

БІОЛОГІЯ ҐРУНТІВ ТВАРИНИ – МЕШКАНЦІ ҐРУНТУ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ



МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені І. І. МЕЧНИКОВА
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

**БІОЛОГІЯ ҐРУНТІВ
ТВАРИНИ – МЕШКАНЦІ ҐРУНТУ**

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

для студентів біологічного факультету

ОДЕСА
ОНУ
2021

**УДК 591.5 : [593.1+595(076.6)]
Б634**

Автори:

В. А. Трач, кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова;

С. Я. Підгорна, кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова;

О. Ф. Делі, кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри зоології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова;

К. Й. Черничко, кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.

Відповідальний редактор:

В. П. Стойловський, доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.

Рецензенти:

Н. А. Кириленко, кандидат біологічних наук, асистент кафедри фізіології Одеського національного медичного університету;

Ю. С. Назарчук, кандидат біологічних наук, доцент кафедри ботаніки Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.

*Рекомендовано до друку науково-методичною радою
ОНУ імені І. І. Мечникова.
Протокол № 2 від 18.03.2021 р.*

Біологія ґрунтів. Тварини – мешканці ґрунту : конспект лекцій для студентів біол. ф-ту / В. А. Трач, С. Я. Підгорна, О. Ф. Делі, К. Й. Черничко; відп. ред. В. П. Стойловський. – Одеса : Одес. нац. ун-т ім. І. І. Мечникова, 2021. – 72 с.

ISBN 978-617-689-437-7

Конспект лекцій з дисципліни «Біологія ґрунтів. Тварини – мешканці ґрунту» містить загальну характеристику ґрунту, різні типи екологічної класифікації ґрунтової фауни, стислу характеристику основних таксономічних груп тварин, що пов'язані з ґрунтами на території України та їх впливом на процеси ґрунтоутворення. Також видання містить опис методів обліку, фіксації, зберігання ґрунтових безхребетних тварин та методи їх кількісного аналізу.

Матеріали, подані у конспекті лекцій, можуть стати у нагоді для студентів природничих факультетів.

УДК 591.5 : [593.1+595(076.6)]

ISBN 978-617-689-437-7

© Трач В. А., Підгорна С. Я., Делі О. Ф., Черничко К. Й., 2021

© Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2021

ЗМІСТ

Вступ.....	4
Лекція 1. Загальна характеристика ґрунту як середовища існування тварин. Екологічна класифікація ґрунтової фауни...	5
Лекція 2. Характеристика тваринного населення ґрунту. Царство Протисти (Protista). Царство Тварини (Animalia): тип Коловертки (Rotatoria), тип Нематоди (Nematoda), тип Кільчасті черви (Annelida), тип Молюски (Mollusca), тип Тихоходи (Tardigrada).....	10
Лекція 3. Характеристика тваринного населення ґрунту. Царство Тварини (Animalia): тип Членистоногі (Arthropoda): підтип Ракоподібні (Crustacea), підтип Хеліцерові (Chelicerata)..	20
Лекція 4. Характеристика тваринного населення ґрунту. Царство Тварини (Animalia): тип Членистоногі (Arthropoda): підтип Трахейнодишні (Tracheata); тип Хордові (Chordata).....	29
Лекція 5. Роль ґрунтових безхребетних тварин у біоценозах та їх вплив на родючість ґрунтів.....	42
Лекція 6. Методи обліку, фіксації та зберігання ґрунтових безхребетних.....	52
Лекція 7. Методи математичного аналізу в ґрунтово-зоологічних дослідженнях.....	62
Додаток. Таблиця для визначення основних груп членистоногих, що мешкають у ґрунті.....	66
Список рекомендованої літератури та інформаційні ресурси...	69

ВСТУП

Біологія ґрунтів є результатом інтеграції біології та ґрунтознавства, ця дисципліна розглядає біологічні аспекти ґрунтознавства, живі організми, що мешкають у ґрунті та процеси взаємодії останніх із твердою, рідкою та газоподібною складовими ґрунту. Біологія ґрунтів включає в себе ґрунтову зоологію, протистологію, мікологію, альгологію та мікробіологію. Найбільшою кількістю видів у ґрунтах серед основних груп живих організмів представлені тварини, а серед останніх — безхребетні.

Конспект лекцій з дисципліни «Біологія ґрунтів. Тварини — мешканці ґрунту» містить загальну характеристику ґрунту, як середовища існування тварин, різні типи екологічної класифікації ґрунтової фауни, стислу характеристику (особливості зовнішньої будови, екології, біології, поширення, чисельності, ролі у ґрунтоутворенні) основних таксономічних груп тварин, що пов'язані з ґрунтами на території України та їх впливом на процеси ґрунтоутворення. Також видання містить опис методів обліку, фіксації, зберігання ґрунтових безхребетних тварин та методи їх кількісного аналізу.

Метою створення цього конспекту було узагальнення відомостей про тварин, пов'язаних із ґрунтом, інформації, яка наявна у численних, але вкрай розрізнених наукових, навчальних та науково-популярних джерелах.

Курс «Біологія ґрунту» є нормативним для студентів спеціальності «Садово-паркове господарство» (206), як варіативний курс його слухає частина студентів спеціальності «Географія» (106), також посібник може бути використаний студентами спеціальності «Біологія» (091), що спеціалізуються за кафедрою зоології під час проходження великого спеціального практикуму з зоології та студентами спеціальності «Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)» (014.05) під час проходження дисциплін «Охорона рослинного та тваринного світу», «Тваринний та рослинний світ України». Крім студентів, довідник можуть використовувати викладачі біології закладів загальної середньої освіти та інших закладів освіти, працівники позашкільної освіти тощо.

Лекція 1

Загальна характеристика ґрунту, як середовища існування тварин. Екологічна класифікація ґрунтової фауни

План лекції

1. *Поняття про ґрунт. Структура, склад та класифікація ґрунтів.*
2. *Ґрунтові тварини. Класифікація.*

Ґрунт є середовищем існування великої кількості видів безхребетних. Вважається, що 90 % біомаси тварин, які населяють суходіл, складають мешканці ґрунту. Ґрунт є нижнім ярусом наземних біогеоценозів. Мешканців цього особливого середовища називають *педобіонтами*. Сукупність педобіонтів складає *едафон* (від грецького *ἔδαφος* — ґрунт), а ґрунтовий фактор отримав назву *едафічного фактору*. У ґрунтовому ярусі ці тварини не тільки мешкають, а й беруть участь у різноманітних процесах, в тому числі в круговороті речовин. Велику роль ґрунтові мешканці також мають в підтримці та підвищенні родючості ґрунту.

Засновником наукового ґрунтознавства є В. В. Докучаєв. Разом зі своїми учнями, П. А. Костичевим і В. І. Вернадським, ним була розроблена концепція згідно з якою ґрунт є особливим природним тілом, а його склад постійно змінюється в результаті дії як біотичних, так і абіотичних факторів середовища. Стало очевидним, що ґрунтові тварини є важливими біотичними факторами ґрунтоутворення та повинні вивчатися як компоненти єдиної природної системи. Подібна точка зору на ґрунт сприяла визначенню основних завдань майбутньої комплексної дисципліни — ґрунтової зоології.

У роботі «Російський чорнозем» 1883 р., що стала підсумком більш ніж п'ятирічного вивчення ґрунтів цього типу, В. В. Докучаєв прийшов до висновку, що ґрунт — це результат «... надзвичайно складної взаємодії місцевого клімату, рослинних і тваринних організмів, складу і будови материнських гірських порід, рельєфу місцевості, нарешті, віку країни...».

Ґрунт як середовище існування є складною трифазною полідисперсною системою, яка складається із твердої, рідкої та газоподібної фаз. Тверда фаза ґрунту складається з частинок різного розміру: мулу (найдрібніші частинки), пилу (частинки розміром 0,001–0,05 мм), піску (частки не більше 1 мм), гравію (1–3 мм), каміння (частки більше 3 мм). Від розмірів ґрунтових частинок

залежить обсяг рідкої і газоподібної фаз ґрунту, оскільки всі ґрунтові частинки оточені повітрям і водою.

У ґрунті перетворюються і накопичуються запаси органічних і мінеральних речовин, що надходять після відмирання рослин і тварин. Ґрунтові частинки цементуються колоїдними частинками в структурні грудки. Це значно збільшує загальну шпаристість ґрунту і підвищує її водопроникність, оскільки через велику кількість мікропор між ґрунтовими грудками і їх агрегатами ґрунт є досить пористим утворенням. Загальна поверхня пор та щілин у ґрунті дуже велика, що забезпечує можливість існування організмів найрізноманітніших розмірів.

Вода (H_2O) знаходиться в ґрунті в різних станах. *Гігроскопічна вода* бере початок від водяної пари повітря і утворює тонку плівку навколо ґрунтових частинок, просочуючи їх і утримуючись дуже міцно. Вона недоступна для використання ані тваринам, ані рослинам. *Плівкова вода* покриває досить великі грудки ґрунту і стає середовищем існування багатьох форм, які мають водне дихання (найпростіші, коловертки). *Капілярна вода, що не адсорбується* заповнює пори діаметром менш 0,002 мм. Вона утримується міцно і не може бути використана організмами. *Капілярна вода, що адсорбується*, знаходиться в порах діаметром від 0,002 до 0,008 мм. Вона зазвичай поглинається рослинами в період між дощами, а також підтримує активність ряду бактерій і найпростіших. *Гравітаційна вода* тимчасово накопичується у великих порах ґрунту. Вона надходить під впливом сили тяжіння. Ця вода може швидко рухатися (властиво піщаним ґрунтам) і повільно рухатися (затримується кілька днів в дрібних порах, діаметром більше 0,008 мм). Дефіцит вологості особливо істотний у тих випадках, коли ґрунт втрачає всю воду крім гігроскопічної. У кожного виду ґрунтових тварин є свій рівень екологічної валентності або пластичності щодо вологості.

Співвідношення дихальних газів в ґрунтовому повітрі залежить від вологості і біологічної активності ґрунтів: чим вологіший ґрунт, тим важче відбувається в ньому відновлення повітря, тим вищий вміст вуглекислоти. У ґрунті спостерігається вертикальний градієнт вмісту кисню (O_2) (він падає з глибиною) і вуглекислоти (CO_2) (зростає з глибиною). Коливання співвідношення кількості води і повітря в ґрунті впливає на вертикальні міграції ґрунтових безхребетних. При нестачі кисню в ґрунті розвиваються анаеробні процеси з утворенням токсичних для рослин сполук, знижується

затримання доступних поживних речовин, погіршуються фізичні властивості, що в сукупності знижує родючість ґрунту. Основна кількість вуглекислоти ґрунтового повітря утворюється в результаті життєдіяльності макро- і мікроорганізмів. За рахунок дихання кореневої системи вищих рослин утворюється близько 30 % вуглекислого газу, приблизно 65 % – при розкладанні органічних залишків мікроорганізмами, вищі тварини виділяють приблизно 5 %.

Важливим фактором, що впливає на мешканців ґрунту, є його *температура*, яка різко коливається тільки на поверхні. З глибиною як дозові, так і сезонні зміни температури зменшуються. На глибині в 1–1,5 м коливання практично не простежуються для більшості кліматичних зон. Серед педобіонтів виділяються теплолюбні види, поширення яких пов'язане з відповідними ландшафтно-кліматичними зонами, визначеними ґрунтовими шарами і сезонами. Багато з них в помірних широтах при похолоданні впадають у діапаузу.

Зміни водневого показника (рН) також впливають на фауну ґрунтів. Найпростіші, наприклад, в залежності від видової належності, переносять зміни водневого показника від 3,9 до 9,7. Серед них є ацидофільні, базифільні та нейтрофільні (найбільш численні) види. Дошові черв'яки не переносять значення рН нижче 4,4, найбільш численні вони в інтервалі від 4,5 до 8. Молюски залежать від водневого показника через потребу у вапні для побудови черепашки, тому вони більш характерні для ґрунтів з рН близько 7–8.

Солоні ґрунти (із залишком натрій хлору, NaCl) є найнесприятливішими для мешкання більшості педобіонтів. В таких ґрунтах мешкає дуже обмежена за своїм складом, але дуже характерна фауна.

Багатьом педобіонтам для нормальної життєдіяльності потрібні катіони Кальцію (Ca^{2+}). В них мають потребу дошові черв'яки для забезпечення роботи карбонатних залоз стравоходу. Велика потреба в кальцію у деяких багатоніжок (наприклад, двопарноногих), черепашкових амеб, червононогих молюсків.

У ґрунті відбуваються процеси синтезу і розпаду органіки. У цьому середовищі проходять складні біологічні процеси, пов'язані з біогенними циклами Нітрогену (N), Фосфору (P), Сульфуру (S), Карбону (C) і ряду інших елементів. Ці цикли існують завдяки різноманітній діяльності організмів, що синтезують складні органічні сполуки (білки, жири, вуглеводи і т. ін.), і організмів, які повертають продукти розпаду цих речовин у ґрунт в результаті гнильного

розпаду тканин рослин і тварин. Сапробіонтні осередки утворюються в місцях потрапляння в ґрунт відмерлих частин рослин або трупів тварин. У таких місцях завжди є спеціалізовані групи організмів (бактерії, гриби, нематоди, кліщі, комахи тощо). В результаті їх діяльності відбувається поступовий розпад органічних сполук до більш простих, тобто організми повертають у ґрунт елементи, за рахунок яких відбувається синтез складних речовин під час розвитку тварин і рослин. Слід зазначити, що сапробіонтні середовища є дуже нетривалими, тому там мешкають тільки певні види.

Розподіл тварин в ґрунтовому профілі нерівномірний. Найбільша кількість видів мешканців ґрунту та найбільша їх чисельність припадає на ґрунтову підстилку та верхні шари ґрунту, глибиною до 5–10 і рідше – до 15 см. На більших глибинах кількість і різноманітність видів різко скорочуються, але можуть з'являтися специфічні види, пристосовані до життя в умовах зі зниженим вмістом кисню і органічних речовин.

В ґрунті спостерігається широке різноманіття тварин, які відрізняються за розмірами, живленням, місцем, яке вони займають в ґрунтовому профілі, ступенем зв'язку з ґрунтом та іншими екологічними властивостями.

За ступенем зв'язку з ґрунтом розрізняють три основні групи.

1. *Геобіонти*, які мешкають у ґрунті протягом всього життя.
2. *Геофіли*, в яких частина життєвого циклу обов'язково проходить у ґрунті.
3. *Геоксени*, випадкові мешканці ґрунту, або ті, які використовують ґрунт тільки в якості сховища.

Як правило, геобіонти та геофіли мають морфологічні (зміна форми кінцівок, редукція органів зору, зменшення розмірів), анатомічні (будова шкірних покривів, органів дихання та виділення), фізіологічні (особливості обміну речовин тощо) та етологічні (здатність до вертикальних міграцій) пристосування до мешкання у ґрунті.

Для зручності вивчення у ґрунтовій зоології прийнята розмірна класифікація тварин, за якою окремі групи відрізняються способами використання ґрунту як середовища існування. Так, зазвичай виділяють п'ять розмірних груп.

1. *Нанофауна*. Одноклітинні, їх розміри – до 0,1 мм. Живуть вони у водній фазі ґрунту, в ґрунтових порах, заповнених водою, та є не

стільки геобіонтами, скільки гідробіонтами. Деякі види мешкають тільки в ґрунті, тоді як інші зустрічаються також у водоймах.

2. *Мікрофауна*. До них належать дрібні безхребетні тварини розміром від 0,1 до 1–2 мм: коловертки, нематоди, кліщі, дуже дрібні комахи, тихоходи. Всі вони живуть у вологому середовищі – у порах або камерах, атмосфера яких насичена водяними парами. Розподіл в ґрунті цих організмів залежить від наявності рослинних решток і гумусу. Завдяки дрібним розмірам вони активно не впливають на шпаристість та інші фізичні властивості ґрунту.

3. *Мезофауна*. Різноманітне і численне тваринне населення розміром від 1–2 до 10 мм: дрібні комахи, багатоніжки, мокриці, павуки, кільчасті черви. Живуть вони в порожнинах або риють норки. Разом із мікрофауною представники мезофауни здатні до міграцій в свердловинах і великих порах.

4. *Макрофауна*. До них належать тварини розміром від 10 мм до 10–20 см: дощові черви, великі багатоніжки та комахи. Для цих тварин ґрунт виступає як щільне середовище, в якому при пересуванні необхідно активно прокладати собі ходи. Ці тварини риють норки або рухаються по природних свердловинах, розширюючи їх при цьому. При несприятливих умовах вони здатні мігрувати в глибокі шари ґрунту, де переживають посуху та періоди холоду.

5. *Мегафауна*. Це найбільші за розміром тварини (від 10–20 см і більше): ссавці, гігантські дощові черви. Вони здійснюють сильний механічний вплив на ґрунт, викликаючи переміщення значних мас субстрату, змішуючи ґрунт різних горизонтів, порушуючи його природне складання.

За характером живлення серед ґрунтових тварин теж виділяють кілька груп.

1. *Зоофаги* — організми, що харчуються за рахунок інших тварин. До зоофагів належать хижаки і паразити.

2. *Фітофаги* — організми, що харчуються живими рослинними об'єктами. До фітофагів також належать альгофаги, бріофаги та ліхенофаги.

3. *Міцетофаги* — організми, що харчуються грибами.

4. *Сапрофаги* — організми, що харчуються залишками перш за все рослинного походження.

5. *Некрофаги* — організми, що харчуються мертвими рештками тваринного походження;

6. *Копрофаги* — організми, що споживають в їжу екскременти інших тварин.

7. *Міксофаги* — організми зі змішаним типом живлення (наприклад, сапроміцетофаги, зоонекрофаги тощо).

Питання для самоконтролю:

1. Що таке ґрунт? Опишіть його склад.
2. Наведіть фізичні та хімічні властивості ґрунту.
3. Розкрийте особливості ґрунту як середовища існування.
4. Охарактеризуйте тварин за ступенем їх зв'язку із ґрунтом.
5. Опишіть класифікацію ґрунтових тварин за розміром та типом живлення.

Лекція 2

Характеристика тваринного населення ґрунту. Царство Протисти (Protista). Царство Тварини (Animalia): тип Коловертки (Rotatoria), тип Нематоди (Nematoda), тип Кільчасті Черви (Annelida), тип Молюски (Mollusca), тип Тихоходи (Tardigrada)

План лекції

1. *Особливості організації ґрунтових найпростіших.*
2. *Характеристика ґрунтових безхребетних тварин.*

Царство Протисти (Protista)

Царство являє собою гетерогенну групу, здебільшого одноклітинних, еукаріотичних організмів. Незважаючи на те, що багато протистів є колоніальними організмами, або навіть багатоклітинними, у них ніколи не розвинені окремі тканини. Нараховується близько 55.000 видів протистів. Таксономічна структура царства нестабільна та швидко змінюється, проте за способом живлення та розмноження їх зазвичай поділяють на «тваринних» (або найпростіших), «рослинних» (деякі групи водоростей) та «грибоподібних». Ці не таксономічні групи традиційно розглядаються, відповідно, в курсах таких дисциплін як зоологія, ботаніка та мікологія. Нижче будуть розглянуті лише так звані «тваринні» протисти або найпростіші — амеби, джгутиконосці та інфузорії.

