

ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

A. I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

2009

вып. XX

УДК 591.5

**ВОЗМОЖНЫЕ ФАКТОРЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И СОСУЩЕСТВОВАНИЯ
БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ПЕДОБИОНТОВ**

Г.Н. Ганин

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск

На примере мезофауны подстильно-почвенного яруса в растительных сообществах юга Дальнего Востока России обсуждаются возможные причины возникновения видового разнообразия (репродуктивная изоляция в результате мутаций разного уровня, в частности полиплоидии, а также пирогенной и географической изоляции) и поддержания видовой избыточности. Обсуждаются условия сосуществования близкородственных видов беспозвоночных педобионтов (изобилие ресурсов, редкость и кратковременность катастроф, адаптационные стратегии экологического разделения).

Почему в одних местах обитают сотни животных и растений, а в других – единицы? Проблема «скопления видов» по Майру (1968), аналогичная «планктонному парадоксу» Хатчинсона, или «видовой избыточности» у почвенных животных, озвученная М.С. Гиляровым в 70-х годах прошлого века (Ghilarov, 1977), всё ещё актуальна. Важность поднимаемой проблемы обоснована такими явлениями как сосуществование конкурирующих видов в природе, инвазия, биозагрязнение, интродукция, биоразнообразие.

Возможные причины возникновения видовой избыточности и её поддержания в подстильно-почвенном ярусе биогеоценозов будут обсуждаться на примере одних из наиболее эволюционно древних групп мезопедобионтов: двупарноногих многоножек (Diplopoda), земляных кольчатых червей (Oligochaeta) и брюхоногих моллюсков (Gastropoda).

Родственные виды, по Майру (1968), – это виды одного рода. Среди них есть близкородственные – виды с одинаковой экологической валентностью и близкими экологическими нишами, обитающие совместно. Между такими видами, как писал ещё Дарвин, конкуренция будет более жёсткой, чем между видами разных родов.

Известно, что классический путь видообразования – долгосрочная географическая изоляция. Например, горообразование Сихотэ-Алиня, последнее из которых закончилось около 2 млн. лет назад, изменения границ наземных биомов юга Дальнего Востока в результате чередования периодов похолодания и потепления около 1 раза в 20000 лет. При продолжительности жизни диплопод 3-5 лет за это время сменится от 4000 до 400000 поколений – количество достаточное для образования, наверное, и более крупных таксономических единиц, чем виды.

Другой возможный путь – среднесрочная изоляция части популяции одного вида в стадиях переживания, например, в ходе пирогенной сукцессии (Ганин, Манухин, 2000; Гонгальский, 2006; Шлотгауэр, Крюкова, 2008). Учитывая малые размеры индивидуального участка и низкую миграционную способность педобионтов, пирогенная изоляция может приводить в результате инбридинга и дрейфа генов к возникновению новых геномов, частично закрепляемых естественным отбором. После восстановления лесной подстилки и условий с ней связанных (иногда в течение 100-150 лет, за которые у диплопод сменяется до 50 поколений), проходит взаимная реколонизация стадий переживания, вследствие чего опять могут возникать новые сочетания генов, а возможно, и генофонды. Так, В. М. Емец (1987), оценивая влияние пожаров в лесах европейской части на микроэволюционные процессы в популяции почвенных жужелиц, отметил, что новая субпопуляция характеризовалась иными морфологическими параметрами и на основании этого счёл возможным считать лесные пожары важным фактором видообразования. Подобная точка зрения высказывалась и другими исследователями в отношении моллюсков (Kiss et al., 2004). Такие процессы происходят также не часто, учитывая время на восстановление, возможность реколонизации и вероятность нового пожара в том же месте (Соколова, Тетерятникова, 2008). Есть, как представляется, ещё более короткий путь.

