

УДК 595.142.228

© 1994 г. Л. Д. ПЕНЕВ, А. И. ВАСИЛЕВ, С. И. ГОЛОВАЧ, Э. Ш. КВАВАДЗЕ

**ЗАВИСИМОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗНООБРАЗИЯ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ
(OLIGOSCHAETA, LIMBRICIDAE) ДУБРАВ РУССКОЙ РАВНИНЫ
ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ¹**

В дубравах Русской равнины видовое разнообразие группировок дождевых червей определяется в основном механическим составом и богатством почвы. Не обнаружено направленной изменчивости разнообразия в зависимости от географического местоположения и от макроклиматических градиентов. Видовой состав и численность дождевых червей наиболее высоки в центре Русской равнины. Общая плотность коррелирует положительно с показателями атмосферной влажности. Полученные результаты обсуждаются в сравнении с данными по другим группам почвенной мезофауны.

Хорология сообществ и анализ их пространственной изменчивости — одно из бурно развивающихся направлений экологии. В результате многочисленных исследований, выполненных за последние 15—20 лет (Wiens, 1977; Connor, Simberloff, 1979; Lawton, 1984; Brown, Bowers, 1984; Brown, Kurzius, 1987; Haila et al., 1987; Чернов, 1989; Penev, 1992 и многие другие), выяснилось, что многие закономерные изменения в видовом составе и структуре сообществ можно объяснить не только межвидовыми взаимодействиями, но прежде всего индивидуалистической реакцией отдельных видов и групп на пространственную изменчивость факторов среды. Особенно важное значение в последнее время приобретают исследования географической изменчивости фаун и сообществ в пределах обширных территорий в зависимости от климатических и исторических факторов (Чернов, Пенев, 1993).

Материалом для настоящей статьи послужили результаты почвенно-зоологических исследований, проведенных нами в 1988—1991 гг. в дубравах разных регионов Русской равнины (табл. 1). Географическое местоположение и характеристики точек сборов приведены в работах Пенева (Penev, 1992), Есюнина (1992) и Василева и др. (1994). Эти дубравы должны были отвечать двум основным требованиям: преобладание в древостоке дуба (*Quercus robur*, в отдельных случаях *Q. pubescens*) и средний уровень увлажненности. Условия увлажнения оценивали по присутствию некоторых преобладающих мезофильных видов трав — таких, как *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Asarum europaeum*, *Stellaria* spp., *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Galium odoratum* и др. Другим дополнительным критерием выбора было состояние леса, т. е. мы отдавали предпочтение наиболее зрелым, хорошо сохранившимся участкам дубрав в каждом из изученных пунктов. Для уменьшения влияния возможных артефактов во всех случаях использованы единая методика взятия проб, одинаковый их размер и количество. Двадцать проб размером 25×25 см отбирали в каждой из 44 изученных точек, вдоль коротких трансектов (как правило, 200—500 м каждый) в пределах однородных участков леса. Если дубравы были расположены в оврагах, 10 проб отбирали на плато, а другие 10 — на склоне. Для учета

¹ Работа представляет собой сообщение б по тематике «Пространственная изменчивость сообществ почвенной мезофауны дубрав Русской равнины в зависимости от факторов среды» в рамках ГНТП «Биологическое разнообразие».

Таблица 1

Распределение точек сбора по географическим регионам и по сезонам

| Районы исследования | Весна | Осень | Всего |
|--|-------|-------|-------|
| Молдавия | 2 | 1 | 3 |
| Белоруссия, Западная и Центральная Украина | 5 | 5 | 10 |
| Центр Русской равнины | 15 | 8 | 23 |
| Поволжье и Предуралье | 4 | 4 | 8 |
| Итого | 26 | 18 | 44 |

микробиотопических различий пробы разбивали на серии на три пробы в каждой. В пределах серии первую пробу брали вблизи комя дуба, вторую — между дубами, третью — на микрополянках в световых окнах дубравы (но не на полянах). После промывки дождевых червей фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Всего собран и определен 10961 экз. дождевых червей, принадлежащих к 20 видам. Сведения о видовом составе и численности дождевых червей опубликованы в отдельной работе (Василев и др., 1994). Все подсчеты параметров разнообразия сделаны по программе BIODIV (Баев, Пенев, 1991).