Більшість найпростіших є водними організмами, значна кількість – паразити рослин та тварин, в тому числі людини. Тіло одноклітинних складається із однієї клітини, яка функціонує як цілісний організм. Їх розміри коливаються у межах від 0,002 до 5 мм. Найдрібнішими є внутрішньоклітинні паразити, а розміри ґрунтових одноклітинних в 5–10 разів менше, ніж у прісноводних або морських форм. Більшість їх є складовою нанофауни ґрунту.

Фауна найпростіших ґрунту складається, головним чином, із фізіологічно стійких видів, які здатні протистояти, завдяки інцистуванню, несприятливим факторам середовища (надмірне тепло та холод, висихання та надмірне зволоження ґрунту, відсутність кисню). Найпростіші є гідробіонтами, які мешкають в ґрунтових порах, заповнених водою. Існування в ґрунтовому мікросередовищі призвело до виникнення ряду пристосувань: у деяких спостерігається сплюснення клітини, раковини, відсутність виростів, шипів, передніх джгутиків тощо. Характерною рисою найпростіших ґрунту є також наявність скоротливої вакуолі.

Чисельність найпростіших в ґрунті може бути достатньо високою – до декількох 100000 клітин у 1 г ґрунту. Біомаса за сприятливих умов може сягати 40 г/м². В горизонтах ґрунту найпростіші розподілені нерівномірно, найбільша їх чисельність характерна для найбільш верхніх горизонтів. Для найпростіших помірної кліматичної зони характерне значне сезонне коливання чисельності.

Харчуються ґрунтові найпростіші бактеріями, грибами, дріжджами, водоростями, іншими найпростішими. Вони регулюють їх чисельність, а також, розкладаючи органічні речовини, змінюють дисперсність ґрунту, активують біологічну фіксацію азоту та розкладання целюлози. Найпростіші, що живуть у ґрунті, також впливають на хімізм середовища. Вони здатні виділяти біологічно активні речовини, які стимулюють проростання рослин або пригнічують розвиток фітопатогенних грибів.

Тип Евгленові (Euglenozoa)

Евгленові – це найдрібніші ґрунтові одноклітинні (розмір, як правило, не перевищує 0,005 мм), характеризуються рухливістю та наявністю джгутиків. Поширені головним чином в прісноводних водоймах, є види, що трапляються в солонуватих водах, у вологому ґрунті, є паразити тварин. Група налічує близько 1500 видів.

Одноклітинні евгленові розмножуються нестатевим способом, шляхом поділу клітини.

Серед них за способом живлення виділяють три групи:

— *автотрофні евгленові* (живляться за допомогою фотосинтезу; оскільки для їх життєдіяльності значення має сонячне світло, у ґрунтах їх мешкає небагато);

— *гетеротрофні евгленові* (живляться бактеріями, іншими одноклітинними або сапрофітно);

— *міксотрофні евгленові* (за наявності сонячного світла живляться за рахунок фотосинтезу, а у темряві переходять до гетеротрофного типу живлення).

Автотрофні евгленові відіграють важливу роль у біологічному кругообігу речовин у ґрунтах як первинні продуценти органічної речовини. Крім того, багато з них є індикаторами забрудненості.

Тип Амебоподібні (Amoebozoa)

Головна особливість амебоїдних – відсутність постійної форми тіла та здатність утворення псевдоподій (псевдоніжок). Переважна більшість амебоподібних мешкає у водоймах. У ґрунті трапляються лише дві групи амебоподібних — так звані голі амеби та черепашкові амеби. Тип охоплює близько 3000 видів. Амебоподібні розмножуються шляхом поділу клітини.

Для голих амеб характерні дрібний розмір (0,02–0,04 мм), відсутність черепашки та непостійна форма тіла у зв'язку з тим, що псевдоподії можуть утворюватися у будь-якій частині клітини. Часто голих амеб розглядають як найважливішу групу ґрунтових найпростіших, адже часто вони сягають дуже великої кількості — до 2000000 особин на 1 г сухої маси ґрунту та регулюють чисельність інших одноклітинних. Живляться амеби шляхом фагоцитозу (захоплюючи псевдоподіями бактерій, водоростей та інших найпростіших) або піноцитозу.

Черепашкові амеби мають більш постійну форму тіла завдяки наявності зовнішнього скелету з органічних або мінеральних речовин. Частина їх клітини схована у черепашку, яка грає захисну роль, псевдоподії, через отвір останньої, витягуються назовні. Це найбільші з одноклітинних, які мешкають в ґрунті, середній їх розмір близько 0,05 мм, а найбільші сягають 0,08 мм. Черепашкові амеби переважно сапрофаги, широко поширені в болотистих ґрунтах та в

кислих ґрунтах хвойних лісів. Черепашковим амебам належить особлива роль у розкладанні таких стійких до розщеплення речовин, як клітковина і лігнін. Завдяки тому, що черепашки надовго зберігаються у ґрунті, черепашкових амеб використовують в діагностиці ґрунту. Як і джгутикові, голі та черепашкові амеби можуть утворювати великі скупчення.

Тип Інфузорії (Ciliophora)

Серед інших протистів для інфузорій є характерним наявність замість окремих джгутиків значної кількості війок, які спільно обумовлюють пересування та двох різних за розмірами та функціями ядер у клітині. Нараховують близько 3500 видів інфузорій. Розмножуються вони як статевим, шляхом кон'югації, так і нестатевим, шляхом поділу.

Інфузорії мешкають у морях і прісних водоймах, в інтерстиціях, ґрунті, у мохах, крім того відомі мутуалісти, коменсали та паразити тварин. За чисельністю інфузорії у ґрунті значно поступаються евгленовим та амебоподібним, проте за розмірами вони значно їх більші й сягають довжини до 0,18 мм. Ґрунтові інфузорії живляться іншими одноклітинними: бактеріями, грибами, водоростями, найпростішими. Міцетофаги серед інфузорій властиві для наземних екосистем. Деякі війчасті є анаеробними тваринами, тому є хорошими індикаторами кисневого режиму ґрунтів.

Значна кількість інфузорій зустрічається у вологій лісовій підстилці, де щільність цієї групи тварин може сягати до 10000 екземплярів на 1 г ґрунту. В гумусових та мінеральних шарах активні інфузорії дуже рідкісні, але там можна зустріти багато цист. Війчасті є інформативним індикатором рівня процесів відновлення рослинної підстилки у порушених екосистемах.

Царство Тварини (Animalia)

Царство Тварини охоплює близько 1600000 видів та є найбільш чисельним царством живої природи. До тварин належать гетеротрофні, зазвичай рухливі, багатоклітинні еукаріотичні організми з розвиненими тканинами. Царство налічує сучасних 39 типів. Дев'ять з них (Плоскі черви — Platyhelminthes, Коловертки — Rotatoria, Нематоди — Nematoda, Кільчасті черви — Annelida,

Молюски — Mollusca, Тихоходи — Tardigrada, Оніхофори — Onychophora, Членистоногі — Arthropoda, Хордові — Chordata) мають представників, що тісно пов'язані або мешкають у ґрунті. Нижче розглянуті лише безхребетні тварини, які мешкають в ґрунтах на території України.

Тип Коловертки (Rotatoria)

Здебільшого коловертки є прісноводними мешканцями, але деякі мешкають у морі та вологих ґрунтах. Переважна більшість коловерток є вільноплаваючими, але є й прикріплені форми. Тип налічує близько 1600 видів. Коловертки — це найдрібніші тварини, розмір їх тіла коливається від 0,04 до 2 мм (зазвичай 0,1–0,5 мм). Тіло коловерток складається з трьох відділів: голови, тулубу й ноги. Коловертки отримали назву завдяки навколоротовому апарату, кругових рядів війок на передньому кінці тіла, який використовується для живлення і руху. Розвиток коловерток прямий, без метаморфозу.

Серед коловерток небагато видів, що пристосувались до життя у ґрунті. Вони населяють рослинну підстилку, товщу мохів, але не проникають звичайно в мінеральні горизонти ґрунту. Вони розповсюджені від Арктики до Антарктики, так як від клімату залежать слабо та здатні розвиватися як при низьких, так і при високих температурах.

Харчуються ґрунтові коловертки органічними рештками, бактеріями, одноклітинними, є також хижаки, які захоплюють найдрібніших безхребетних. Більшість видів є поліфагами. Коловертки не мають високої чисельності в ґрунтах та, відповідно, їх роль в ґрунтових процесах дуже скромна. Завдяки здатності витримувати навіть дуже низькі температури, у мерзлих ґрунтах на півночі їх роль на загальному тлі може бути дуже вагомою.

Тип Нематоди (Nematoda)

Нематоди, або круглі черви, мешкають у прісних водоймах, морях та океанах, у ґрунті, багато серед них також ендопаразитів тварин та рослин. Зараз відомо біля 24800 видів нематод (за різними відомостями від 2000 до 5000 з них відмічені у ґрунтах), але вважається, що значна кількість вільноживучих видів є поки що невідомими й тип може об'єднувати понад мільйон видів. Довжина

нематод складає від 0,3 мм до 8,4 м, але довжина круглих червів, що мешкають у ґрунті не перевищують 7 мм і вони є складовою мікро- та мезофауни ґрунту. Нематоди мають нерозчленоване тіло, зазвичай воно веретеноподібне, округле в перерізі та звужене до головного і хвостового кінців. Розвиток нематод прямий, без метаморфозу.

Нематод по праву вважають однією з пануючих груп ґрунтових безхребетних (нарівні з членистоногими). Чисельність та біомаса нематод у ґрунтах може бути дуже значною, до 12000000 екземплярів на м², а біомаса – до 5 г/м². Наземні види нематод насправді живуть в тонкій плівці води, яка оточує дрібні частки ґрунту. Є види, які можуть мешкати і в прісних водоймах, і в ґрунті. На їх чисельність, перш за все, впливають вологість ґрунту, наявність їжі, фізична структура ґрунту. Круглі черви мешкають здебільшого у поверхневому шарі ґрунту, на глибині до 30 см, особливо їх багато в прикореневій зоні рослин. Для багатьох видів нематод характерна велика плодючість і швидка зміна поколінь (у деяких повний життєвий цикл триває 12–24 години). Вільноживучі ґрунтові нематоди є типовими представниками організмів з г-стратегією розмноження.

Ґрунтові нематоди рухаються в прямому і зворотному напрямках хвилеподібно згинаючи тіло в дорзо-вентральному напрямку, ефективно відштовхуючись від часток ґрунту. Найкраща рухливість у круглих червів піщаних та пухких ґрунтах, глинисті ґрунти є найбільш важкими для їх пересування.

Серед нематод, що трапляються у ґрунті виділяють наступні трофічні та екологічні групи:

- *хижі едафобіонти* (харчуються найпростішими та дрібними безхребетними);

- *еусапробіонти* (харчуються гнильними мікроорганізмами, дрібними частинками і продуктами розкладання рослинних тканин);

- *парарізобіонти та девісапробіонти* (харчуються бактеріями, водоростями, міцелієм грибів і соками з клітин коренів рослин);

- *фітонематоди* (спеціалізовані паразити рослин, в тому числі галові нематоди);

- *паразитичні нематоди з вільноживучою активною личинковою стадією*;

- *паразитичні нематоди зі спочиваючою стадією яйця*, яке стає інвазивним лише в аеробних умовах.

Нематоди відіграють величезну роль в розкладанні рослинних решток та вносять істотний внесок у підвищення родючості ґрунту. Відомо, що в присутності ґрунтових нематод розкладання органічних речовин йде значно швидше, ніж при їх відсутності. Також нематоди відіграють велику роль у процесах регуляції складу ґрунтової мікрофлори, а хижі круглі черви стримують чисельність фітонематод – шкідників рослин. Вважається також, що ґрунтові нематоди є важливим фактором мінералізації нітрогену ґрунту. Крім того, пошкоджуючи покриви коренів рослин, нематоди сприяють бактеріальному і грибковому ураженню коренів рослин та їх подальшому розкладанню. Все це робить круглих червів однією з ключових груп безхребетних тварин, що мешкають у ґрунті.

Тип Кільчасті черви (Annelida)

Тип кільчастих червів включає близько 17200 видів. Вони є мешканцями морських та прісних водойм, товщі ґрунту, рідше є наземними мешканцями. Основною відмінністю кільчастих червів у зовнішній морфології є видовжене сегментоване тіло. Кінцівки, якщо наявні, нечленисті. З ґрунтом пов'язана значна частина малощетинкових червів.

Клас Малошетинкові черви (Oligochaeta)

Більшість видів, що відносяться до класу Oligochaeta, мешкають у воді, в тому числі у прісній. Клас налічує близько 3500 видів. Від більшості кільчастих червів малощетинкових відрізняє, перш за все, гомономна (одноманітна) сегментація тіла. Розміри ґрунтових малощетинкових червів варіюють в широких межах від 0,5 мм до 3 м (в Україні — до 30 см). У помірній зоні більшість видів, що мешкають у ґрунті, відносяться до двох родин класу: дощові черви (Lumbricidae) та енхітреїди (Enchytraeidae). Більшість видів дощових червів відноситься до макрофауни ґрунту, більшість енхітреїд — до мезофауни. Розвиток малощетинкових червів прямий, без метаморфозу.

Дощові черви рухаються в ґрунті в залежності від його щільності. В м'якій землі черв'як загостреним кінцем тіла розсовує часточки ґрунту і протискається між ними звужуючи та розширюючи своє тіло. В щільному ґрунті черв'як проковтує землю і пропускає її крізь

кишечник. Ходи червів йдуть в глибину до 50 см, а у великих видів — до 8 м.

За місцем існування дощові черви підрозділяються на наступні групи:

— *підстилкові*, які в сезон активності при нормальній вологості концентруються в підстилці (не проникають у мінеральні шари ґрунту);

— *ґрунтово-підстилкові*, вони знаходяться в нижній частині підстилки та верхніх горизонтах ґрунту;

— *норники*, або ґрунтові, живуть у верхніх горизонтах ґрунту, на поверхню зазвичай не виходять, харчуються переважно нерозкладеними рослинними залишками.

Розподіл дощових червів за ґрунтовими горизонтами нестабільний та залежить від ряду абіотичних чинників, насамперед від вологості ґрунту і температури. В умовах посухи зазвичай черви гинуть в масовій кількості, при надмірній вологості виповзають назовні. Ранні заморозки теж викликають їх загибель. Погано вони переносять і високі температури.

Вплив дощових червів на ґрунтоутворюючі процеси багатогранний. По-перше, вони прокладають ходи в ґрунті (стінки яких скріплені слизом червів) й тим самим покращують водно-повітряний режим, полегшують проникнення коренів рослин. По-друге, дощові черви змінюють хімічний склад ґрунту, перемішуючи різні шари ґрунту — виносячи догори землю з нижніх шарів і зтягуючи рештки рослин на глибину. Після смерті дощових червів в ґрунт щорічно надходить значна кількість нітрогену. По-третє, дощові черви важливі гумусоутворювачі. У кишечнику дощових червів відбувається розщеплення більшої частини рослинних решток. Дослідним шляхом доведено, що без доступу дощових червів розкладання листя відбувається в 2–3 рази повільніше. Крім того, залози кишечника виділяють слиз, який склеює частинки. Перероблену землю черв'яки викидають на поверхню у вигляді грудочок — копролітів. Черви, що живуть на площі в 1 га, викидають від 10 до 30 т переробленого ними ґрунту у вигляді екскрементів. Чисельність мікроорганізмів, що знаходяться в копролітах, на 70–83 % більша, ніж у ґрунті. Копроліти утримують більше води, ніж навколишнє середовище: на суглинках в них води на 46,6 %, а на піщаних ґрунтах — на 114 % більше, ніж в навколишньому ґрунті. Копроліти поступово розмиваються дощем і мають вигляд гранул, у

копролітах містяться вуглець, кальцій, амоній, нітрати, фосфати. Таким чином, черви змінюють хімічний склад ґрунту, збагачуючи його хімічними речовинами, доступними для рослин. Дощові черви становлять 50-70 % всієї біомаси ґрунтових безхребетних. На одному гектарі їх кількість може становити до 200000000 особин, а вага їх біомаси — до 5 тон на гектар. Крім того, дощові черви можуть бути проміжними хазяями паразитичних плоских червів.

Представники родини енхітреїд відрізняються від дощових червів головним чином непігментованими покривами і відносно малими розмірами. Основна маса енхітреїд зосереджена у верхньому кореневмісному шарі ґрунту, оскільки головна їхня їжа — відмерлі корені. Особливо помітна роль енхітреїд як гумусоутворювачів в мерзлотних північних ґрунтах і в горах, там, де практично відсутні дощові черви. У хвойних лісах їх роль у формуванні ґрунтового гумусу зазвичай також перевищує роль дощових червів.

Тип Молюски (Mollusca)

Тип об'єднує близько 117400 видів. У величезній більшості молюски — водні мешканці. До наземного способу життя пристосувалися лише так звані легеневі, група черевоногих молюсків, до яких них відносяться равлики і слимаки.

Клас Черевоногі (Gastropoda)

Клас є найбільш численним серед типу та налічує до 95000 видів. Тіло цих м'якунів складається з голови, ноги і тулуба. Зазвичай молюск має вапнякову черепашку. Довжина їх тіла складає від 1 мм до 70 см. Первинно черевоногі — мешканці моря, проте багато з них перейшли до життя в прісній воді та на суходолі. Невелика кількість видів веде паразитичний спосіб життя. У наземних молюсків розвиток прямий, без личинкової стадії.

Головними умовами для існування наземних м'якунів є наявність вологості та кальцію. Тому їх чисельність завжди вища у відносно вологих біотопах, що мають нейтральне або лужне середовище ґрунту, в той час як види з редукованою черепашкою (слимаки) розмножуються у великій кількості на кислих ґрунтах при відсутності конкуренції з боку молюсків, що мають черепашку. Серед равликів є також стійкі до дефіциту вологості види, які населяють сухі степи,

напівпустелі і, навіть, пустелі. При особливо сильному дефіциті вологості вони впадають в сплячку.

Мешкають наземні молюски в рослинній підстилці, в гниючій деревині, на рослинах. Харчуються вони живими рослинними тканинами, мертвими рослинними і тваринними залишками, ґрунтовими водоростями, грибами, лишайниками, деякі є хижаками.