В связи с развитием аналитических методов всё чаще встречаются работы по цитогенетическим различиям видов-двойников среди двупарноногих многоножек, кокцинелид, малярийных комаров, лишь на уровне ДНК митохондрий (Bond, Sierwald, 2002; Kobayashi, Shirai, 2000). Это, тем не менее, уже позволяет им занимать хоть и близкие, но всё же различные ниши в одном биотопе. Подобные результаты, как представляется, свидетельствуют в пользу того, что основным способом возникновения видового разнообразия педобионтов в однородных экологических условиях является, всё же, мгновенное видообразование – хромосомные и геномные мутации, постоянно происходящие, неизбежно накапливающиеся в зрелых сообществах (рефугиумах, центрах видообразования), и которые быстрее всего приводят к репродуктивной изоляции особей. Это

постоянно, на протяжении эволюционного времени, в ходе отбора увеличивает число морф, рас, клонов, близкородственных видов. При многих ограничениях, связанных с терминологическими определениями, всех их объединяет уникальность и родство генома.

Одной из форм мгновенного видообразования может быть полиплоидия (авто-, аллоплоиды). Хорошо изученная на земляных кольчатых червях семейства Lumbricidae (Викторов, 1993; Всеволодова-Перель, Булатова, 2008), полиплоидия описана и у ряда других обитателей подстилки и верхних слоёв почвы, например, червей (Enchytraeidae), жуков (Carabidae), моллюсков (Gastropoda). Существование на юге Сихотэ-Алиня в смешанных и широколиственных лесах, сохранившихся с третичного периода, множества близкородственных видов беспозвоночных позволяет предположить наличие полиплоидных представителей практически во всех группах почвенного населения.

Полиплоидный геном, благодаря коадаптированным комплексам генов, обладает большим запасом многократно дублированной наследственной изменчивости и соответствующей нормой реакции. При этом сохраняется приспособленность как в адаптивной зоне материнских диплоидов, так и во вновь приобретённой адаптивной зоне (экологически крайних местах обитания, по Майр, 1968). Полиплоидия позволяет обладателям такого генома выдерживать граничные значения широкоамплитудных флуктуаций окружающей среды, что является несомненным селективным преимуществом.

На энхитреидах показано, что ди- и полиплоидные расы занимают различные микростанции в одном биотопе, а хромосомные расы т. н. комплексных перепутанных видов обитающих на Дальнем Востоке земляных червей *Eisenia nordenskioldi*, *E. atlavinyteae*, *Lumbricus rubellus* занимают как различные микростанции, так и огромные по ареалу местообитания (Перель, 1997; Ганин, 1997; Шепелева и др., 2008). Олигохета *Octolasion croaticum* является вообще полиплоидным вариантом червя *O. lissaense*, как и *Eisenia spelaea*, вероятно, гексаплоид от *E. fetida*, все полиплоидные расы *Eisenia*, как считают некоторые исследователи, являются видами-двойниками (Викторов, 1993). По мнению Джиллера (1988), до 70% видов дождевых червей могли возникнуть путём полиплоидии.

Важно заметить, что в неустойчивых, временных или близких к граничным местам обитания педобионтов, каковыми являются подстилка, первичное почвообразование или эфемерные субстраты, *r*-отбор благоприятствует не только полиплоидии, но и партеногенетическому размножению (а это одна из причин полиплоидии), часто встречающемуся среди педобионтов (Гиляров, 1982; Рябинин, Паньков, 1987 и др.). Время жизненного цикла у таких беспозвоночных сокращается, что также является селективным преимуществом. При этом чётноплоиды могут размножаться как партеногенетически, так и половым путём (вторичная амфимиксия), нечётноплоиды – только асексуально. Так, например, Е.В. Михалёвой (Mikhaljova, 2004) описан партеногенез у диплопод *Pacificiulus amurensis*, *Orinisobates microthylax*, *Underwoodia kurtschevae*. Кроме того, полиморфизм отмечен у *Epanerchodus polymorphus*, *Kopidoiulus continentalis*.

Далее речь пойдёт о возможных факторах сосуществовании близкородственных видов.

