

УДК 591.524.21

СУКЦЕССИИ НАСЕЛЕНИЯ ЖУКОВ СТАФИЛИНИД В ХОДЕ ЕВТРОФНОЙ ГИДРОСЕРИИ В ПОДМОСКОВЬЕ

А. Л. Тихомирова

Методом послойных почвенных раскопок изучена смена населения стафилинид (*Coeloptera*, *Staphylinidae*), обитающих в почве и подстилке, в растительных ассоциациях — последовательных стадиях зарастания евтрофных болот в Приокско-Тerrasном заповеднике. В ходе евтрофной гидросерии закономерно изменяются видовой состав, биомасса и численность стафилинид, ряд видов является количественными или качественными индикаторами отдельных стадий или их групп, специфичность населения, очень значительная на ранних стадиях, закономерно уменьшается к климаксу.

Задачей настоящей работы было проследить изменения в населении жуков стафилинид (в видовом составе, численности и биомассе) в последовательном ряду растительных ассоциаций, сменяющих друг друга в ходе экогенетической сукцессии (Разумовский, Киселева, 1979) при зарастании евтрофных болот на иллювиально-гумусных почвах в условиях южного Подмосковья.

Исследования проводились в 1976 г. в Приокско-Тerrasном заповеднике Московской области в поймах лесных речек Таденки и Поинковки. Стафилинид учитывали методом послойных почвенных раскопок с разборкой подстилки и гумуса на ситах-мешках. В каждой ассоциации взято по 16 проб площадью 0,0625 м² в два срока: в июне и августе. Пробы размещались строго в пределах участков чистых ассоциаций, предварительно ооконтуренных по фактическому распределению растений-индикаторов, поскольку более общепринятые пробные площади правильной формы всегда содержат пестрый комплекс мелких фрагментов разных ассоциаций, маскирующих фактическую дискретность живого покрова. Это создает при случайном взятии проб ложное впечатление континуума в распределении растительности (Киселева и др., 1969). Участки чистых ассоциаций (по два-три для каждой из них) намеренно выбирались топографически удаленными друг от друга и в окружении разных ассоциаций, чтобы проверить степень влияния граничного эффекта, т. е. выяснить, какую часть населения каждого участка составляют виды, заходящие из соседних ассоциаций. Забегая вперед, можно сказать, что граничный эффект для стафилинид оказался очень незначительным. Растительные ассоциации — последовательные стадии евтрофной гидросерии от пионерной стадии до климакса — выделены согласно сукцессионной схеме Московского ботанико-географического района (Киселева, Разумовский, 1963; Водолазская и др., 1975; Разумовский, Киселева, 1979), далее приводятся их краткие описания. Данные о влажности и кислотности почвы и подстилки приведены в таблице.

Первая из изученных стадий зарастания евтрофных болот — ассоциация камыша *Scirpus silvaticus* (+*Juncus effusus*), значительную часть года заливаемая, располагается непосредственно по краю текущей воды, полностью насыщающей все горизонты и определяющей их нейтральную или слабощелочную реакцию. Для нее характерны отсутствие подстилки и незначительное проективное покрытие растительностью, что оставляет поверхность почвы доступной прямой солнечной радиации, а также мощный слой евтрофного тонкозернистого торфа, который накоплен преимущественно в результате перетолжения органики текущей водой и слабо разлагается из-за постоянного заливания.

Следующая стадия — ассоциация таволги *Filipendula ulmaria* (+*Equisetum palustre*, *Cirsium palustre*, *Parnassia palustris*), кратковременно заливаемая, также со слабощелочной реакцией. Поверхность почвы покрыта мелкими мхами и тонким слоем быстро разлагающихся растительных остатков. Слой торфа (той же структуры) тоньше (10—15 см),

происходит его интенсивное разложение, с чем связано снижение весового процента воды в нижних горизонтах, хотя насыщение их водой по-прежнему полное.

