подстилки. - Экология, 1971б, 4, с. 36-43.
- Стриганова Б.Р. Принципы количественной оценки деятельности сапрофагов в почве на примере двупарноногих многоножек (Diplopoda). - В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1972, с. 130-131.
- Стриганова Б.Р. Почвенная фауна северного побережья Кольского полуострова. - В кн.: Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973, с. 75-83.
- Стриганова Б.Р. Распределение двупарноногих многоножек (Diplopoda) в предгорьях Кавказа и их роль в разложении лесного опада. - Зоол. журн., 1974, 53, 9, с. 1303-1314.
- Стриганова Б.Р. Методы оценки деятельности беспозвоночных-сапрофагов в почве. - В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975а, с. 108-127.

- Стриганова Б.Р. Роль почвообитающих беспозвоночных в деструкционных процессах. – В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975б, с. 58–61.
- Стриганова Б.Р. Пищевая активность мокриц в ксерофитных местообитаниях южного берега Крыма. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Вильнюс, 1975в, с. 295–297.
- Стриганова Б.Р. Пищевая активность почвенных личинок долгоножек (Tipulidae, Diptera). – Зоол. журн., 1975г, 54, 3, с. 377–383.
- Стриганова Б.Р. Влияние температуры на потребление и усвоение пищи у беспозвоночных, обитающих в лесной подстилке. – Экология, 1976а, 5, с. 79–84.
- Стриганова Б.Р. Специфика пищеварительной активности почвенных сапрофагов как показатель характера разложения растительных остатков. – В кн.: Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976б, с. 268–269.
- Стриганова Б.Р. Адаптации двупарноногих многоножек (Diplopoda) к обитанию в почвах с различным гидротермическим режимом. – В кн.: Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977а, с. 151–166.
- Стриганов Б.Р. Деятельность беспозвоночных-сапрофагов как фактор разложения клетчатки в почке. – Тез. докл. V делегатского съезда ВОП. Минск, 1977б, 2, с. 172.
- Стриганова Б.Р., Рахманов Р.Р. Сезонный ритм пищевой активности хищников *Amblyulius continentalis* и *Schizophyllum caspium* (Diplopoda) в Ленкоранском районе Азербайджана. – Зоол. журн., 1973, 52, 2, с. 372–378.
- Стриганова Б.Р., Валиахмедов Б.В. Роль пустынных мокриц в разложении растительных остатков. – Зоол. журн., 1975, 54, 10, с. 1560–1562.
- Судакова И.М., Шубина А.Н. К вопросу об эктоферментативной деятельности некоторых фитонематод. – Журн. общей биол., 1965, 26, 6, с. 685–689.
- Суменкова Н.И. Питание фитонематод. – В кн.: Итоги науки, зоология (нематоды растений). М.: Наука, 1971, с. 22–40.
- Суменкова Н.И. Нематоды растений и почвы. М.: Наука, 1975.
- Сущеня Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971.
- Тюрин И.В. Органическое вещество почвы. М.: Сельхозгиз, 1937.
- Федорова И.Т. О взаимосвязи роста и развития подземной и наземной частей некоторых древесных и кустарниковых псаммофитов пустыни Каракум на первых этапах онтогенеза. – В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968, с. 226–234.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969.
- Чернов Ю.И. Некоторые особенности животного населения пятнистых тундр. – Зоол. журн., 1965, 44, 4, с. 507–512.
- Чернов Ю.И. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши. – Зоол. журн., 1971, 50, 7, с. 1079–1093.
- Чернов Ю.И. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1973, т. 2, с. 166–179.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975.
- Чернов Ю.И., Апаньчева С.И., Хлюрова Е.Н. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 198–211.
- Чернова Н.М. Зоологическая характеристика компостов. М.: Наука, 1966.
- Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977.
- Шалыт М.С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. – Труды БИН АН СССР, 1950, Сер. III, 6, с. 205–442.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1974.
- Шоуэн Р. Физиология насекомых. М.: ИЛ, 1953.
- Штина Э.А. Развитие водорослей на промышленных отвалах. – В кн.: Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск, 1970, с. 150.
- Штина Э.А., Некрасова К.А., Домрачева Л.И. Роль водорослей в формировании микробных ценозов почвы. – Труды X Междуна. конгр. почвоведов. М., 1974, 3, с. 22–28.
- Штина Э.А., Панкратова Е.М. Взаимодействия азотфиксирующих синезеленых водорослей с микроорганизмами-спутниками. – В кн.: Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей. М.: Наука, 1974, с. 67–69.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976.
- Шумаков В.С. Динамика разложения растительных остатков и взаимодействие продуктов их разложения с лесной подстилкой. – Труды ВНИИЛХ, 24. Исследования по лесному почвоведению, 1941.
- Эйтминавичюте И.С. Участие оribатид (Oribatei, Acari) в разложении соломы и люпина. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Вильнюс, 1975, с. 345–346.
- Abrahamson G. The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta, Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. – *Pedobiologia*, 1971, 11, 5, p. 417–424.
- Abrahamson G. Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. – *Pedobiologia*, 1972, 12, 1, p. 26–82.
- Abrahamson L.P., Norris D.M. Symbiotic interrelations between microbes and ambrosia beetles. I. The organs of microbial transport and perpetuation of *Xyloterinus politis*. – *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1966, 59, 5, p. 877–880.
- Agóscy P. Data to quantitative conditions in the mollusc faunas of two different substrates in Central Hungary. – *Acta zool. Acad. sci. hung.*, 1968, 4, 1/2, p. 1–6.
- Agrell J. Zur Oekologie der Collembolen. – *Opusc. entomol.*, 1941, Suppl. 3, p. 1–256.
- d'Aguilar J., Bessard A. Activité biologique des larves de *Bibio* dans divers compost. – In: *Soil organisms*. Amsterdam, 1963, p. 103–108.
- Anderson R.W. Feeding of *Ditylenchus destructor*. – *Phytopathology*, 1964, 54, 9, p. 1121–1126.
- Anderson J.M., Healey J.N. Improvements in the gelatine-embedding technique for woodland soil and litter samples. – *Pedobiologia*, 1970, 10, 2, p. 108–120.
- Arndi K.V., Ghilarov M.S. Die Wirbellosen im Boden und in der Streu als