Конкурентно-равновесная теория не полностью объясняет организацию сообщества педобионтов (Стриганова, 2006). Это связано с особенностями почвенного яруса, который можно было бы отнести к стабилизированной, многофазной, большей частью гетеротрофной экосистеме, и для которого характерна избыточность трофического ресурса. На примере мезопедобионтов зоны смешанных, темнохвойных, светлохвойных лесов и лесостепи Приамурья сформулированы некоторые правила организации их сообществ (Ганин, 2006). В ходе исследований показано, что принцип видо-родового представительства Й. Иллиеса, как и правило викариата в части невозможности совмещения ареалов близкородственных видов с одинаковой экологической валентностью (= наиболее конкурирующих), у педобионтов практически не выполняются. Вместе с тем, механизмы симпатрического существования таких видов в почве остаются, по-прежнему, не до конца ясными.

Определяющим здесь, как представляется, является концепция экологической ниши. Существует несколько трактовок этого понятия. По Гриннеллу, ниша – это микроместообитание, свойство которого определяется его ресурсами и условиями. По Хатчинсону, ниша – это совокупность диапазонов экологических градиентов (гиперобъём), в которых вид существует, или внешнее проявление его требований к окружающей среде (т. е. свойство вида, близкое к понятию «экологический стандарт вида»), характеризуется шириной. Эти два определения ниши принципиально отличны друг от друга, поскольку оперируют к свойствам среды и свойствам вида соответственно. Кроме того, экологическая ниша, по Элтону – это функциональная роль (трофическое положение) вида в сообществе.

Наше понимание данного понятия близко к «экологической нише», по Одуму, включающей все три аспекта: физическое пространство, или топическую нишу, функциональный статус вида, или трофическую нишу, и положение вида относительно градиентов абиотических факторов, или многомерную нишу. Первые два аспекта относятся к ресурсам, последний – к условиям их использования. Топическая и трофическая ниши могут появиться или исчезнуть, например, в ходе сукцессии или катастрофы при достижении критических значений основных переменных. Трофическая ниша характеризуется как шириной, так и ёмкостью (Ганин, 2006). Другими словами, экологическая ниша – это физическое пространство плюс комплекс абиотических и биотических факторов, в которых вид существует. Для педобионтов это прежде всего лесная подстилка (или луговой войлок) и гумусированный слой почвы.

В почвенно-подстилочном ярусе зрелого растительного сообщества принцип конкурентного исключения у педобионтов по большей части не выполняется. Реализуется он в условиях ограниченности какого-либо ресурса, что и было обязательным в экспериментах Гаузе с инфузориями.

Экологическая ниша предсуществует (Майр, 1968). Её занятие происходит, как представляется, по принципу кодового замка, т. е. попадают в нее те виды,

экологический стандарт которых выражается сходными величинами. Одну и ту же фундаментальную нишу в биотопе виды педобионтов могут занимать по разным причинам. Или в результате наложения фаун различного генеза (Элтон, 1960) после исчезновения географической изоляции, уступив часть гетерогенной ниши в результате специализации аборигена – и тогда экологические эквиваленты становятся симпатристами. Или при расселении из рефугиума после климатических изменений – смешение шести фаун на юге Дальнего Востока тому подтверждение (Куренцов, 1965). Или по причине одновременной колонизации микростаций в результате вытеснения вселенцами (Майр, 1968). И не только.

На примере таксонов постоянных обитателей почвы юга дальневосточного региона рассмотрены факторы, позволяющие сосуществовать близким видам беспозвоночных в одном местообитании. Так, мощная лесная подстилка, верхний слой почвы с благоприятным гидротермическим режимом, обилием корма и физического пространства (т. е. ниша большой ёмкости) служат надёжным вмещением для большого количества мезопедобионтов уссурийской тайги (около 1550 видов с численностью 80-2600 экз/м²). При этом в кедровниках доминирующим сапрофагам достаточно лишь 5-10% важнейших биогенных элементов от их потенциальных запасов в среде обитания (Ганин, 1997, 2006).

Устойчивое сосуществование многовидового сообщества возможно на смешанных субстратах, даже когда все организмы имеют средство к одному и тому же субстрату – правило лимитирующего звена. Гораздо важнее в данном случае степень его микробной конверсии или выщелоченности. Известно, что широкая полифагия — преадаптация к выживанию в условиях дефицита пищи. Например, питание многопордным листовым опадом у двупарноногих многоножек или всеядное хищничество жуков рода *Carabus* – залог устойчивого сосуществования близкородственных видов. Лесная подстилка, как известно, подразделяется на три слоя, качественно отличающихся друг от друга по биохимическому составу, соотношению C/N, видовому набору доминирующих групп микроорганизмов (микромикетов, бактерий, актиномицетов). По этой причине отмечаются предпочтения диплопод по ботаническому и белково-углеводному составу, степени и характеру разложения опада, его микрофлоре (Стриганова, 1996; Ганин, 1997 и др.).

