

Особенности параллельных сукцессий микроорганизмов и панцирных клещей в самозарастающих песках в подзоне сухих степей Тувы

Peculiarities of parallel successions of microorganisms and oribatid mites in vegetated sands in the subzone of dry steppes of Tuva

М.В. Якутин, В.С. Андриевский
M.V. Yakutin, V.S. Andrievskii

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, пр. Академика Лаврентьева 8/2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: yakutin@issa-siberia.ru, andrievskii@issa-siberia.ru.
Institute of Soil Sciences and Agrochemistry, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Akademika Lavrentieva Prosp. 8/2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: Южная Тува, зарастающие пески, первичная сукцессия, сухая степь, почва, микроорганизмы, биомасса, панцирные клещи (орибатиды), видовое богатство, численность.

Key words: South Tuva, vegetated sands, initial succession, dry steppe, soil, microorganisms, biomass, oribatid mites, species richness, abundance.

Резюме. В Южной Туве на зарастающей песчаной гряде Цугер-Элисс, был проанализирован ход параллельных первичных сукцессий почвенных микроорганизмов и панцирных клещей (орибатид). В процессе сукцессионных изменений от инициального эмбриозема через светло-каштановую почву к каштановой отмечены синхронные изменения количественных параметров комплекса изученных педобионтов. В ходе сукцессии в верхнем горизонте почвы увеличиваются общая биомасса микроорганизмов и величина активной биомассы. В сообществе панцирных клещей увеличивается число видов и их численность. Эти изменения в изучаемых компонентах комплекса педобионтов происходят параллельно, но темпы и характер преобразований микробиологического и оribатидного компонентов этого комплекса имеют свою специфику. На разных стадиях сукцессионного процесса изменения в компонентах деструкционного блока сухостепной экосистемы Тувы в ходе первичного почвообразования происходят неравномерно: наиболее резко выражен переход от инициального эмбриозема к светло-каштановой почве. У микроорганизмов количественные показатели возрастают в 4–37 раз. У оribатид — от нулевых значений до их существенных величин. Переход от светло-каштановой почвы к каштановой на количественном уровне происходит значительно менее резко. У микроорганизмов количественные показатели увеличиваются на 62–73 %, у оribатид — на 25–40 %. На качественном уровне происходит резкое изменение удельной активности биомассы почвенных микроорганизмов, что может свидетельствовать о значительной трансформации микробного комплекса в целом. В сообществе панцирных клещей трансформируется видовая структура: она меняется в пользу видов, чувствительных к экстремальным факторам среды обитания, замещающих в ходе сукцессии виды с более широкими экологическими спектрами.

Abstract. As a result of the study conducted in southern Tuva on the vegetated sand ridge Zuger-Eliss, the course of parallel primary successions of soil microorganisms and oribatid mites was analyzed. In the process of the successional changes from the initial embryozem through the light chestnut soil to the chestnut one the synchronous changes in the quantitative parameters of studied pedobionts have been determined. During the succession, the total biomass of microorganisms and the amount of active biomass increases in the upper soil horizon. In the community of oribatid mites the number of species and their abundance increase. These changes in the investigated components of the pedobionts complex occur in parallel, but the pace and character of the transformations or the microbial and oribatid components of this complex are highly specific. Changes in components of the dry steppe ecosystem destruction block during different stages of the successional processes in soil formation in Tuva are uneven, and are most sharply pronounced in the transition from the initial embryozem to light chestnut soil. Quantitative parameters increase in microorganisms up to 4–37 times, and in oribatid mite community from zero to very large values. The transition from light chestnut to chestnut soil at the quantitative level is much less abrupt. Quantitative parameters of microorganisms increase up to 62–73%, and of oribatid mites to 25–40%. Qualitatively, there is a sharp change in the specific activity of soil microbiomass, which may indicate a significant transformation of the microbial complex as a whole. Species structure in the community of oribatid mites is changing in favour of species that are sensitive to extreme environmental factors, which are replacing species with a wider ecological spectra during the succession.

atid mites was analyzed. In the process of the successional changes from the initial embryozem through the light chestnut soil to the chestnut one the synchronous changes in the quantitative parameters of studied pedobionts have been determined. During the succession, the total biomass of microorganisms and the amount of active biomass increases in the upper soil horizon. In the community of oribatid mites the number of species and their abundance increase. These changes in the investigated components of the pedobionts complex occur in parallel, but the pace and character of the transformations or the microbial and oribatid components of this complex are highly specific. Changes in components of the dry steppe ecosystem destruction block during different stages of the successional processes in soil formation in Tuva are uneven, and are most sharply pronounced in the transition from the initial embryozem to light chestnut soil. Quantitative parameters increase in microorganisms up to 4–37 times, and in oribatid mite community from zero to very large values. The transition from light chestnut to chestnut soil at the quantitative level is much less abrupt. Quantitative parameters of microorganisms increase up to 62–73%, and of oribatid mites to 25–40%. Qualitatively, there is a sharp change in the specific activity of soil microbiomass, which may indicate a significant transformation of the microbial complex as a whole. Species structure in the community of oribatid mites is changing in favour of species that are sensitive to extreme environmental factors, which are replacing species with a wider ecological spectra during the succession.