- Indikatoren der Besonderheiten der Boden- und Pflanzendecke der Waldsteppenzone. — *Pedobiologia*, 1963, 2, 2, S. 183–222.
- Atlavinite O. The activity of Lumbricidae, Acarina and Collembola in the straw humification process. — *Pedobiologia*, 1971, 11, 2, p. 104–115.
- Atlavinite O., Pociene C. The effect of earthworms and their activity on the amount of algae in the soil. — *Pedobiologia*, 1973, 13, 6, p. 454–455.
- Ausmus B.S., Edwards N.T., Witkamp M. Microbial immobilization of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium; implications for forest ecosystem processes. — In: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Oxford; London, 1976, p. 397–416.
- Babel U. Moderprophile in Wäldern. Morphologie und Umsetzungsprozesse. — *Schriftenr. Univ. Hohenheim*, 1972, 60, S. 1–120.
- Baker R. The ecology of the wrinkled snail *Helicella caperata* Mont. on the Branton Burrows Sand Dune system. — *Proc. Malacol. Soc.*, London, 1968, 38, 1, p. 41–54.
- Balogh J. Grundzüge der Zoozoologie. Budapest, 1953.
- Balogh J., Gere G. Ueber die Ernährungsbiologie und Luftstickstoffbindung der Hyphantria-Raupen. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.*, 1953, 4, S. 431–452.
- Banage W.R. The ecological importance of free living soil nematodes with special reference to those of moorland soil. — *J. Anim. Ecol.*, 1963, 32, p. 133–140.
- Banerjee M., Bhadra D., Raychaudhuri D.N. Proteoclastic activity in the normal and aposymbiotic gut of the cockroach *Periplaneta americana* (Linn.). — *Zool. Jahrb.*, Abt. 1, 1969, 74, 4, p. 514–518.
- Barley K.P. The influence of earthworms on soil fertility. II. Consumption of soil and organic matter by the earthworm *Allolobophora caliginosa* (Savigny). — *Austral. J. Agr. Res.*, 1959, 10, 2, p. 364–370.
- Barley K.P. The abundance of earthworms in agricultural land and their possible significance in agriculture. — *Adv. Agron.*, 1961, 13, p. 249–268.
- Bauchop T., Clarke R.T.J. Gut microbiology and carbohydrate digestion in the larva of *Costelytra zealandica* (Coleoptera, Scarabaeidae). — *N.Z.J. Zool.*, 1975, 2, 2, p. 237–243.
- Beyer R. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Landisopoden in Mitteldeutschland. — *Zool. Jahrb.* Abt. 3, 1964, 91 (2), S. 341–402.
- Beyer R. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung der Landasseln (Crustacea, Isopoda). — *Pedobiologia*, 1965, 5, 2, S. 122–130.
- Berthet P. L'activité des Oribatides d'une chenaie. — *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, 1964, 152, p. 1–152.
- Bhattacharyya S.K. Laboratory studies on the feeding habits and life cycles of soil inhabiting mites. — *Pedobiologia*, 1962, 1, 4, p. 291–298.
- Bishop M.J. Woodland mollusca around Nettlecombe, Somerset. — *Field Stud.*, 1976, 4, 3, p. 457–464.
- Biver A. Quantitative Untersuchungen über die Bedeutung der Asseln und der Bakterien für die Fallaubzersetzung unter Berücksichtigung der Wirkung künstlichen Düngungsmittelzusätze. — *Z. angew. Entomol.*, 1961, 48, 3, S. 307–328, 377–394.
- Blower J.G. The millipedes of a Cheshire wood. — *J. Zool.*, London, 1970, 160, p. 455–496.
- Bocock K.L. The digestion and assimilation of food by *Glomeris*. — In: *Soil organisms*. Amsterdam, 1963, p. 85–91.
- Bocock K.L., Heath J. Feeding activity of the millipede *Glomeris marginata* Villers in relation to its vertical distribution in soil. — In: *Progress in soil biology*. Braunschweig, 1967, p. 233–240.
- Bodeheimer F. Beiträge zur Kenntnis von *Tipula oleracea* L. zur Schädlingsökologie. — *Z. angew. Entomol.*, 1923, 9, 1, S. 1–80.
- Bolton P.J., Phillipson J. Burrowing, feeding, egestion and energy budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). — *Oecologia (Berl.)*, 1976, 23, p. 225–245.
- Boois H.M., Jansen E. Effects of nutrients in throughfall rainwater and of leaf fall upon fungal growth in a forest soil layer. — *Pedobiologia*, 1976, 16, 3, p. 161–166.
- Bornebusch C.H. The fauna of forest soil. Copenhagen, 1930.
- Bornebusch C.H. 1953 after Satchell J.E., 1967, Lumbricidae. — In: *Soil biology*. London, 1967, p. 259–322.
- Bornemissa G.F. Mycetophagous breeding in the Australian dung beetle *Onthophagus dunningi*. — *Pedobiologia*, 1971, 11, 2, p. 133–142.
- Bornemissa G.T., Williams C.H. An effect of dung beetle activity on plant yield. — *Pedobiologia*, 1970, 10, 1, p. 1–7.
- Brandt J.F. De nova Insectorum multipedum seu myriapodum familia Pentazoniorum (s. Glomeridiorum) nomine designanda. — *Bull. Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg*, 1831, 2.
- Brauns A. Die Beteiligung bodenlebender Zweiflügelarven an der Bildung koprogenen Humuselemente. — *Z. angew. Zool.*, 1954, 41, 3, S. 233–241.
- Brauns A. Praktische Bodenbiologie. Stuttgart, 1968.
- Bretton J.L.G. The distribution of woodland isopods. — *Oikos*, 1957, 8, p. 75–106.
- Britt N.W. Observations on the life history of the Collembolan *Achorutes armatus*. — *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1951, 70, p. 119–132.
- Buchner P. Holznahrung und Symbiose. Berlin, 1928.
- Bullock T.H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. — *Biol. Rev.*, 1955, 30, p. 311–342.
- Bunnell F.L., MacLean S.F., Brown J. Structure and function of tundra ecosystems. — *Ecol. Bull.*, 1975, 20, p. 73–124.
- Butcher J.W., Snider R., Snider R.J. Bioecology of edaphic Collembola and Acarina. — *Ann. Rev. Entomol.*, 1971, 16, p. 249–288.
- Byzova J.B. Oxygen uptake and temperature in some millipedes. — In: *Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol., Dijon, 1970)*. Paris, 1971, p. 193–196.
- Caldwell M., Camp L. Below ground productivity of two cool desert communities. — *Oecologia (Berl.)*, 1974, 17, 1, p. 123–130.
- Chatfield J.E. Studies on food and feeding in some European land mollusca. — *J. Conchol.*, 1976, 29, 1, p. 5–20.
- Chernov Ju. I., Striganova B.R., Ananjeva S.I. Soil fauna of the polar desert at Cape Cheluskin, Taimyr peninsula, USSR. — *Oikos*, 1977, 29, 2, p. 175–179.
- Christiansen K. Bionomics of Collembola. — *Ann. Rev. Entomol.*, 1964, 9, p. 147–148.
- Cleveland L.R. The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its Protozoa and symbiosis between Protozoa and roach. — *Bull. Mem. Amer. Acad. Sci.*, 1934, 17, p. 185–392.
- Cloudsly-Thompson J.L. Adaptations of arthropods to arid environments. — *Ann. Rev. Entomol.*, 1975, 20, p. 261–283.
- Coleman D.C. A review of root production processes and their influence on soil biota in terrestrial ecosystems. — In: *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Oxford; London, 1976, p. 417–434.
- Conover R.J. Assimilation of organic matter by zooplankton. — *Limnol. Oceanogr.*, 1966, 11, p. 338–345.
- Coulson J.C., Horobin J.C., Butterfield J., Smith G.R.J. The maintenance of annual life-cycles in two species of Tipulidae (Diptera); a field