Когда ресурсы сверхобильны, виды с плотно перекрывающимися нишами могут сосуществовать (Джиллер, 1988). Поэтому, в связи с вышеизложенным, можно заключить, что избыток разнообразных трофических ресурсов в почвенном ярусе биогеоценоза является важнейшим фактором, допускающим сосуществование близких педобионтов в одном местообитании без конкурентного исключения. В этом случае в зоне перекрывания оптимальных диапазонов ниш близкородственных видов горизонтальные отношения между ними будут характеризоваться преобладанием нейтрализма (Ганин, 2006). Хищничество и стохастический характер условий остаются регулирующим механизмом по вертикали, который оптимизирует пространство, ослабляет конкуренцию, способствует видовому разнообразию (Павлов и др., 2006; Фенеева и др., 2006).

Сообщество, следуя принципу плотной упаковки Макаурта, стремится к максимальному насыщению видами, что ограничивается лишь шириной ниши и количеством доступного ресурса. Это можно проследить на примере соотношения масс участников одной гильдии, отражающих градиент размеров потребляемой пищи. Так, например, у двупарноногих многоножек в кедровниках на северном Сихотэ-Алине среднее соотношение масс обитающих в одном биотопе видов близко к 1,9 (табл. 1). А вот в кедровниках Сихотэ-Алиня на юге Приморья такое соотношение составляет уже 1,4. Т. е. очевидна более плотная упаковка экологической ниши гильдии диплопод в более зрелых растительных сообществах. При этом и биомасса многоножек на 1 м² значительно больше (Ганин, 1997).

Заметим, что ни там, ни там конкурентного исключения не происходит, хотя наблюдаемое соотношение < 2, что определяется Уиттекером как критическое для соседних видов по градиенту одного параметра ниши.

Очевидно, что чем больше β- и γ-разнообразие в биотопе, тем менее жестко проявляется взаимоисключение. Южные фитоценозы Сихотэ-Алиня геологически старше и разнообразнее северных, испытавших последствия похолодания. Они обладают более сложной организацией, большим биотопическим разнообразием, в том числе и в почвенном ярусе (мхи, гетерогенная лесная подстилка, многофазный герпетобий и т. п.). Поэтому высокая плотность микростаций в одном местообитании – не менее важный фактор сосуществования в почвах значительного количества близкородственных видов.

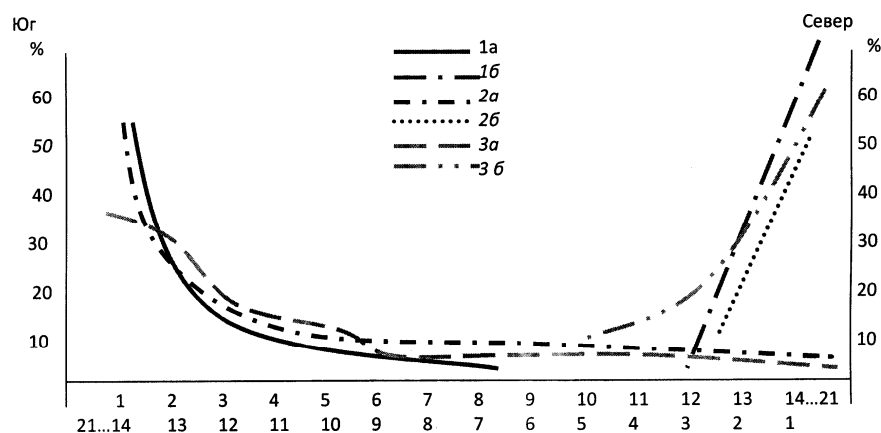


Рис. 1. Кривая доминирования/разнообразия многоножек и моллюсков в растительных сообществах Сихотэ-Алиня. Ось ординат – относительное обилие особей вида, %. Ось абсцисс – значимость вида по обилию особей. 1а - Geophilomorpha на юге, 1б – Geophilomorpha на севере; 2а – Diplopoda на юге, 2б – Diplopoda на севере; 3а – Mollusca на юге, 3б – Mollusca на севере.