Введение

Актуальность исследования первичных сукцессий беспорна из-за усиливающегося техногенного пресса на экосистемы и почвы, в результате которого в некоторых случаях происходит полное уничтожение природных биогеоценозов с последующим формированием молодых экосистем и почв на разнообразных почвообразующих субстратах на месте

уничтоженных. Помимо антропогенно перемещённых пород, которые становятся почвообразующими субстратами, образование молодых почв происходит в процессе самозарастания песков, скальных выходов, в поймах рек и озёр [Yakutin, 2018].

Особое значение в процессах развития молодых почв на ранних этапах почвообразования имеет формирование комплексов педобионтов: почвенных микроорганизмов и беспозвоночных животных, — основы деструкционного звена биологического круговорота. Важным результатом деятельности почвенных животных является размельчение растительного материала, благодаря чему увеличивается его поверхность и он становится более доступным для дальнейшего использования микроорганизмами. Кроме механической имеет значение и физиологическая роль почвенных животных. Она состоит в стимуляции развития почвенной микрофлоры [Gate, 1987]. Причём, чем сложнее комплекс почвенных животных, тем интенсивнее развитие микрофлоры и тем активнее идёт процесс разложения органического вещества [Coleman et al., 1984; Setälä, Huhta, 1990]. Биомасса почвенных животных составляет менее 1 % от массы растительных остатков, поступающих на разложение, но без них разложение задерживается в 6–8 раз [Zvyagintsev et al., 2005]. Причём, присутствие мелких, но многочисленных почвенных животных, таких как коллемболы и орибатиды, способствует увеличению степени зрелости гумусовых веществ [Simonov, 1989; Mordkovich et al., 2006].

Исследования почвенной биоты на разных стадиях естественных первичных сукцессий в самозарастающих песках вообще достаточно редки. В разных регионах неоднократно предпринимались попытки исследования первичных сукцессий комплексов педобионтов: почвенных животных [Stebaev, 1963; Rybalov, 1979; Gordeeva, Rybalov, 1982] и микроорганизмов [Iutinskaya et al., 1986; Andreyuk et al., 1989] на песках. Но исследования параллельных сукцессий почвенных микроорганизмов и панцирных клещей (орибатид) в процессе развития почв на песках, начиная с инициальной стадии, в мировой научной литературе практически отсутствуют [Andrievskii, Yakutin, 2012.].

Цель данного исследования состояла в изучении параллельных сукцессий микроорганизмов и панцирных клещей в ходе естественной первичной сукцессии на песках в подзоне сухих степей Тувы.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования были выбраны участки на подгорной равнине хребта Сангилен в Убсунурской котловине в Эрзинском кожууне Республики Тыва. Гряда зарастающих песков Цугер-Элисс, на которой изучались начальные стадии сукцессии, имеет общую высоту около 40 м и протяженность около 14 км с северо-запада на юго-восток. Пески, слагающие массив Цугер-Элисс имеют аллювиальное происхождение. После опускания местного базиса эрозии речная терраса оказалась «обезвоженной» и была развеяна ветрами. Мощность эоловых отложений достигает 10–12 метров [Nosin, 1963; Chistyakov et al., 1994].

На западном склоне песчаной гряды в 2 км к северо-востоку от озера Торе-Холь была выбрана катена, в элювиальной позиции которой находится разреженное злаковое сообщество на слабо закреплённом песке (инициальная стадия сукцессии), а в аккумулятивной позиции — разнотравно-злаковая сухая степь с караганой на светло-каштановой песчаной маломощной почве (промежуточная стадия сукцессии). В качестве терминальной стадии развития экосистем рассматривалась разнотравно-полюнно-злаковая сухая степь на каштановой супесчаной среднemosной почве близ останца Онджалан. Все выбранные участки находятся под умеренной пастбищной нагрузкой: летней (Цугер-Элисс) и зимней (Онджалан). Краткая характеристика исследованных экосистем приведена в табл. 1.