Ассоциация гравилата *Geum rivale* (+*Festuca gigantea*, *Valeriana exaltata*, *Thalictrum lucidum*, *Trollius europaeus*), как и обе предыдущие, еще лишена древесной растительности, внешне, по виду почвенного профиля, напоминает предыдущую, но характеризуется дальнейшим снижением количества воды во всех горизонтах, на глубине 20 см прибли-

Влажность и кислотность водной вытяжки подстилки и верхних слоев почвы в растительных ассоциациях — последовательных стадиях зарастания евтрофных болот

Слой, глубина	Растительные ассоциации							Дубрава	
	Камыш	Таволга	Гравилат	Ольшаник перелесковый	Осинник ландышевый	Ельник майниковый	Дубрава		
							молодая	зрелая	
Влажность, в % от сухого веса									
Подстилка . . .	112,8	106,5	95,9	113,3	121,5	130,2	151,9	134,5	
Почва, 3 см . . .	88,1	77,0	61,9	53,8	21,2	13,9	13,3	16,6	
» 20 см . . .	66,0	52,4	39,5	24,5	6,3	4,7	4,9	4,6	
Кислотность водной вытяжки									
Подстилка . . .	7,69	7,65	6,76	7,28	5,77	5,24	5,98	6,85	
Почва, 10 см . . .	6,81	7,05	6,46	7,05	5,22	5,00	5,06	5,41	
» 20 см . . .	6,83	6,73	6,53	6,74	6,03	5,32	5,54	5,65	
» 45 см . . .	7,43	7,45	6,57	6,91	5,95	5,16	5,89	6,18	
» 90 см . . .	7,31	7,93	6,52	7,40	6,27	5,44	7,29	7,10	

жающегося к нормальной влагоемкости минеральной части почвы. Подстилка и моховой покров развиты немного сильнее, чем на предыдущей стадии.

Следующая стадия — ассоциация ольшанника перелескового *Alnus glutinosa* — *Mercurialis perennis* (+*Stellaria holostea*), характеризуется появлением древостоя из черной ольхи (которая здесь замещает основной вид — эдификатор стадии — серую ольху, отсутствующую в заповеднике). С этим связано увеличение затенения и появление довольно толстой (1—2 см) подстилки, преимущественно состоящей из мелких обломков веточек и коры (листовой опад здесь очень быстро разлагается из-за обилия сапрофагов — дождевых червей, мокриц и кивсяков). Слой торфа, в значительной мере образующийся уже за счет растительного опада (поскольку органическое вещество, отложенное водой, к этой стадии в основном перерабатывается), уменьшается до 5—8 см, но горизонт А₁ еще сильно оторфован. Влажность почвы достаточно высокая, однако в минеральном слое уже заметно ниже его максимальной влагоемкости.

Ельник майниковый *Picea abies* — *Majanthemum bifolium* (+*Trientalis europaeus*, *Ryugola rotundifolia*) — коренная ассоциация последней стадии евтрофной гидросерии, непосредственно предшествующая климаксовому состоянию. Характеризуется развитием хвойной подстилки и волокнистого гумуса, слабокислой реакцией подстилки и почвы, обуславливающей развитие подзолистого горизонта, полным разложением болотного торфа и резким падением увлажнения почвы.

Осинник ландышевый *Populus tremula* — *Convallaria majalis* (+*Ranunculus acris*, *Hylocomium splendens*) — производная ассоциация, непосредственно предшествующая ельнику майниковому в демулационной сукцессии, т. е. в ряду ассоциаций, сменяющих друг друга после сведе-

ния древостоя коренной ассоциации в результате рубки или верхового пожара. Сходна с коренной ассоциацией, отличаясь иной структурой опада, несколько менее кислой реакцией (что не препятствует существованию сильно выраженного, как и в ельнике, подзолистого горизонта) и немного большим увлажнением почвы.

Климаксовая дубрава изучалась в двух вариантах. Первый из них — участки молодой дубравы, лишь недавно достигшие климаксового состояния и еще не полностью занятые медленно расселяющимся видо-эпификатором коренной ассоциации климакса — осокой волосистой, которую временно заменяют виды производных ассоциаций — *Carex digitata*, *Luzula pilosa*, *Calamagrostis arundinacea*. Характеризуется наличием довольно толстой дубовой подстилки с выраженным подгоризонтом F и незначительным количеством волокнистого гумуса, темным, интенсивно окрашенным перегнойно-аккумулятивным горизонтом, достаточно резко переходящим на глубине около 10 см в горизонт A₂B (дерново-скрытоподзолистая почва). Кислотность почвы уменьшается по сравнению с предыдущей стадией — ельником майниковым, влажность сохраняется на том же уровне.