Таблица 1

Упаковка экологической ниши гильдии диплопод в кедровниках
Сихотэ-Алиня по показателю массы*

| Ранжир видов по умень- шению массы особи | Вид | Номера сравни- ваемых видов | Значение соотно- шения масс особей двух видов | Среднее значение соотноше- ния масс особей видов |
|---|---|--------------------------------------|---|--|
| Приамурье (Северный Сихотэ-Алинь) | | | | |
| 1 | <i>Sichotanus eurygaster</i> Att. | 5/6 | 1,1 | 1,9 |
| 2 | <i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.) | 1/2 | 1,3 | |
| 3 | <i>Pacifiosoma cristofer</i> (Mikh.) | 6/7 | 1,4 | |
| 4 | <i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol. | 4/5 | 1,9 | |
| 5 | <i>Crassotyla amurica</i> Gol. | 3/4 | 2,1 | |
| 6 | <i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh. | 2/3 | 3,9 | |
| 7 | <i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerst.) | | | |
| Приморье (Южный Сихотэ-Алинь) | | | | |
| 1 | <i>Levizonus thaumasius</i> Att. | 5/6 | 1,0 | 1,4 |
| 2a | <i>L. variabilis</i> Lok. et Gol. | 2a/2b | 1,0 | |
| 2b | <i>Megalotyla brevichaeta</i> Gol.et Mikh. | 3/4 | 1,1 | |
| 3 | <i>Sichotanus eurygaster</i> Att. | 6/7 | 1,1 | |
| 4 | <i>Epanerchodus koreanus</i> Verh. | 7/8 | 1,1 | |
| 5 | <i>Skleroprotopus coreanus</i> (Poc.) | 14/15 | 1,1 | |
| 6 | <i>Kopidoiulus continentalis</i> Gol. | 18/19 | 1,1 | |
| 7 | <i>Orientyula dahurica</i> (Gerst.) | 21/22 | 1,1 | |
| 8 | <i>Epanerchodus polymorphus f.</i> <i>digitata</i> Mikh. et Gol. | 2ab/3 | 1,2 | |
| 9 | <i>Epanerchodus polymorphus f.</i> <i>simplicata</i> Mikh. et Gol. | 4/5 | 1,2 | |
| 10 | <i>Cawjeekelia koreana</i> (Gol.) | 10/11 | 1,2 | |
| 11 | <i>Diplomaragna terricolor</i> Att. | 11/12 | 1,2 | |
| 12 | <i>Anaulaciulus golovatchi</i> Mikh. | 12/13 | 1,2 | |
| 13 | <i>Diplomaragna lysaya</i> Shear | 15/16 | 1,2 | |
| 14 | <i>Diplomaragna anuchino</i> Shear | 13/14 | 1,3 | |
| 15 | <i>Ussuriulus pilifer</i> Gol. | 17/18 | 1,3 | |
| 16 | <i>Underwoodia kurtschevae</i> Gol. | 20/21 | 1,3 | |
| 17 | <i>Uniramidesmus abberans f. 1</i> Mikh. | 8/9 | 1,4 | |
| 18 | <i>Maritimosoma piceum</i> (Shear) | 16/17 | 1,4 | |
| 19 | <i>Uniramidesmus dentatus</i> Mikh. | 17/18 | 1,4 | |
| 20 | <i>Pacifiulus amurensis</i> (Gerst.) | 19/20 | 1,7 | |
| 21 | <i>Uniramidesmus cornutus</i> Mikh. | 9/10 | 1,8 | |
| 22 | <i>Uniramidesmus alveolatus</i> Mikh. | 1/2 | 3,9 | |
| 23 | <i>Hoffmaneuma exiguum</i> Gol. | 22/23 | | |

Примечание. (*) – масса особи вида рассчитана по морфометрическим показателям на основе данных Михалёвой (Mikhajlova, 2004).