Почвенные пробы для микробиологического и зоологического анализов отбирались в летний период. Для микробиологического анализа образцы отбирались по общепринятой методике из слоя 0–10 см. В образцах почв определялась полевая влажность и углерод биомассы микроорганизмов (С-биомасса) методом фумигации-инкубации [Schinner et al., 1996]. Величина биомассы почвенных микроорганизмов является фундаментальной характеристикой состояния почвенного микробсообщества. Эта микроббиомасса условно состоит из двух частей: «активной» и «неактивной». «Активная» часть микроббиомассы — масса всех микроорганизмов, которые в данный момент времени находятся в метаболически активном состоянии. Вся остальная часть микроббиомассы находится, как считается, в метаболически неактивном («дремлющем») состоянии.

Таблица 1. Основные характеристики исследованных экосистем

Table 1. The main characteristics of the investigated ecosystems

№ п/п	Геоморфологическое положение	Почва	Фитоценоз	Проективное покрытие / Высота травостоя (%) / (см)
1	Верхняя часть песчаной гряды Цугер-Элисс	Эмбриозём инициальный (песок)	Разреженное злаковое сообщество	2 / 10
2	Пологий западный склон песчаной гряды Цугер-Элисс, переходящий в равнину	Светло-каштановая песчаная маломощная	Разнотравно-злаковая сухая степь с караганой	30 / 20
3	Южный склон подгорной равнины останца Онджалан в 3 км от подножья	Каштановая супесчаная среднemosная	Разнотравно-полюнно-злаковая сухая степь с примесью караганы	60 / 5–30

Известно, что активная часть общей микроббиомассы в каждый конкретный момент времени составляет от 11 до 46 % от общей [Clarhom, Rosswall, 1980; Smith et al., 1985].

Оценка особенностей функционирования почвенной микроббиомассы возможна только при определении величин, характеризующих её метаболическую активность. В данной работе в качестве показателя общей метаболической активности комплекса микроорганизмов почвы рассматривалась величина активной биомассы, а в качестве показателя удельной метаболической активности — доля активной биомассы в её общем запасе [Van de Werf, Verstraete, 1987].

Для анализа населения панцирных клещей отбирались почвенные пробы по общепринятой для микрофауны методике [Gilyarov, 1975] стандартным цилиндрическим пробоотборником (с площадью поверхности 25 см²) на глубину 5 см в 10-кратной повторности в каждом биотопе. Из отобранных проб клещи выгонялись по методу термоэктекции Берлезе-Тульгрена. Извлечённые из почвы клещи помещались на предметные стёкла в жидкость Фора-Берлезе, затем подвергались термической обработке в сушильном шкафу при температуре 45 °С в течение 14 суток с изготовлением постоянных препаратов, в которых под микроскопом определялась видовая принадлежность панцирных клещей. Анализ распределения орибатид в ряду исследуемых экосистем проведён по количественным параметрам сообщества — видовому богатству и численности, отражающим экологический статус живых организмов [Chernov, 1991]. Численности клещей рассчитывались по стандартной методике на 1 м², исходя из площади пробоотборника [Gilyarov, 1975].

Статистическая обработка результатов проводилась методами вариационного и дисперсионного анализов. В процессе выполнения дисперсионного анализа рассчитывалась НСР (наименьшая существенная разность) [Plochinskii, 1970; Sorokin, 2004].

Результаты и обсуждение

Подзона сухих степей вообще характеризуется аридными условиями, и влажность является одним из основных факторов, ограничивающих развитие микроорганизмов в каштановых почвах. Влажность всех почвенных образцов во все сроки отбора оказалась очень низкой (0,25–2,21 %), но, как показывают выполненные к настоящему времени исследования, даже при очень низкой влажности количество микроорганизмов в каштановых почвах может достигать значительных величин [Zvyagintsev, 1987]. Это указывает на высокую устойчивость микроорганизмов в этих почвах к недостатку влаги.

Содержание С-биомассы в нашем исследовании было минимальным в эмбриозёме инициальном (0,4 мг С / 100 г в слое 0–10 см) и резко (в 37 раз) увеличивалось в почве светло-каштановой песчаной

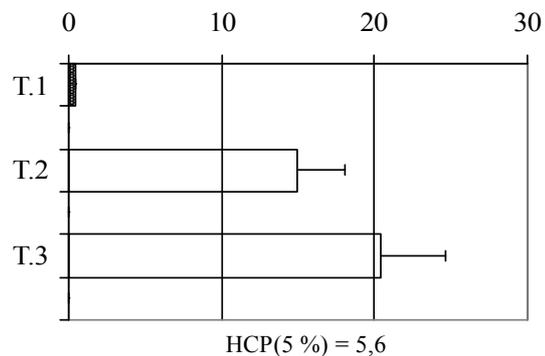


Рис. 1. С-биомассы (мг С/100 г почвы) в верхнем горизонте исследованных почв (обозначения см. табл. 1).