Каждую группировку дождевых червей можно охарактеризовать широким набором параметров разнообразия (табл. 2). Проблеме выбора индексов разнообразия посвящено огромное количество литературы (см., например, обзоры Песенко, 1982; Magurran, 1988). Из-за недостатка места мы не в состоянии привести формулы всех использованных в работе индексов, но приведенные в работе обозначения широко приняты в экологической литературе. Кроме того, формулы индексов и их математические свойства приводятся во многих современных руководствах (Песенко, 1982; Magurran, 1988). При выборе индексов разнообразия мы исходили в основном из теоретических предпосылок, основывающихся на разной степени зависимости отдельных индексов от двух основных аспектов разнообразия, числа видов и распределения численности между видами в выборке. Кроме того, был проделан корреляционный анализ показателей разнообразия, подсчитанных на основе наших данных. При таком подходе было выделено несколько групп индексов разнообразия. Во-первых, все тестированные нами показатели разнообразия: доминирования и выравнивания, за исключением индекса Менхиника, коррелируют положительно или отрицательно с числом видов S . Напротив, суммарная плотность N коррелирует отрицательно лишь с индексом Менхиника и слабо, но положительно — с индексом разнообразия Бриллюэна (Peet, 1974). Во-вторых, все показатели разнообразия и доминирования, за исключением индекса Менхиника и выравнивания E' , сильно коррелируют между собой. В-третьих, выравнивание E' слабо коррелирует лишь с индексом Маргалефа и отрицательно — с числом видов.

Для оценки связи разнообразия со средой нами были учтены следующие факторы среды: географическая долгота ($LONG$); географическая широта (LAT); механический состав почвы ($MECH$), оцененный по четырехбалльной шкале; тип почвы, оцененный как присутствие/отсутствие: легкие супесчаные ($SAND$), серые лесные ($GREY$), подзолистые ($PODZ$) и черноземные почвы ($CHER$); толщина подстилки (LIT); толщина гумусового горизонта (HUM); среднегодовая температура ($TANN$); средняя температура самого холодного месяца ($TMIN$); среднегодовая температурная амплитуда ($TAMP$); число дней без морозов (FRL); годовая сумма осадков (PR); сумма осадков за теплый период (WA); сумма осадков за холодный период (CO); среднегодовая относительная влажность воздуха в % ($HUMD$); среднегодовой недостаток насыщения атмосферной влаги в мБ ($DEFI$). Величина факторов, характеризующих почвенные условия площадки, усредненная по 20 почвенным пробам.