Второй вариант — участки зрелой дубравы с орешником и сплошным покровом из *Carex pilosa*. Большая часть опада разлагается в течение года, так что в подстилке почти отсутствуют подгоризонт IF и волокнистый гумус. Почвенный профиль четкий, хорошо сформированный, по определению соответствует серой лесной почве; pH около 6, что в данных условиях соответствует климаксовому состоянию и оптимально для хозяйственно используемых почв; влажность во всех слоях умеренная, существенно не отличается ни от предыдущей стадии, ни от молодых дубрав.

Таким образом, в ходе сукцессии болотная растительность сменяется лесной, увеличивается затенение поверхности почвы. Евтрофный торф постепенно сменяется четким почвенным профилем, уменьшается влажность почвы (влажность подстилки в год исследований была везде максимальной из-за постоянных дождей). Влияние слабощелочной реакции грунтовых вод постепенно подавляется кислой реакцией производимых лесными ценозами гумусовых веществ. Закисление почвы сопровождается развитием подзолистого горизонта, в климаксе оно сменяется постепенной нейтрализацией, связанной с появлением менее кислого опада и улучшением условий его разложения.

Распределение стафилинид по изученным ассоциациям показано на рис. 1, где перечислены все виды, отмеченные при учетах больше одного раза (личинки, точно не определенные, приведены только при указании общей численности и биомассы — рис. 2). При небольшой общей площади учетов (1 м²) в каждой ассоциации все эти виды стафилинид могут рассматриваться как обычные и фоновые, что подтверждается нашими многолетними наблюдениями в заповеднике и других районах Московской области. Судя по результатам предыдущих почвенно-зоологических исследований на стандартных пробных площадях без детальной привязки к чистым растительным ассоциациям, почти все эти виды обычно считаются эвритопными, т. е. встречаются в пределах пробных площадей с различными доминирующими видами древесной и травянистой растительности (в разных типах леса). В исследованных до сих пор случаях они не показывают определенной связи с градиентом какого-либо отдельно взятого фактора (например, влажности, определяемой визуально или непосредственно в момент учета). Однако изменение интегрированного показателя влажности, минерального богатства, аэрации, химизма и соотношения скоростей накопления и разложения органического вещества, которое происходит в ходе сукцессии и обуславливает про-

израстание на каждой стадии определенной растительной ассоциации, оказало решающее влияние и на распределение этих видов стафилинид (хотя в большинстве своем они слабо зависят от почвы — это неспецифические хищники, не прокладывающие ходов, а передвигающиеся по естественным скважинам субстрата, избегая тесного контакта с их стенками).

Как видно из рис. 1, на котором интенсивность окраски прямоугольников выражает численность на 1 м^2 в баллах согласно логарифмической шкале А. А. Любищева (1958), почти нет видов, безразличных к этому интегрированному показателю. Только один вид *Sipalia circellaris*, обитатель мелких скважин в глубоких слоях подстилки или поверхностных слоях почвы, был встречен во всех изученных ассоциациях. Более