Наземні молюски беруть участь в переробці рослинного опаду, прискорюють кругообіг речовин в біоценозі. Слиз, який виділяється при їх русі, диханні та харчуванні, змінює фізичну структуру ґрунту. Також він є живильним середовищем для ґрунтових мікроорганізмів та стимулює їх розмноження. Крім того, великі за розмірами молюски впливають на фізичні якості ґрунту при закопуванні у нього на зимівлю. Негативна роль равликів для ряду хребетних тварин і сільського господарства полягає в тому, що багато з них є проміжними хазяями гельмінтів, а окремі види, особливо слимаки, при масовому розмноженні пошкоджують сільськогосподарські рослини.

Тип Тихоходи (Tardigrada)

Тип об'єднує близько 1200 видів. Тихоходи відносяться до мікрофауни, їх розміри ледь сягають від 0,1 до 1,5 мм. Тіло їх сегментоване на голову та чотири тулубних сегменти, які несуть чотири пари коротких кінцівок із кігтиками або відростками. Тихоходи є мешканцями мохових і лишайникових подушок на поверхні ґрунту, деревах, скелях, багато також серед них прісноводних та морських форм. Для них характерний прямий розвиток.

Хоча наземні форми і мешкають у ґрунті, їх, мабуть, слід відносити до гідробіонтної фауни, оскільки активні вони тільки у водному середовищі. Тихоходи живляться, висмоктуючи клітини водоростей та рослин. Серед них також зустрічаються хижаки, які полюють на нематод, коловороток, інших тихоходів. Серед тихоходів спостерігається вертикальний розподіл окремих видів в різних шарах субстрату. Кількість тихоходів у мохах може бути дуже великою, до 1000 особин на 1 г висушеного моху. Пересуваються тихоходи дуже повільно, за що і отримали свою назву.

Екологічною особливістю тихоходів є їхня здатність тривалий час переносити несприятливі умови в стані анабіозу. Це є можливим

перш за все за рахунок висушування, так званого ангідробіозу. При висиханні тіло тварини сильно зменшується і набуває форми діжки. У такому вигляді деякі тихоходи можуть не втрачати життєздатність протягом 2–3 років. Крім того вони дуже стійкі й до інших факторів – високих і низьких температур, складу атмосфери, іонізуючого випромінювання, тиску, умов вакууму, а також до перебування у відкритому космосі.

Питання для самоконтролю:

1. Наведіть загальну характеристику ґрунтових найпростіших.
2. Вкажіть на особливості організації та роль у ґрунтоутворюючих процесах евгленових, інфузорій та амеб.
3. Назвіть типи безхребетних тварин, що тісно пов'язані або мешкають у ґрунті.
4. Перелічить та охарактеризуйте екологічні групи ґрунтових нематод
5. Опишіть роль кільчастих червів у ґрунтоутворюючих процесах.
6. Яке ґрунтово-біологічне значення наземних м'якунів?

Лекція 3

Характеристика тваринного населення ґрунту. Царство Тварини (Animalia): тип Членистоногі (Arthropoda): підтип Ракоподібні (Crustacea), підтип Хеліцерові (Chelicerata)

План лекції

1. *Загальна характеристика типу Членистоногі.*
2. *Ґрунтові ракоподібні.*
3. *Ґрунтові хеліцерові.*

Тип Членистоногі (Arthropoda)

За кількістю видів та поширеністю членистоногі є найбільш процвітаючою групою живих організмів. Ними освоєні як морські, прісноводні, так і наземні та повітряні екосистеми. Зараз відомо близько 1300000 видів членистоногих (що складає біля 80 % від всіх відомих тварин та біля 65 % від всіх живих організмів). Вважається, що загальна кількість нині живучих видів членистоногих може сягати 8–10 мільйонів. Для членистоногих тварин характерна гетерономна сегментація тіла, окремі його сегменти входять до складу зазвичай

трьох відділів, або тагм – голови, грудей та черевця (або тулубу). Характерною ознакою членистоногих, від якої походить назва типу, є будова їхніх кінцівок. Вони складаються з окремих члеників, які рухомо поєднані між собою. Тип об'єднує три рецентних підтипи: ракоподібні, хеліцерові та трахейнодишні. Серед членистоногих із ґрунтом пов'язана більшість хеліцерових, значна частина трахейнодишних та деякі ракоподібні.

Підтип Ракоподібні (Crustacea)

Підтип об'єднує близько описаних 73000 видів, переважна більшість яких є водними мешканцями. Від інших членистоногих ракоподібні відрізняються наявністю двогіллястих кінцівок та двох пар вусиків – антенул і антен. На суходолі та в ґрунті мешкають лише мокриці, деякі краби, крабоїди та рачки-бокоплави. В Україні з них наявні лише мокриці.

Клас Вищі ракоподібні (Malacostraca)

Клас є найчисельнішим серед ракоподібних, налічує близько 40000 видів, включає мешканців як водойм, так і суходолу. Характерною рисою представників класу є постійна кількість сегментів – вісім грудних, шість-сім черевних.

Ряд Рівноногі (Isopoda)

Ряд налічує близько 10.600 видів. Ізоподи живуть у морі, у прісній воді або на суходолі. Для них характерні одnogіллясті кінцівки на грудній частині та зазвичай розгалужені придатки на черевній частині, які використовуються при диханні.

Підряд Мокриці (Oniscidea)

Представники цього підряду живуть здебільшого на суходолі у вологих місцях: під каменями, під лежачим на землі деревом, у ґрунті тощо. Окремі види мокриць є амфібіотичними та вторинноводними. Зараз відомо біля 4000 видів мокриць. Тіло мокриць овальне, зверху опукле, перша пара вусиків недорозвинена і дуже мала, друга добре

розвинена, довжина тіла звичайно не перевищує 2 см. У разі небезпеки, мокриця може згорнутися в кульку. Постембріональний розвиток у мокриць прямий, без метаморфозу.

Мокриці є представниками мезофауни ґрунту, серед лісових форм більше сапрофагів, а серед пустельних – фітофагів. Мокриці, як і інші ракоподібні отримують кисень із води за допомогою зябер, тому вологість значно впливає на їх чисельність, мешкають вони переважно у добре зволжених місцях, а деякі з них тримаються переважно біля берегів прісних або солоних водойм. Вдень вони зазвичай ховаються і виходять на пошуки їжі ввечері або вночі.

Завдяки наявності у кишечнику мокриць одноклітинних симбіонтів вони активно розкладають целюлозу. Це група первинних ґрунтоутворювачів, первинних руйнівників рослинного опаду. Завдяки великій кількості та інтенсивній риючій діяльності вони відіграють значну роль в утворенні шпаристості ґрунту, тим самим змінюючи його водно-повітряний режим і хімічний склад. Риючи вертикальні норки на глибину до 70–100 см, вони виносять на поверхню значну кількість ґрунту, багатого водорозчинними солями. Роль мокриць у кругообігу речовин знижується з півдня на північ. Мокрицям належать одна з основних ролей в процесах ґрунтоутворення в зонах пустель і напівпустель, де вони замінюють дощових черв'яків.

Підтип Хеліцерові (Chelicerata)

Підтип об'єднує близько 116000 видів, переважна більшість яких є мешканцями суходолу. Від інших членистоногих хеліцерові відрізняються шістьма парами одногіллястих кінцівок та відсутністю вусиків. Група виникла у водному середовищі, але найбільшого видового багатства досягли більш пізні сухопутні представники – павукоподібні.

Клас Павукоподібні (Arachnida)

Клас є найчисельнішим серед павукоподібних (відомо близько 114300 видів), включає перш за все мешканців суходолу, однак наявні й вторинноводні форми. Характерною рисою представників класу є постійна кількість сегментів – вісім грудних, шість-сім черевних. Переважна більшість павукоподібних є хижаками. Дихають

повітрям павукоподібні за допомогою легень, трахей або усією поверхнею тіла.

В Україні постійними або тимчасовими мешканцями ґрунту є значна частина псевдоскорпіонів, мезостигматичних, тромбідіформних та саркоптиформних кліщів, а також окремі павуки. Окрім них, на поверхні ґрунту або під камінням на південному узбережжі Криму можна зустріти представника з ряду Скорпіони (Scorpiones), а в Криму та на півдні Херсонської області – представника ряду Сольпуги (Solifugae).

Ряд Павуки (Araneae)

За деякими винятками павуки є мешканцями суходолу. За винятком одного виду, всі павуки є хижаками та харчуються майже виключно іншими членистоногими, хоча окремі, за відсутності їжі, можуть вживати нектар квітів та рослинні залишки та, навіть, мертвих комах. Зараз відомо близько 48500 видів павуків. Довжина їх тіла складає від 0,37 до 90 мм. Їх зовнішня будова характеризується щупальцеподібними педипальпами, опістосоною (черевцем), яка в них несегментована та з'єднана із просоною (головогрудь) тонким стебельцем, наявністю павутинних бородавок. Постембріональний розвиток у павуків прямий, без метаморфозу.

Чисельність павуків в різних біотопах різниться та може сягати від 200 до 1200 екземплярів/м². На чисельність павуків, що пов'язані з ґрунтом, перш за все впливає вологість ґрунту, його температура та наявність їжі. Більшість павуків є хортобіонтами, тобто мешкають на трав'янистій рослинності.

Серед павуків, які пов'язані з ґрунтом, виділяють дві екологічні групи: герпетобіонтів (які мешкають серед рослинних решток на поверхні ґрунту, більшість з них будують укриття на поверхні ґрунту) та геобіонтів (які роблять глибокі норки у ґрунті, зміцнюють їх павутинням, а полюють на поверхні ґрунту). До таких павуків відносяться представники родин Lycosidae, Gnaphosidae, Liocranidae.

В ґрунтах павуки мають перш за все значення як регулятори чисельності багатьох комах-шкідників. Крім того, риючи вертикальні нірки, вони виносять на поверхню значну кількість ґрунту з нижчих шарів, а норки, укріплені павутинням, сприяють проникненню води та кисню.

Ряд Псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones)

Псевдоскорпіони широко розповсюджені в природі, але малопомітні, оскільки ведуть прихований спосіб життя, мешкають вони в мохах, поверхневих шарах ґрунту, під каменями, під відсталою корою, в норах і гніздах хребетних тварин, в печерах тощо. Ряд налічує близько 3600 видів. Вони зазвичай мають довжину від 2 до 8 мм. Свою назву ряд отримав завдяки тому, що педипальпи (друга пара кінцівок) псевдоскорпіонів, як і у скорпіонів, закінчуються хватальними клішнями. Але на відміну від скорпіонів черевце у псевдоскорпіонів злите, без розділу на передньо- і заднєчеревце, а отруйні залози відсутні. Розвиток у псевдоскорпіонів прямий.

Псевдоскорпіони є хижаками, харчуються дрібними комахами та їх личинками, павуками, кліщами, нематодами, висока чисельність для них не характерна. Для розселення вони використовують форезію на комах. В ґрунтах псевдоскорпіони мають значення в регулюванні чисельності багатьох дрібних безхребетних, серед яких є небезпечні шкідники.

Підклас Кліщі (Acari)

Підклас складається з двох надрядів, паразитоформних та акариформних кліщів, які об'єднують близько 54700 видів, переважна більшість яких є мешканцями суходолу. Від інших рядів павукоподібних ряди, що включає підклас, різняться дрібними розмірами, особливостями сегментації та постембріонального розвитку. Із ґрунтом тісно пов'язано більше половини всіх відомих у світі видів кліщів.

Надряд Паразитоформні кліщі (Parasitiformes)

Надряд об'єднує близько 12400 видів, мешканців суходолу. Від акариформних кліщів відрізняються особливостями сегментації, будови кінцівок, органів дихання та постембріонального розвитку. Надряд включає чотири ряди. До мешканців ґрунту відноситься значна частина ряду Мезостигматичні кліщі (Mesostigmata). Представники двох інших рядів є вільноживучими, але в Україні не поширені (кліщі-косарики — Opilioacarida та кліщі-голотіріди — Holothyrida). Всі представники ряду Іксодоїдних кліщів (Ixodida) є

ектопаразитами і в ґрунті (лісовій підстилці, норах дрібних гризунів) лише розвиваються їх яйця, після відкладання самкою.

Ряд Мезостигматичні кліщі (Mesostigmata)

За способом життя та живленням мезостигматичні кліщі поділяються на вільноживучих хижаків, сапрофагів, міцетофагів, некрофагів та паразитів (облігатних та факультативних). Вільноживучі гамазові кліщі зустрічаються у ґрунті, рослинному опаді, скупченнях органіки, що розкладається, гниючій деревині, в гної, у мохах, лишайниках, на трав'янистій і деревинно-чагарниковій рослинності, в норах, гніздах безхребетних, хребетних тварин та на самих хазяях. Ряд налічує близько 11500 видів. Розміри тіла мезостигматичних кліщів коливаються в межах від 0,2 до 5 мм. Довжина ґрунтових видів зазвичай не перевищує 1 мм, тому вони є складовою мікрофауни ґрунту. Як і для інших груп кліщів для постембріонального розвитку кліщів цього ряду характерний анаморфоз.

Тіло мезостигматичних кліщів розділене на дві частини: ідіосому, що несе чотири пари кінцівок (ніг) і комплекс ротових органів — гнатосому, що несе дві пари кінцівок (хеліцери та педипальпи). У личинок цих та інших кліщів ідіосома несе лише три пари кінцівок. Ротовий апарат мезостигматичних кліщів, що мешкають у ґрунті, гризучого типу. Серед мезостигматичних кліщів, що мешкають у ґрунті, особливо багато представників інфраряду Гамазові кліщі (Gamasina) та інфраряду Уроподові кліщі (Uropodina). Морфологічно вони різняться перш за все тим, що на поверхні тіла гамазових кліщів є ущільнені ділянки — щити, між якими є тонка, не ущільнена мембрана, а тіло їх може розтягуватися і часто змінює свій об'єм в залежності від насичення. В уроподових кліщів мембрана більш щільна, має меншу площу й тіло майже не здатне розтягуватися.

Чисельність мезостигматичних кліщів може бути дуже значною, на неї перш за все впливають вологість ґрунту та наявність їжі. Серед мешканців ґрунту мезостигматичні кліщі представлені хижаками (більшість гамазових кліщів) та сапрофагами (уроподові кліщі). Хижають гамазові кліщі на нематодах, інших кліщах, дрібних комах. Уроподові кліщі харчуються рослинними рештками (опалим листям, відмерлими коренями). Обидві групи мають представників, здатних до форезії.

В ґрунтах мезостигматичні кліщі перш за все мають значення в регулюванні чисельності дрібних безхребетних (гамазові кліщі) та у розкладанні рослинних решток (уроподові кліщі).

Надряд Акариформні кліщі (Acariformes)

Це найбільший надряд ряду Кліщі, що об'єднує близько 42400 видів. Серед них є як наземні, так і прісноводні та морські види. Від паразитоформних кліщів відрізняються особливостями сегментації, будовою кінцівок, органів дихання та постембріонального розвитку. Надряд включає два ряди. В обох рядах значна кількість представників є мешканцями ґрунту.

Ряд Тромбідіформні кліщі (Trombidiformes)

За морфологічною будовою тіла, особливостями онтогенезу, біологією та поведінкою тромбідіформні кліщі — найбільш різноманітна група серед усіх груп кліщів. Серед тромбідіформних кліщів є як наземні, так і прісноводні та морські види. За типами живлення серед них виділяють хижаків, фітофагів, сапрофагів, міцетофагів, альгофагів, екто- та ендопаразитів хребетних і безхребетних тварин. Ряд налічує близько 25900 видів. Розміри тіла тромбідіформних кліщів коливаються в межах від 0,08 до 12 мм. Довжина ґрунтових видів зазвичай не перевищує 1 мм, тому тромбідіформні кліщі є складовою мікрофауни ґрунту.

Тромбідіформні кліщі зазвичай мають більш дрібну сегментацію тіла, ніж мезостигматичні кліщі. В їх тілі можна виділити наступні відділи (крім вищезазначених у мезостигматичних кліщів): проподосома (відділ, наступний за гнатосомою, що несе дві передні пари ніг), метаподосома (наступний відділ, що несе дві задні пари ніг), опістосома (наступний відділ, що включає задню частину тіла позбавлену кінцівок), подосома (сукупність проподосоми і метаподосоми), протеросома (сукупність гнатосоми і проподосоми), гістеросома (сукупність метаподосоми і опістосоми), просома (сукупність гнатосоми і подосоми). Ротовий апарат тромбідіформних кліщів, що мешкають у ґрунті, може бути колючого, ріжучого або гризучого типу у відповідності до типу живлення.

Серед мешканців ґрунту тромбідіформні кліщі представлені насамперед хижаками (наприклад, представники родин Bdellidae,

Cunaxidae, Eupodidae, Rhagidiidae, Cheyletidae, Stigmaeidae) та міцетофагами (наприклад, представники родин Eupodidae, Tydeidae, Pygmephoridae, Neopygmephoridae, Scutacaridae, Tarsonemidae). Значна частина міцетофільних кліщів здатна до фореції, багато з них сприяють розповсюдженню спор грибів.

У ґрунтах тромбідіформні кліщі перш за все мають значення в регулюванні чисельності дрібних безхребетних та у розкладанні органічних решток (шляхом поширення грибкового зараження).

Тромбідіформні кліщі також є гарними біоіндикаторами при вивченні таких форм впливу людини на природу, як меліорація ґрунтів, внесення органічних або мінеральних добрив, промислові та радіоактивні забруднення.

Ряд Саркоптиформні кліщі (Sarcoptiformes)

Переважає більшість саркоптиформних кліщів – мешканці суходолу. За типами живлення серед них особливо багато сапрофагів, менша частина є фітофагами, міцетофагами, альгофагами, бріофагами, ліхенофагами, ектопаразитами безхребетних тварин, екто- та ендopаразитами хребетних. Ряд налічує близько 16500 видів. Розміри тіла саркоптиформних кліщів коливаються в межах від 0,15 до 2 мм, вони є звичайною складовою мікрофауни ґрунту.

Тіло саркоптиформних кліщів зазвичай складається з гнатосоми, протеросоми та гістеросоми. Ротовий апарат саркоптиформних кліщів, що мешкають у ґрунті, частіше гризучого типу, рідше — колючого. Серед мешканців ґрунту саркоптиформні кліщі представлені двома групами: підрядом Панцирні кліщі (Oribatida) та гіпорядом Астигматичні кліщі (Astigmata), останній (базуючись на особливостях життєвого циклу та екології) часто розглядають як окрему групу у складі панцирних кліщів.