| Показатели | LONG | LATI | TANN | TMIN | TAMP | FRL | PR | WA | CO |
|--------------------|--------|---------|--------|---------|--------|-------|----------|----------|----------|
| Весна (n = 26) | | | | | | | | | |
| S | -0,09 | 0,14 | -0,04 | 0,01 | 0,09 | 0,09 | 0,10 | 0,15 | 0,23 |
| N | -0,06 | 0,34 | -0,27 | -0,16 | 0,06 | -0,12 | 0,57 ** | 0,48 * | 0,48 * |
| 1/C | -0,01 | 0,04 | -0,01 | 0,01 | 0,04 | 0,02 | -0,17 | -0,01 | 0,01 |
| DMG | -0,15 | -0,09 | 0,16 | 0,17 | -0,01 | 0,22 | -0,26 | -0,09 | -0,03 |
| DMN | -0,19 | -0,40 * | 0,42 * | 0,37 | -0,20 | 0,32 | -0,70 ** | -0,41 * | -0,40 * |
| D | 0,10 | 0,14 | -0,14 | -0,13 | 0,16 | -0,10 | -0,11 | 0,01 | -0,01 |
| H' | 0,06 | 0,17 | -0,14 | -0,11 | 0,16 | -0,06 | -0,06 | 0,05 | 0,06 |
| SH | -0,01 | 0,08 | -0,03 | -0,01 | 0,07 | 0,02 | -0,15 | 0,02 | 0,05 |
| HB | 0,08 | 0,22 | -0,19 | -0,15 | 0,19 | -0,10 | 0,02 | 0,11 | 0,12 |
| C | -0,16 | -0,25 | 0,25 | 0,23 | -0,24 | 0,19 | -0,04 | -0,10 | -0,06 |
| d | -0,12 | -0,20 | 0,20 | 0,18 | -0,16 | 0,14 | -0,03 | -0,14 | -0,09 |
| E' | 0,09 | -0,03 | -0,02 | -0,05 | -0,05 | -0,09 | -0,02 | 0,01 | -0,07 |
| Осень (n = 18) | | | | | | | | | |
| S | 0,30 | 0,19 | -0,33 | -0,36 | 0,37 | -0,28 | -0,09 | -0,30 | -0,12 |
| N | -0,14 | 0,16 | -0,13 | 0,01 | -0,05 | -0,10 | 0,24 | 0,21 | 0,33 |
| 1/C | 0,26 | 0,24 | -0,28 | -0,29 | 0,27 | -0,29 | -0,06 | -0,33 | -0,21 |
| DMG | 0,56 * | 0,19 | -0,41 | -0,54 * | 0,61 * | -0,31 | -0,29 | -0,57 | -0,42 |
| DMN | 0,59 * | 0,06 | -0,25 | -0,47 | 0,58 * | -0,12 | -0,45 | -0,65 * | -0,63 * |
| D | 0,39 | 0,22 | -0,29 | -0,37 | 0,42 | -0,32 | -0,16 | -0,46 | -0,33 |
| H' | 0,34 | 0,19 | -0,29 | -0,35 | 0,38 | -0,31 | -0,13 | -0,42 | -0,26 |
| SH | 0,30 | 0,19 | -0,28 | -0,32 | 0,33 | -0,28 | -0,14 | -0,42 | -0,28 |
| HB | 0,28 | 0,19 | -0,28 | -0,31 | 0,32 | -0,31 | -0,08 | -0,36 | -0,20 |
| C | -0,35 | -0,21 | 0,28 | 0,34 | -0,38 | 0,32 | 0,11 | 0,41 | 0,26 |
| d | -0,33 | -0,30 | 0,33 | 0,35 | -0,34 | 0,38 | 0,03 | 0,31 | 0,18 |
| E' | -0,10 | 0,21 | -0,01 | 0,06 | -0,15 | -0,05 | 0,19 | 0,20 | 0,11 |
| Все учеты (n = 44) | | | | | | | | | |
| S | 0,09 | 0,12 | -0,14 | -0,15 | 0,24 | -0,04 | -0,01 | -0,09 | 0,02 |
| N | -0,08 | 0,24 | -0,20 | -0,09 | 0,01 | -0,10 | 0,41 * | 0,31 | 0,37 * |
| 1/C | 0,11 | 0,10 | -0,10 | -0,11 | 0,15 | -0,09 | -0,13 | -0,16 | -0,10 |
| DMG | 0,18 | 0,01 | -0,05 | -0,14 | 0,31 | 0,01 | -0,28 | -0,34 * | -0,23 |
| DMN | 0,18 | -0,18 | 0,13 | -0,02 | 0,21 | 0,12 | -0,58 ** | -0,51 ** | -0,50 ** |
| D | 0,25 | 0,16 | -0,20 | -0,24 | 0,30 | -0,19 | -0,14 | -0,23 | -0,18 |
| H' | 0,20 | 0,15 | -0,19 | -0,22 | 0,28 | -0,16 | -0,10 | -0,20 | -0,12 |
| SH | 0,12 | 0,10 | -0,11 | -0,13 | 0,20 | -0,08 | -0,16 | -0,19 | -0,11 |
| HB | 0,19 | 0,18 | -0,21 | -0,22 | 0,27 | -0,18 | -0,03 | -0,15 | -0,06 |
| C | -0,26 | -0,21 | 0,25 | 0,28 | -0,32 | 0,24 | 0,04 | 0,18 | 0,12 |
| d | -0,22 | -0,23 | 0,25 | 0,26 | -0,26 | 0,24 | 0,01 | 0,09 | 0,05 |
| E' | -0,02 | 0,10 | -0,02 | 0,01 | -0,12 | -0,08 | 0,09 | 0,14 | 0,05 |

* Достоверность при $p < 0,05$, ** При $p < 0,01$. Обозначения факторов среды см. в тексте. Для обозначения параметров разнообразия использованы следующие сокращения: S — число видов, N — общее количество особей (суммарная плотность на $1,25 \text{ м}^2$), 1/C — индекс «полидоминантности» (= индекс N_2 Хилла, показатель разнообразия, обратный концентрации доминирования Симпсона), DMG — индекс разнообразия Маргалефа, DMN — индекс разнообразия Менхиника, D — индекс доминирования Макинтоша H' — индекс разнообразия Шеннона, SH — индекс разнообразия, экспонент функции Шеннона (= индекс N_1 Хилла), HB — индекс разнообразия Бриллоэна, C — концентрация доминирования Симпсона, d — индекс доминирования Бергера — Паркера, E' — показатель выравниваемости Хилла (= $1/C/SH$).