Экологические адаптации также дают возможность делить широкую и ёмкую нишу без конкурентного исключения. У фитосапрофагов это могут быть, например, предпочтения по горизонтам обитания подстильно-почвенного яруса. Подобное известно у половозрелых и личиночных стадий таких диплопод как *Levizonus thaumasius*, *L. variabilis*, *L. laqueatus*, *L. malevitschi* (занимающих листовую подстилку и горизонт 0-20 см соответственно), а для последнего вида вообще характерно т. н. растянутое размножение с преобладанием в биотопе личиночных стадий (Mikhaljova, 2004).

Сосуществование реализуется и через условия эксплуатации ресурсов. Известен хрестоматийный пример пиков активности и скоростей роста двух близких популяций мучного хрущака (*Trilobium*) при сочетаниях крайних значений температуры и влажности. Для педобионтов температура выступает как фактор разделения ниш, например, в эфемерных субстратах (Авдонин, Стриганова, 2004). Отмечается комплементарность – использование трофической ниши в разное время суток доминирующими видами или их разные пики активности по сезону (Mikhaljova, 2004). То есть, дифференциальное перекрывание ниши по способам эксплуатации ресурсов также позволяет совместно существовать близкородственным видам мезопедобионтов.

В целом, адаптационные стратегии экологического разделения, наряду с избытком основных трофических и топических ресурсов, являются важными факторами возможности симпатрии у близкородственных беспозвоночных. Это позволяет таким видам, при стохастическом характере флуктуаций среды, поочередно доминировать в одном и том же местообитании без конкурентного исключения.

Условия использования ресурса будут отличаться по градиенту ниши или географического ареала, ужесточаясь к их границам. Преобладающим типом взаимодействия беспозвоночных становится конкуренция. В критической ситуации в сообществе отмечается концентрирование доминирования (рис. 1), элиминируются, в первую очередь, близкородственные виды (Ганин, 2006). Это происходит либо вследствие эксплуатационной конкуренции, приводящей к дефициту важнейших ресурсов, либо вследствие изменения скорости роста популяции, вызванной условиями среды на фоне сохраняющегося избытка ресурсов. В более глубоких слоях почвы относительная стабильность условий допускает значительное уменьшение объема реализованной ниши конкретной популяции, а редкость вида ослабляет конкуренцию – в итоге близкие виды педобионтов также могут сохраняться.