Панцирні кліщі найчастіше є домінуючою серед членистоногих групою у лісових ґрунтах помірної зони. При цьому на невеликих ділянках може водночас мешкати до 100–150 видів. Панцирні кліщі є здебільшого сапрофагами, менше серед них міцетофагів, альгофагів, бріофагів та ліхенофагів. На їх чисельність у ґрунтах менш ніж на інші групи кліщів (завдяки міцному покриву і особливостям дихання) впливає вологість, але має великий вплив повітряний режим, пов'язаний з щільністю ґрунтів: у піщаних ґрунтах їх зазвичай більше, ніж у глинистих, на пасовищах вони зосереджені у верхньому

горизонті, а на оброблюваних землях проникають на всю глибину ораного шару.

Значення панцирних кліщів у ґрунтоутворенні важко переоцінити. Будучи масовими споживачами рослинних залишків, панцирні кліщі відіграють величезну роль в гуміфікації. Найбільшу роль вони мають в розкладанні опаду хвойних дерев. Панцирні кліщі збільшують площу поверхні органічних залишків, доступну для бактерій і сапрофітних грибів, та забезпечують дроблення рослинних залишків, детриту, часток перегною. Тісний зв'язок цих кліщів із мікрофлорою впливає й на мінералізацію. Панцирні кліщі мають низький рівень метаболізму, повільний розвиток і низьку плодючість, однак це компенсується тривалим строком життя, та стійкістю до факторів живої та неживої природи. Вони є типовими представниками ґрунтових організмів із k-стратегією розмноження.

На відміну від панцирних кліщів, астигматичні кліщі мають м'які покриви і більш короткий строк розвитку. За способом живлення серед вільноживучих астигматичних кліщів виділяють сапрофагів, міцетофагів та фітофагів. Для розселення та переживання несприятливих умов у них сформувалася особлива стадія, гіпопус, який відповідає другій німфальній стадії. Гіпопуси покриті щільним покривом, вони зазвичай мало- або нерухомі та не харчуються. Вони витримують висихання, виморожування, а потрапляючи в сприятливі умови, переходять в активний стан і дають початок новій колонії кліщів. Значна їх частина поширюється і знаходить нові кормові ресурси за допомогою форезії на комах та інших кліщах. Вони є представниками ґрунтових організмів із r-стратегією розмноження. Окремі види астигматичних кліщів є небезпечними шкідниками декоративних та сільськогосподарських рослин, живляться вони коренями та цибулинами, а також сприяють бактеріальним інфекціям, грибковому ураженню.

Найбільше значення в ґрунті саркоптиформні кліщі мають як сапрофаги, тобто вони сприяють розкладанню органічних решток (шляхом їх поїдання та механічного пошкодження, яке сприяє грибковому та бактеріальному зараженню субстрату).

Питання для самоконтролю:

1. Надайте загальну характеристику типу Членистоногі.

2. Наведіть систематичне положення мокриць та їх роль у ґрунтоутворюючих процесах.
3. Які представники павукоподібних пов'язані з ґрунтами та як саме?
4. Охарактеризуйте кліщів – мешканців ґрунту, особливості їх організації та живлення.
5. Опишіть значення кліщів – мешканців ґрунту та їх роль у ґрунтоутворюючих процесах.

Лекція 4

Характеристика тваринного населення ґрунту. Царство Тварини (Animalia): тип Членистоногі (Arthropoda): підтип Трахейнодишні (Tracheata); тип Хордові (Chordata)

План лекції

1. *Ґрунтові трахейнодишні.*
2. *Ґрунтові шестиногі.*
3. *Хордові тварини – мешканці ґрунтів.*

Підтип Трахейнодишні (Tracheata)

Підтип є найчисельнішим серед членистоногих (відомо близько 1093000 видів), включає перш за все мешканців суходолу, однак наявні й вторинноводні форми. Характерними рисами представників підтипу є органи дихання – трахеї, які виникли у зв'язку з формуванням непроникних покривів, розвиток яких стимулювався наземним способом життя. Також, на відміну від інших членистоногих, у трахейнодишних голова помітно відділена від тіла, має одну пару вусиків і три пари щелеп. Підтип включає два надкласи. В обох надкласах значна кількість представників є мешканцями ґрунту.

Надклас Багатоніжки (Myriapoda)

Надклас налічує близько 12000 видів. Тіло в багатоніжках складається з голови та більш-менш однорідно сегментованого тулубу. Всі багатоніжки є мешканцями ґрунту та споріднених субстратів. Надклас об'єднує чотири класи.

Клас Губоногі (Chilopoda)

Клас об'єднує близько 3100 видів. Довжина губоногих складає від декількох міліметрів до 30 см (довжина видів, що поширені в Україні, не перевищує 15 см). Тулуб губоногих складається з 15-180 сегментів. Кінцівки першого сегмента тулуба перетворені в ногощелепи з хватальними гачками, біля основи яких є отруйні залози, що відкриваються на вершині. Отрута деяких представників є небезпечною для людини. Розвиток у губоногих прямий або відбувається шляхом анаморфозу.

Губоногі живуть в ґрунті і лісовій підстилці, під камінням, колодами й корою дерев, у мохах тощо. Всі губоногі багатоніжки – активні хижаки. Харчуються ці багатоніжки кільчастими червами, личинками комах, кліщами, молюсками, нематодами й тому вони відіграють певну роль в регулюванні чисельності тваринного населення ґрунту. Типовими представниками губоногих є сколопендри, кістянки, геофіли, мухоловки.

Клас Симфіли (Symphyla)

Клас налічує близько 200 видів. Це дрібні форми, їх довжина складає від 1 до 8 мм. Тулуб симфіл складається з 15–22 сегментів і має 12 пар ніг. Розвиток у них з анаморфозом.

Мешкають вони у вологому ґрунті і лісовій підстилці. Через високу проникність кутикули симфіли можуть мешкати лише в дуже вологих місцях, харчуються симфіли рослинними залишками або кореннями рослин. У багатих гумусом ґрунтах при великій чисельності вони мають досить значну роль в розкладанні рослинних залишків. Окремі види, що харчуються кореннями, завдають шкоди, особливо в умовах закритого ґрунту.

Клас Пауโรปоди (Paupoda)

Клас об'єднує близько 850 видів. Всі вони дуже дрібні – 0,5–2 мм в довжину. Тулуб пауропод складається з 10 сегментів, 9 з яких несуть по одній парі ніг. Від близьких симфіл вони відрізняються розгалуженими вусиками. Розвиток з анаморфозом.

Вони живуть в лісовій підстилці, ґрунті, вологій деревині, під камінням. Більшість пауропод харчується грибами або рослинними

тканинами, які розкладаються, але серед них є і хижаки. При високій чисельності пауโรปоди відіграють значну роль в якості сапрофагів.

Клас Двопарноногі (Diplopoda)

Нараховується біля 7800 видів двопарноногих багатоніжок. Довжина їх тіла коливається від декількох міліметрів до 38 см (довжина видів, що поширені в Україні, не перевищує 10 см). Тулуб двопарноногих складається з 30–170 сегментів, більша частина з яких несе по дві пари ніг. Розвиток у двопарноногих з анаморфозом.

Двопарноногі відносяться до поверхневих форм, зазвичай вони не заглиблюються у ґрунт глибше, ніж на 30 см. Здебільшого двопарноногі живуть в лісових ґрунтах, але є й спеціалізовані пустельні форми. Набір травних ферментів дозволяє діплоподам перетравлювати не тільки рослинні залишки, вилужені мікроорганізмами, але і живі рослинні тканини. Споживання живих тканин дозволяє поповнювати запаси вологи в тілі. У кишечнику діплопод відбувається мацерація рослинних тканин. Їх екскременти складаються з неперетравлених рослинних частинок, мінеральних солей і аморфного детриту. Ці багатоніжки зазвичай мають високу чисельність й тому грають величезну роль в розкладанні рослинних решток. Незважаючи на велику кількість ніг, двопарноногі пересуваються повільно. При небезпеці вони згортаються в кільце або в спіраль, закриваючи вразливу черевну поверхню тіла. Також вони мають пахучі залози, їх виділення нерідко отруйні, й тому для багатьох тварин ці багатоніжки неїстівні. Типовими представниками двопарноногих півдня України є ківсяки.

Надклас Шестиногі (Hexapoda)

Надклас налічує близько 1080000 видів. Тіло в шестиногих складається з трьох частин або тагм: голови (із видозміненими кінцівками: вусиками та ротовим апаратом), грудей (із трьома парами кінцівок) та черевця (зазвичай із черевцевими придатками). Надклас об'єднує два класи. Значна частина шестиногих є мешканцями ґрунту.

Клас Прихованощелепні (Entognatha)

Група об'єднує близько 10000 видів. Для представників класу характерними є ротові органи гризучого типу, які занурені у особливу камеру на нижній частині голови, та наявність рудиментів кінцівок на всіх або частині сегментів черевця. Представники класу ніколи не мають крил (є первиннобезкрилими). Клас налічує три ряди, майже всі представники яких тісно пов'язані з ґрунтом.

Ряд Колебולי (Collembola)

Колебולי, або ногохвістки, налічують близько 8200 видів. Довжина колеббол складає 1–17 мм (зазвичай до 5 мм). На черевці у багатьох колеббол є стрибальна вилка. Види, що мешкають у ґрунті мають подовжене тіло та короткі кінцівки, а тіло тих, що мешкають на поверхні ґрунту або на рослинах, більш компактне, опукле з більш довгими кінцівками. Розвиток колеббол відбувається з метаморфозом по типу протометаболії.

Серед колеббол за життєвими формами виділяють три групи: перша група представлена поверхневими видами, дуже рухливими, з пігментованими покривами, розвиненими очима і сильними кінцівками. Вони концентруються у верхній частині підстилки і є мешканцями листового і хвойного опаду, зустрічаються і на трав'янистій рослинності. Друга група об'єднує слабо забарвлені форми, що живуть в гумусовому шарі, на межі з мінеральним горизонтом. Це менш рухливі колебболи, які зазвичай не виходять на поверхню підстилки. Третя група — мешканці мінеральних горизонтів, часто сліпі з непігментованими покривами. У першій групі багато споживачів опаду, в другій і третій — багато мікрофітофагів і детритофагів.

Колебболи вимогливі до вологості середовища. Вони відіграють значну роль в круговороті речовин в природі як споживачі мертвих органічних останків, беручи участь у ґрунтоутворенні. Чисельність колеббол може бути дуже великою. Види, що харчуються рослинами, спорами та міцелієм грибів, можуть бути шкідниками. Колеббол використовують також в якості біоіндикаторів при виявленні забруднення ґрунтів. Відносяться вони до мікрофауни ґрунту.

Ряд Протури (Protura)

Ряд налічує близько 800 видів. Довжина тіла протур коливається від 0,5 до 2 мм. На відміну від інших шестиногих, у протур відсутні вусики, а їх функції виконує подовжена чутлива передня пара ніг. Розвиток протур супроводжується анаморфозом.

Як і колемболи, протури чутливі до рівня вологості. Мешкають вони у ґрунті, листовій підстилці, під каменями, корою дерев тощо. Харчуються міцелієм грибів та рослинними рештками. Відносяться до мікрофауни ґрунту.

Ряд Двохвістки (Diplura)

Двохвістки налічують біля 1000 видів. Довжина їх тіла складає від 2 мм до 5 см (зазвичай до 5 мм). Тіло двохвісток видовжене, а на кінці черевця є пара відростків (церки), вони можуть бути подовженими, вусикоподібними, членистими або укороченими, нечленистими, клішнеподібними. Розвиток відбувається з метаморфозом по типу протометаболії.

Мешкають двохвістки у вологому ґрунті та лісовій підстилці. Серед представників ряду є хижак (харчуються дрібними членистоногими), міцетофаги, сапрофаги та фітофаги. Переважна більшість відноситься до мікрофауни ґрунту.

Клас Комахи або Відкритощелепні (Insecta або Ectognatha)

Група об'єднує близько 1071000 видів. Для представників класу характерними є ротові органи відкритого типу та відсутність (у більшості випадків) рудиментів кінцівок на сегментах черевця. Більшість представників класу мають крила (але є первинно- та вториннобезкрилі). За сучасними поглядами клас налічує 29 рецентних рядів. Серед більшості цих рядів є представники, які тісно пов'язані з ґрунтом на певних (або всіх) стадіях розвитку. Нижче розглянуті лише основні з них (серед тих, що мешкають на території України).

Ряд Щетинкохвості (Thysanura)

За сучасними таксономічними поглядами ця група представлена двома рядами, Archaeognatha та власне Thysanura (або Zygentoma) й налічує разом близько 1100 видів. Довжина тіла цих комах складає від 5 до 20 мм. Характерні особливості щетинкохвостих – три хвостових нитки та рудиментарні кінцівки на черевних сегментах. Розвиток відбувається з метаморфозом по типу протометаболії.

Щетинкохвості мешкають у ґрунті, лісовій підстилці, під каменями, корою дерев, у житлових приміщеннях. Здебільшого вони залежні від вологості, але є форми, що пристосовані до життя у посушливих умовах. Харчуються ґрунтовими водоростями, лишайниками, мохами, рослинними рештками. Відносяться до мікрофауни ґрунту.

Ряд Прямокрилі (Orthoptera)

Ряд налічує близько 24500 видів. Розміри тіла прямокрилих коливаються від 2 мм до 12 см. Для них характерний гризучий ротовий апарат та стрибальні задні кінцівки (виняток становлять вовчки, в яких задні кінцівки невидозмінені, а передні — риючі). У багатьох прямокрилих розвинені крила, передні крила перетворені на надкрила, задні крила сітчасті. Для багатьох характерна наявність звукових органів і органів слуху. Розвиток прямокрилих проходить за типом геміметаболії (неповне перетворення).

Більшість прямокрилих рослиноїдні, деякі є хижаками або мають змішане харчування. Серед прямокрилих виділяють дві екологічні групи: фітофіли (мешканці рослин) і геофіли (мешканці поверхні і товщі ґрунту). Ці групи відрізняються формою тіла, кольором. До геофілів відносяться цвіркуни (живуть в похилих норах у ґрунті) і вовчки (живуть в підземних ходах). Багато видів прямокрилих — небезпечні шкідники сільського господарства.

Ряд Вуховертки (Dermaptera)

До ряду належать близько 2000 видів. Довжина тіла вуховерток складає від 3,5 мм до 5 см (зазвичай до 3 см). Представники ряду характеризуються гризучим ротовим апаратом, передньою парою крил перетвореною на надкрила (іноді крила відсутні) та парою

твердих клішнів на вершині черевця. Тип розвитку вуховерток — геміметаболія.

Ведуть вуховертки потайний, переважно нічний спосіб життя, вдень ховаються під камінням, опалим листям, в різних щілинах, в ґрунті. Харчуються здебільшого органічними рештками, є також хижаки та всеїдні форми. У багатьох видів після відкладання яєць самки роблять гніздо в ґрунті, де піклуються про нащадків. Особливого господарчого значення вуховертки не мають.

Ряд Тарганоподібні (Blattodea)

За сучасними поглядами ряд включає як власне тарганів, так і термітів (які раніше розглядалися в якості окремого ряду Isoptera). Нараховується близько 5600 видів тарганів та близько 3100 видів термітів. Тарганоподібних об'єднує будова ротового апарату (гризучого типу), будови задніх крил, особливості відкладання яєць. Розміри тарганів складають від 4 до 97 мм, термітів — від 4 до 15 мм (із розтягненим черевцем довжина "самки-королеви" може досягати 10 см). Для тарганів характерним є те, що голова частково прихована під передньоспинкою, їх передні крила щільніші за задні, перетворені на надкрила. У деяких видів крила і надкрила відсутні. У термітів голова не покрита передньоспинкою, а крила (однакові за будовою) є лише у дорослих особин на етапі роїння та розмноження. Розвиток тарганоподібних проходить за типом геміметаболії.

Таргани переважно нічні, потаємноживучі комахи, що мешкають під опалим листям, під камінням, в верхніх шарах ґрунту. Харчуються вони всілякими органічними рештками. Багато з видів є синантропними.

Терміти — суспільні комахи, серед особин колонії виділяються окремі касти — статевозрілі самки та самці, робочі особини, солдати, а також личинки. Колонії живуть у ґрунті або в деревині, деякі влаштовують надземні споруди — термітники. Харчуються деревиною (за рахунок симбіонтів), сухими стеблами трав'янистих рослин, рослинними залишками, грибками. Транспортують і трансформують значний обсяг органіки. Багато видів є шкідниками дерев'яних споруд. Терміти, як і таргани, поширені здебільшого в тропічних і субтропічних регіонах, де, особливо терміти, мають провідну роль в утилізації рослинних решток.

Ряд Сіноїди (Psocoptera)

До ряду належать близько 5700 видів. Довжина тіла сіноїдів — 0,6–10 мм. Представники ряду характеризуються м'яким, ніжним тілом, гризучим ротовим апаратом, обидві пари крил перетинчасті (часто крила відсутні). Тип розвитку сіноїдів – геміметаболія.

Сіноїди мешкають на рослинах (особливо на деревах), на лишайниках, у мохах, у лісовій підстилці, в сухій траві, під камінням, у гніздах птахів і комах, у житлових приміщеннях. Харчуються вони зазвичай водоростями, лишайниками, грибами, рослинними залишками та, значно рідше, рослинами.

Ряд Напівтвердокрилі (Hemiptera)

За сучасними поглядами ряд включає як власне напівтвердокрилих (або клопів), так і рівнокрилих (які раніше розглядалися в якості окремого ряду Homoptera). Ряд охоплює близько 104200 видів. Напівтвердокрилих об'єднує колюче-сисний тип ротового апарату та будова задніх крил. Розміри напівтвердокрилих складають від 1 мм до 15 см (зазвичай до 3 см). У клопів крила передньої пари наполовину тверді, шкірясті, наполовину перетинчасті (напівнадкрила), задні крила перетинчасті. У більшості клопів є пахучі залози, виділення цих залоз мають характерний неприємний для людини запах. У рівнокрилих крила схожі за будовою (перетинчасті) або відсутні. Розвиток цих комах проходить за типом геміметаболії.

Більша частина видів напівтвердокрилих мешкає на рослинах та харчуються рослинними соками, крім того серед клопів є родини, що перешли до хижацтва або паразитизму. У ґрунті проходять розвиток личинки багатьох співочих цикад (родина Cicadidae), які харчуються соками рослин, які отримують з коріння. Серед клопів представники багатьох родин мешкають на поверхні ґрунту та серед рослинних решток (наприклад, Reduviidae, Lygaeidae, червоноклопи – Pyrrhocoridae та Cydnidae). Серед останніх є види, які мешкають й під поверхнею ґрунту біля коренів рослин.

Ряд Твердокрилі або Жуки (Coleoptera)

Це найбільший ряд комах, він налічує близько 392500 видів. Для твердокрилих характерними є ротовий апарат гризучого типу та перетворені на надкрила передня пара крил. Задні крила перетинчасті, іноді відсутні. Розміри жуків коливаються в межах від 0,25 мм до 17 см. Розвиток жуків проходить за типом голометаболії (характеризується наявністю стадії лялечки).