Таблица 2

группировок дождевых червей с факторами среды

| Показатели | HUMI | DEFI | MECH | SAND | GREY | CHER | PODZ | LIT | HUM |
|--------------------|---------|--------|---------|---------|-------|--------|---------|-------|----------|
| Весна (n = 26) | | | | | | | | | |
| S | 0,17 | 0,02 | 0,45 * | -0,27 | 0,09 | 0,19 | -0,15 | -0,03 | 0,58 ** |
| N | 0,40 * | -0,34 | 0,24 | 0,05 | 0,26 | -0,21 | -0,03 | -0,20 | 0,26 |
| 1/C | 0,22 | -0,05 | 0,29 | -0,29 | -0,04 | 0,37 | -0,16 | -0,07 | 0,22 |
| DMG | -0,02 | 0,22 | 0,37 | -0,35 | -0,01 | 0,34 | -0,19 | 0,10 | 0,46 * |
| DMN | -0,30 | 0,40 * | 0,03 | -0,29 | -0,15 | 0,35 | -0,12 | 0,25 | -0,03 |
| D | 0,23 | -0,11 | 0,27 | -0,28 | 0,11 | 0,29 | -0,20 | -0,12 | 0,22 |
| H' | 0,25 | -0,09 | 0,41 * | -0,32 | 0,11 | 0,29 | -0,22 | -0,14 | 0,37 |
| SH | 0,22 | -0,04 | 0,40 * | -0,33 | 0,01 | 0,35 | -0,21 | -0,11 | 0,33 |
| HB | 0,28 | -0,13 | 0,41 * | -0,29 | 0,13 | 0,26 | -0,21 | -0,17 | 0,40 * |
| C | -0,28 | 0,17 | -0,30 | 0,26 | -0,19 | -0,23 | 0,21 | 0,17 | -0,29 |
| d | -0,32 | 0,20 | -0,20 | 0,22 | -0,09 | -0,27 | 0,17 | 0,12 | -0,19 |
| E' | 0,16 | -0,17 | -0,31 | 0,05 | -0,18 | 0,12 | 0,12 | 0,02 | -0,37 |
| Осень (n = 18) | | | | | | | | | |
| S | -0,04 | 0,02 | 0,44 | -0,56 * | 0,03 | 0,37 | -0,41 | -0,11 | 0,55 * |
| N | 0,41 | -0,31 | 0,46 | -0,35 | -0,03 | 0,27 | -0,15 | -0,47 | 0,22 |
| 1/C | -0,03 | -0,06 | 0,49 | -0,49 | 0,39 | -0,02 | -0,32 | -0,12 | 0,04 |
| DMG | -0,38 | 0,22 | 0,34 | -0,53 * | 0,03 | 0,49 | -0,48 | 0,03 | 0,56 * |
| DMN | -0,65 * | 0,39 | -0,09 | -0,09 | -0,02 | 0,40 | -0,26 | 0,19 | 0,22 |
| D | -0,26 | 0,08 | 0,46 | -0,53 * | 0,39 | 0,07 | -0,42 | -0,13 | 0,18 |
| H' | -0,16 | 0,05 | 0,53 * | -0,61 * | 0,35 | 0,13 | -0,46 | -0,10 | 0,30 |
| SH | -0,09 | 0,02 | 0,52 * | -0,57 * | 0,35 | 0,10 | -0,41 | -0,07 | 0,24 |
| HB | -0,08 | 0,01 | 0,55 * | -0,61 * | 0,35 | 0,09 | -0,43 | -0,12 | 0,30 |
| C | 0,21 | -0,05 | -0,51 * | 0,57 * | -0,39 | -0,06 | 0,43 | 0,16 | -0,22 |
| d | 0,10 | 0,07 | -0,43 | 0,45 | -0,38 | 0,02 | 0,33 | 0,19 | -0,03 |
| E' | 0,19 | -0,29 | -0,09 | 0,31 | 0,14 | -0,45 | 0,32 | -0,15 | -0,69 ** |
| Все учеты (n = 44) | | | | | | | | | |
| S | 0,01 | 0,07 | 0,45 ** | -0,41 * | 0,09 | 0,27 | -0,31 | 0,01 | 0,58 ** |
| N | 0,34 * | -0,27 | 0,34 * | -0,11 | 0,17 | -0,04 | -0,11 | -0,22 | 0,27 |
| 1/C | 0,08 | -0,03 | 0,38 * | -0,37 * | 0,14 | 0,23 | -0,24 | -0,05 | 0,17 |
| DMG | -0,22 | 0,25 | 0,36 * | -0,44 * | 0,03 | 0,40 * | -0,35 * | 0,11 | 0,51 ** |
| DMN | -0,44 * | 0,36 | -0,03 | -0,19 | -0,09 | 0,37 * | -0,18 | 0,19 | 0,05 |
| D | -0,03 | -0,01 | 0,37 * | -0,40 * | 0,25 | 0,20 | -0,32 | -0,09 | 0,21 |
| H' | 0,01 | 0,01 | 0,47 ** | -0,46 * | 0,24 | 0,23 | -0,36 * | -0,07 | 0,35 * |
| SH | 0,04 | 0,01 | 0,45 ** | -0,43 * | 0,16 | 0,27 | -0,31 | -0,04 | 0,31 |
| HB | 0,05 | -0,03 | 0,49 ** | -0,45 * | 0,25 | 0,20 | -0,35 * | -0,09 | 0,37 * |
| C | 0,01 | 0,04 | -0,42 * | 0,42 * | -0,29 | -0,16 | 0,34 * | 0,12 | -0,27 |
| d | -0,08 | 0,12 | -0,32 | 0,33 * | -0,23 | -0,15 | 0,26 | 0,11 | -0,14 |
| E' | 0,21 | -0,25 | -0,21 | 0,19 | -0,05 | -0,12 | 0,26 | -0,10 | -0,51 ** |