- study relating development, temperature and altitude. — *J. Anim. Ecol.*, 1976, 45, 1, p. 215–233.
- Crossley D.A., Reichle D.E., Edwards C.A. Intake and turnover of radioactive cesium by earthworms (Lumbricidae). — *Pedobiologia*, 1971, 11, p. 71–76.
- Crowson R.A. The natural classification of the families of Coleoptera. London, 1955.
- Crowson R.A. The phylogeny of Coleoptera. — *Ann. Rev. Entomol.*, 1960, 5, p. 111–134.
- Dash M.C., Cragg J.B. Selection of microfungi by Enchytraeidae (Oligochaeta) and other members of the soil fauna. — *Pedobiologia*, 1972, 12, 4, p. 282–286.
- Derksen W. Die Sukzession der Pterygota Insekten in abgestorbenen Buchenholz. — *Z. Morphol. und Oekol. Tiere*, 1941, 37, S. 682–734.
- Deschamps P. Contribution à l'étude de la xylophagie. La nutrition des larves de Cerambycides. — *Ann. sci. natur. Bot. et biol. veget.*, 1953, Ser. II, 15, p. 449.
- Deubert K.H., Rohde R.A. Nematode enzymes. — *Plant parasitic Nematodes*, 1971, 11, p. 73–90.
- Dinsdale D. Feeding activity of Phthiracarid mite (Arachnida, Acari). — *J. Zool.*, 1974, 174, 1, p. 15–21.
- Doncaster C.C. Nematode feeding mechanisms. I. Observations on Rhabditis and Pelodera. — *Nematologia*, 1962, 8, 4, p. 313–320.
- Doncaster C.C. Nematode feeding mechanisms. 2. Observations on Ditylenchus destructor and D. myceliophagus feeding on Botryticinereae. — *Nematologia*, 1966, 12, 3, p. 417–427.
- Dougherty E.G., Solberg B. Monoxenic cultivation of Enchytraeid annelids. — *Nature*, 1960, 186, p. 1067–1068.
- Dougherty E.G., Solberg B. Axenic cultivation of an enchytraeid annelids. — *Nature*, 1961, 192, p. 184–185.
- Dowdeswell W.H. Practical animal ecology. London, 1959.
- Dozsa-Farkas K. Ueber die Nahrungswahl zweier Enchytraeiden-Arten (Oligochaeta, Enchytraeidae). — *Acta zool. Acad. Sci. hung.*, 1976, 22, 1/2, p. 5–27.
- Drift van der J. Analysis of the animal community in a beech forest floor. — *Tijdschr. Entomol.*, 1951, 94.
- Drift van der J. The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditions and the activity of the macrofauna. — In: *Soil organisms*. Amsterdam, 1963, p. 125–133.
- Drift van der J. The significance of the millipede Glomeris marginata (Villers) for oak-litter decomposition and an approach of its part in energy flow. — In: *Progress in soil zoology*. Prague, 1975, p. 293–298.
- Duddington C.L. Interrelations between soil microflora and soil nematodes. — In: *Soil zoology*. Amsterdam, 1955, p. 284–301.
- Dunger W. Untersuchungen über Laubstreuersetzung durch Collembolen. — *Zool. Jahrb.*, 1956, Abt. Syst., 84, 1, S. 75–98.
- Dunger W. Ueber die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald. — *Zool. Jahrb.*, Abt. 3, 1958a, 86, 2, S. 139–180.
- Dunger W. Ueber die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren. — *Z. Pflanzenern., Düng. und Bodenk.*, 1958b, 82(127), 2, S. 174–193.
- Dunger W. Zu einigen Fragen der Leistung der Bodentiere bei der Umsetzung organischer Substanz. — *Zbl. Bakteriolog. etc.*, 1960, 113, S. 345–355.
- Dunger W. Methoden zur Vergleichenden Auswertung von Fütterungsversuchen in der Bodenbiologie. — *Abh. und Ber. Naturkundemus., Görlitz*, 1962, 37, 2, S. 143–162.
- Dunger W. Leistungsspezifität bei Streuzersetzern. — In: *Soil organisms*. Amsterdam, 1963, S. 92–102.
- Edney E.B. Woodlice and the land habitat. — *Soil Rev.*, 1954, 29, p. 185–219.
- Edwards C.A., Heath G.W. The role of soil animals in breakdown of leaf material. — In: *Soil organisms*. Amsterdam, 1963, p. 76–84.
- Edwards C.A., Reichle D.E., Crossley D.A. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. — *Ecol. Stud. Analysis and Synthesis*. Berlin, 1970, 1, p. 147–172.
- Engelmann M.D. The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. — *Ecol. Monogr.*, 1961, 31, p. 221–238.
- Evans A.C., Guild W.J. Studies on the relationship between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of some British Lumbricidae. — *Ann. Appl. Biol.*, 1948, 35, p. 471–484.
- Farahat A.Z. Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari. — *Pedobiologia*, 1966, 6, 1, p. 1–13.
- Fisher J.H., Evans A.A.F. Penetration and feeding by Aphelenchus avenae. — *Nematologia*, 1967, 13, 3, p. 425–428.
- Florin M., Lósz F. Origine bactérienne de la cellulase du contenu intestinal de l'escargot. — *Arch. intern. de physiol.*, 1949, 57, p. 201–207.
- Flaig W. Ueber die biochemische Bildung von Humusstoffen aus Lignin. — *Proc. IV Intern. Congr. Biochem.*, London, 1958, 2, p. 227.
- Forsslund K.H. Ueber die Ernährungsverhältnisse der Hornmilben und ihre Bedeutung für die Prozesse im Waldboden. — *Verh. VII Intern. Kongr. Entomol.*, Berlin, 1939, S. 1950–1957.
- Forsslund K.H. Det lägre djurlivet i skokmarken och dess betydelse för växtligheten. — *Kgl. Skogs- och Lantbruksakad. tidskr.*, 1961, 100, S. 233–256.
- Frankland J.C. Lower plants. — In: *Biology of plant litter decomposition*. London; New York, 1974, p. 3–36.
- Franz H. Bodenbiologie als Grundlage der Bodenpflege. Berlin, 1950.
- Franz H., Leitenberger Z. Biologisch-chemische Untersuchungen über Humusbildung durch Bodentiere. — *Österr. Zool. Z.*, 1948, 1, 5/6, S. 498–518.
- Frömming E. Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. Berlin, 1954.
- Frömming E. Die Rolle unserer Landschnecken bei der Stoffumwandlung und Humusbildung. — *Z. angew. Zool.*, 1958a, 3, S. 341–350.
- Frömming E. Experimentelle Untersuchungen über den Nahrungsbedarf einiger Saprophaga bodener Landschneckenarten. — *Z. Pflanzenern., Düng. und Bodenk.*, 1958b, 82(130), 1, S. 10–17.
- Fry P.E. Temperature compensation. — *Ann. Rev. Physiol.*, 1958, 20, p. 207–224.
- Führer E. Der Einfluss von Pflanzenwurzeln auf die Verteilung der Kleinarthropoden im Boden untersucht an Pseudotritia ardua (Oribatei). — *Pedobiologia*, 1961, 1, 2, S. 99–112.
- Qawronski E. Aktywnosc biologiczna preparatow kwasow huminowych z ekskrementow dżdżownic Allolobophora caliginosa Sav. — *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska*, 1963, C, 18, S. 189–215.
- Gere G. Examination of the feeding biology and the humicative function of Diplopoda and Isopoda. — *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1956, 6, 3/4, p. 257–271.
- Gere G. Beobachtungen über die Entwicklung des Protracheoniscus amoenus C.L. Koch im Freiland. — *Opuscula zool.*, 1959, 3, 1, S. 29–36.
- Fere G. Ernährungsbiologische Untersuchungen an Diplopoden. — *Acta zool. Acad. sci. hung.*, 1962, 8, S. 25–38.
- Gerard B.M. The activities of some species of Lumbricidae in pasture land. — In: *Soil organisms*. Amsterdam, 1963, p. 49–54.