Живуть жуки усюди і мають істотне значення в круговороті речовин в природі. Із ґрунтом пов'язані представники наступних родин жуків: туруни (дорослі і личинки живуть в рослинній підстилці і верхніх шарах ґрунту; хижаки, рідше рослиноїдні), карапузики (жуки і личинки можуть хижачити в верхніх шарах ґрунту), мертвоїди (жуки закопують мертвих тварин у ґрунт, потім там розвиваються личинки), стафілініди (жуки і личинки багатьох видів живуть в рослинній підстилці і верхніх шарах ґрунту; хижаки), пластинчастовусі (личинки багатьох видів живуть у ґрунті і харчуються корінням, інші закопують у ґрунт гній, яким харчуються дорослі та личинки), ковалики (личинки, «дротяники», живуть у ґрунті, при надлишку вологості харчуються гумусом, при нестачі вологості пошкоджують коріння рослин), чорнотілки (личинки багатьох видів, «несправжні дротяники», живуть у ґрунті та пошкоджують рослини), вусачі (личинки багатьох видів живуть у ґрунті, харчуються корінням), листоїди (личинки багатьох листоїдів-білошок харчуються корінням і мешкають у ґрунті), довгоносики (у багатьох личинки живуть у ґрунті та харчуються корінням).

Ряд Перетинчастокрилі (Hymenoptera)

Ряд охоплює близько 155500 видів. У цих комах обидві пари крил перетинчасті, задні крила завжди менші за передні, причому задній край передніх крил скріплюється зачіпками з переднім краєм задніх крил та утворює єдину площину. У робочих мурах, самиць деяких ос та їздців крила відсутні. Ротовий апарат гризучого або гризучелижучого типу. Розміри перетинчастокрилих складають від 0,15 мм до 13,5 см. Тип розвитку перетинчастокрилих – голометаболія.

Більшість дорослих перетинчастокрилих рослиноїдні, личинки – рослиноїдні або паразити. Із перетинчастокрилих із ґрунтом тісно пов'язані мурахи, джмелі, риучі та дорожні оси. Мурахи – суспільні

комахи, значна частка яких будує мурашники на поверхні ґрунту та в ґрунті. Основу живлення дорослих мурах складає вуглеводний компонент, це медяна роса або падь (продукти виділення попелиць та інших напівтвердокрилих). Личинки живляться передусім білковою їжею — іншими комахами, на яких полюють або збирають їх трупи дорослі мурахи. Крім того, мурашки можуть харчуватися соком рослин, нектаром, грибами, насінням. Є комахи, що спеціалізуються саме на зборі насіння або культивують гриби. Маючи величезну чисельність, мурахи мають значну роль у контролі чисельності інших комах, а завдяки риючій діяльності та міграціям впливають на фізичний та хімічний склад ґрунту.

Риючі та дорожні оси (з родин Sphecidae, Crabronidae, Pompilidae) ведуть одиночний спосіб життя. Значна частина цих ос виринає у ґрунті нори, де заготовляє їжу (інші паралізовані комахи та павуки) для личинок та відкладає яйця. Джмелі — це суспільні комахи, які мають велике господарське значення як запилювачі. Часто свої гнізда вони будують у ґрунті, у покинутих норах гризунів.

Тип Хордові (Chordata)

Наразі відомо близько 67600 рецентних видів хордових. Тип Хордові включає хребетних тварин разом із деякою кількістю еволюційно близьких до них безхребетних. Головною морфологічною особливістю цієї групи є наявність на певній стадії життя хорди (несегментованої скелетної осі). Хордові включають три підтипи: Покривники (Tunicata) і Головохордові (Cephalochordata) відносяться до нижчих хордових та є водними організмами, Черепні (Cranialia) є вищими хордовими. В останньому підтипі наявні як водні, так і наземні тварини, в тому числі й мешканці ґрунту.

Підтип Хребетні (Vertebrata)

Підтип є найбільшим серед хордових та налічує близько 65000 видів. Ці тварини характеризуються наявністю черепа — комплексу кісток голови. Група налічує багатьох представників водних (круглороті, міксини, ряд класів риб, окремі чотириногі тварини) та наземних тварин (більшість чотириногих тварин). Серед останніх наявні також мешканці ґрунту.

Надклас Чотириногі (Tetrapoda)

Характерна ознака чотириногих – наявність чотирьох кінцівок, які зазвичай служать для пересування по суходолу. В деяких групах кінцівки суттєво видозмінилися для польоту, плавання, переміщення в ґрунті або редукували. Підклас об'єднує близько 33000 видів та чотири рецентні класи: амфібії, рептилії, птахи та ссавці. У ґрунті можуть зимувати окремі групи амфібій (ропухи, тритони), у норах та щілинах мешкає багато видів рептилій (ящірки, змії), у норах в ярах, балках, в ямках на поверхні ґрунту гніздяться окремі види птахів (бджолоїдка, горобці хатній та польовий, ластівка берегова, рибалочка, сиворакша, сич хатній). Найбільш тісно пов'язані з ґрунтом напівпідземні та підземні представники класу Ссавці.

Клас Ссавці (Mammalia)

Клас Ссавці охоплює близько 5800 видів. До нього належать теплокровні хребетні тварини, які характеризуються високим розвитком кори великих півкуль головного мозку, наявністю молочних залоз та волосяного покриву. Ссавці опанували усі середовища життя включаючи водне і повітряне. Серед тих ссавців, що найбільш тісно пов'язані з ґрунтом, розрізняють дві екологічні групи: напівпідземні та підземні.

До напівпідземних ссавців відносяться ті, що по організації і способу життя займають проміжне положення між наземними і підземними формами. У них досить слабо виражені пристосування для життя під землею. До таких тварин можна віднести тих, що риють більш-менш складні нори, однак живляться на поверхні землі (борсуки, кролики, бабаки, ховрахи, полівки, хом'яки). У перерахованих вище ссавців присутні лише деякі риси будови, пов'язані з риучою діяльністю. Наприклад, напівпідземні кролики відрізняються від наземних зайців помітно скороченими задніми кінцівками і вушними раковинами, більш сильним розвитком передпліччя й міцнішим і стислим з боків черепом. Для борсуків характерні відносно низькі ноги, невеликі вушні раковини, вузька голова з подовженою лицьовою частиною, сильна мускулатура і довгі кігті передніх кінцівок.

Найвищий ступінь спеціалізації до підземного життя виявляють типово підземні форми, що рідко виходять на поверхню землі. До

таких тварин з української фауни можна віднести кротів та сліпаків. Всіх підземних ссавців відрізняє циліндрична форма тулуба зі слабо вираженою шиєю і укороченим хвостом, сильний розвиток грудної мускулатури, практично горизонтальне положення вузького довгого таза і нерухоме з'єднання його з хребтом, велика міцність черепа. Специфічні особливості підземного життя привели до більшою чи меншою мірою редукції очей і вушних раковин (у кротів та сліпаків зародкові очі сховані під шкірою). Зовнішні слухові проходи замикаються шкірними складками – клапанами (проте, не дивлячись на це, ці ссавці добре чують завдяки високій звукопровідності ґрунту), ніздрі в них зміщені донизу; обидва цих пристосування служать захистом від попадання землі. У зв'язку зі слабким зором важливу роль в житті підземних ссавців грає почуття дотику. Від охолодження в сирих норах підземних ссавців захищає густе пухнасте хутро або добре розвинений жировий шар.

Виявлена залежність між будовою і функціями риучого апарату цих ссавців і фізичними властивостями ґрунту. У типових підземних ссавців, що живуть в м'якому ґрунті, наприклад, кротів, функцію риучого знаряддя виконують передні кінцівки. Просуваючись в лісовій підстилці або пухкому поверхневому шарі, тварина розсовує частки і піднімає їх у вигляді зводу над ходом. Такий спосіб просування, так зване «мінування», широко застосовується також землерійками для просування в лісовій підстилці. У мешканців більш щільних ґрунтів, наприклад сліпаків, передні лапи розвинені слабо, риють вони в основному за допомогою великих, висунутих вперед різців, якими подрібнюють землю. Губи, що зростаються позаду різців, оберігають рот від попадання землі. Сліпаки викидають наріту землю головним чином за допомогою плоскої лопатоподібною голови.

Окрім напівпідземних та підземних ссавців, у напівнорах і норах мешкають лисиці, часто виводять потомство вовки (особливо в степових районах, де природних притулків мало). У напівводяних ссавців, як правило, вхід в нору розташований під водою; у наземних він часто поміщається в корінні дерев, кущів або під камінням. Цим досягається непомітність нори і менша доступність її для більшості хижаків.

На основі накопичених відомостей про риучу діяльність хребетних тварин виділено ряд форм їх впливу на середовище.

- Нори тварин розпушують ґрунт, покращують його аерацію, сприяють більш глибокому зволоженню товщі ґрунту водами атмосферних опадів, захищають ґрунтову вологу від непродуктивного фізичного випаровування.

- Під час риття нір тварини виносять на поверхню матеріал глибоких горизонтів ґрунту і тим самим збільшують вміст легкорозчинних солей, гіпсу та карбонатів у верхніх шарах ґрунтів.

- На переритих ділянках внаслідок більш інтенсивного зволоження відбувається просідання ґрунтової товщі, формуються негативні форми мікрорельєфу.

- Накопичення ґрунтового матеріалу, винесеного на поверхню під час риття нір, викликає формування позитивних форм мікро- і нанорельєфу (купки і горбки викинутої землі) з іншими фізико-хімічними властивостями ґрунтів.

- В місцях постійного розташування нір тварини збагачують ґрунт хімічними речовинами за рахунок екскрементів і тим самим змінюють її хімічний склад і покращують родючість.

- Риючі тварини перемішують верхній гумусовий горизонт та нижче розташовану материнську породу та тим самим збільшують потужність цього горизонту.

- Переритими норами і розпушений ґрунтовий матеріал легко піддається дії вітру і води, що спричиняє розмивання і розвіювання ґрунтів і утворенні ерозійних форм рельєфу.

- Перериті і порушені риючою діяльністю ділянки заростають бур'янами і польовими видами рослин і ґрунтових безхребетних і тим самим спричиняють формування специфічної бур'янисто-польової фауни і флори.

- У результаті риючої діяльності змінюється не тільки склад рослин, але і їх маса, при цьому зміни можуть бути спрямовані в бік як зменшення (при засипанні рослин викинутої землею, збіднення ґрунтового субстрату), так і в бік збільшення (при поліпшенні родючості ґрунту).

Крім того, не можна забувати про великий вплив на середовище копитних тварин, які приймають важливу участь у формуванні екосистем та біотопів.

Питання для самоконтролю:

1. Охарактеризуйте ґрунтових багатоніжок та їх роль у біоіндикації.
2. Надайте загальну характеристику шестиногих тварин.

3. Представники яких рядів комах пов'язані так або інакше із ґрунтом?
4. Назвіть адаптації та пристосування комах до мешкання у ґрунті.
5. Як комахи впливають на фізичні та хімічні характеристики ґрунтів?
6. Яке значення комахи мають у ґрунтоутворюючих процесах?
7. Яких комах можна використовувати у біоіндикації?
8. Які таксони хребетних тварин так чи інакше пов'язані з ґрунтом?
9. Яку роль у ґрунтоутворюючих процесах відіграють хордові тварини?
10. Опишіть адаптації хордових тварин до норного життя.

Лекція 5

Роль ґрунтових безхребетних тварин у біоценозах та їх вплив на родючість ґрунтів

План лекції

1. *Рослинний опад як їжа безхребетних.*
2. *Взаємовідносини між ґрунтовими безхребетними тваринами і мікроорганізмами.*
3. *Значення ґрунтових тварин в утворюванні гумусу.*

Вплив тварин на формування і поширення ґрунтів вивчено меншою мірою порівняно з рослинами. Основна частина зоомаси (97–99 %) представлена безхребетними тваринами. Так, дощових червів у ґрунті міститься до 5 млн екземплярів на 1 га, а дрібних членистоногих – до 10 млрд на 1 га.

Головним джерелом енергії для численних мешканців ґрунту є відмерла рослинність: листя, хвоя, гілки, надземна і підземна маса рослинності як деревної, так і трав'янистої. Ґрунтові сапрофаги споживають мертвий рослинний матеріал у всіх стадіях розкладання – від свіжого до переробленого в детрит.

Спостерігаються певні способи і норми поїдання безхребетними опалого листя деревних порід. Так, енхітреїди та дощові черви, змочуючи їжу виділеннями спеціальних глоткових залоз, втягують розм'якшені, вже частково перетравлені поза організмом тканини, а також відривають шматочки листя губами, скелетуя їх у більшій чи меншій мірі. Наземні молюски зіскоблюють і розтирають їжу

радулою, виїдаючи різної величини отвори в залежності від своїх розмірів. Членистоногі за допомогою хеліцер і мандибул в основному відрізають шматочки листя частково подрібнюючи їх. Представники рівноногих (мокриці), двопарноногих (кивсяки) і багатоніжок скелетують листя. Вони, як і дощові черви і молюски можуть поїдати й жилки, залишаючи лише найбільші – центральні. Кліщі та ногохвістки обгризають поверхню листка, об'їдають тканини між дрібними жилками, тобто тонко скелетують. При мінуванні хвої панцирними кліщами зовні їх діяльність навіть не виявляється.

Експериментально доведена певна вибірковість їжі у ґрунтових тварин. Дощові черви добре споживаються опале листя дерев, а опалу хвою зовсім не поїдають. Енхітреїди охоче поїдають листя клена і граба, а неохоче – бука і дуба. Таку ж вибірковість до їжі можна знайти і в інших тварин. Більш того, у ґрунтових тварин виявляється вибірковість також і в ставленні до різного листя одного і того ж виду. Так, тварини віддають перевагу листю, яке виросло на дереві з його північного боку, ніж грубішим листям південного боку. Між свіжим опадом та опадом, що пролежав якийсь час на ґрунті й оброблений мікроорганізмами, перевагу віддають останньому й, чим більше він розкладений мікробіологічно, тим охочіше поїдається тваринами. Однак потрібно сказати, що вузька харчова спеціалізація до певного типу опаду у ґрунтових тварин не завжди виявляється.

Вибірковість їжі деякі дослідники ставлять в пряму залежність від змісту в опаді нітрогену і від співвідношення вуглецю та нітрогену. Однак ця залежність не міцна, і прямий зв'язок – між швидкістю розкладання і вмістом азоту і показником C/N простежується тільки для деяких видів листя. Втім окремі дослідники припускають, що на розкладання листя впливає великий вміст водно-розчинних і зольних речовин, інші – значення зольних речовин заперечують. Розкладанню ж листя, як стверджують деякі вчені, сприяє не підвищений вміст водорозчинних речовин, а навпаки – їх вилуговування. Передбачається негативний вплив целюлози, лігніну і інших подібних речовин на вибірковість їжі, а також залежність цієї вибірковості від структури листя. Роль цих речовин, мабуть, дуже істотна. Наприклад, листя, яке перезимувало, поїдається набагато краще. В них під впливом мікроорганізмів відмічені знижений вміст смол, геміцелюлози, клітковини, які частково перетворюються в водно-розчинні сполуки.

Перевага, яка віддається тому або іншому листю пояснюється також вмістом кальцію (для кивсяків, мокриць, черепашкових молюсків), який необхідний для побудови покривів тіла. Не заперечується також негативний вплив на цінність їжі простих цукрів. Передбачається, що на вибірковість їжі можуть впливати поліфеноли, підвищений вміст яких робить опад «несмачним» для ґрунтових тварин – тобто рослинний матеріал, багатий на поліфеноли, є досить в'язким.

Джерелом їжі для багатьох ґрунтових тварин є мікроорганізми. Так, для більшості протистів основною їжею є бактерії. Зелені водорості з'їдаються деякими коловертками, окремими видами орибатид. Міцелій грибів поїдають багато нематод, деякі молюски, ногохвістки, жуки і їхні личинки. Мікроартроподи, харчуючись рослинними залишками, поїдають разом з ними і мікрофлору, яка знаходиться на них. Для великих за розмірами сапрофагів мікроорганізми можуть входити до складу їжі при їх проковтуванні із субстратом.

Крім того, що мікроорганізми відіграють величезну роль в підготовці їжі для ґрунтових сапрофагів, кишкова мікрофлора сприяє перетравленню рослинного матеріалу, особливо целюлози. При цьому кишкові симбіотичні мікроорганізми можуть зустрічатися також у ґрунті у вільному стані. Деякі ґрунтові тварини часто виявляються в місцях, де скупчуються певні мікроорганізми. Привертають тварин або самі мікроорганізми або скоріше продукти їх життєдіяльності. Мікроорганізми за допомогою впливу на їжу можуть проявляти регулюючу дію на динаміку чисельності таких «детритофільних» ґрунтових тварин, як ногохвістки. Негативний вплив мікроорганізмів (при їх надмірному розмноженні) на ґрунтову фауну може виражатися в перетворенні опадів як їжі в неприйнятний стан, що властиво грибам, у закупорюванні міцелієм ґрунтових порожнин тощо. Виділяючи певні речовини, мікроорганізми можуть активізувати або пригнічувати діяльність ґрунтових тварин. Так біологічно активні речовини, що виділяються бактеріями, стимулюють розвиток протистів, у свою чергу на мікроорганізмів пригнічуючи можуть діяти антибіотики.

З іншого боку, тканини ґрунтових тварин служать їжею багатьом мікроорганізмам. Живими тканинами харчуються патогенні мікроби. Численні і різноманітні мікроорганізми живуть за рахунок мертвих тканин безхребетних. Багато анаеробних бактерій знаходять

сприятливі умови в кишковому тракті тварин. Крім того, тіло безхребетних може слугувати бактеріям для переживання несприятливих умов.

Ґрунтові тварини мають велике значення в поширенні мікроорганізмів. Багато безхребетних заковтують грибні спори, які проходячи через кишечник не втрачають схожості. Пересуваючись, тварини поширюють їх часто в місця, більш сприятливі для їх проростання, або ще не заселені ними. Таким же чином поширюються й інші мікроорганізми, що потрапляють в кишечник безхребетних разом з їжею. У травному тракті мікроорганізми не тільки залишаються живими, а й швидко розмножуються. Завдяки бурхливому розвитку мікроорганізмів в кишковому тракті ґрунтових безхребетних останні постійно потрапляють у ґрунт. Крім того, деякі тварини (кліщі, ногохвістки та інші) переносять мікроорганізми на покриттях тіла. Незважаючи на невеликі розміри тіла, ці тварини можуть нести на собі чималу їх кількість.