Одна из существенных проблем в исследованиях подобного рода — ковариация факторов среды, особенно климатических. Проведенный нами корреляционный анализ факторов среды показал, что в пределах исследованной территории с увеличением географической долготы достоверно уменьшаются среднегодовая температура и средняя температура самого холодного месяца и в то же время увеличивается амплитуда изменений температуры. Достоверно ($p < 0,05$), но слабо отрицательно с долготой коррелирует количество осадков за холодный период.

Наиболее жестко с географической широтой коррелируют отрицательно среднегодовая и средняя температура самого холодного месяца. За ними следует среднегодовой дефицит насыщения. Кроме того, с увеличением широты увеличиваются также осадки и среднегодовая относительная влажность воздуха. Два почвенных фактора также показывают достоверные изменения с севера на юг. Так, к северу уменьшается толщина подстилки, и почвы становятся тяжелее, хотя и этот последний тренд выражен слабо (величина коэффициента корреляции 0,37).

Все температурные показатели коррелируют между собой на высоком уровне достоверности. Несколько различно ведет себя температурная амплитуда, которая четко уменьшается к западу, но в меньшей степени — к северу. Кроме того, среднегодовая и средняя температура самого холодного месяца коррелируют отрицательно с количеством осадков и положительно с дефицитом насыщения, что без сомнения можно рассматривать как скоррелированность по отношению к третьей величине, а именно географической широте.

Все факторы влажности в меньшей или большей степени коррелируют между собой. Несколько особняком стоит количество осадков для холодного периода, которое изменяется в долготном направлении, видимо, больше, чем в широтном.

Почвенные факторы представляют собой более гетерогенную группу. Как было сказано выше, механический состав почвы коррелирует, хотя и слабо, с географической широтой. Это, безусловно, можно считать случайностью, поскольку легкие и тяжелые почвы существуют во всех зонах, а корреляция механического состава с широтой вытекает, видимо, из распределения наших учетных площадок. Толщина подстилки увеличивается к югу и соответственно этому коррелирует с рядом климатических факторов, тогда как толщина гумуса не демонстрирует столь четкого тренда и коррелирует слабо лишь с дефицитом влажности и черноземным типом почв. Слабая, но достоверная отрицательная корреляция толщины гумуса наблюдается также с подзолистым типом почвообразования и с толщиной подстилки.