Fig. 1. C-biomass of microorganisms (mg C/100 g of soil) in the upper horizon of the studied soils (symbols see table 1).

(рис. 1). В процессе дальнейшего развития почв от светло-каштановой к каштановой существенного увеличения содержания С-биомассы не происходит. Наши данные по содержанию С-биомассы в каштановых почвах хорошо согласуются с данными исследований, выполненных в степных криоаридных почвах Бурятии [Zvyagintsev et al., 1999].

Основное влияние на содержание С-биомассы на первом этапе развития оказывает комплекс факторов, определяемый возрастом (или стадией развития) песчаной почвы ($F = 120$, $p < 0,001$) (табл. 2). Влияние всех остальных рассмотренных факторов на С-биомассы в процессе развития почвы оказалось несущественным.

Показатели, характеризующие метаболическую активность микробной биомассы, увеличивались в процессе развития молодых почв. Так, величина активной биомассы в эмбриозёме инициальном определена на уровне 1 мг С / 100 г почвы (рис. 2). При переходе от эмбриозёма к светло-каштановой и каштановой почвам данный показатель увеличивается в 3,9 и в 6,2 раза соответственно.

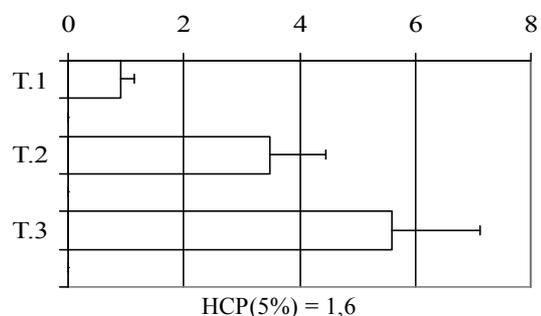


Рис. 2. Содержание активной микроббиомассы (мг С/100 г почвы) в верхнем горизонте исследованных почв (обозначения см. табл. 1).

Fig. 2. The content of active microbiomass (mg C/100 g of soil) in the upper horizon of the studied soils (symbols see table 1).

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа (значения F-критерия)
Table 2. The results of analysis of variance (the value of F-test)

Показатель	Стадия развития почвы	Факторы					
		A	B	C	AB	AC	BC
Величина С-биомассы	I	120,31**	0,15	0,21	0,04	0,18	1,02
	II	2,14	0,30	0,80	0,01	0,20	0,36
Величина активной биомассы	I	21,50*	0,58	1,75	5,71	1,41	2,17
	II	18,92*	3,64	9,49*	7,55	1,50	0,48
Доля активной биомассы	I	468,4***	3,60	4,0	7,10	1,20	2,9
	II	0,09	0,09	2,13	1,12	0,10	0,17

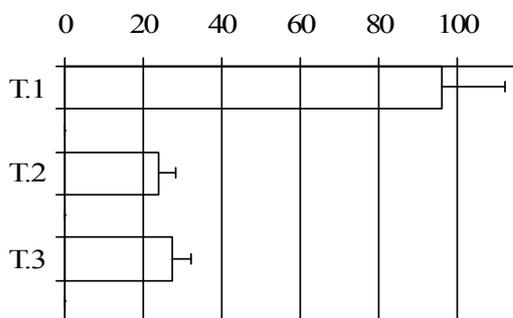
Примечание: А — возраст почвы, В — глубина по профилю почвы, С — срок отбора образцов, АВ, АС, ВС — взаимодействие факторов; * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Note: A — the age of the soil, B — the depth along the soil profile, C — the sampling time, AB, AC, and BC are the interaction of factors; * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Выявлено значимое влияние комплекса факторов, определяемых возрастом почвы, на величину активной биомассы на стадии перехода от эмбриозёма к светло-каштановой почве ($F = 22$, $p < 0,05$) и на стадии перехода от светло-каштановой почвы к каштановой ($F = 19$, $p < 0,05$).

В эмбриозёме инициальная доля активной микроббиомассы в её общем запасе была определена на уровне 95 % (рис. 3), а в каштановых почвах — в 3–4 раза ниже (24–34 %), т.е. на уровне таковой в сформировавшихся почвах, в которых была определена доля активной биомассы в её общем запасе [Van de Werf, Verstraete, 1987].

Комплекс факторов, определяемый возрастом почвы, оказывает существенное влияние на долю активной микроббиомассы ($F = 468$, $p < 0,01$) только на первой стадии развития (при переходе от эмбриозёма инициального к светло-каштановой песчаной почве). На следующей стадии развития каштановых почв влияния различных факторов на показатели удельной активности выявить не удалось.