- Ghilarov M.S. On the interrelation between soil dwelling invertebrates and soil microorganisms. — In: Soil organisms. Amsterdam, 1963, p. 255–259.
- Ghilarov M.S. Distribution peculiarities of soil dwelling invertebrates in different zonal soil types. — Proc. 8th Intern. Congr. Soil Sci., Bucharest, 1964, 3, p. 551–560.
- Gilmore S.K., Raffenberger E.M. Foods ingested by *Tomocerus* sp. (Collembola, Entomobryidae) in relation to habitat. — *Pedobiologia*, 1970, 10, 2, p. 135–140.
- Gisin H. Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. — *Rev. Suisse Zool.*, 1943, 50, 2, S. 124–231.
- Gisin G. Oekologische Studien über die Collembolen des Blattkompostes. — *Rev. Suisse Zool.*, 1952, 59, 28, S. 543–578.
- Gnitke J., Kunze Ch. Tanninabbau in Bodenproben. — *Plant and Soil*, 1976, 44, 1, S. 249–252.
- Goodey T. Soil and freshwater nematodes. London, 1963.
- Go to H.E. Simple technique for the rearing of Collembola and a note on the use of fungistic substrate in the cultures. — *Entomol. Month. Mag.*, 1961, 96, p. 138–140.
- Graff O. Stickstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlosung auf der Wiesenversuchfläche des Sollingsprojektes. — In: Organismes du sol et production primaire (VI Colloq. Pedobiol. Dijon, 1970). Paris, 1971, S. 503–512.
- Grainger J.N.R. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature changes. Physiological adaptations. — *Proc. Amer. Physiol. Soc.*, 1958, p. 79–91.
- Graves R.C. Ecological observations on the insects and other inhabitants of woody shelf fungi in the Chicago area. — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1960, 53, p. 61–78.
- Grime J.P., Macpherson-Stewart S.F., Dearman R.S. An investigation of leaf palatability using the snail *Cepaea nemoralis*. — *J. Ecol.*, 1968, 56, 2, p. 405–420.
- Grime J.P., Blythe G.M., Thornton J.D. Food selection by the snail *Cepaea nemoralis*. — In: Animal populations in relation to their food resources. *Brit. Ecol. Soc. Symp.*, 1970, 10, p. 73–99.
- Guild W.J. McL. The Lumbricidae in upland areas. II. Population variation on hill pasture. — *Ann. Mag. Natur. Hist.*, 1952, Ser. 12, 5, p. 286–292.
- Guild W.J. McL. Earthworms and soil structure. — In: Soil zoology. London, 1955, p. 83–98.
- Hale W.G. The Collembola of eroding blanket bog. — In: Soil organisms. Amsterdam, 1963, p. 406–413.
- Hale W.G. Collembola. — In: Soil biology. London, 1967, p. 397–411.
- Handschin E. Collembola—Springschwanz. — *Biol. Tiere Dtsch.*, 1926, 25 (20), S. 1–6.
- Harding D.J.L., Stuttard R.A. Microarthropods. — In: Biology of plant litter decomposition. London; New York, 1974, p. 489–532.
- Hargrave B.T. Prediction of egestion by the deposit-feeding amphipod *Hyanelia azteca*. — *Oikos*, 1972, 23, 1, p. 116–124.
- Hartenstein R. Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1972a, 55, p. 202–206.
- Hartenstein R. Soil Oribatei. VI. Protoribates lophotrichus (Acarina, Haplozetidae) and its association with microorganisms. — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1972b, 55, p. 587–591.
- Hartenstein R. Soil Oribatei. VII. Decomposition of conifer needles and deciduous leaf petioles by *Steganacarus diaphanum* (Acarina, Phthiracaridae). — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1972c, 55, p. 713–716.
- Hartenstein R. Feeding, digestion, glycogen and the environmental conditions of the digestive system in *Onyscus asellus*. — *J. Insect. Physiol.*, 1964, 10, 4, p. 611–621.
- Hayes A.J. Studies on the feeding preferences of some Phthiracarid mites. — *Entomol. Exp. and Appl.*, 1963, 6, p. 241–256.
- Healey I.N. The energy flow through a population of soil Collembola. — In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa, 1967, p. 695–708.
- Healey I.N., Russel-Smith A. Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. — In: Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol., Dijon, 1970). Paris, 1971, p. 177–191.
- Heald E.J. The production of organic detritus in a south Florida estuary. Thesis. Univ Miami, 1969.
- Heath G.W., King L.C. Litter breakdown in deciduous forest soils. — *Trans. 8th Intern. Congr. Soil Sci.*, Bucharest, 1964, 3, p. 979–987.
- Heath G.W., Arnold M.K., Edwards C.A. Studies in leaf litter breakdown. I. Breakdown rates of leaves of different species. — *Pedobiologia*, 1966, 6, 1, p. 1–12.
- Heath G.W., Arnold M.K. Studies in leaf litter breakdown. II. Breakdown rate of "sun" and "shade" leaves. — *Pedobiologia*, 1966, 6, 3/4, p. 284–243.
- Hébrant F. Etude du flux énergétique chez deux espèces du genre *Cubitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae), termites humivores des savanes tropicales de la région Ethiopienne. Thesis Doct. un Sci. Univ. Louvain, 1970.
- Hechler H.C. The description of feeding habits and life history of *Neotylenchus linfordi* n. sp., a mycophagous nematode. — *Proc. Helminthol. Soc.*, Washington, 1962, 29, 1, p. 19–27.
- Hénriksson E. Nitrogen fixation in Swedish soil by blue-green algae. — In: Taxonomy and biology of blue-green algae. Madras, 1972, p. 1–269.
- Hirschmann H. Die Nematoden der Wassergrenze mittelfränkischer Gewässer. — *Zool. Jahrb. (Syst)*, 1952, 81, 4, S. 313–436.
- Holden M., Tracey M.V. A study of enzymes that can breakdown tobacco-leaf components. 2. Digestive juice of *Helix* on defined substrates. — *Biochem. J.*, 1950, 47, p. 407–414.
- Hollis J.P. Microbial range of *Dorylaimus ettersbergensis*. — *Phytopathology*, 1957, 47, 16, p. 468–473.
- Holter P. A chromic oxide method for measuring consumption in dung-eating *Aphodius* larvae. — *Oikos*, 1973, 24, 2, p. 117–122.
- Holter P. Food utilization of dung-eating *Aphodius* larvae (Scarabaeidae). — *Oikos*, 1974, 25, 1, p. 71–79.
- Holter P. Energy budget of a natural population of *Aphodius rufipes* larvae (Scarabaeidae). — *Oikos*, 1975, 26, 2, p. 177–186.
- Holter P. An experiment of dung removal by *Aphodius* larvae (Scarabaeidae) and earthworms. — *Oikos*, 1977, 28, 1, p. 130–136.
- Hoover S.C. Studies of the bacteria of *Cryptocercus punctulatus*. — *J. Morphol.*, 1945, 186, p. 213–223.
- Hungate R.E. Experiment on the nitrogen economy of termites. — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1941, 34, p. 467–489.
- Hutchinson S.A., Kamel M. The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. — *J. Soil. Sci.*, 1956, 7, 2, p. 213–218.
- Jacot A. Les Phthiracaridae de Karl Ludwig Koch. — *Rev. Suisse Zool.*, 1936, 43, 6, p. 161–187.
- Jacot A. Reduction of spruce and fir litter by minute animale. — *J. Forest.*, 1939, 37, 8, p. 858–860.
- Jegen C. Die Bedeutung der Enchytraeiden für die Humusbildung. — *Landw. Jahrb. Schweiz.*, 1920, 34, S. 55–71.

- Jennings T.J., Barkman J.P. Food of slugs in mixed deciduous woodland. — *Oikos*, 1975, 26, 2, p. 211–221.
- Jensen V. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. — In: *Biology of plant litter decomposition*. London; New York, 1974, p. 69–104.
- Jensen T.F. A tentative energy budget for a summer population of *Arion ater* L.; (Gastropoda, Pulmonata). — *Natura Jutl.*, 1975, 18, p. 10–20.
- Jeuniaux C. Chitinase et bactéries chitinolytiques dans le tube digestif d'un cloporte (*Porcellio scaber* Latr.) (Isopoda, Oniscoidea). — *Arch. intern. physiol. et biochem.*, 1956, 54, 4, p. 583–586.
- Jørgensen C.B. *Biology of suspension feeding*. Oxford; London, 1966.
- Josens G. Etudes biologiques et écologiques des termites (Isoptera) de la savane de Lamto Pakobo (Côte d'Ivoire). These Doct. Etat. Bruxelles, 1972.
- Jura G. The alimentary canal of the *Tetradontophora bielaniensis* Waga (Collembola) and the regeneration of the mid-gut epithelium. — *Polsk. Pismo Entomol. Bull.*, 1958, 27, 7, p. 85–89.
- Kaarik A.A. Decomposition of wood. — In: *Biology of plant litter decomposition*. London; New York, 1974, p. 129–174.
- Kadam K. Studies on the physiology of digestion in Indian earwig *Labidura riparia* Pallas var. *inermis* Brunner. — *J. Zool. Soc. India*, 1968, 19, 1/2, p. 127–131.
- Karpachevsky L.O., Perel T.S., Bartsevich V.V. The role of *Bibionidae* larvae in decomposition of forest litter. — *Pedobiologia*, 1968, 8, 2, p. 146–149.
- Kerkut G.A., Taylor B.J.L. Effect of temperature on the spontaneous activity from the isolated ganglia of slug, cockroach and cryfish. — *Nature*, 1956, 178, p. 426.
- Kinne O. Growth, food intake and food conversion in a euryplax fish exposed to different temperatures and salinities. — *Physiol. Zool.*, 1960, 33, p. 4.
- Knight C.B., Angel R.A. A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola). — *Amer. Midl. Natur.*, 1967, 77, p. 510–516.
- Kowal N.E. Ingestion rate of a pine mite Oribatid mites. — *Amer. Midl. Natur.*, 1969, 81(2), p. 595–598.
- Kowal N.E., Crossley D.S. The ingestion rates of microarthropods in pine mite estimated with radioactive calcium. — *Ecology*, 1971, 52, 3, p. 444–452.
- Kozlov K.A. Ueber die Rolle der Bodenfauna bei der Anreicherung von Fermenten im Boden. — *Pedobiologia*, 1965, 5, 1/2, S. 140–144.
- Kozlovskaja L.S., Striganova B.R. Food, digestion and assimilation in desert woodlice and their relations to the soil microflora. — *Ecol. Bull.*, 1977, 25, p. 240–245.
- Krogerus R. Oekologische Studien nordische Moorarthropoden. — *Comment. biol. Soc. sci. Fenn.*, 1960, 21, 3, S. 1–239.
- Kubierna W. *Micropedology*. Iowa: Ames, 1938.
- Kühnelt W. *Bodenbiologie*. Wien, 1950.
- Kühnelt W. *Soil biology with special reference to the animal kingdom*. London, 1961.
- Laatsch W. Untersuchungen über die Bildung und Anreicherung von Humusstoffen. — *Ber. Landtechn.*, 1948, 4, S. 1–31.
- Langenbuch R. Beiträge zur Kenntnis der Biologie von *Agriotes lineatus* und *Agriotes obscurus* L. — *Z. angew. Entomol.*, 1932, 19, 1, S. 286–300.
- Laverack M.S. *The physiology of earthworms*. London, 1963.
- Lavett A. Les bactéries symbiotiques des flagellés termiticoles acas de *Joenia annectens*. — *C.r. Acad. sci.*, 1969, 286D, 10, p. 1414–1416.
- Lebrun P. *Ecologie et biocenotique de quelques peuplements d'Arthropodes edaphiques*. Bruxelles, 1971.
- Lee K.L. The significance of soil animals in organic matter decomposition and mineral cycling in tropical forest and savanna ecosystems. — *Proc. X Intern. Congr. Soil. Sci.*, Moscow, 1974, 3, p. 43–51.
- Lee K.L., Wood T.G. *Termites in soils*. London; New York, 1971a.
- Lee K.L., Wood T.G. Physical and chemical effects on soil of some Australian termites and their pedological significance. — *Pedobiologia*, 1971b, 11, 5, p. 376–409.
- Lindquist B. Untersuchungen über die Bedeutung einiger skandinavischer Regenwürmer für die Zersetzung der Laubstreu und für die Struktur des Mullbodens. — *Svensk. skogsvardsfor. tidskr.*, 1941, 39, S. 179–242.
- Lindquist B. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einigen Landmollusken für die Zersetzung der Waldstreu. — *Kgl. fisiogr. sällskapets*, 1941, 11, s. 1–13.
- Littlewood F. A surface sterilization technique used in feeding algae to *Oribatei*. — *Proc. Intern. Congr. Acarol.*, 1967, London, 1969, p. 53–56.
- Lophy J.P. *Oligochaetes*. — In: *Biology of plant litter decomposition*. London; New York, 1974, p. 467–488.
- Lunt H.A., Jacobson M.G.M. The chemical composition of earthworm casts. — *Soil Sci.*, 1944, 58, 5, p. 367–375.
- Luxton M. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. — *Pedobiologia*, 1972, 12, 6, p. 434–463.
- Lyford W.H. The palatability of freshly fallen forest tree leaves to millipedes. — *Ecology*, 1943, 24, p. 252–261.
- MacBrayer J.F. Exploitation of deciduous leaf litter by *Apheloria montana* (Diplopoda, Eurydesmidae). — *Pedobiologia*, 1973, 13, 2, p. 90–98.
- MacBrayer J.F. Contributions of Cryptozoa to a forest nutrient cycles. — In: *The role of Arthropods in forest ecosystems*. New York, 1977, p. 70–77.
- MacBrayer J.F., Reichle D.E. Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrates populations. — *Oikos*, 1971, 22, p. 381–388.
- MacCay C.M. The nutritional requirement of *Blatella germanica*. — *Physiol. Zool.*, 1938, 2, p. 89.
- Macfadyen A. The contribution of the microfauna to total soil metabolism. — In: *Soil organisms*. Amsterdam, 1963, p. 3–17.
- Maclaren A.D., Peterson G.H. *Biochemistry of soil*. New York, 1967.
- MacMillan J.H. Laboratory observations on the food preference of *Onychiurus armatus* (Tullb.) Gisin (Collembola, Onychiuridae). — *Rev. écol. et biol. sol.*, 1976, 13, 2, p. 353–364.
- Macnamara C. The food of Collembola. — *Canad. Entomol.*, 1924, 56, p. 99–104.
- Madge D.S. Preferred temperatures of land arthropods. — *Nature*, 1961, 190, 4770, p. 106–107.
- Madge D.S. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. — *Pedobiologia*, 1965, 5, 4, p. 243–288.
- Madge D.S. Litter disappearance in forest and savanna. — *Pedobiologia*, 1969, 9, 3, p. 288–299.
- Marcuzzi G. Experimental observations on the role of *Glomeris* spp. (Myriapoda, Diplopoda) in the process of humification of litter. — *Pedobiologia*, 1970, 10, 6, p. 401–406.
- Marcuzzi G., Turchetto L.M. Contribution to the knowledge of the digestive enzymes of some litter feeding animals. *Oligosaccharases*. — *Rev. écol. et biol. sol.*, 1976, 13, 3, p. 449–458.
- Marcuzzi G., Turchetto L.M. On lipases in litter feeding invertebrates. — *Pedobiologia*, 1977, 17, 2, p. 135–144.