С целью выявления связей параметров разнообразия с факторами среды коэффициент корреляции Пирсона был подсчитан отдельно для осенних, весенних и всех учетов (табл. 2).

Видовое богатство и общая плотность населения дождевых червей не обнаруживают четкой географической изменчивости, если последнюю понимать как прямолинейную связь с географической широтой или долготой. В среднем наибольшим числом видов и плотностью населения характеризуются дубравы центрального сектора Русской равнины (дубравы Московской, Тульской, Калужской, Курской, Белгородской, Воронежской и Луганской областей) (табл. 3). Там группировки дождевых червей содержат, как правило, семь-восемь видов, тогда как западные (Правобережная Украина, Молдавия) и восточные дубравы (Поволжье, Предуралье) — не больше пяти-шести видов. Исключение среди центрально-русских дубрав составляют леса, расположенные на супесчаных речных террасах (Хинель близ Севска, Веневитиново близ Воронежа), которые отличаются заметно меньшими показателями разнообразия и общей плотности.

Число видов S для трех массивов данных коррелирует с двумя факторами: механическим составом почвы, выраженными переменными *MECH* и *SAND* и толщиной гумусового горизонта (*HUM*). Чем богаче и тяжелее почва, тем выше видовое богатство дождевых червей. На супесчаных почвах число видов соответственно уменьшается. Таким образом, видовое богатство группировок дождевых червей в пределах распространения дубрав не связано с географическим местоположением и климатическими факторами.

Таблица 3

Сравнение видового богатства и общей плотности (экз/м³) дождевых червей трех регионов Русской равнины

| Показатели | Западный * сектор | Центральный сектор | Восточный сектор |
|---------------------|-------------------|--------------------|------------------|
| Среднее число видов | 4,1 | 6,5 | 5,0 |
| Разброс | 1—6 | 4—9 | 4—7 |
| Средняя плотность | 119,7 | 365,1 | 125,9 |
| Разброс | 18—477 | 64—847 | 37—265 |
| <i>n</i> | 13 | 23 | 8 |

* Западный сектор — дубравы, расположенные в Приднепровье и западнее Днепра; Центральный сектор — центр Русской равнины, включая дубравы Донецкого кряжа; Восточный сектор — дубравы Приволжья и Предуралья.

С механическим составом почвы связано разнообразие группировок, выраженное и индексами H' , SH , D , HB , $1/C$ (табл. 2). Чем тяжелее почва, тем выше разнообразие и ниже концентрация доминирования. Иными словами, на легких супесчаных почвах наблюдается тенденция снижения не только числа видов, но и выравнивания численности между отдельными видами. Эта закономерность четко прослеживается для всех трех массивов данных. Подобно числу видов показатели разнообразия также не связаны с географическим местоположением учета или с климатическими факторами, за исключением индексов Маргалефа и Менхиника в осенних учетах.

Напротив, общая плотность N и связанный с ней индекс Менхиника DMN обнаруживает связь не с почвенными факторами, а с показателями атмосферной влажности. Чем больше осадков и выше атмосферная влажность, тем выше суммарная плотность дождевых червей в дубравах.

Выравнивание, выраженная индексом E' , коррелирует достоверно лишь с толщиной гумусного горизонта, что, безусловно, связано с фактом повышения разнообразия группировок дождевых червей на более богатых почвах.

Таким образом, корреляционный анализ связей между параметрами разнообразия и факторами среды позволяет сделать следующие выводы:

1. Число видов и индексы разнообразия дождевых червей дубрав Русской равнины не показывают четких географических трендов, которые можно было бы подтвердить наличием достоверной линейной корреляции этих показателей с климатом или с географическим местоположением. Видовое богатство и разнообразие определяются прежде всего локальными особенностями почвы, в первую очередь механическим составом и толщиной гумуса.

2. Общая плотность определяется факторами атмосферной влажности, скорее всего, через опосредственное влияние этих факторов на биотопическую влажность. Наличие летних засух в южных дубравах, очевидно, лимитирует верхней порог плотности группировок дождевых червей.