НСР(5%) = 14,1

Рис. 3. Доля активной биомассы в общей биомассе микроорганизмов (%) в верхнем горизонте исследованных почв (обозначения см. табл. 1)

Fig. 3. The share of active biomass in the total microorganism biomass (%) in the upper horizon of the studied soils (symbols see table 1)

Таким образом, эмбриозём инициальный характеризуется низким содержанием С-биомассы и низкой метаболической активностью микроббиомассы. Важной особенностью этой почвы является высокий уровень удельной активности биомассы микроорганизмов. Это свидетельствует о том, что относительно небольшая биомасса микроорганизмов в этой почве метаболически более активна, чем относительно более значительная микробная биомасса сформировавшихся каштановых почв.

В процессе развития эмбриозёма уже на стадии перехода к светло-каштановой почве происходит значительный рост содержания С-биомассы и величины активной биомассы. Одновременно происходит резкое снижение уровня удельной активности микроббиомассы. В процессе дальнейшего развития светло-каштановой почвы при переходе ее в каштановую в ней увеличиваются показатели содержания С-биомассы и метаболической активности микроббиомассы, но это увеличение уже не столь существенно, как на первой стадии развития каштановой почвы.

Данные по распределению панцирных клещей в ряду исследованных экосистем приведены в табл. 3.

Всего было обнаружено 6 видов орибатид. Причём, на слабозакрепленном песке панцирных клещей не обнаружено вовсе, а в двух вариантах почв каштанового ряда были зафиксированы 3–4 вида. Столь низкие показатели видового богатства характерны для сухих степей Тувы, где в прежних работах авторов было обнаружено от 1 до 3 видов [Yakutin, Andrievskiy, 2011], и от 1 до 11 [Andrievskii, Yakutin, 2016]. Показатели численностей панцирных клещей находятся в установленных ранее пределах для Тувинских степей, но ближе к нижней их границе. В нашем материале они равняются 2400–4000 экз./м² в двух почвах каштанового ряда. Данные по другим биотопам той же подзоны сухих степей Тувы находятся в очень широком диапазоне величин и составляют от 40 до 20000 экз./м² [Krivolutskiy, 1978; Yakutin,

Таблица 3. Количественное распределение панцирных клещей (орибатид) в исследованных почвах (экз./м²)
 Table 3. The quantitative distribution of oribatid mites in the studied soils (specimen/m²)

Виды	Экосистемы		
	1	2	3
<i>Pedrocortesella fusca</i> (Rjabinin, 1986)	–	–	1600
<i>Eporibatula prominens</i> Bayartogtokh et Aoki, 1998	–	–	1200
<i>Exochocephus laticuspis</i> (Balogh et Mahunka, 1965)	–	400	800
<i>Scutovertex sculptus</i> Michael, 1879	–	–	400
<i>Bipassalozetes</i> sp.	–	1200	–
<i>Oribatula elegantissima</i> Balogh et Mahunka, 1965	–	800	–
Суммарная численность	–	2400	4000
Число видов	0	3	4

Andrievskii, 2011] и от 400 до 70934 экз./м² [Andrievskii, Yakutin, 2016]. В степной зоне Тувы вообще показатели численностей панцирных клещей колеблются от 4000 до 53600 экз./м² [Gadzhiiev et al., 2002].

Видовое богатство фауны панцирных клещей сухих степей Тувы значительно беднее, чем таковое в других вариантах сухих степей Внутренней Азии, где выявлено от 18 до 25 видов в зависимости от конкретного биотопа [Gadzhiiev et al., 2002]. Приведённые количественные данные по населению орибатид в нашем материале свидетельствуют о существенном общем улучшении условий обитания орибатид в светло-каштановой почве в сравнении с песками, где они не зафиксированы вообще, и о ещё большем — в каштановой почве. Там величины показателей видового богатства и суммарной численности панцирных клещей возрастают по сравнению с предыдущей стадией сукцессии на 25 % и 40 % соответственно. Меняется и видовая структура сообщества орибатид. Виды распределяются по позициям катены неравномерно. Только один вид (*Exochocephus laticuspis*) заселяет 2 позиции катены (Т. 2 и Т. 3). Остальные 5 видов зафиксированы каждый на одной позиции: *Pedrocortesella fusca*, *Eporibatula prominens* и *Scutovertex sculptus* — в Т. 3, а *Bipassalozetes* sp. и *Oribatula elegantissima* — в Т. 2. Из такого распределения следует, что первые 3 вида находят благоприятные для себя условия лишь в экосистеме терминальной стадии сукцессии, тогда как последние 2 — в биотопе её промежуточной стадии. Вид *E. laticuspis*, хотя обнаружен на обеих этих стадиях, всё же, более тяготеет к терминальной, где его численность вдвое больше, чем на промежуточной.