- Mansour K., Mansour-Beck J. On the digestion of wood insects. - J. Exp. Biol., 1934, 2, p. 243-256.
- Marshall V.G., Kevan E.Mc. Preliminary observations on the biology of *Folsomia candida* Willem (Collembola, Isotomidae). - Canad. Entomol., 1962, 94, p. 575-586.
- Mason H. Reactions between quinones and proteins. - Nature, 1955, 175, p. 771-772.
- Mason C.F. Snail populations, beech litter production and the role of snails in litter decomposition. - Oecologia, 1970, 5, 5, p. 215-239.
- Mason C.F. Food, feeding rates and assimilation in woodland animals. - Oecologia, 1970, 4, 4, p. 358-375.
- Mason C.F. Mollusca. - In: Biology of plant litter decomposition. London; New York, 1974, p. 555-592.
- Massoud N.J. Importance des techniques pour l'étude du régime alimentaire des collemboles. - Rev. écol. et biol. sol., 1976, 13, 1, p. 147-153.
- Mauldin J.K., Rich N.M. Rearing two subterranean termites, *Reticulitermes flavipes* and *Coptotermes formosanus* on artificial diets. - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1975, 68, 3, p. 454-456.
- Meyer L. Experimenteller Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus- und Bodenbildung. - Z. Pflanzenern., Düng. und Bodenk., 1943, 29 (74), S. 119-139.
- Meyl A.N. Fadenwürmer (Nematoden). Einführung in die Kleinlebewelt. Stuttgart: Kosmos, 1961.
- Michael A.D. British Oribatidae. I. London, 1884.
- Mignolet R. Etude des relations entre la flore longique et quelques espèces d'Oribates (Acari). - In: Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol., Dijon, 1970). Paris, 1971, p. 153-162.
- Milne S. Ecology of Collembola. Thesis Ph. D. Univ. Glasgow, 1959.
- Milne S. Studies on the life histories of various species of Arthropleone (Collembola). - Proc. Roy. Entomol. Soc. London, 1960, A35, p. 133-140.
- Minderman G., Daniels L. Colonization of newly fallen leaves by microorganisms. - In: Progress in soil biology. Braunschweig, 1967, p. 3-9.
- Misra J.N. Physiology of digestion in termites. - Indian Forester, 1964, 90, 3, p. 131-136.
- Mitchell M.J., Parkinson D. Fungal feeding of oribatid mites (Acari, Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. - Ecology, 1976, 57, 2, p. 302-312.
- Müller P.E. Studien über die natürlichen Humusformen und deren Entwicklung auf Vegetation und Boden. Berlin, 1887.
- Müller G. Bodenbiologie. Jena, 1965.
- Müller G., Beyer R. Ueber Wechselbeziehungen zwischen mikroskopischen Bodenpilzen und fungifagen Bodentieren. - Zbl. Bakteriologie, etc., 1965, Abt. II, 119, S. 133-147.
- Murchie W.R. Biology of the *Oligochaeta Bimastus zeteki* (Lumbricidae) in Northern Michigan. - Amer. Midl. Natur., 1960, 64, p. 194-215.
- Murphy P.W. The biology of forest soils with special reference to the mesofauna or meiofauna. - J. Soil Sci., 1953, 4, p. 155-193.
- Murphy P.W. Ecology of the fauna of forest soils. - In: Soil zoology. London, 1955, p. 99-124.
- Myers R.F., Krusberg L.R. Organic substances discharged by plant parasitic nematodes. - Phytopathology, 1965, 55, p. 429-437.
- Naglitsch F. Ueber Veränderungen der Zusammensetzung der Mesofauna während der Rotte organischer Substanzen im Boden. - Pedobiologia, 1966, 5, 1/2, S. 50-64.
- Naglitsch F., Grabert D. Zu Fragen des biogenen Abbaues von Stroh unter kontrollierten Versuchsbedingungen. - Pedobiologia, 1968, 7, 4, S. 353-361.
- Naglitsch F., Matschke J. Untersuchungen über den Abbau organischer Substanzen im Boden. - Pedobiologia, 1970, 10, 2, S. 121-134.
- Needham A.E. Components of nitrogenous excreta in the earthworms *Lumbricus terrestris* L. and *Eisenia foetida* (Sav.). - J. Exp. Biol., 1957, 37, 4, p. 425-466.
- Nekrasova K.A., Kozłowska L.S., Domracheva L.I., Stina E.A. The influence of invertebrates on the development of algae. - Pedobiologia, 1976, 16, 3, p. 286-297.
- Newcomer W.S. Digestive carbohydrases of the woodlouse *Porcellio*. - Physiol. Zool., 1959, 29, p. 157-162.
- Newell R.C. Effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. - Nature, 1966, 212, p. 426-428.
- Newell P.F. Mollusca. - In: Soil biology. London, 1967, p. 413-433.
- Nel J.J.C., Hewitt P.H., Joubert L. The collection and utilisation of redgrass (*Themeda triandra* Forsk.) by laboratory colonies of the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen) and its relation to population density. - J. Entomol. Soc. S. Afr., 1970, 33, p. 331-340.
- Nicholson P.B., Bockock K.L., Heal O.W. Studies on the decomposition of the faecal pellets of a millipede *Glomeris marginata* (Villers). - J. Ecol., 1966, 54, p. 755-766.
- Nielsen C.O. Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes. - Natura jut., 1949, 2, p. 1-131.
- Nielsen C.O. Studies on the Enchytraeidae. 2. Field studies. - Natura Jutl., 1955, 4, p. 1-58.
- Nielsen C.O. Carbohydrases in soil and litter invertebrates. - Oikos, 1962, 13, 2, p. 200-215.
- Nielsen C.O. Nematoda. - In: Soil biology. London, 1967, p. 197-211.
- Noirot C., Noirot-Timothee C. The digestive system. - In: Biology of termites. New York; London, 1969, 1, p. 49-88.
- Nordberg S. Biologisch-oekologische Untersuchungen über die Vögelnicolen. - Acta zool. fenn., 1936, 21, S. 3-168.
- Nordström S. Growth and sexual development of Lumbricids in Southern Sweden. - Oikos, 1976, 27, 3, p. 476-482.
- Nykvist N. Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. - Stud. Forest. Suecica, 1963, 3, p. 1-29.
- O'Connor F.B. An ecological study of the enchytraeid worms from coniferous forest soil. - Oikos, 1957, 8, p. 161-199.
- O'Connor F.B. The Enchytraeidae. - In: Soil biology. London, 1967, p. 213-257.
- Odum E.P. Fundamentals of ecology. Philadelphia, 1971.
- Odum W.E. Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*. - In: Marine food chains. Edinburgh, 1970, p. 222-240.
- Pallant D. The food of the grey field slug (*Agriolimax reticulatus* Müller) in woodland. - J. Anim. Ecol., 1969, 38, 1/3, p. 391-397.
- Pande J.D., Berthet P. Studies on the food and feeding habits of soil oribatid in a black pine plantation. - Oecologia, 1973, 12, p. 413-426.
- Paris O.N., Sikora A. Radiotracer demonstration of isopod herbivory. - Ecology, 1965, 46, p. 729-734.
- Parker J.R. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* Saussure and *Camnula pellucida* Studder (Orthoptera). - Bull. Univ. Montana, 1930, 233, p. 2.