3. Хотя разные индексы разнообразия и коррелируют между собой, они часто по-разному отражают изменчивость факторов среды. Поэтому использование нескольких индексов разнообразия предпочтительнее.

В почвенно-зоологической литературе практически отсутствуют аналогичные работы, которые позволили бы сравнить полученные нами результаты с данными по другим таксонам. Поэтому мы ограничимся сравнением с результатами анализов, проведенных по другим группам почвенной мезофауны из тех же почвенных раскопок.

Что касается видового разнообразия другой группы сапрофагов, а именно обитающих в лесной подстилке многоножек-диплопод, то в отличие от дождевых червей отмечается выраженный тренд в сторону обеднения этого разнообразия с юго-запада на северо-восток. Так, если в некоторых дубравах Молдавии и Правобережной Украины группировки *Diplopoda* в тех же почвенных раскопках насчитывают по 8—9 видов, то в Центральном районе Русской равнины всего

по 3—4, реже 5—6 видов, а на самом востоке, в Поволжье и Приуралье — по 0—3 вида. Почти вся диплоподофауна Русской равнины — европейско-средиземноморская по происхождению, а влияние азиатских центров формообразования ничтожно (Golovatch, 1992).

Сходное с диплоподами распределение демонстрирует, как это ни странно, такая типично почвенная группа, как хищная многоножки-геофилы (определения Л. П. Титовой). У них, однако, на самом востоке Русской равнины вновь наблюдается некоторое повышение видового разнообразия группировок за счет ряда уральско-сибирских эндемиков и субэндемиков. Впрочем, и среди дождевых червей влияние уральского рефугиума достаточно выражено, а уровень эндемизма довольно высок (Перель, 1979).

Несколько большее сходство с картиной распределения Lumbricidae дубрав Русской равнины обнаруживают лишь хищные многоножки-костянки (определение Н. Т. Залесской), группировки которых в центре Русской равнины часто богаче, чем на западе или на востоке.

Общая численность пауков в подстилке уменьшается постепенно с юго-запада на северо-восток, что соответствует понижению температурных показателей, усилению континентальности и сокращению безморозного периода (Есюнин, 1992). Весной разнообразие и плотность пауков уменьшаются с юго-запада на северо-восток, осенью же эти процессы имеют противоположную направленность. Вышеуказанные тренды подтверждаются достоверными корреляциями общей численности и некоторых показателей разнообразия, за исключением числа видов, с географической долготой и широтой и с тепловыми факторами. Связь с факторами атмосферной влажности и почвенными условиями весьма нестабильна и проявляется лишь на примере отдельных показателей разнообразия, причем по-разному в разных совокупностях данных. Из почвенных условий выделяется толщина подстилки, с которой во всех трех совокупностях данных коррелирует индекс разнообразия Бриллюэна (Есюнин, 1992). Очевидно, будучи подстилочной и более вагильной группой хищников, пауки в большей степени подвержены контролю макроклиматических факторов, нежели такие типичные почвенные сапрофаги, как дождевые черви.

Личинки жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) достаточно четко демонстрируют противоположную закономерность по сравнению с дождевыми червями. Их видовое разнообразие и численность наиболее высоки в западных и южных дубравах (как правило, пять-девять видов), тогда как в центре подзоны хвойно-широколиственных лесов не составляют более двух-пяти видов (Ревев, 1992). К востоку группировки щелкунов не обнаруживают заметного обеднения видового состава, и уровень разнообразия сохраняется примерно таким же, как в центре Русской равнины.

На основании этих предварительных данных можно утверждать, что реакция экологически сходных групп почвенной мезофауны на одни и те же градиенты среды может быть весьма разной. Вероятно, пространственная изменчивость группировок отдельных таксонов определяется не только их экологическими предпочтениями, но также разной вагильностью и специфичностью реакций на геологические события в прошлом. Очевидно, индивидуалистический принцип реакции отдельных видов на градиенты среды можно распространить и на таксоны более высокого систематического ранга (Чернов, 1989). Таким образом, необходим тщательный групповой и видовой анализ географической изменчивости сообществ, который позволит вскрыть причинные связи распределения группировок в зависимости от современных и исторических факторов.