Из всех обнаруженных в исследованном ряду экосистем видов выделяются *E. laticuspis* и *E. prominens*: они крайне обильны в степных экосистемах Тувы, составляя ядро сообществ трети биотопов [Gadzhiiev et al., 2002]. Но, это относится к экосистемам, практически не подверженным действию экстремальных факторов (как природных, так и антропогенных). Так, численности *E. laticuspis* и *E. prominens* достигают значительных величин при умеренной пастбищной

нагрузке (соответственно 12 тыс. и 7,6 тыс. экз./м²), но при её усилении эти виды вообще исчезают [Yakutin, Andrievskii, 2011]. Засоление почвы тоже оказывает влияние на эти виды-доминанты степных экосистем, но уже различное. *E. prominens* реагирует на высокую степень засоления почвы явно отрицательно: в слабо засоленной почве его численность достигает практически предельной для степных экосистем величины (около 70 тыс. экз./м²), тогда как при увеличении степени засоления почвы численность убывает сначала до 1733 экз./м² (в 35 раз), затем до 67 экз./м² (на 3 порядка), а при максимальном засолении вид вообще отсутствует. Другой вид-доминант *E. laticuspis* к степени засоления несколько более толерантен: при умеренно сильном засолении он ещё многочислен (почти 6000 экз./м²), при более слабом резко снижает численность (133 экз./м²), и отсутствует совсем лишь при экстремальном засолении, как и *E. prominens* [Andrievskii, Yakutin, 2016]. В исследуемом в данной работе сукцессионном ряду сухостепных экосистем *E. laticuspis* также демонстрирует более выраженную экологическую пластичность в сравнении с *E. prominens*. Последний проявляет здесь высокую степень стенотопности, как и наиболее обильный вид в исследованном ряду биотопов — *Pedrocortesella fusca*, который, видимо, ещё менее экологически пластичен, так как ранее был зафиксирован лишь в одном из пятнадцати вариантов степных экосистем Тувы, но также с высоким показателем численности [Gadzhiiev et al., 2002], как и в нашем материале.

Основной особенностью населения панцирных клещей исследуемой катены является крайне малое сходство её позиций по видовому составу и структуре сообществ: на инициальной стадии сукцессии орибатиды вообще отсутствуют, а сообщества промежуточной и терминальной стадий имеют лишь один общий вид с относительно невысокой численностью и, соответственно, малое сходство между собой. Это свидетельствует о значительном отличии условий в почвах этих экосистем для выживания в них видов орибатид с разными экологическими спек-

трами. По населению орибатид исследуемые сухостепные экосистемы, составляющие ряд первичной сукцессии, представляют собой дискретный ряд существенно различных образований. Видимо, это проявление специфики почв подзоны Азиатских сухих степей.

В противоположность выявленной закономерности в лесной зоне Европейской части России при зарастании сухих песков отмечено большое сходство орибатидных комплексов разных стадий сукцессии. Показано, что для структуры доминирования в песках Подмосковья характерно образование ядра видов-доминантов уже на постпионерной стадии, которое затем присутствует на всех дальнейших стадиях вплоть до климаксовой, что позволяет считать их все единым экогенетическим рядом [Gordeeva, Rybalov, 1982]. Эта закономерность кардинально отличается от таковой, установленной в данной работе для сукцессионных экосистем в сухостепной зоне Тувы.

В нашем материале, описывающем первичную сукцессию сообщества орибатид на сухих песках Тувы, отмечена закономерность, близкая к таковой в песках подмосковных лесных почв: общее нарастание видового богатства и численностей панцирных клещей от стадии к стадии. Но это происходит на разных уровнях значений этих параметров сообществ: в песках Подмосковного леса они намного выше, чем в Тувинской сухой степи. Отличия заключаются в ходе сукцессионной динамики численности и смены структуры доминирования видов. На песках Подмосковья численность орибатид от стадии к стадии меняется волнообразно, а в Туве — нарастает последовательно. В данном исследовании в серийных экосистемах состав видов орибатид практически не совпадает, вследствие чего эти почвы представляют собой не единый ряд, а дискретное образование. В этом принципиальном отличии, по-видимому, проявляется специфика первичных сукцессий сообществ панцирных клещей в разных природных зонах и географических регионах.