Надзвичайно велика роль ґрунтових безхребетних як стимуляторів діяльності мікроорганізмів. Подрібнюючи рослинний матеріал, тварини збільшують його загальну поверхню і сприяють розмноженню мікроорганізмів. Пропускаючи ж подрібнену їжу крізь кишечник, змінюючи і зволожуючи її при травленні, безхребетні створюють ще більш сприятливі умови для їх розвитку. В результаті, екскременти ґрунтових тварин стають центром незвично бурхливого розмноження мікроорганізмів. Завдяки тому, що у тварин в кишечнику створюються симбіотичні відносини з певними ґрунтовими мікроорганізмами, в екскрементах різних груп безхребетних можуть розвиватися різні комплекси мікроорганізмів. У той же час специфічність складу кишкових симбіонтів у представників одного й того ж виду відносна, тому що залежить від навколишніх умов, внаслідок чого спостерігається мінливість у наборі видів кишкової мікрофауни в різних місцях проживання й в різні сезони в одному й тому ж біотопі.

В екскрементах дощових черв'яків розвиваються майже всі групи мікроорганізмів, що беруть участь у розкладанні рослинних залишків. Залежно від умов існування кількість грибів у копролітах дощових черв'яків порівняно з кількістю їх у ґрунті може збільшуватися, зменшуватися, або залишатися такою ж як у ґрунті. В екскрементах енхітр'єд на торф'яних ґрунтах, як і в викидах дощових черв'яків,

спостерігається збільшення кількості актиноміцетів і розвиваються ті ж види бактерій, але активність різних груп різниться.

Грунтові безхребетні стимулюють діяльність мікроорганізмів й іншими шляхами. Прокладаючи численні ходи і покращуючи тим самим аерацію ґрунту, безхребетні сприяють посиленню в ній аеробних процесів мікробіологічного розкладання, що веде до найбільш повної мінералізації органічних залишків у порівнянні з анаеробними процесами.

Збільшуючи шпаристість ґрунту і підвищуючи її водопроникність, тварини тим самим покращують умови зволоження для мікроорганізмів. Залучаючи рослинні залишки, безхребетні стимулюють мікробіальний процес розпаду в глибоких шарах ґрунту. Негативний вплив ґрунтової фауни на мікроорганізми – виїдання мікрофлори дрібними членистоногими, обертається позитивною стороною: безхребетні регулюють ріст і розвиток мікрофлори. Грунтові безхребетні виділяють біологічно активні речовини. Ряд видів мурах секретують мурашину кислоту і деякі інші речовини, що мають бактерицидні властивості. Такими ж властивостями характеризуються виділення деяких ґрунтово-підстилкових жуків.

З іншого боку, ґрунтові тварини виділяють речовини, які мають стимулюючий вплив на мікрофауну. Все сказане вище дозволяє зробити висновок, що відносини ґрунтових безхребетних сапрофагів і мікроорганізмів носять симбіотичний характер, тобто в розкладанні рослинних залишків вони знаходяться в тісній залежності.

Гумус — органічна речовина ґрунту, основну частину якого становлять специфічні складні сполуки – гумусові речовини. Вони відносно стійкі до мікробіологічного розкладання, відіграють роль акумулятора поживних речовин, необхідних для рослин, здатні зберігатися в ґрунті у вигляді органо-мінеральних сполук. У більш широкому розумінні гумус (перегній) являє собою сукупність органічних речовин різного роду і органічних залишків різного ступеня розкладання, що знаходяться в ґрунті або на ґрунті в тій чи іншій мірі змішаних або з'єднаних із мінеральними частинками. Ця сукупність включає специфічні (гумусові) речовини, органічні речовини неспецифічної природи (продукти розкладу органічних залишків і життєдіяльності рослинних і тваринних організмів) і нерозкладені залишки тканин рослин і тварин. Гумусові речовини є складними високомолекулярними сполуками з ароматичним ядром і

представлені групами гумінових кислот і фульвокислот, які складаються з фракцій схожих між собою.

Формування гумусових речовин у ґрунті відбувається під впливом комплексу умов: діяльності мікроорганізмів, гідротермічного режиму, хімічних і фізичних властивостей ґрунту, діяльності ґрунтових безхребетних. Ґрунтові тварини поряд з рослинами і мікроорганізмами відіграють важливу роль у створенні біологічної активності ґрунту, в збагаченні її життєво важливими для зростання і розвитку вищих рослин речовинами. Безхребетні мінералізують споживані ними органічні речовини в прості сполуки, доступні для використання рослинами: вуглекислоту, воду, аміак. У процесі метаболізму тварин відбувається також розщеплення складних органічних речовин на легко мінералізовані з'єднання: сечовину, сечову і гипурову кислоти, гуанін. Крім того, вони виділяють у вільному стані багато солей: хлориди і фосфати калію, магнію, кальцію, натрію. Свіжі екскременти ґрунтових тварин мають, як правило, підвищений, в порівнянні з навколишнім середовищем, вміст вуглецю, нітрогену, фосфору, калію тощо. Завдяки рухливості розчинних форм цих елементів у фекаліях, в тому числі тих, що легко гідролізуються, останні стають прекрасним енергетичним матеріалом для мікроорганізмів і джерелом поживних речовин для рослин. Ґрунтові сапрофаги збагачують ґрунт кальцієм, вилученим з опадів і виділеному у вигляді зерен кальциту. У зв'язку з цим відома здатність дощових червів нейтралізувати кислотність ґрунту. Багато кальцій карбонату, який акумулюються в покривах тіла, постачають двопарноногі багатоніжки і мокриці під час неодноразового линяння, а також після відмирання, як і раковини молюсків. При загибелі кивсяків, наприклад, внаслідок несприятливих гідротермічних умов, іноді може надходити в ґрунт близько 55 кг/га кальцію в рік. У ґрунті відбувається постійне відмирання безхребетних, внаслідок як природної смерті, так і загибелі від несприятливих умов, хвороб. Завдяки цьому в ґрунт безперервно з трупами надходять білки, вуглеводи та інші органічні речовини, які потім мінералізуються мікроорганізмами.

Ґрунтові тварини здатні постачати в ґрунт також біологічно активні речовини, які володіють високим стимулюючим впливом на проростання насіння, ріст і розвиток рослин. Найпростіші виділяють гетероауксин, дощові черви – провітамін D. Виявлено також, що дощові черви є потужним фактором збагачення ґрунту вітамінами

групи В та ідентичними їм біогенними стимуляторами, причому черви виділяють їх в ґрунт не тільки з кишечника з екскрементами, але й з залоз шкірно-м'язового мішка та з метанефридіїв з продуктами обміну. Підвищений вміст вітамінів В₁, В₂, В₁₂ виявлено в копролітах не тільки дощових червів, а й енхітреїд і личинок двокрилих комах.

Ґрунтова фауна має безсумнівно велике значення в збагаченні ґрунту ферментами. Безхребетні, як правило, володіють багатим набором харчових ензимів. Так в кишечнику дощових червів виявлені протеаза, ліпаза, сахараза, хітиназа та інші. У наземних молюсків, слимаків знайдені целюлаза, пектіназа, ксиланаза. Такі ферменти, як мальтаза, целобіаза, мелібіаза та інші гідролізуючі ди- й трисахариди, а також амілаза, що розщеплює крохмаль, притаманні олігохетам, мокрицям, двопарноногим багатоніжкам, молюскам і личинкам деяких комах. Целюлаза і хітиназа відмічені у нематод і протистів. Доведено, що деякі безхребетні не тільки продукують целюлазу, а й обходяться без бактерій при перетравленні клітковини. Разом з екскрементами безхребетних у ґрунт потрапляють і травні ферменти. Окислювальні ферменти (дегідрогеназа, каталаза, поліфенолоксидаза і пероксидаза) виявлені в тілах дощових червів, личинок травневого хруща, жуків-коваликів, мурах, гусениць сибірського шовкопряда і в екскрементах останніх. Можна вважати, що ґрунтові безхребетні в процесі життєдіяльності постачають ґрунт і окисні ферменти. Багато ґрунтових безхребетних володіють достатнім набором власних ферментів, щоб піддавати рослинні залишки значним хімічним змінам в процесі травлення. При доповненні ж ензимами, виробленими кишковою мікрофлорою, ці зміни сильно примножуються.

Ґрунтові тварини здатні гідролізувати не тільки легко засвоювані форми білків, вуглеводів і жирів, але і значно більш стійкі речовини – клітковину, пектин, хітин, тобто піддавати розпаду органічні речовини, що служать джерелом нормування гумусових речовин. Доведено, що безхребетні при споживанні свіжих рослинних матеріалів можуть утворювати гумусоподібні речовини – перший ступінь гумусових речовин.

Таким чином, на теперішній час вже доведена здатність ґрунтової фауни хімічно руйнувати органічні речовини, частково мінералізуючи їх, частково переводячи в інші форми органічних сполук, здатність збагачувати ґрунт різними органічними

речовинами, в тому числі і ферментами. Роль безхребетних полягає також в прискоренні біохімічних процесів шляхом різнобічного стимулювання мікробіологічної діяльності механічним роздрібненням рослинних матеріалів, змішуванні органічних залишків із мінеральними частинками ґрунту, поліпшенні аерації і вологопровідності ґрунту, впливом на реакцію ґрунту. Отже, ґрунтові сапрофаги всією своєю життєдіяльністю беруть участь в створенні гумусових речовин.

Рядом дослідників доведено, що тип гумусу залежить в основному від характеру діяльності ґрунтової фауни. Основні форми гумусу характеризуються наступними ознаками.

Сирий або грубий гумус, мор – найгірша форма перегною. Вона містить у собі багато нерозкладених рослинних залишків і мало екскрементів безхребетних. Утворюється він при несприятливих умовах, найчастіше у вологому і холодному кліматі, на ґрунтах бідних на ґрунтову фауну й елементи живлення, при наявності рослинного матеріалу, що важко розкладається (під хвойними породами). У цьому гумусі переважає грибний тип розкладання та характерною є кисла реакція ґрунту.

М'який або зернистий гумус, муль – найкращий тип перегною. У зернистій структурі майже не виявляються нерозкладені рослинні залишки. Такий ґрунт є результатом інтенсивної інтегрованої діяльності численних груп безхребетних (особливо дощових черв'яків) у ґрунтах, що мають сприятливі гідротермічний режим і кислотнo-лужну реакцію, а також високий вміст різноманітних поживних елементів. Завдяки, в основному, дощовим черв'якам, які пропускають через свій кишечник ґрунт, відбувається рівномірне і тонке змішування органічних залишків із мінеральними частинками, тобто утворення глино-гумусових комплексів – найбільш важливих для родючості ґрунту компонентів.

Проміжною між мором і мулем формою перегною є **волокнистий гумус, модер**. У ньому є ще більш-менш нерозкладені рослинні залишки, але вони тут у меншій кількості, ніж в «морі», є в досить великій кількості екскременти безхребетних, а також мінерали. В утворенні цього типа перегною в різній мірі позначається діяльність тварин, які руйнують рослинні тканини, що збагачує ґрунт органічною речовиною своїх екскрементів і перемішують їх з ґрунтом. Чим більше екскрементів і чим краще вони перемішані з мінеральною складовою ґрунту, тим сприятливіша ця форма гумусу.

Модер має досить м'яку і пухку структуру, але позбавлений або майже позбавлений зернистості.

У м'якому гумусі значно підвищується діяльність (в порівнянні з грубим гумусом) мікроорганізмів не тільки в результаті кращих умов порівняно з грубим перегноєм, але й в результаті сильно зростаючого стимулюючого впливу на них ґрунтових безхребетних. Бактерій і актиноміцетів в мулі завжди значно більше, ніж в грубому гумусі.

Для ґрунтів з формою грубого гумусу найбільш характерні дрібні членистоногі (кліщі, колемболи), тоді як в ґрунтах з мулом значної чисельності досягають сапрофаги: червононогі молюски, дощові черви, багатоніжки, мокриці і личинки комах. При цьому дощові черви досить часто складають переважну більшість серед великих сапрофагів, іноді повністю витісняючи останніх. В утворенні модера беруть участь головним чином великі членистоногі.

Ґрунтова фауна має велике значення в утворенні первинних ґрунтів, доведено, що примітивні ґрунти мають зоогенне походження. Особливо велику роль у формуванні плівкових наскальних ґрунтів відіграють кліщі та колемболи. На перших етапах утворення ці примітивні ґрунти складаються майже виключно з екскрементів цих тварин. У наступних стадіях долучаються великі членистоногі та олігохети, від стадії до стадії таксономічна різноманітність ґрунтоутворюючих тварин безупинно зростає. При цьому виявляється, що їх видовий склад визначається виключно віком ґрунту, мікрокліматом і відносно незалежним від характеру рослинних асоціацій і гірської материнської породи. Переважну більшість населення таких ґрунтів становлять сапрофаги.

Не менш значна роль ґрунтових безхребетних у формуванні слабо розвинених ґрунтів, особливо на початкових стадіях: на торф'яниках, пісках, в тундрі та на еродованих ґрунтах.

Всі ґрунтові безхребетні-сапрофаги, так чи інакше беруть участь у створенні гумусу, але тільки дощові черви утворюють у великих масштабах глино-гумусові комплекси. Створенню цих комплексів сприяють і інші сапрофаги, заковтуючи ґрунт при харчуванні або утворюванні ходів. У кишечнику енхітреїд завжди знаходять мінерали ґрунту, тому вважають, що вони також пов'язують глину і органічні речовини в механічно нероздільний комплекс. Мінерали заковтують також червононогі молюски, двопарноногі багатоніжки, мокриці і личинки двокрилих комах.

Зерниста структура ґрунту в більшості випадків є результатом діяльності безхребетних, екскременти яких, завдяки водоміцності, стають структурними частинками ґрунту. Найбільш міцними з них є утворені дощовими червами агрегати, внаслідок більш тонкого змішування та зв'язування органічних залишків і мінеральних часток в кишковому тракті. Однак, досить значною водоміцністю відрізняються й екскременти інших ґрунтових безхребетних, тобто стійкість структури ґрунту багато в чому зобов'язана ґрунтовій фауні. У багатих фауною ґрунтах екскременти безхребетних утворюють потужний шар, який зверху постійно нарощується, а знизу втягується углиб ґрунту. У таких ґрунтах копроліти первинних розкладачів зберігають свою первісну форму дуже недовго, вони швидко переробляються вторинними і наступними агентами розкладання. Рослинні залишки багаторазово проходять через кишечник різних тварин, ще більш подрібнюються, хімічно оброблюються, перемішуються з мінеральними частинками, піддаються раз за разом дії мікроорганізмів. В результаті утворюється найкраща частина ґрунту, від якої залежить її родючість — гумус і гумусові речовини.

Кількість гумусових речовин, вочевидь, також залежить від діяльності безхребетних, яка є стимулятором мікробіологічної діяльності та прискорювачем біохімічних процесів. Існує чітка кореляція між запасом гумусу і чисельністю (біомасою) мезофауни в зональних типах ґрунтів.

Наведені вище дані дозволяють говорити про істотну роль ґрунтових тварин у формуванні гумусу. Не будь у ґрунті безхребетних, не було б настільки родючих ґрунтів, без них не зміг би накопичуватися і гумус. Однак діяльність ґрунтових тварин у процесах гумусоутворення неможлива без мікроорганізмів і вищих рослин, всі ці групи найтіснішим чином пов'язані між собою і залежать від абіотичних факторів. Віддаючи належне абіотичним факторам в зміні органічних залишків слід вказати, що жоден з них, окремо, а також всі ті чинники, в сукупності, не можуть забезпечити процес гуміфікації, якщо буде виключена діяльність мікроорганізмів і тварин. Тільки за рахунок діяльності різноманітних представників мікрофлори, а також роботи мікроскопічних і макроскопічних тварин, перетворюючих органічні залишки, відбувається процес гуміфікації рослинних і тваринних залишків. Однак тільки ґрунтові безхребетні здатні забезпечити кругообіг речовин у найважливішій для життя людини системі «рослина-ґрунт» в тих масштабах, які зараз існують в

природі. За новітніми даними не можна приписувати виняткову роль в утворенні гумусових речовин жодної з груп ґрунтових організмів (грибів, бактерій, актиноміцетів): процес гуміфікації являє собою результат життєдіяльності всього ґрунтового угруповання організмів, в яке, як невід’ємна ланка, входять і тваринне населення ґрунту.

Питання для самоконтролю:

1. Що відомо про вибірковість їжі у мешканців ґрунту?
2. Яким чином ґрунтові тварини використовують рослинний опад в якості джерела енергії?
3. Які взаємовідносини існують між безхребетними – мешканцями ґрунту та мікроорганізмами?
4. Що таке гумус та яким чином формуються гумусові речовини?
5. Опишіть роль ґрунтових тварин в утворенні гумусу.
6. Наведіть класифікацію гумусу та особливості формування його типів.
7. Охарактеризуйте тваринне населення певних форм гумусу.

Лекція 6

Методи обліку, фіксації та зберігання ґрунтових безхребетних

План лекції

1. *Методи обліку ґрунтових тварин.*
2. *Фіксація та зберігання ґрунтових безхребетних.*

Не існує єдиного методу відбору та аналізу ґрунтових проб для якісного або кількісного обліку різних ґрунтових тварин. При обранні того чи іншого методу обліку повинні бути враховані розмірні та екологічні особливості групи тварин, а також їх рухливість. У чисельному співвідношенні окремих розмірних груп ґрунтових безхребетних є закономірність – чисельність дрібних форм завжди вища, ніж чисельність великих. Тому, при обліку дрібного населення ґрунту можна брати проби меншого розміру, завдяки чому при обліку дрібних об’єктів можна без шкоди для статистичної достовірності результатів застосовувати більш тонкі і трудомісткі методи аналізу ґрунтових проб.

Методи обліку нанофауни. Ґрунтові найпростіші відрізняються дуже дрібними розмірами, тому звичайні методи дослідження ґрунту

за допомогою мікроскопу не завжди застосовні. Одним із спеціальних прийомів є вивчення найпростіших при культивуванні на поживних середовищах. Одним з таких методів є метод пророщування ґрунтового мілкозему на покривних скельцях із агаром у вологих камерах, особливо добре цим методом враховуються відносно малорухливі амеби. Для кількісного обліку рухливих інфузорій, джгутикових і амеб використовують метод граничних розведень наважки ґрунту рідким живильним середовищем. Для обліку черепашкових амеб використовують мікроскопіювання водної суспензії ґрунту.

Методи обліку мікрофауни. Розглянемо окремо методи обліку мікроартропод (кліщів та дрібних комах), які більш рухливі та мають хітиновий покрив та методи обліку малорухливих нематод, що мають більш ніжні зовнішні покриви.

Ручний розбір ґрунту. Мікроартроподи часто досягають дуже високої чисельності (до 1000000 особин на 1 м²), володіють спільними морфологічними рисами, проявляють здебільшого позитивний гідротаксис і геотаксис. Ці особливості дозволяють застосовувати для їх обліку подібні методи. Зазвичай використовуються проби площею від 10 до 100 см². Проби поміщають в пластикові пакети для запобігання висихання ґрунту, етикетують, а потім розбирають вручну за допомогою стереоскопічного мікроскопу в лабораторії.