- Parkin E.A. The digestive enzymes of some woodboring beetle larvae. — J. Exp. Biol., 1940, 17, 4, p. 354–377.
- Parle J.N. Microorganisms in the intestines of earthworms. — J. Gen. Microbiol., 1963, 31, p. 1–11.
- Peachey J.E. Studies on the Enchytraeidae (Oligochaeta) of moorland soil. — Pedobiologia, 1963, 2, 2, p. 81–95.
- Perel T.S., Karpachevsky L.O., Jegorova S.V. Experimente zur Untersuchung des Einflusses von Regenwürmern auf die Streuschicht und den Humushorizont von Waldböden. — Pedobiologia, 1966, 6, 3/4, S. 269–276.
- Perel T.S., Karpachevsky L.O., Jegorova S.V. The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest leaf-litter. — Pedobiologia, 1971, 11, 1, p. 66–70.
- Petersen H. Nutritional biology of Collembola and its ecological significance. — Entomol. medd., 1971, 39, p. 97–118.
- Petrusewicz K. Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. — In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warsaw, 1967, p. 17–49.
- Petrusewicz K., Macfadyen A. Productivity of terrestrial animals. I.B.P. Handbook 13, Oxford, 1970.
- Pearce T.G. The calcium relations of selected Lumbricidae. — J. Anim. Ecol., 1972, 41, p. 167–188.
- Phillipson J. Studies on the bioenergetics of woodland Diplopoda. — In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warsaw, 1967, p. 679–686.
- Pomeroy D.E. Dormancy in the snail *Helicella virgata* (Pulmonata, Helicidae). — Austral. J. Zool., 1968, 18, 5, p. 857–869.
- Pomeroy D.E. Some aspects of the ecology of land snail *Helicella virgata* in South Australia. — Austral. J. Zool., 1969, 19, 3, p. 495–514.
- Poole T.B. Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. — Proc. Zool. Soc. London, 1959, 132, p. 71–82.
- Potts R.C., Hewitt P.H. The digestion of intestinal bacteria and cellulase activity in the harvester termite *Trinervitermes trinervoides* (Nasutitermitidae). — Insect. Soc., 1973, 20, p. 215–220.
- Priesner E. Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei der Larve von *Tipula maxima*. — Pedobiologia, 1961, 1, 1, p. 25–37.
- Pryor M.E. Some environmental features of Hallett station Antarctica with special reference to soil arthropods. — Pacif. Insects, 1962, 4, p. 681–728.
- Phillipson J. A contribution to the feeding biology of *Mitopus morio* (F) (Phalangidae). — J. Anim. Ecol., 1960, 29, p. 35–43.
- Radu V.C., Tomescu N., Racovita L., Imreh S. Radioisotope researches concerning the feeding and the assimilation of <sup>45</sup>Ca in terrestrial isopods. — Pedobiologia, 1971, 11, 4, p. 296–303.
- Radu V., Tomescu N. Quantitative-ökologische Untersuchungen an Landisopoden. — Pedobiologia, 1976, 16, 1, S. 36–43.
- Rajski A. Nutritional relations in moss-mites (Acari, Oribatei). — In: Problems of acarology. Warsaw, 1966, p. 237–248.
- Ramann E. Die von Postischen Arbeiten über Schlamm, Moor, Torf und Humus. — Landwirtsch. Jahrb., 1888, 17, S. 405.
- Raw F. Arthropoda. — In: Soil biology. London, 1967, p. 323–362.
- Reese E., Siu G., Levinson H. The biological degradation of soluble cellulose derivatives and its relationship to the mechanism of cellulose hydrolysis. — J. Bacteriol., 1950, 59, 4, p. 485.
- Reichle E.D. Radioisotope turnover and energy flow in terrestrial isopod population. — Ecology, 1967, 48, 3, p. 351–360.
- Reichle E.D. Relation of body size to food intake, oxygen consumption and trace element metabolism in forest floor arthropoda. — Ecology, 1968, 49, p. 540–542.
- Reves V.G., Tiedje J.M. Ecology of the gut microbiota of *Tracheoniscus rathkei* (Crustacea, Isopoda). — Pedobiologia, 1976, 16, 1, p. 67–74.
- Riha G. Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. — Zool. Jahrb., 1951, Abt. Syst., 80, S. 407–450.
- Ripper W. Zur Frage des Celluloseabbaues bei der Holzverdauung xylophager Insektenlarven. — Z. vergl. Physiol., 1930, 13, S. 312–333.
- Ritcher P.O. Biology of Scarabaeidae. — Ann. Rev. Entomol., 1958, 3, p. 311–334.
- Roberts M.J. The feeding habits of higher Dipteran larvae. — Entomologist, 1969, 5, p. 99–106.
- Rockett C.L. Oribatid mites as predators of soil nematodes. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1966, 50, p. 669–671.
- Rodriguez J.G. Nutritional studies in the Acarina. — Acarologia, 1964, 6, p. 324–337.
- Roessler M.E. Ernährungsbiologische Untersuchungen an Scarabaeidenlarven (*Oryctes nasicornis* L., *Melolontha melolontha* L.). — J. Insect. Physiol., 1961, 6, p. 62–80.
- Rohde C.J. Studien on the biologies of two mite species, predator and prey, including some effects of gamma radiation on selected developmental stages. — Ecology, 1955, 40, p. 572–579.
- Rommel L.G. An example of Myriapods as mull formers. — Ecology, 1935, 16, p. 67–71.
- Rothstein M. Nematode biochemistry. III. Excretion products. — Comp. Biochem. and Physiol., 1963, 9, 1, p. 51–59.
- Ruśicki M., Luczak W. Structural changes in the alimentary tract of the larvae *Pycnoscelus surinamensis* L. (Blattidae) fed different diets. — Zool. polon., 1966, 1, p. 65–81.
- Rühm W. Die Nematoden der Ipiden. — Parasitol. Schrift., Jena, 1956, 6, S. 1–437.
- Rusek J. Bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. — Pedobiologia, 1975, 15, 4, S. 299–308.
- Saito T. Microbiological decomposition of beech litter. — Ecol. Rev., 1956, 14, 2, p. 141–147.
- Satchell J.E. Some aspects of earthworm ecology. — In: Soil zoology. London, 1955, p. 180–201.
- Satchell J.E. Lumbricidae. — In: Soil biology. London, 1967, p. 259–322.
- Satchell J.E., Lowe D.G. Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris* L. — In: Progress in soil biology. Braunschweig, 1967, p. 102–120.
- Schaller F. Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere Collembolen. — Zool. Jahrb., 1950, Abt. Syst., 78, S. 506–525.
- Schaerfenberg B. Untersuchungen über die Bedeutung der Enchytraeiden als Humusbildner und Nematodenfeinde. — Z. Pflanzenern. und Schutz, 1950, 57, S. 183–191.
- Schönborn W. Untersuchungen über die Ernährung bodenbewohnender Testaceen. — Pedobiologia, 1965, 5, 3, S. 205–210.
- Schremmer F. Die Mundteile der Brachycerenlarven und Kopfbau der Larve von *Stratiomyia chaemalaeni* L. — Österr. Zool. Z., 1951, 111, 3/4, S. 326–397.
- Schremmer F. Bibiolarven als Verarbeiter von Nadelstreu. Ein Beitrag zur Ökologie der Bibionidae (Diptera). — Anz. Schädlingsk., 1958, 31, 10, S. 151–153.
- Schulte G. Zur Nahrungsbilogie der terrestrischen und marinen Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei). — Pedobiologia, 1976, 16, 5, S. 332–352.
- Schuster R. Der Anteil der Oribatiden in den Zersetzungs Vorgängen im Boden. — Z. Morph. und Oekol. Tiere, 1956, 45, S. 1–33.