Заключение

Таким образом, поскольку основным лимитирующим фактором процесса инициального почвообразования в сухостепной подзоне является влага, её дефицит значительно осложняет освоение почвообразующих субстратов растениями, что замедляет процесс формирования запаса мортмассы, а это, в свою очередь, замедляет развитие комплекса деструкторов [Stebaev, 1968]. Сдерживает заселение песков растительностью и крайняя бедность элементами питания. После поселения растений на песке и формирования даже первичных растительных ассоциаций потери дефицитной влаги резко снижаются, благодаря притенению почвы растениями. Показано, что задернованные пески теряют влагу на физическое испарение на 10–20% меньше, чем пески го-

лые. Кроме того, пески, не заросшие растительностью, сильнее и глубже охлаждаются зимой и прогреваются летом, чем песчаные почвы под растительностью [Gael, Smirnova, 1999].

В процессе сукцессионных изменений в почвах исследованного ряда сухостепных экосистем Тувы от инициального эмбриозёма через светло-каштановую почву к каштановой отмечены синхронные изменения количественных параметров комплекса изученных педобионтов. В ходе сукцессии в верхнем горизонте почвы увеличиваются общая биомасса микроорганизмов и величина активной биомассы. В сообществе панцирных клещей, которые связаны с микроорганизмами трофически и метаболически [Byzov, 2005], увеличивается число видов и их численности. Эти изменения в изучаемых компонентах комплекса педобионтов происходят параллельно. Но, темпы и характер преобразований микробиологического и орибатидного компонентов этого комплекса имеют свою специфику.

На разных стадиях сукцессионного процесса изменения в компонентах деструкционного блока сухостепной экосистемы Тувы в ходе первичного почвообразования происходят неравномерно. И у микроорганизмов, и у панцирных клещей наиболее резко выражен переход от инициального эмбриозёма к светло-каштановой почве. У микроорганизмов количественные показатели возрастают в 4–37 раз. У орибатид — от нулевых значений (ввиду их полного отсутствия в инициальном эмбриозёме) до их существенных величин (появляется несколько видов, дающих заметный суммарный показатель численности сообщества). Переход от светло-каштановой почвы к каштановой на количественном уровне происходит значительно менее резко. У микроорганизмов количественные показатели увеличиваются на 62–73 %, у орибатид — на 25–40 %.

На качественном уровне происходит резкое изменение удельной активности биомассы почвенных микроорганизмов, что может свидетельствовать о значительной трансформации микробиального комплекса в целом. В сообществе панцирных клещей трансформируется видовая структура: она меняется в пользу видов, чувствительных к экстремальным факторам среды обитания, замещающих в ходе сукцессии виды с более широкими экологическими спектрами.

Таким образом, и по микробиологическим показателям, и по специфике населения орибатид сукцессионный ряд сухостепных экосистем является образованием дискретного характера с существенно различающимися количественными и качественными параметрами на разных стадиях. При этом в микробиологическом компоненте зоо-микробиального комплекса более выражены количественные различия между серийными экосистемами, а в зоологическом компоненте — качественные различия: особенно заметно различаются видовой состав и структура сообществ разных стадий.

Благодарности

Работа выполнена по государственному заданию ИПА СО РАН.