Еклекторні методи. Ці методи базуються на загальній тенденції ґрунтових мешканців мігрувати вглиб субстрату при його підсиханні. Для цього використовують особливі прилади – термоеклектори. Пробу ґрунту (обсягом від 0,125 до 1 дм³) поміщають на сито, вставлене в лійку. Під горлечко ставлять склянки з 70 % водним розчином етилового спирту. Для прискорення підсушування над лійкою можна включити лампу розжарення (потужністю 25 або 40 Вт). При підсиханні проби дрібні членистоногі мігрують вглиб і врешті решт кінців вивалюються в склянку з фіксатором. Вигонка членистоногих відбувається протягом 2–5 діб, в залежності від вологості субстрату. Фіксує рідину разом з тваринами, що в ній опинились, потім проглядають за допомогою стереоскопічного мікроскопу. За допомогою ентомологічних голок проводять їх вибір, найчастіше це різноманітні групи кліщів, протури, колемболи, двохвістки. Далі, відповідно меті досліджень, із зафіксованих мікроартропод готують тимчасові або постійні препарати.

Виготовляючи тимчасовий мікроскопічний препарат членистоногих поміщають на предметне скло у воду, гліцерин, молочну кислоту, різноманітні масла. Далі мікроартропод рахують, проводять визначення віку, статі, таксономічну ідентифікацію. Проте такі препарати не пристосовані для довгого зберігання та транспортування.

Для більш довгострокового зберігання знайдених мікроартропод, останніх фіксують із використанням фіксуєчих рідин, таких як канадський бальзам, Фора-Берлезе (рідина Гойєра) тощо. Перевагою постійних препаратів є довготривале зберігання (десятиріччями). Для виготовлення таких препаратів використовують покривні та предметні скельця. Критичне значення має їх товщина: 1–2 мм – для предметних скелець та 0,1–0,17 – для покривних. Перед виготовленням препаратів покривні та предметні скельця знежирюють – миють та протирають спиртом. В центр предметного скла наносять 1–3 краплі рідини Фора-Берлезе, видаляють з них зайві включення, пухирці повітря та розрівнюють за розміром покривного скла. Мікроартропод за допомогою препарувальних голок або ентомологічних шпильок переносять і розташовують у краплю (частину особин бажано розміщати спинною, дорзальною стороною догори, частину – черевною, вентральною). Комахам ретельно розправляють антени, кінцівки та крила; кліщам – кінцівки. У кожний препарат необхідно класти до 10 особин одного виду різної статі та віку (при наукових морфологічних дослідженнях бажано лише одну особину). Після перенесення необхідної кількості особин препарат обережно накривають покривним склом запобігаючи з'явленню повітряних пухирців.

З правого боку покривного скла наклеюють етикетку із необхідними етикеточними відомостями. Потім препарати підсушують в термостаті при температурі 50–60 °C протягом декількох діб після чого вони можуть бути використані у мікроскопіюванні. У препаратів, які передбачено зберігати довгий час, через 2–3 місяця окантовують лаком покривне скло.

Подекуди для дослідження тонких морфологічних структур (перитрем, емподію, щетинок тощо) необхідно додатково просвітлювати темнозabarвлених (міцно склеротозованих) мікроартропод. Для цього здійснюють попереднє знебарвлення, наприклад у розчині молочної кислоти або луги, від яких необхідно промити членистоногих у дистильованій воді.

Методи обліку надґрунтових безхребетних. Для збору тварин з рослинної підстилки, розкладеної деревини, річкових наносів, грибів, рослинних залишків використовують колонку з ґрунтових сит. Зазвичай достатньо 3–4 сит з діаметром отворів від 5 до 0,25 мм. Субстрат кришкою або лопаткою загрибають у верхнє сито, колонка кілька разів енергійно струшується в вертикальній і горизонтальній площині. Потім верхнє сито спорожнюють і знову заповнюють субстратом. Так повторюють кілька разів, після чого колонку послідовно розбирають та з кожного сита збирають певні розмірні групи мікроартропод.

Методи обліку ґрунтових нематод. Морфологічно і біологічно нематоди значно відрізняються від мікроартропод і тому їх підраховують іншими методами. Найчастіше застосовують лійки Бермана. Прилад складається з воронки, вставленої в пробірку носиком. Лійку з колбою ставлять в пробірку і заливають в неї воду, щоб лійка була повністю заповнена. У лійку на ситі з дрібної сітки поміщають ґрунтову пробу (1 см³ або 1 г). Пробу розминають на ситі так, щоб вона виявилася у воді. Нематоди через щілини сита проповзають в пробірку та скупчуються на дні. Через добу їх можна підраховувати за допомогою стереоскопічного мікроскопу.

Методи обліку мезо- та макрофауни. *Ручний збір* — це найбільш легкий спосіб збору багатьох безхребетних. Особливості ручного збору тварин залежать від субстрату з якого будуть виловлюватися безхребетні тварини та розмір останніх.

Великих за розміром безхребетних з ґрунту чи його поверхні (великі комахи, м'якуни, черви) ловлять руками. Менших за розміром треба збирати за допомогою пінцету. Таким же чином збирають отруйних безхребетних (павуків, багатьох перетинчастокрилих), а також ніжних комах, яких руками можна травмувати.

Для збору особливо дрібних та рухливих комах використовують прилад, що має назву *ексгаустер*. Його виготовляють з пластикової або скляної пробірки довжиною 5–15 см та діаметром 1,5–4 см, гумової, пластикової або коркової пробки та двох трубок: одна з них – довга (всмоктувальна), на внутрішньому кінці покрита шматком матерії або бинту, інша – коротка, вільна. Довгу трубку збирач бере до рота, а коротку підносить до комахи, потім швидко вдихає ротом і комаха потрапляє в пробірку.

Також, ніжних, але не дуже рухливих безхребетних (кліщі, попелиці, трипси) можна збирати за допомогою пензлика, змоченого водою або водним розчином спирту.

При обліку ґрунтової мезофауни широко застосовується *метод розкопок*. Ґрунтові безхребетні при цьому враховуються при взятті проб площею 0,25 м² (50×50 см) або 1 м² (100×100 см) кожна. Поруч із пробою розстилають клейонку і вручну, шарами по 10 см ретельно її переглядають. Одночасно підраховують і збирають тварин на поверхні проби. Личинок, що мають світлі і м'які покриви слід спеціально фіксувати, при взятті проб їх потрібно збирати живими, щоб потім в лабораторних умовах піддати відповідній обробці. Для цього їх збирають в баночки або пробірки, в які насипають землю з проби, або ще краще – в ситцеві мішечки з ґрунтом з проб. При цьому хижих личинок потрібно розміщувати окремо.

Під різноманітним укриттям (камінням, деревами, що впали, дошками та іншими предметами, що лежать на поверхні ґрунту) ховаються різноманітні жуки, клопи, мурашки, окремі прямокрилі та інші комахи. Дуже важливо потім поставити на місце предмет, який ви піднімали.

Збір з ефемерних субстратів (тобто тих, що існують дуже короткий період часу).

Фекалії ссавців, починаючи від екскрементів зайця та закінчуючи великими купами гною на тваринному дворі, фермі, дають матеріал про усіляких мешканців такого роду субстрату (копрофаги та хижаки, що ними живляться). Свіжість фекалій, їх місце знаходження (степ, ліс, город, поле, берег річки), ґрунт, на якому вони лежать, пора року, нарешті, походження – усе це впливає на склад мешканців. Тому обов'язково треба вивчати різні типи субстратів. Сухі екскременти можна пропустити через сито, більш-менш вологі, перебирають пінцетом або опускають у тазок або відро з водою і добре розмішують (метод флотації). Комахи та великі за розміром кліщі випливають і їх легко вийняти з води. Особливо тут багато жуків-гноювиків, водолюбів, карапузиків, стафілінід, личинок мух, гамазових кліщів.

На трупах тварин зустрічається також багато різних комах. На трупи великих тварин летять одні комахи, на трупи маленьких – інші. Змінюється населення трупу і в залежності від ступеня його розкладання. При зборі комах з падла треба спочатку взяти те, що повзає на поверхні, потім підняти труп, і швидко зловити те, що

опиниться на поверхні ґрунту, під трупом. Лише потім, можна просіяти ґрунт під трупом, або потрусити останній над поверхнею землі, щоб витрусити ті форми, що вже сховалися у тканинах трупу. Робити це треба дуже обережно і ловити комах лише пінцетом.

Зручним методом збору безхребетних-герпетобіонтів (тих, що живуть на поверхні ґрунту, під опалим листям, у рослинній підстилці тощо) є *пастки Барбера* або *ґрунтові пастки*. Це ємкості циліндричної форми (звичайно використовують пластикові одноразові стаканчики чи скляні банки), які вкопують у ґрунт в один рівень із поверхнею землі. Пастку на $1/3$ або $1/2$ заливають фіксатором. Краще використовувати столовий, винний, яблучний оцет, розчин кухонної солі або їх суміш. Не рекомендується застосовувати розчин формаліну, який шкодить організму людини та робить комах дуже ламкими. Пастки встановлюють у ряд, по 10-20 штук через кожні 5–10 метрів. Перевіряють пастки в залежності від типу фіксатора через періоди від 3 днів до 2–3 тижнів. Найкраще збирати за допомогою пасток Барбера жуків, клопів, павуків, мокриць та ін. Для збору хижаків у пастки Барбера можна поміщати давлених м'якунів або мертвих жаб. Також за допомогою різних принад можна збирати і інші екологічні групи комах (гнойовиків, мертвоїдів).

Для збору представників мезофауни також використовується *метод промивання ґрунту на системі сит*. Для цього використовують звичайний водопровід та систему сит з отворами від 3,5 до 0,5 мм. Проба ґрунту кладеться в верхнє сито і починається промивання. Можна використовувати і *метод просіювання ґрунту* через систему сит з комірками різного калібру (вода не використовується).

Для обліку червів-енхітреїд застосовується *метод Нельсена*. Він заснований на створенні температурного градієнту. Окремі проби поміщають в ємності діаметром 10 см і висотою 20 см з дірчастим дном. На дно посудини насипають гравій, вище якого на 1–2 см ставлять сито. На сито поміщають пробу ґрунту, яку присипають вологим піском. Такі пристосування виставляють в водяну баню (із нагрівом до 65 °C). Пробу тримають 2 години, протягом яких черви виповзають на пісок.

Методи фіксації безхребетних залежать від типу покривів цих тварин. Для фіксації більшості груп безхребетних (павукоподібні, ракоподібні, черви, м'якуни та інші), для личинок та лялечок комах, а також дорослих комах деяких систематичних груп (попелиці, дрібні

перетинчастокрилі та ін.) використовують 70 % водний розчин етилового спирту, 4 % розчин формаліну або насичений розчин кухонної солі. Найкращим фіксатором є розчин спирту. Тварини добре зберігають еластичність і в подальшому з ними легко працювати. Недоліком формаліну є те, що тварини сильно твердіють та стають ламкими, подальша робота з ними нерідко стає неможливою. Крім того, слід пам'ятати, що формалін – рідина отруйна. Він сильно подразнює слизові оболонки, тому користуватися ним треба дуже обережно, не наближуючи склянку до обличчя.

Об'єм фіксатору повинен бути не менш ніж в 5 (а краще в 10) разів більший ніж об'єм тварин, що зберігаються. Для фіксування використовується різноманітний посуд: пробірки, банки, головне – щоб вони були добре закриті. Якщо рідина стає мутнішою, її замінюють на свіжу.

Великих личинок комах перед фіксацією треба на 2–3 хвилини помістити в окріп. Сухопутних черевоногих молюсків вбивають, вміщуючи у склянку із водою без доступу повітря. Від надходження води у тіло вони трохи розбухають, лише потім їх переносять у фіксатор.

Більшість імагінальних стадій комах, а також личинок тих, що розвиваються без метаморфозу, вбивають у морилках – скляних банках з кришкою. Остання повинна бути корковою, металевою або гумовою (ні в якому разі не пластиковою). На дно банки кладуть шматок або смужки фільтрувального або туалетного паперу. Він поглинає надлишкову вологу та не дає комахам пошкоджувати одна одну. Треба мати при собі декілька морилок, щоб вже на місці сортувати комах: не рекомендується, наприклад, класти великих жуків разом із дрібними комахами. Не можна в одну морилку класти дуже багато великих комах. Для вбивання комах в морилках використовують етилацетат, від якого краще зберігається еластичність покривів комах. Заряджають морилки наступним чином: швидко відкривають склянку із речовиною, а далі невелику кількість її за допомогою тампону з паперу або вати переносять у морилку. Можливим альтернативним фіксатором (також виготовленим на основі етилацетату) може бути рідина для зняття лаку для нігтів, яка наявна у вільному продажі. Інші агенти (хлороформ, нашатирний спирт, формалін) ведуть до затвердіння покривів комах, тому їх бажано не використовувати. Комахи втрачають рухливість у

морилках дуже швидко, однак гинуть не відразу. Треба тримати комах в морилці не менш 6 годин, особливо це стосується великих жуків з твердими покривами.

Іноді для заморювання комах користуються сухою парою. Для цього в невелику банку кладуть комах, добре її закривають та опускають до половини у окріп на 3–5 хвилин, у результаті чого комахи гинуть.

Не слід вбивати дорослих комах, занурюючи їх у спирт, – від цього багато з них втрачають свій природній колір. Окрім багатьох дорослих комах, в сухому вигляді зберігають також черепашки молюсків.

Після того, як комах викладають із морилки, їх треба сортувати. Це зручно робити на аркуші білого паперу. За допомогою препарувальної голки та пінцету безхребетних розкладають на окремі купки. Для визначення підходять лише ті об'єкти, які добре збереглися.

Існує два способи зберігання сухих комах:

- у вигляді колекції, в ентомологічних коробках, де комахи наколоті та ентомологічні голки;

- на ватних матрациках.

Ентомологічний ватний матрацик складається з трьох частин: обкладинки, основи з ватою, папірця з етикеточними відомостями. Для обкладинки використовують листок паперу формату А4. Для основи матрацика беруть листок цупкого паперу або картону, на який наносяться декілька крапель клею, зверху кладуть тонкий шар вати (3–5 мм завтовшки). Зверху кладуть такий самий за розміром листок тонкого паперу, на якому пишуться етикеточні дані (географічні, екологічні відомості, дата збору, П.І.Б. колектора). На виготовлений таким чином матрацик викладають рядами зібраних комах. Більшість комах кладуть черевним боком до низу, підгинаючи ноги під тіло, а вусики до боків голови.

Якщо на одному матрацику є комахи, яких зібрали у різних місцях або у різні терміни, то на ваті ручкою або нитками розмежовують ділянки, а на етикетках роблять відповідні підписи. Зберігати та транспортувати матрацики треба в зручній коробці. Матрацики є місцем тимчасового зберігання комах, надалі комах переносять у колекцію на голках, але великі серії одного виду часто зберігають саме на матрациках.

Працювати з сухими комахами, що зберігаються на матрациках, неможливо через їх велику ламкість. Тому комах перед наколюванням розмочують. Кмах з матрациків (можна також матрацик цілком або його частину) переносять у ексікатор. Це волога камера, яку можна виготовити самостійно. Береться якийсь посуд (наприклад, тарілка), на дно насипають вимитий та висушений пісок шаром у 1–3 см (ще краще пісок перед цим прожарити), пісок заливають кип'яченою водою, на його поверхню кладуть 2–3 шари фільтрувального паперу, зверху – комах. Для запобігання появи грибків іноді кладуть кристалики фенолу, тимолу або мідного купоросу. Зверху все це чимось накривають. Розм'якшення триває від однієї до 3 діб (це залежить від розмірів комах).

Стандартні ентомологічні коробки для зберігання змонтованих комах мають розміри 5×25×35 см, їх виготовляють з дерева. На дно коробки найчастіше кладуть пінопласт. Студенти можуть самостійно зробити подібну коробку з картону. Спеціальні ентомологічні голки мають довжину біля 4 см, вони більш тонкі та гострі, ніж швейні шпильки. Студентам також рекомендується використовувати, по можливості, більш тонкі і довгі голки.

Наколювання має свої правила. Його роблять наступним чином: твердокрилих наколюють у праву елітру, так, щоб голка пройшла між другою та третьою парою ніг; клопів – в праве крило або у правий бік щитка, щипавок – також у праву елітру, всіх інших – у центр середньоспинки або дещо праворуч від середини. Вусики комах, якщо вони невеликі, спрямовують вперед, великі – вздовж тіла назад. Ноги повинні бути розправлені у сторони так, ніби комаха стоїть на плоскій горизонтальній поверхні. Крила у комах, жилкування яких треба вивчати підчас визначення, також розправляють.

Дрібних комах (менш 6–10 мм) потрібно клеїти на прямокутні чи трикутні шматки тонкого картону або пластику, які наколюють на голку. При наклеюванні кінцівки та вусики розміщують так, щоб їх було добре видно. Бажано, на одну голку наклеїти декілька пластинок з комахами одного виду, частину з яких наклеїти черевним боком догори.

Слід пам'ятати, що багато комах після загибелі втрачають природний колір, тому дуже важливо вчасно описати його у щоденниках.

Всі комах, представлені у колекції, повинні бути етикетовані. Частіше на кожну голку з комахами наколюють дві етикетки

розміром близько 10×20 мм. Підписують етикетки тушшю. Перша – «географічна» етикетка, на ній вказують місто (країна, область, район, найближчий населений пункт) та дата збору, прізвище збирача. На цій же етикетці найчастіше вказують і характерні екологічні умови, при яких комаха була зібрана, наприклад: «на пагоні терену» або «берег моря, у піску». При написанні етикеток бажано використовувати наступні скорочення:

бас. — басейн	обл. — область
бер. — берег	оз. — озеро
Вел. — Великий (у назвах)	окол. — околиці
Верх. — Верхній (у назвах)	о-в — острів
верх. — верхів'я	Півд. — південний
вдсх. — водосховище	Півн. — північний
визн. (або det.) — визначив (-ла)	п-ов — півострів
г. — гора	прав. — правий
дол. — долина	р. — річка
Зах. — західний	р-н — район
запов. — заповідник	с. — село
зб. (або leg.) — зібрав (-ла)	с.м.т. — селище міського типу
км — кілометр	сер. — середній
кан. — канал	Ст. — Старий (у назвах)
лим. — лиман	ст. — станція (або ж.-д. ст.)
лів. — лівий	Сх. — східний
Мал. — Малий (у назвах)	сх. — схил
м — метр	теч. — течія
м. — місто	ур. — урочище
Ниж. — Нижній (у назвах)	центр. — центральний

Друга етикетка – «визначальна», на ній вказують латинську назву комахи та прізвище людини, що її визначила. Етикетки проколюються голкою у центр, зверху завжди повинна знаходитися «географічна» етикетка. Підписувати її треба розбірливим почерком. Слід запам'ятати, що екземпляр, позбавлений етикетки з вказівкою місця знаходження, ніякої наукової цінності не має. Крім того, екологічні відомості щодо місця знаходження багатьох комах, допомагають в процесі їх визначення.