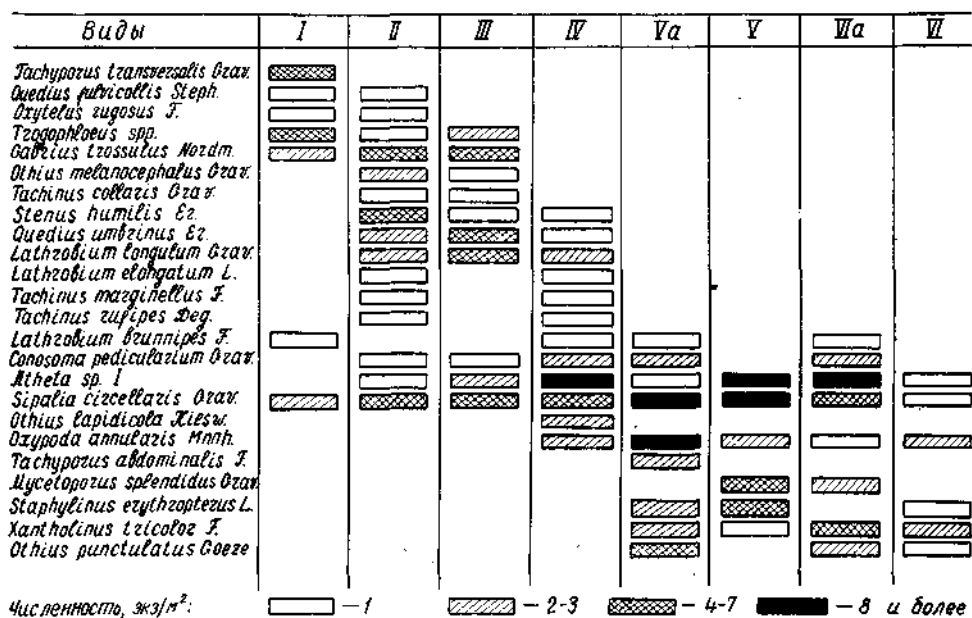


Рис. 1. Видовой состав и численность стафилинид в растительных ассоциациях — стадиях сукцессии в евтрофной гидросерии:

I — стадия камыша; II — стадия таволги; III — стадия гравилата; IV — ольшаник перелесковый; Va — осинник ландышевый; V — ельник майниковый; VIa — молодая дубрава; VI — зрелая дубрава.

обилен он на участках с выраженной лесной подстилкой и несколько замедленным ее разложением, т. е. на средних стадиях сукцессии. Еще более многочислен этот вид на средних стадиях ксеросерии — сукцессионного ряда, ведущего на изученной территории начало от сухих песков, где происходит интенсивное накопление кислого опада и волокнистого гумуса. Второй эвритопный вид *Atheta* sp. I также в большом количестве встречается на лесных стадиях, но обитает в верхнем слое рыхлой подстилки. Однако этот довольно влаголюбивый вид малочислен в ксеросерии, где верхний слой подстилки сильно высыхает, и приурочен преимущественно к гидросериям и сообществам климаксового уровня увлажнения.

Большая же часть даже самых массовых видов стафилинид четко приурочена к группам из двух-трех соседних во времени ассоциаций, причем часто преобладает только в одной из них. Так, виды рода *Trogo-*

phloeus, питающиеся водорослями и благодаря опушению не смачивающиеся водой, приурочены к наиболее ранним затопляемым стадиям. *Stenus humilis* в наших условиях является количественным индикатором стадии таволги, а *Lathrobium longulum* — стадии гравилата; *Oxyroda annularis* — вид, весьма обычный в лесах предклимаксового и климаксового уровня, явно предпочитает ассоциацию ландышевого осинника.

Характерно, что виды, обитающие на ранних долесных стадиях, часто специфичны для них не только по отношению к влажности, но и по отношению к минеральному богатству субстрата (и связанной с ним нейтральной реакции почвы). Так, *Oxytelus rugosus*, *Tachinus collaris*, *Othius melanocephalus*, *Quedius umbrinus* встречаются в заповеднике только в сообществах евтрофной гидросерии. Напротив, все виды, связанные с последними стадиями (*Othius punctulatus*, *Staphylinus erythropterus*.