- Seguy E. Introduction à l'étude biologique et morphologique des insectes diptères. Rio de Janeiro, 1955.
- Seifert G. Die Tausendfüßler (Diplopoda): Die neue Brehm-Buch. Jena, 1961.
- Seifert K. Die chemische Veränderung der Holzzellwand-Komponenten unter dem Einfluss pflanzlicher und tierischer Schädlinge. – 4. Mitt. Holzforsch., 1962, 16, 1, S. 61–168.
- Seifert K., Becker G. Die chemische Abbau von Laub- und Nadelholzarten durch verschiedenen Termiten. Holzforschung, 1965, 19, 1, S. 105–111.
- Senglbusch H.C. Zuchtversuche mit Oribatiden (Acarina). – Naturwissenschaften, 1958, Jg. 45, 20, S. 498–499.
- Sharma G.D., Kevan E.Mc. Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. – Pedobiologia, 1963a, 3, 1, p. 34–47.
- Sharma G.D., Kevan E.Mc. Observations on *Folsomia similis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. – Pedobiologia, 1963b, 3, 1, p. 48–61.
- Sharma G.D., Kevan E.Mc. Observations on *Pseudosinella petterseni* and *Pseudosinella alba* (Collembola, Entomobryidae) in Eastern Canada. – Pedobiologia, 1963c, 3, 1, p. 62–74.
- Shereef G.M. Observations on the feeding, reproduction and faeces obtained from oribatids fed on different species of *Penicillium* and *Aspergillus*. – In: Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol. Dijon, 1970). Paris, 1971, p. 163–176.
- Shachak M., Chapman E.A., Steinberger Y. Feeding, energy flow and soil turnover in the desert isopod *Hemilepistus rearmus*. – Oecologia, 1976, 24, 1, p. 57–69.
- Sauerlandt W., Marzusch-Trappman M., Tietjen C. Der Einfluss der Häufigkeit der organischen Düngung auf den Gehalt des Bodens an organisch gebundenen Kohlenstoff unter besonderer Berücksichtigung der Keimdichte und der Enchytraeiden. – Z. Pflanzenem. etc., 1961, 92 (137), 2, S. 134–147.
- Simroth H. Die Entstehung der Landtiere. Leipzig, 1891.
- Smith B.J. Life history and biology of a snail. – Victorian Natur., 1976, 93, 5, p. 185–188.
- Snider R.J. Dietary influence on the growth and fecundity of *Onychiurus justii* (Denis) (Onychiuridae). – In: Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol., Dijon, 1970). Paris, 1971, p. 223–232.
- Soudek S. Fauna lesni hrabanki. – Bull. Ecol., 1928, 8, s. 1–28.
- Speyer W. Die Ernährungsmodifikationen der Organismen. – Beitr. Tierk., Braunschweig, 1924, S. 15–20.
- Springett J.A. The distribution and life histories of some moorland Enchytraeidae (Oligochaeta). – J. Anim. Ecol., 1970, 39, p. 725–735.
- Stephenson J.L. The Oligochaeta. Oxford, 1930.
- Stöckli A. Studien über den Einfluss der Regenwürmer auf die Beschaffenheit des Bodens. – Landw. Jahrb. Schweiz., 1928, 42, 1, S. 1–121.
- Stöckli A. Der Einfluss der Mikroflora und Fauna auf die Beschaffenheit des Bodens. – Z. Pflanzenem. etc., 1949, 45, S. 41–53.
- Stöckli A. Studien über Bodennematoden mit besonderer Berücksichtigung des Nematodengehaltes von Wald-, Grünland- und Ackerbaulich genutzten Boden. – Z. Pflanzenem. etc., 1952, 59 (104), 2, S. 97–139.
- Stöckli A. Die Regenwürmer in landwirtschaftlich genutzten Böden des schweizerischen Mittellandes. – Landw. Jahrb. Schweiz., 1958, 7, 6, S. 699–725.
- Stout J.D., Tate K.R., Mollloy L.F. Decomposition processes in New Zealand soils with particular respect to rates and pathways of plant degradation. – In: Role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Oxford; London, 1976, p. 97–144.
- Strenzke K. Die Arthropodensukzession im Strandwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen. – Pedobiologia, 1963, 3, 2/3, S. 95–141.
- Striganova B.R. Ueber die Zersetzung von überwinterter Laubstreu durch Tausendfüßler und Landisopoden. – Pedobiologia, 1967, 7, 2/3, S. 125–134.
- Striganova B.R. Significance of Diplopod activity in leaf litter decomposition. – In: Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol., Dijon, 1970). Paris, 1971, p. 409–415.
- Striganova B.R. Effect of temperature on the feeding activity of *Sarmatiulus kessleri* (Diplopoda). – Oikos, 1972, 23, 2, p. 197–199.
- Striganova B.R. Dispersion patterns of diplopods and their activity in the litter decomposition in the Carpathian foothills. – In: Progress in soil zoology. Praha, 1975, p. 167–173.
- Striganova B.R., Valiachmedov B.V. Beteiligung bodenbewohnender Saprophagen an der Zersetzung der Laubstreu in Pistazienwäldern. – Pedobiologia, 1976, 16, 2, S. 219–227.
- Szabo I., Bortfay I., Marton M. The role and importance of the larvae of *St. Mark's fly* in the formation of a rendzina soil. – In: Progress in soil biology. Braunschweig, 1967, p. 175–189.
- Tarman K. Anatomy, histology of oribatid gut and their digestion. – Bioloski, 1968, 16, p. 67–76.
- Thiele H.U. Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten von Kalkgehalt des Standortes (mit besonderer Berücksichtigung der Diplopoden). – Angew. Entomol., 1959, 44, S. 1–21.
- Törn E. Ueber den Verlauf der Zelluloserotte unter biotisch verschiedenen Versuchsbedingungen. – Pedobiologia, 1966, 6, 3/4, S. 226–237, 288–292.
- Törn E. Beispiele für indirekte Einflüsse von Bodentieren auf die Rotte von Zellulose. – Pedobiologia, 1967, 7, 2/3, S. 220–227.
- Tracey M.V. Cellulase and chitinase of earthworms. – Nature, 1951, 167, p. 776.
- Tracey M.V. Cellulase and chitinase in plant nematodes. – Nematologia, 1958, 3, p. 179–183.
- Trappnell C.G., Friend M.T., Chamberlain G.T., Birch H.F. The effects of fire and termites on a Zambian woodland soil. – J. Ecol., 1976, 64, 2, p. 577–588.
- Travé J. Ecologie et biologie des Oribatides (Acarines) saxicoles et arboricoles. – Vie et milieu, 1963, Suppl. 14, p. 1–267.
- Tercafs R.R., Jeuniaux C. Comparaison entre les individus épigés et cavemicoles de l'espèce *Oxychilus cellarius* Müll. (Mollusque, Gastropode, Troglophile) au point de vue de la teneur en chitine du tube digestif et de l'hépatopancréas. – Arch. intern. physiol. et biochem., 1961, 69, p. 364–368.
- Turček F.J. Detritus consumption and some ecological remarks of the earwigs *Anechura bipunctata* (Fabr.) and *Chelidurella acanthopygia* (Géné) in matgrass pastures. – Biologia (ČSSR), 29, 8, p. 631–635.
- Twinn D.C. Nematodes. – In: Biology of plant litter decomposition. London; New York, 1974, p. 421–466.
- Van Rhee J.A. Earthworm activities and the breakdown of organic matter in agricultural soils. – In: Soil organisms. Amsterdam, 1963, p. 55–59.
- Vaternalm T. Zur Ernährung und Verdauung unserer einheimischer Geotrupenarten. – Z. Wiss. Insekt. Biol., 1924, 30, 1, p. 20–27.
- Verhoeff K.W. Diplopoda. – In: Bronn's Klassen und Ordnungen der Tierreichs. 1928, 5, p. 1–1072.
- Waid J.S. Decomposition of roots. – In: Biology of plant litter decomposition. London; New York, 1974, p. 175–211.
- Wallwork J. Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. – Oikos, 1958, 9, 2, p. 260–271.