Таким образом, говоря о возможных факторах возникновения и сосуществования близкородственных видов педобионтов, можно было бы, как представляется, принять изложенные выше рассуждения (с одной стороны, репродуктивная изоляция в результате прежде всего мутаций разного уровня, в частности полиплоидии, а также пирогенной и географической изоляции, с другой стороны, изобилие ресурсов, редкость и кратковременность катастроф, адаптационные стратегии экологического разделения) как одну из возможных версий видовой избыточности беспозвоночных в подстильно-почвенном ярусе биогеоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдонин В.В., Стриганова Б.Р.* Температура как фактор разделения ниш свободноживущих мезостигматических клещей (Mesostigmata: Arachnida, Parasitiformes) шпортовых выбросов // Изв. РАН. Сер. биол., 2004. № 5. С. 589–596.
- Викторов А.Г.* Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae // Успехи соврем. биол., 1993. Т. 113, вып. 3. С. 304–312.
- Всеволодова-Перель Т.С.* Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Всеволодова-Перель Т.С., Булатова Н.Ш.* Полиплоидные расы дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta), распространённые в пределах Восточно-Европейской равнины и в Сибири // Изв. РАН. Сер. биол., 2008. № 4. С. 448–452.
- Ганин Г.Н.* Почвенные животные Уссурийского края. Владивосток-Хабаровск: Дальнаука, 1997. 160 с.
- Ганин Г.Н.* Некоторые правила организации сообщества педобионтов (на примере мезофауны Приамурья) // Изв. РАН. Сер. биол., 2006. № 5. С. 613–623.
- Ганин Г.Н., Манухин И.В.* Пирогенная сукцессия комплексов педобионтов и их биоиндикационные возможности // Научные исследования в заповедниках Приамурья. Владивосток-Хабаровск: Дальнаука, 2000. С. 75–82.
- Гиляров М.С.* Экологическое значение партеногенеза // Успехи соврем. биол., 1982. Т. 93, вып. 1. С. 10–18.
- Гонгальский К.Б.* Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных животных // Журн. общ. биол., 2006. Т. 67. С. 127–138.
- Джиллер П.* Структура сообщества и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Емец В.М.* Изменения некоторых показателей популяции ямчатоточечной жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на гари // Журн. общ. биол., 1987. Т. 48. С. 254–258.
- Куренцов А.И.* Зоогеография Приамурья. М., Л.: Наука, 1965. 155 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Павлов Д.С., Фенеева И.Ю., Будаев С.В., Дгебуадзе Ю.Ю.* Роль биотических взаимоотношений в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // ДАН, 2006. Т. 408, № 1. С. 139–141.
- Рябинин Н.А., Паньков А.Н.* Роль партеногенеза в биологии панцирных клещей // Экология, 1987. № 4. С. 62–64.
- Соколова Г.В., Тетерятникова Е.П.* Проблемы долгосрочного прогнозирования пожарной опасности в лесах Хабаровского края и Еврейской автономной области по метеорологическим условиям. Хабаровск: ДВО РАН, 2008. 150 с.
- Стриганова Б.Р.* Адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса // Почвоведение, 1996. № 6. С. 714–721.
- Стриганова Б.Р.* Системный анализ биоценологических связей в почвенных сообществах // Чтения памяти академика М. С. Гилярова. 1 чтения, 1 октября 2002 г., г. Йошкар-Ола. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 80 с.
- Фенеева И.Ю., Будаев С.В., Дгебуадзе Ю.Ю.* Иммитационное моделирование стратегий выживания ветвистоусых ракообразных в условиях дефицита пищи // Экология, 2006. № 1. С. 32–38.
- Шепелева О.А., Кодолова О.П., Жуковская Е.А., Стриганова Б.Р.* Генетическое разнообразие популяций дождевого червя *Lumbricus rubellus* (Hoffm.) (Oligochaeta, Lumbricidae) // Изв. РАН. Сер. биол., 2008. № 2. С. 196–204.
- Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В.* Воздействие пирогенного фактора на состояние растительного покрова в бассейне Амура // Вестник ДВО РАН, 2008. № 1. С. 59–68.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Иностранная литература, 1960. 230 с.

Bond J.E., Sierwald P. Criptic speciation in the *Anadenobolus excisus* millipede species complex on the island of Jamaica // *Evolution*, 2002. Vol. 56, N 6. P. 1123–1135.

Gilarov M.S. Why so many species and so many individuals can coexist in the soil? // *Ecol. Bull.*, 1977. Vol. 25. P. 593–597.

Kiss L., Magnin F., Torre F. The role of landscape history and persistent biogeographical patterns in shaping the responses of Mediterranean land snail communities to recent fire disturbances // *J. Biogeogr.*, 2004. Vol. 31. P. 145–157.

Kobayashi N., Shirai Y. Two cryptic species of the phytophagous ladybird beetle *E. vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) detected by analyses of mitochondrial DNA and karyotypes, and crossing experiments // *Zool. Sci.*, 2000. Vol. 17, N 8. P. 1159–1166.

Mikhailjova E.V. The millipedes (Diplopoda) of the Asian Part of Russia. Sofia-Moscow: Pensoft, 2004. 292 p.

HYPOTHETICAL FACTORS OF ORIGIN AND COEXISTING OF CLOSELY RELATED SOIL-DWELLING SPECIES

G.N. Ganin

Institute of Water and Ecological Problems, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia

The hypothetical causes of biodiversity origin (reproductive isolation due to mutation including polyploidy, as well as fire destruction and geographic isolation) and maintenance of the species redundancy are discussed by example of the soil mesofauna of plant communities in the south part of the Russian Far East. The conditions of the coexistence of relative soil invertebrate species (plenty resources, catastrophes, adaptation strategies of ecologic division) are discussed also.