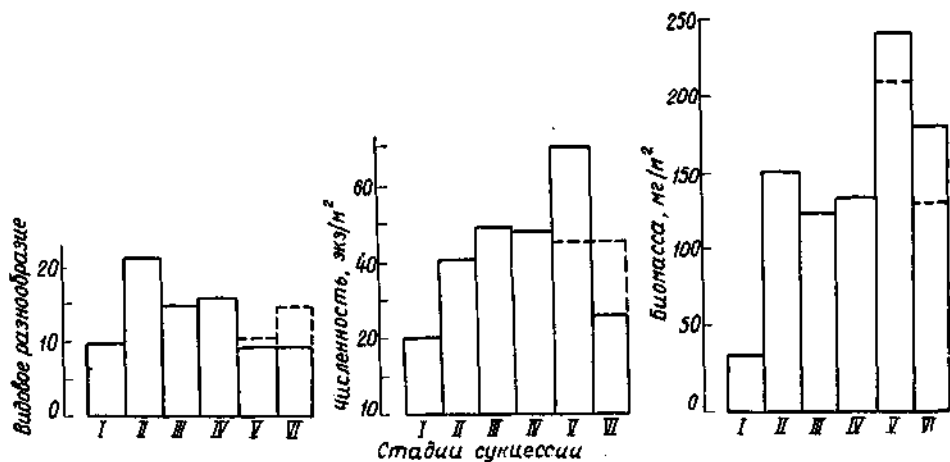


Рис. 2. Видовое разнообразие, численность и биомасса стафилинид в евтрофной гидросерии (обозначения ассоциаций как на рис. 1, ассоциации Va и VIa показаны пунктиром).

Xantholinus tricolor), широко распространены на климаксовом и предклимаксовом уровнях во всех сериях.

Особняком среди них стоят *Othius myrmecophilus* и *Mycetoporus splendidus*, которые в евтрофном сукцессионном ряду предпочитают предклимаксовые ельники. Однако, по-видимому, это связано с более кислой реакцией в них подстилки и почвы, а не с малым увлажнением. По данным М. Глазова и Н. Чернышева (устное сообщение), эти виды в массе встречаются в пределах данного ботанико-географического района на верховых сфагновых болотах, т. е. на ранних стадиях олиготрофной гидросерии; мы встречали их в большом количестве в мезотрофной гидросерии (сукцессионном ряду зарастания мезотрофных болот). При этом *Mycetoporus splendidus* обилел и в ксеросерии, т. е. действительно безразличен к изменению увлажнения, а *Othius myrmecophilus* ассоциирован с муравьями (хотя и не является собственно мирмекофилом), что, возможно, помогает ему осваивать переувлажненные участки.

Суммарные показатели населения (общей численности и биомассы) невелики на первой стадии (рис. 2), довольно резко возрастают на второй после более или менее постоянного осушения поверхности почвы, достигают максимума на предклимаксовом уровне (в ельнике майничковом) и вновь несколько понижаются в климаксе. Видовое разнообразие, также минимальное на начальной и заключительной стадиях, резко воз-

растает сравнительно рано (на стадиях таволги, гравилата, ольшаника) из-за обилия здесь видов — качественных индикаторов влажных евтрофных местообитаний. Эти виды настолько характерны, что могут служить для определения ранних стадий евтрофной гидросерии даже при отсутствии растений-индикаторов.

Таким образом, жуки-стафилины могут быть использованы для оценки минерального богатства почвы (специфические индикаторы серий), степени увлажнения и характера накопления и разложения опада (виды, приуроченные к отдельным стадиям или группам соседних стадий одной серии).

В целом полученная картина распределения этой группы по растительным ассоциациям евтрофной гидросерии отвечает общим представлениям о сукцессии почвенного населения (Чернова, 1977) и указывает на полную адекватность примененной в работе ботанической сукцессионной схемы задачам почвенной зоологии. При этом необычная в почвенно-зоологических исследованиях четкость распределения стафилинид в изученном экологическом ряду подчеркивает преимущества работы со строго оконтуренными по фактическому распределению растительности участками чистых ассоциаций по сравнению с общепринятой методикой закладки стандартных пробных площадей и случайного взятия проб.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Поступила в редакцию
31 марта 1978 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Водолазская Н. Н., Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Тихомиров В. Н. Конспект флоры Рязанской Мещеры. М., Изд-во МГУ, 1975, 326 с.
- Киселева К. В., Разумовский С. М. О некоторых закономерностях в распределении флоры по растительным сообществам. — Бот. журнал, 1963, 48, № 9, с. 1373—1380.
- Киселева К. В., Разумовский С. М., Расницын А. П. Границы растительных сообществ и динамика растительности. — Журнал общ. биол., 1969, 30, № 2, с. 123—131.
- Любимцев А. А. К методике количественного учета и районирования насекомых. Фрунзе, Изд-во АН Кирг. ССР, 1958, 167 с.
- Разумовский С. М., Киселева К. В. К характеристике растительности Приокско-Тerrasного заповедника. — В сб. Экосистемы южного Подмосковья. М., «Наука», 1979, с. 234—245.
- Чернова Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М., «Наука», 1977, 200 с.