- Wallwork J. Observations on the behaviour of some oribatid mites in experimentally controlled temperature gradients. — Proc. Zool. Soc., London, 1960, 135, p. 619–629.
- Wallwork J. Acari. — In: Soil biology. London, 1967, p. 363–395.
- Wallwork J. Ecology of soil animals. London, 1970.
- Wallwork J. Dispersion and diversity of soil fauna. London, 1976.
- Walter H. Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Funktionsmorphologie der stechend-saugenden Mundwerkzeugen der Collembolen. — Zool. Jahrb. Abt. 2, 1963, 81, S. 27–100.
- Wasilewska L. Klasyfikacja troficzna nicieni glebowych i roslinnych. — Wiad. ecol., 1971, 17, p. 379–388.
- Waters R.A.S. Numbers and weights of earthworms under a highly productive pasture. — N.Z. J. Sci. Technol., 1955, 36 (A), p. 516–525.
- Webb N.R., Elmes G.W. Energy budget for adult *Steganacarus magnus* (Acari). — Oikos, 1972, 23, 3, p. 359–365.
- Welte E. Zur Konzentrationsmessung von Humussäuren. — Z. Pflanzenern. etc., 1956, 74, 3, S. 43–51.
- Werner E. Die Ernährung der Larve von *Potosia cuprea*. — Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1926, 6, S. 150–206.
- White T.C.R. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. — Oecologia, 1978, 33, 1, p. 71–86.
- Whitehead D., Brunet P., Kent P. Specificity in vitro a phenoloxylase system from *Periplaneta americana*. — Nature, 1960, 185, p. 610.
- Wiedemann J.F. Die Zellulose Verdauung bei Lamellicomierlarven. — Z. Morphol. und Oekol. Tiere, 1930, 19, S. 229–258.
- Wieser W. Die Beziehungen zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. — Ark. Zool., 1953, 4, 26, S. 439–484.
- Wieser W. Untersuchungen über die Ernährung und den Gesamtstoffwechsel von *Porcellio scaber* Latr. — Pedobiologia, 1965, 2, 4, S. 304–331.
- Wieser W. Copper and the role of isopods in degradation of organic. — Science, 1966, 153, p. 67–69.
- Wigglesworth V.B. Digestion in the cockroach. — Biochem. J., 1927, 21, p. 791–811.
- Wilcke D.E. Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden. — Z. Morphol. und Oekol. Tiere, 1953, 41, 4, S. 372–385.
- Williamson P., Cameron R.A.D. Natural diet of the landsnail *Cepaea nemoralis*. — Oikos, 1976, 27, 3, p. 493–500.
- Witkamp M., Ausmus B.S. Processes of decomposition and nutrient transfer in forest systems. — In: Role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Oxford; London, 1976, p. 375–396.
- Witkamp M., Crossley D.A. The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter. — Pedobiologia, 1966, 6, 3, p. 293–303.
- Wittich W. Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit starker Regenwurm-tätigkeit. — Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen, 1953, 9, S. 1–3.
- Wittich W. Bedeutung einer leistungsfähigen Regenwurmfauuna unter Nadelwald für Streuzersetzung, Humusbildung und allgemeine Bodendynamik. — Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen, 1963, 30, S. 3–60.
- Wood T.G. The role of termites (Isoptera) in decomposition processes. — In: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Oxford; London, 1976, p. 145–168.
- Woodring J.P. The nutrition and biology of saprophytic Sarcotifomes. — Adv. Acarol., 1963, 1, p. 89–111.
- Woodring J.P., Cook E.F. The biology of *Ceratozetes cisalpinus*, *Schelorbates laevigatus* and *Oppia neerlandica* (Oribatei) with a description of all stages. — Acarologia, 1962, 4, p. 101–137.
- Wooten R.C., Crawford C.S. Food, ingestion rates and assimilation in the desert millipede. — Oecologia, 1975, 20, 3, p. 231–236.
- Yeates G.W. Studies on nematodes from dune sands. 9. Quantitative comparison of the nematode faunas of six localities. — N.Z. J. Sci., 1967, 10, p. 927–948.
- Yeates G.W. Predation by *Monochoides potohikus* (Nematoda, Diplogasteridae) in laboratory culture. — Nematologia, 1969, 15, 1, p. 1–9.
- Yeates G.W. Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes. — Pedobiologia, 1971, 11, 2, p. 173–179.
- Yokoe J., Yasumasu I. The distribution of cellulose in invertebrates. — Comp. Biochem. and Physiol., 1964, 13, 4, p. 323–338.
- Yongé C. Feeding mechanism in the invertebrates. — Biol. Rev., 1928, 111, p. 21–76.
- York H. Stoffwechselbesonderheiten und Aktivitätsperiodik bei *Helleria brevicornis* (Crustacea, Isopoda). — Pedobiologia, 1973, 13, 3, S. 214–226.
- Zajonc I. Participation des Lumbrics (Lumbricidae) dans la liberation des elements minéraux des feuilles mortes d'une forêt de hêtres et de chênes. — In: Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol. Dijon, 1970). Paris, 1971, p. 387–396.
- Zachariae G. Was leisten die Collembolen für den Waldhumus? — In: Soil organisms, Amsterdam, 1963, S. 109–124.
- Zachariae G. Welche Bedeutung haben Enchytraeiden im Waldboden. — In: Soil micromorphology. Amsterdam, 1964, S. 57–68.
- Zachariae G. Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. — Forstwiss. Forsch., Hamburg, 1965, 20, S. 1–60.
- Zachariae G. Die Streuzersetzung im Köhlgartengebiet. — In: Progress in soil biology. Braunschweig, 1967, S. 490–506.
- Zinkler D. Carbohydrases streubewohnender Collembolen und Oribatiden. — In: Organismes du sol et production primaire (IV Colloq. Pedobiol. Dijon, 1970). Paris, 1971, p. 329–336.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
ВВЕДЕНИЕ . . . . .	5
Глава 1	
САПРОФАГИЯ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ . . . . .	8
Глава 2	
ПИЩЕВЫЕ РЕСУРСЫ САПРОФАГОВ . . . . .	15
Глава 3	
ОБЗОР ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ОСНОВНЫХ ГРУПП БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-САПРОФАГОВ В ПОЧВЕ . . . . .	29
Глава 4	
ОСОБЕННОСТИ ДЕТРИТНОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ В ПОЧВЕ . . . . .	128
Глава 5	
КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ ПОЧВЕННЫХ САПРОФАГОВ . . . . .	139
Глава 6	
ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА АКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ САПРОФАГОВ . . . . .	166
Глава 7	
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ УРОВЕНЬ ТРОФИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ САПРОФАГОВ . . . . .	179
Глава 8	
ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕРАБОТКИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В КИШЕЧНИКЕ САПРОФАГОВ . . . . .	191
ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Функциональные особенности комплексов сапрофагов в почвах разных природных зон . . . . .	208
ЛИТЕРАТУРА . . . . .	217

**Бэлла Рафаиловна Стриганова**  
**ПИТАНИЕ ПОЧВЕННЫХ САПРОФАГОВ**

*Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова Академии наук СССР*

Редактор издательства *Э.А. Вишнякова*. Художественный редактор *Н.Н. Власик*  
 Технические редакторы *Т.М. Нагишкина, И.И. Джиоева*

ИБ № 16225

Подписано к печати 23.01.80. Т-02430. Формат 60x90 1/16  
 Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл.печ.л. 15,3. Уч.-издл. 17,4  
 Тираж 950 экз. Тип. зак. 931. Цена 2р. 70 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90;  
 Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",  
 199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

Список исправлений и опечаток

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
44	8 сл.	реактив-	неактив-
81	23 сл.	колодцах	колодах
129	4 сл.	целях	цепях

Зак. 931. Б.Р. Стриганова