Авторы выражают благодарность Ю. И. Чернову за научное руководство и замечания по рукописи, Н. Т. Залесской и Л. П. Титовой — за определение материала по Chilopoda, а также всем лицам, участвовавшим в полевых работах: П. Дурманову, С. Л. Есюнину, А. В. Климову, В. Карповой, А. Назарову, В. Г. Остафичуку, З. З. Некулисяну, В. Пеневоу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баев П. В., Певев Л. Д., 1991. BIODIV — программа для вычисления параметров биологического разнообразия, сходства, перекрытия ниш и кластерного анализа. М.: Ин-т эволюц. морфол. и экол. животных РАН.
- Василев А. И., Певев Л. Д., Головач С. И., Квавадзе Е. Ш., 1994. Видовой состав и классификация группировок дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) дубрав Русской равнины//Зоол. журн. Т. 73. Вып. 2. С. 23—37.
- Есюнин С. Л., 1992. Пауки (Araneae) в дубравах Русской равнины: геоэкологический анализ//Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. С. 1—21.
- Перель Т. С., 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР (с определительными таблицами Lumbricidae и других Megadrili)// М.: Наука, С. 1—272.
- Песенко Ю. А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях// М.: Наука, С. 1—287.
- Черное Ю. И., 1989. Тепловые условия и биота Арктики//Экология. Вып. 2. С. 49—57.
- Чернов Ю. И., Певев Л. Д., 1993. Биологическое разнообразие и климат//Усп. совр. биол. Т. 113. Вып. 5. С. 515—531.
- Brown J. H., Bowers M. A., 1984. Patterns and processes in three guilds of terrestrial vertebrates// D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele, A. B. Thistle (eds). Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 282—296.
- Brown J. H., Kurzius M. A., 1987. Composition of desert rodent faunas: combinations of coexisting species//Ann. Zool. Fennici. V. 24. P. 227—237.
- Connor E. F., Simberloff D., 1979. The assembly of species communities: chance or competition?// Ecology. V. 60. P. 1132—1140.
- Haila Y., Jävinen O., Raivio S., 1987. Quantitative versus qualitative distribution patterns of birds in the western Palearctic taiga//Ann. Zool. Fennici. V. 24. P. 179—194.
- Golovatch S. I., 1992. Some patterns in the distribution and origin of the millipede fauna of the Russian Plain (Diplopoda)//Ber. nat.-med. Verein Innsbruck. Suppl. 10. P. 373—383.
- Lawton J. H., 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken//D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele, A. B. Thistle (eds). Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 67—99.
- Magurran A. E., 1988. Ecological diversity and its measurement//New Jersey: Princeton Univ. Press. P. 1—125.
- Pevnev L. D., 1992. Qualitative and quantitative spatial variation in soil wire-worm assemblages in relation to climatic and habitat factors//Oikos. V. 63. P. 180—192.
- Peet R. K., 1974. The measurement of species diversity//Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 5. P. 285—307.
- Wiens J. A., 1977. On competition and variable environment//Amer. Sci. V. 65. P. 590—597.

ИЭМЭЖ РАН, Москва;
Институт зоологии АН Грузии,
Тбилиси

Поступила в редакцию
24 мая 1993 г.

L. D. PENEV, A. I. VASILEV, S. I. GOLOVATCH, E. S. KVAVADZE

VARIATION IN INDICES OF DIVERSITY OF EARTHWORMS (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) IN OAK FORESTS OF THE RUSSIAN PLAIN IN RELATION TO ENVIRONMENTAL FACTORS

*Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology,
Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia;
Institute of Zoology, Georgian Academy of Sciences,
Tbilisi, Georgia*

Summary

Various diversity indices of earthworm assemblages in relation to several environmental factors were studied basing on 4-year-long field observations (1988—1991) in oak forests of the Russian Plain ranging from Moldova to the Urals. The number of species and most of diversity indices seem to correlate with both mechanical composition and fertility of the soil. Significant linear correlations were observed neither with geographic latitude and longitude nor with climatic parameters. The number of species and total abundance of earthworms are maximum in the central part of the Russian Plain, i. e. between the Dnieper and the Volga. The total abundance of earthworm assemblages correlates positively with both precipitation rate and relative air humidity. Although most of diversity indices covary due to their dependence on a common parameter (the number of species, S), the influence of environmental changes on these indices is different. This reinforces the necessity of use of several diversity/evenness indices instead of only a few ones.