Литература

- Andreyuk E.I., Balagurova E.V., Myatlikov E.A., Homenko E.S., Tkachev A.G. 1989. Microbial community of the sands at various stages of natural revegetation // *Microbiological journal*. No.2. P.8–12. [In Russian].
- Andrievskii V.S., Yakutin M.V. 2012. A comparative analysis of successions of oribatid mites (Oribatei) and soil microorganisms on sand-pits in a north taiga subzone in West Siberia // *Evrasiatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.11. No.1. P.13–18. [In Russian].
- Andrievskii V.S., Yakutin M.V. 2016. The influence of salinization on oribatid mites (Acari: Oribatida) and microorganisms communities in underground block of dry steppe ecosystem in South Tuva // *Evrasiatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.15. No.5. P.443–449. [In Russian].
- Byzov B.A. 2005. Zoo-microbial interactions in soil. Moscow: GEOS. 213 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I. 1991. Biological diversity: essence and problems // *Achievements of Contemporary Biology*. Vol.111. No.4. P.499–507. [In Russian].
- Chistyakov K.V., Seliverstov Yu.P., Moskalenko I.G., Novikov S.A., Sevast'yanov D.V. 1994. Problems of stability of intercontinental mountain landscapes in the changing world. Sankt-Peterburg: RGO Publishing house, 94 p. [In Russian].
- Clarhom M., Rosswall T. 1980. Biomass and turnover of bacteria in a forest soil and a peat // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.12. P.49–59.
- Coleman D.C., Ingham R.E., McClellan J.F., Trofimov J.A. 1984. Soil nutrient transformations in the rhizosphere via animal-microbial interactions // *Invertebrate-microbial interactions*. Cambridge: Cambridge University Press. P.35–58.
- Gadzhiev I.M., Korolyuk A.Yu., Titlyanova A.A., Andrievskii V.S., Bayartogtokh B., Grishina L.G., Kosykh N.P., Kyrgys H.O., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P., Sambou A.D., Smelyanskii I.E. 2002. The steppes of Central Asia. Novosibirsk: Publishing house of SB RAS. 299 p. [In Russian].
- Gael A.G., Smirnova L.F. 1999. Sands and sandy soils. Moscow: GEOS. 252 p. [In Russian].
- Gilyarov M.S. 1975. Methods of soil zoological studies. Moscow: Nauka Press. 280 p. [In Russian].
- Gordeeva E.V., Rybalov L.B. 1982. [Dynamics of the oribatid mites population in the process of primary soil formation on dry sands] // *Bioindication of the state of the environment of Moscow and Moscow region*. M: Nauka. P.121–131. [In Russian].
- Iutinskaya G.A., Goloborod'ko S.P., Ilichko N.V., Kigel N.F., Ivanova N.I. 1986. Microbial cenoses and organic matter development of sandy soil of the lower Dnieper // *Microbiological magazine*. No.6. P.3–8. [In Russian].
- Krivolutskii D.A. 1978. Oribatid mites as an indicator of soil conditions // *Results of science and technology. Invertebrate zoology*. Vol.5. M.: VINITI. P.70–134. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Berezina O.G., Lyubchanskii I.I., Andrievskii V.S., Marchenko I.I. 2006. Transformation of soil organic matter in microarthropod community from the Northern taiga of West Siberia // *Biology Bulletin*. Vol.33. No.1. P.81–86.
- Nosin V.A. 1963. Soils of Tuva. Moscow: Academy of Science of USSR Press. 342 p. [In Russian].
- Plochinskii N.A. 1970. Biometrics. M.: Moscow State University Press. 367 p. [In Russian].
- Rybalov L.B. 1979. Change of mesofauna in the process of primary soil formation on dry sands // *Zoological Journal*. Vol.58. No.6. P.824–829. [In Russian].
- Schinner F., Ohlinger R., Kandeler E., Margesin R. 1996. Methods in soil biology. Berlin: Springer-Verlag. 420 p.
- Setälä H., Huhta V. 1990. Evaluation of the soil impact on decomposition in a simulated coniferous forest soil // *Biology and Fertility of Soil*. Vol.10. P.163–169.
- Simonov Yu.V. 1989. Comparative characteristics of microarthropods and microorganisms activity in the process of forest litter humification // *Soviet Journal of Ecology*. No.4. P.28–33. [In Russian].
- Smith J.L., McNeal B.L., Cheng H.H. 1985. Estimation of soil microbial biomass: an analysis of the respiratory response of soils // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.17. P.11–16.
- Sorokin O.D. 2004. Applied statistics with the computer. Krasnoyarsk: SO RASHN Press. 162 p. [In Russian].
- Stebaev I.V. 1963. Changes in soil animal population in the course of their development on rocks and loose products of weathering in forest-meadow landscapes of the Southern Urals // *Pedobiologia*. Vol.2. No.4. P.152–196.
- Stebaev I.V. 1968. Spatial structure of the population of invertebrate steppe basins in the South of Siberia in connection with the structure of their soil cover // *Reports of Siberian soil scientists to the IX International Congress of Soil Scientists*. Novosibirsk: Publishing house of SB RAS. P.99–109. [In Russian].
- Tate R.L. 1987. Soil organic matter: Biological and ecological effects. New York: Wiley. 291 p.
- Van de Werf H., Verstraete W. 1987. Estimation of active soil microbial biomass by mathematical analysis of respiration curves: development and verification of the model // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.19. P.253–260.
- Yakutin M.V. 2018. The microbiomass formation at the initial stages of soil formation. Novosibirsk: SB RAS. 226 p. [In Russian].
- Yakutin M.V., Andrievskii V.S. 2011. Effect of grazing on the complex of destructors in the soil of dry steppe of Southern Tyva // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol.4. No.5. P.535–539.
- Zvyagintsev D.G. 1987. Soil and microorganisms. M.: Moscow University Press. 235 p. [In Russian].
- Zvyagintsev D.G., Babjeva I.P., Zenova G.M. 2005. Soil biology. Moscow: Moscow State University Press. 445 p. [In Russian].
- Zvyagintsev D.G., Polyanskaya L.M., Gonchikov G.G., Korsunov V.M. 1999. The biomass of microorganisms in soils of the Transbaikal region // *Eurasian Soil Science*. Vol.32. No.9. P.1016–1022.

Поступила в редакцию 28.6.2019