Для визначення систематичної належності тварин існують спеціальні посібники – визначники. Визначення, як правило, йде за дихотомічним принципом протиставлення ознак (теза / антитеза). Більш детально це описано у самих визначниках (їх список наведений у кінці посібника). Не завжди процес визначення можна довести до

виду. Іноді визначення проводиться до роду, родини, а іноді і до ряду чи класу. Це пов'язано з тим, що до визначників, якими користуються студенти, включені широко розповсюджені види (менше 10 % фауни нашого регіону). Окрім того треба розуміти, що визначення деяких груп безхребетних, особливо дрібних за розміром, може здійснити лише фахівець, який працює з цією групою вже багато років і має великий досвід. Процес визначення не можна проводити лише за допомогою малюнків, які є у визначнику, бо там зображені лише деякі тварини. Крім того, є багато видів, які на малюнках виглядають однаково, а розрізняються деталями будови, які не можна показати на тотальному рисунку.

Питання для самоконтролю:

1. Які особливості необхідно враховувати під час обрання методу обліку ґрунтових тварин?
2. Охарактеризуйте особливості методів збору та обліку представників нанофауни.
3. Перелічіть методи збору та обліку мікрофауни.
4. Опишіть метод виготовлення постійних та тимчасових препаратів з представників мікрофауни ґрунту.
5. Перелічіть та охарактеризуйте методи збору та обліку мезо- та макрофауни.
6. За якими критеріями підбирається метод фіксації тим або іншим тваринам?
7. Яку інформацію має містити етикетка фіксованого зразка?

Лекція 7

Методи математичного аналізу в ґрунтово-зоологічних дослідженнях

План лекції

1. *Якісна характеристика вибірки.*
2. *Кількісна характеристика вибірки.*

Ґрунтово-екологічні дослідження широко розвиваються в усьому світі, з середини ХХ ст. ґрунтова зоологія стала самостійною галуззю природознавства. Діяльність ґрунтових тварин – важливий фактор ґрунтоутворення і природної родючості ґрунтів, комплекси ґрунтових

тварин широко використовуються як показники ґрунтових умов і змін. Ґрунтові безхребетні – цікаві і зручні об'єкти, що використовуються для вирішення багатьох еволюційних і екологічних проблем сучасності. Польові ґрунтово-зоологічні дослідження базуються, перш за все, на даних кількісних обліків чисельності популяцій тварин, що мешкають у ґрунті.

Безпосереднім результатом польового етапу фауністичного ґрунтово-зоологічного дослідження є отримання сукупності (переліку, колекції, вибірки).

Як об'єкт аналізу та порівняння колекція має якісну характеристику (видовий склад колекції, список видів та інших таксонів) і кількісну (кількість особин видів, що входять в неї).

Якісна характеристика вибірки. До основних показників якісної характеристики вибірки відносяться характеристики таксономічного складу і показники подібності за якісними даними з іншими вибірками (індекси спільності).

1. Основні характеристики таксономічного (видового, родового тощо) складу.

Таксономічне багатство – абсолютне число таксонів (число видів в межах ряду, родини, підродина, роду, число родів в межах родини, підродина тощо).

Видова насиченість – середня кількість видів в одній пробі. Спочатку рахують кількість видів, які були зареєстровані в кожній пробі, потім розраховують середнє значення по всіх пробах.

Представленість таксонів – частка (у %) нижче стоячих таксонів, яка припадає на таксон вищого рівня (представленість видами родів, родин, рядів, представленість родами родин, рядів тощо).

2. Показники схожості за якісними даними називають індексами спільності. Зазвичай в зоологічних дослідженнях використовуються попарні коефіцієнти Жаккара або Чекановського-Сьоренсена, в основу яких покладені одні й ті ж показники – кількість спільних видів та видів, унікальних для кожної з вибірок.

- *коефіцієнт Жаккара:* $I_J = a / (a + b + c)$, або $I_J = a / (B + C - a)$;
- *коефіцієнт Чекановського-Сьоренсена:* $I_{CS} = 2a / ((a + b) + (a + c))$, або $I_{CS} = 2a / (B + C)$,

де a – кількість спільних видів, b та c – кількість унікальних видів для вибірок I та II, відповідно, B та C – загальна кількість видів у вибірках I та II, відповідно (рис. 1).

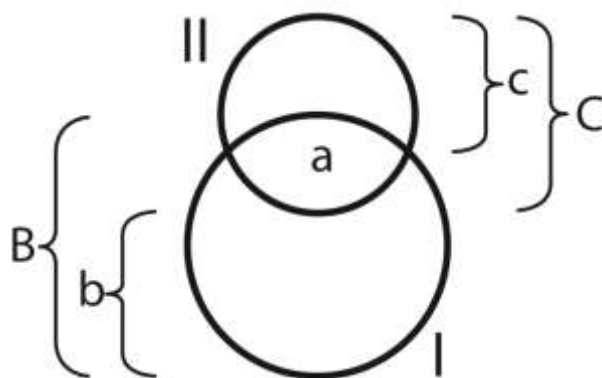


Рис. 1. Показники, що використовуються при розрахунку коефіцієнтів Жаккара та Чекановського-Сьоренсена

Кількісна характеристика вибірки. Основними показниками рясноти видів є їх чисельність і щільність. Поняття чисельність застосовується для позначення кількості особин будь-якої популяції або багатовидового населення. Щільність – це кількість особин одного або багатьох видів на одиницю площі або об’єму. У ґрунтово-зоологічних дослідженнях зазвичай щільність певних таксонів (це може бути не тільки щільність видів, а й щільність більш вищих таксонів) вираховують на 1 дм², 1 дм³, 1 м² або 1 м³.

Наприклад, якщо проби узяті рамкою 5×5 см, то площа проби дорівнює 25 см² (=0,0025 м²). Якщо в цій пробі відмічені 33 екземпляри, то чисельність дорівнює 33/0,0025=13200 екз./м². Якщо об’єм однієї проби був 5×5×5 см, то її об’єм дорівнює 125 см³ (=0,125 дм³). В цьому разі загальна чисельність складає 33/0,125=264 екз./дм³.

Також, зазвичай розраховують *середнє арифметичне* екземплярів в ґрунті (або чисельності на м², дм³ тощо):

$$M = \frac{\sum x_i}{n},$$

де сума усіх значень x_i поділена на кількість проб (n). В Microsoft Office Excel – це функція СРЗНАЧ.

Важливим є розрахунок *середньоквадратичного відхилення*, показника наскільки дані відхиляються від середнього значення:

$$SD = \sqrt{\frac{\sum (M - x_i)^2}{n - 1}},$$

де M – середня кількість екземплярів в пробі; x_i – екземплярів в пробі i ; n – кількість проб. В Microsoft Office Excel – це функція СТАНДВІДХИЛ.

Розрахунок *середньої похибки* показує наскільки отримана середня може різнитися від середньої у природі:

$$m = \frac{SD}{\sqrt{n}},$$

де SD – середньоквадратичне відхилення, а n – кількість проб.

Похибка завжди збільшується із збільшенням середнього квадратичного відхилення та зниженням кількості проб.

Для **оцінки рясноти** певного виду (або інших таксонів) серед усієї вибірки використовуються два основні показники.

Індекс домінування – частка (у %), яку становить кількість екземплярів досліджуваного виду по відношенню до сумарної кількості екземплярів всіх порівнюваних між собою видів у досліджуваному матеріалі. Згідно з показником індексу домінування певні таксони відносять до певного класу домінування, зазвичай використовують градації домінування за шкалою Єнгельмана, згідно з якою еудомінанти (Е) складають > 39,4 %, домінанти (D) – 12,4-39,3 %, субдомінанти (SD) – 3,9-12,3 %, рецеденти (R) – 1,3-3,8 %, субреценденти (SR) – <1,3 %.

Індекс зустрічальності (трапляння) – частка (у %), відношення числа проб, де вид присутній, до загальної кількості проб.

Для оцінки **видового багатства** вибірок розраховують індекс видового багатства, у ґрунтово-зоологічних дослідженнях зазвичай використовують індексу видового багатства Маргалефа або Менхініка.

- *індекс видового багатства Маргалефа*: $D_{Mg} = (S - 1) / \ln N$;
- *індекс видового багатства Менхініка*: $D_{Mn} = S / \sqrt{N}$,

де S – число виявлених видів, N – загальне число особин всіх S видів.

Питання для самоконтролю:

1. Які існують методи аналізу в ґрунтово-зоологічних дослідженнях?
2. Напишіть то поясніть формули, які відображають показники фауністичної подібності.
3. Які показники використовують для опису кількісної характеристики вибірки?
4. Які індекси використовують для оцінки рясності?
5. Які індекси використовують для оцінки видового багатства?

ДОДАТОК

**ТАБЛИЦЯ ДЛЯ ВИЗНАЧЕННЯ ОСНОВНИХ ГРУП
ЧЛЕНИСТОНОГИХ, ЩО МЕШКАЮТЬ У ҐРУНТІ**

1. Вусиків 2 пари
..... клас Вищі ракоподібні: підряд Мокриці (Oniscidea)
— Вусиків 1 пара або вони відсутні 2
2. Вусики відсутні
..... 3 (клас Павукоподібні; клас Комахи: ряд Протури)
— Вусиків 1 пара 9 (підтип Трахейнодишні)
3. Ніг 3 пари; тіло подовжене; тіло поділене на голову, груди та багаточленикове черевце ряд Протури (Protura)
— Ніг 4 пари, якщо 3, то тіло не поділене на голову, груди та черевце
..... 4 (клас Павукоподібні)
4. Педипальпи мають вид клішнів 5
— Педипальпи не мають вид клішнів, щупальцеподібні 6
5. Довжина тіла не менш 1 см, задня частина черевця сильно звужена, на кінці черевця є вигнутий гачок ряд Скорпіони (Scorpiones)
— Довжина тіла до 1 см, черевце більш-менш рівної ширини, на кінці черевця вигнутий гачок відсутній
..... ряд Лжескорпіони (Pseudoscorpiones)
6. Головогруді поєднані з черевцем тонким стебельцем, на черевці наявні павутинні бородавки ряд Павуки (Araneae)
— Головогруді поєднані з черевцем тонким стебельцем, часто злиті. Черевце не несе павутинних бородавок 7
7. Опістосома виразно розчленена; ноги тонкі, довжиною більш ніж 1 см; лапка розчленена на велику кількість сегментів
..... ряд Косарики (Opiliones)
— Опістосома не розчленена; якщо розчленена, то ноги відносно короткі, довжиною не більше 1 см; лапка розчленена не більш ніж на 2 відділу 8
8. Знизу або по боках тіла наявні 1–4 стигми; тазики ніг вільні, зазвичай рухливі надряд Паразитоформні кліщі (Parasitiformes)
— Стигми знизу або по боках тіла відсутні; тазики нерухомі, прикріплені до тіла надряд Акариформні кліщі (Acariformes)
9. Тіло складається з голови та тулубу; тулуб складається з досить одноманітних члеників; майже всі сегменти тулубу мають кінцівки
..... 10 (надклас Багатоніжки)
— Тіло складається з голови, грудей та черевця; на черевці кінцівки

зазвичай відсутні	13 (надклас Шестиногі)
10. Кожен з численних сегментів тулуба, починаючи із 5-го несе по 2 парі кінцівок	клас Двопарноногі багатоніжки (Diplopoda)
— Членики тулуба несуть лише по 1 парі ніг	11
11. Перша пара ніг перетворена на гачкоподібні ногощелепи	клас Губоногі багатоніжки (Chilopoda)
— Перша пара ніг не відрізняється від інших	12
12. Вусики довгі, не гілкуються	клас Симфіли (Symphyla)
— Вусики гілкуються	клас Пауроподи (Pauropoda)
13. Крила відсутні. Черевце з пригальною вилкою або з 2–3 хвостовими нитями	14
— Крила наяві; якщо крила відсутні, черевце зазвичай без придатків або вони відносно короткі	16
14. Черевце 4–6-членикове; вершина черевця зазвичай з пригальною вилкою	ряд Колемболи (Collembola)
— Черевце 10-членикове	15
15. Верхівка черевця з парою придатків. Тіло не покрите лусочками	ряд Двохвістки (Diplura)
— Верхівка черевця з 3 хвостовими нитями. Тіло покрите лусочками	ряд Щетинкохвості (Thysanura)
16. Голова з довгим членистим хобітком	ряд Напівтвердокрилі (Hemiptera)
— ротові органи гризучі	17
17. Черевце на верхівці з парою твердих придатків — клішнів	ряд Вуховертки (Dermaptera)
— Черевце на верхівці без пари твердих придатків — клішнів	18
18. Голова зверху покрита передньоспинкою, ротові органи направлені до низу та до заду	ряд Таргани (Blattoptera)
— Голова не покрита зверху передньоспинкою, ротові органи направлені уперед або до низу	19
19. Тіло червоподібне, часто С-подібне. Крила відсутні	личинки комах із повним перетворенням
— Тіло не червоподібне. Крила відсутні або наявні	20
20. Передні крила наявні, перетворені на надкрила	21
— Передні крила відсутні	22
21. Передні крила м'які. Задні кінцівки стрибальні; якщо не стрибальні, то передні кінцівки риючі	ряд Прямокрилі (Orthoptera)
— Передні крила тверді. Задні кінцівки зазвичай не стрибальні	

- ряд Твердокрили (Coleoptera)
22. Передньогруди вільні. Покриви тіла м'які 23
- Передньогруди сполучені з іншими сегментами грудей в одне ціле.
Черевце стебельцеподібне. Покриви тіла тверді
- ряд Перетинчастокрили (Hymenoptera)
23. Вусики коротші за тіло ряд Терміти (Isoptera)
- Вусики довші за тіло ряд Сіноїди (Psocoptera)

Список рекомендованої літератури та інформаційні ресурси

Основна література

1. Булахов В. Л., Пахомов О. Є. Функціональна зоологія: підручник. Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2010. 392 с.
2. Галина І. Біопродуктивність ґрунтів: навч. посіб. [для студ. вищ. навч. закл.]. Львів : Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2009. 350 с.
3. Делі О. Ф., Підгорна С. Я., Ківганов Д. А. Методичні вказівки до великого спеціального практикуму. Розділ «Павуки». Одеса, 2015. 20 с.
4. Надточій П. П., Мислива Т. М., Вольвач Ф. В. Екологія ґрунту : монографія. Житомир : Рута, 2010. 473 с.
5. Жуков О. В., Пилипенко О. Ф., Кірієнко С. М. Основи ґрунтової зоології та біоіндикації : навч. посіб. Дніпропетровськ : РВВ ДНУ, 2002. 88 с.
6. Чорний С. Г. Оцінка якості ґрунтів : навч. посіб. Миколаїв : МНАУ, 2018. 233 с.

Допоміжна література

1. Бригадиренко В. В. Основи систематики комах: навч. посіб. Дніпропетровськ : РВВ ДНУ, 2003. 204 с.
2. Екологічний стан ґрунтів України / С. А. Балюк та ін. Український географічний журнал. 2012. №2. С. 38–42.
3. Іутинська Г. О. Ґрунтова мікробіологія. Київ : Арістей, 2006. 284 с.
4. Коробченко М. А., Загороднюк І. В., Ємельянов І. Г. Підземні гризуни як життєва форма ссавців // Вісник Національного науково-природничого музею. 2010. № 8. С. 5–32.
5. Назаренко І. І., Польчина С. М. Нікорич В. А. Ґрунтознавство : підручник. Чернівці : Книги–ХХІ, 2004. 400 с.
6. Мазурмович Б. М., Коваль В. П. Зоологія безхребетних. Навчально-польова практика. Київ : Вища школа, 1982. 184 с.
7. Родючість ґрунтів: моніторинг та управління / за ред. В. В. Медведєва. Київ : Урожай, 1992. 248 с.

8. Шляхи підвищення родючості ґрунтів у сучасних умовах сільськогосподарського виробництва. / за ред. Б. С. Носка. Київ : Аграрна наука, 1999. 110 с.

9. Щербак Г. Й., Царічкова Д. Б. Зоологія безхребетних : підручник. Київ : Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008. 640 с.

10. Якість ґрунтів та сучасні стратегії удобрення / за ред. Д. Мельничука, Дж. Хофмана, М. Городнього. Київ : Арістей, 2004. 488 с.

11. A manual of acarology. Third edition / G. W. Krantz, D. E. Walter (eds). Lubbock, Texas : Texas Tech University Press, 2009. 807 p.

12. Engelmann H.-D. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia. 1978. Bd. 18, Hf. 5/6. S. 378–380.

Інформаційні ресурси

1. <http://library.onu.edu.ua/> — Наукова бібліотека ОНУ імені І. І. Мечникова

2. <https://www.google.com.ua> — Пошукова система Google Search

3. <https://uk.wikipedia.org> — Вікіпедія — вільна онлайн-енциклопедія

4. <https://www.ukrbin.com/> — UkrBIN — Національна мережа інформації з біорізноманіття

5. <https://www.researchgate.net/> — Науковий портал та соціальна мережа ResearchGate — засіб співробітництва між науковцями

6. <https://sci-hub.si/> — Інтернет-ресурс, що надає вільний доступ до наукових статей та аналогічних публікацій

7. <https://geoknigi.com/> — Пізнавальний сайт «Географія»

8. <http://www.issar.com.ua/> — Національний науковий центр «Інститут ґрунтознавства та агрохімії імені О. Н. Соколовського»

9. <http://www.ussj.cv.ua/> — Сайт журналу «Ґрунтознавство»

10. <http://agrochemsoilsci.org/uk.html> — Сайт наукового збірника «Агрохімія і ґрунтознавство»

11. <http://www.geograf.com.ua/gruntoznavstvo> — Проект Geograf.com.ua: розділ «Ґрунтознавство»

Навчальне видання

Трач В'ячеслав Анатолійович
Підгорна Світлана Яківна
Делі Ольга Федорівна
Черничко Катерина Йосипівна

БІОЛОГІЯ ҐРУНТІВ
ТВАРИНИ – МЕШКАНЦІ ҐРУНТУ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ
для студентів біологічного факультету)

В авторській редакції

Підп. до друку 28.10.2021. Формат 60х84/16
Ум.-друк. арк. 4,30. Наклад 18 пр.
Зам. № 2342.

Видавець і виготовлювач
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.
65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12, Україна
Тел.: (048) 723 28 39, e-mail: druk@onu.edu.ua